

УДК 576.316.7:582.5/9 (476)

Кариологическая характеристика наиболее полиморфных представителей семейства злаков (*gramineae juss.*) флоры Беларуси

С. А. ДМИТРИЕВА

Семейство Злаков – одно из самых крупных среди покрытосеменных растений. Оно включает около 10 тыс. видов, распространенных в различных климатических зонах и нередко занимающих доминирующее положение в растительных, прежде всего луговых сообществах. В настоящее время практически общепринята точка зрения, согласно которой в эволюции злаков определяющую роль играла гибридизация [4, 22, 24]. Стабилизации гибридов способствовала полиплоидия и разные формы бесполого размножения. Считается, что около 80% злаков имеют полиплоидное происхождение [24]. Гибридизация обусловила широкую фенотипическую изменчивость, что значительно затрудняет их систематику. К настоящему времени известны наиболее общие положения, касающиеся эволюции сем. злаков, которые тем не менее во многих чертах остаются гипотетическими. Сложность построения естественной классификационной системы обусловлена перекрещивающейся и параллельной эволюцией, что делает практически невозможным создание реального филогенетического «древа» злаков [22, 24, 59].

В решение систематических задач большой вклад внесли кариологические и цитогенетические исследования. Тем не менее в данном аспекте изучено менее 50 % всех видов злаков, причем большинство из них лишь в отдельных фрагментах видовых ареалов. Многие стороны их кариологической изменчивости и адаптивной эволюции остаются пока не выясненными.

Во флоре Беларуси насчитывается около 140 видов Злаков, из которых кариологическому изучению подвергнуто 62 вида из 150 местообитаний. Здесь представлен анализ полученных нами и литературных данных о наиболее изменчивых на территории Беларуси и в сопредельных регионах представителях семейства.

Agropyron cristatum (L.) Beauv. Полиморфный таксон, включающий подвиды, разновидности и формы [22]. В кариологическом отношении дифференцирован на 3 эуплоидные расы: ди-, тетра- и гексапloidную ($2n=14, 28, 42$) [21, 25], характеризующиеся определенной эколого-географической и морфологической обособленностью. В Беларуси представлен тетрапloidной расой. В ареале наиболее детально исследован один из полиморфных подвидов – *ssp. rectinatum*, в котором выделено 2 разновидности – *var. rectinata*, имеющую $2n=14$, и *var. rectiniforme*, представленную тетрапloidами и гексапloidами ($2n=28, 42$). Последняя в свою очередь делится на 3 формы: *rectiniformis*, *imbricata* и *villosa*. Из 100 проанализированных образцов лишь 1/3 оказались диплоидами, локализованными в Северном и Западном Прикаспии. Остальные относятся к тетра- и гексапloidам, характеризующимся более широким ареалом [2]. В Монголии диплоиды произрастают в среднегорных районах, а тетрапloidы – в высокогорных и приречных [53].

Agrostis canina L. Выявлена кариологическая дифференциация эуплоидного типа – $2n=14, 28, 35, 42, 56$ [21, 25]. Определенная закономерность в географическом распространении хромосомных рас отсутствует. Кариологическая дифференциация в определенной мере сопряжена с морфологической. Диплоиды относятся к *var. fascicularis*, а тетрапloidы – к *var. arida* [30]. Таксономический статус гекса- и октопloidного цитотипов не определен. У *var. formosana* Hack из Тайваня установлено $2n=42$ [32]. У *ssp. granatensis* из Испании наряду с эуплоидами ($2n=14$) обнаружены анеуплоиды – $2n=13, 15, 16$ [54], а у другого подвида – *ssp. montelucci* Salvi из Италии установлены добавочные хромосомы – $2n=14+1-4B$ [28]. Домини-

рует 14-хромосомный цитотип [38]. Нами проанализированы образцы лишь из одного местообитания. Установлено $2n=14+1B$.

A. stolonifera L. Полиморфный, кариологически дифференцированный таксон ($2n=28$, 28-35, 41, 42, $42+1B$, 44, 46) [19, 21, 25, 38]. Преобладает тетраплоидная раса ($2n=28$), обнаруженная и на территории Беларуси. Предполагается, что наличие анеуплоидов обусловлено гибридным происхождением вида. Между уровнем пloidности и морфологическими признаками взаимосвязь отсутствует [22, 30]. Так, один из подвидов (*ssp. stolonifera*) включает следующие хромосомные расы: $2n=28$, 30, 33, 35, 40, 42. Однако между ними выявлены экологические различия. Тетраплоиды отмечены в нарушенных местообитаниях, а расы более высокого уровня пloidности предпочитают естественные экотопы.

Anthoxanthum odoratum L. Дифференцирован на ди- и тетраплоидную расы ($2n=10$, 20), которые различаются по экологии и наличию или отсутствию опушения на ножках колосков. Тетраплоиды обитают на равнинах и в нижних поясах гор, тогда как диплоиды приурочены к высокогорным альпийским районам. Вопрос о таксономическом ранге этих рас спорный. Первоначально 10-хромосомная раса была описана как самостоятельный вид *A. alpinum* A. et D. Love [48], что было признано и в дальнейшем [62]. Hedberg [39] указывает на нецелесообразность их таксономического разграничения. Цвелев же [22] диплоидную расу относит к *ssp. alpinum*, а тетраплоидную – к *ssp. odoratum*. Предполагается, что 20-хромосомная раса возникла в результате аллополиплоидии от 10-хромосомных *A. alpinum* и *A. ovatum* [62]. В Беларуси, как и следовало ожидать, представлен 20-хромосомный *ssp. Odoratum* (проанализированы образцы из 6 местообитаний).

Briza media L. Вид дифференцирован на ди- и тетраплоидную расы ($2n=14$, 28). В образцах из некоторых местообитаний обнаружены добавочные хромосомы и фрагменты [16, 19, 21, 25, 39]. Диплоиды приурочены к западной части видового ареала (Западная Европа), а тетраплоиды – к восточной. Последние к настоящему времени выявлены на Украине, в Польше, Ленинградской обл. [21, 25, 39]. Тем не менее для растений из Латвии сообщается $2n=14$ [19]. Обе расы не имеют существенных морфологических различий. Диплоиды характеризуются лишь меньшими размерами и более ранним наступлением цветения [16]. Нами при анализе образцов из 4-х местообитаний подтверждено тетраплоидное число хромосом – $2n=28$.

Bromopsis inermis (Jeys) Holub Очень изменчив в морфологическом и кариологическом аспектах. Число хромосом $2n=28$, 42, $42+20B$, 49, 54-58, 56, $56-0-11B$, 70 [21, 25]. Доминируют октоплоиды – $2n=56$. Нами в одной популяции установлено $2n=56$, а в другой – $2n=56+2B$. На территории бывшего СССР выделено 2 климатипа – северный и южный, которым придан подвидовой ранг – *ssp. borealis* и *ssp. australis* соответственно [8]. Образцы северного климатипа оказались октоплоидами. Они обнаружены в Прибалтике, Карелии, на среднем Урале, в северо-восточной части Беларуси, большинстве областей Нечерноземной зоны, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Тетраплоиды ($2n=28$), соответствующие южному климатипу, выявлены на Кавказе, в Молдавии, Казахстане, степных районах Сибири. *B. inermis* представляет собой аллополиплоид. Для него также характерен высокий уровень хромосомного полиморфизма, проявляющегося в изменчивости длины и формы хромосом (в особенности спутничных), что обусловлено структурными перестройками [56].

Calamagrostis arundinacea (L.) Roth. Вид очень полиморфный. В нем выделено несколько подвидов; некоторые из них также не однотипны [22]. Дифференцирован на 3 эуплоидные расы – $2n=28$, 42, 56 [19, 21, 25]. В европейской части ареала представлен тетраплоидным ($2n=28$) *ssp. arundinacea*. В восточной части ареала выделено несколько подвидов. Четкая взаимосвязь между уровнем пloidности и морфологией отсутствует. Так, для *ssp. monticola* характерно $2n=28$, тогда как у *ssp. brachytricha* выявлено 2 расы – $2n=42$, 56 [22]. В Беларуси представители вида по фенотипу соответствует *ssp. arundinacea* и имеет характерное для него число хромосом – $2n=28$.

C. epigeios (L.) Roth. Полиморфный вид. Наиболее детально изучен на территории бывшего СССР, где обнаружен ряд неоднотипных подвидов [22]. По степени изменчивости выделяется *ssp. Epigeios*, представленный 3 эуплоидными расами – $2n=28$, 42, 56. Остальные

подвиды, судя по имеющимся в настоящее время данным, кариологически константны. Так, для *ssp. glomerata* (Boiss. et Buhse) Tzvel., *ssp. meinshausenii* Tzvel., *ssp. extremiorientalis* Tzvel. установлено $2n=28$ [21, 25]. На территории западноевропейских государств выявлен более широкий спектр изменчивости по числу хромосом – $2n=28, 35, 42, 56, \sim 70$ [21]. Однако в данной части ареала систематика разработана в меньшей мере. Кариологическая изменчивость подтверждена и на материале из Беларуси, где установлено $2n=28, 35, 42, 56$. Четких различий по макроморфологическим признакам между этими расами не обнаружено.

***Dactylis glomerata* L.** Представляет собой очень полиморфный сборный таксон, который явился объектом многочисленных таксономических исследований, начиная с 19 века. В результате этого в комплексе *D. glomerata* к настоящему времени описано 24 внутривидовых таксона разного ранга – от самостоятельных видов до разновидностей [50, 51]. Достаточно четко различаются лишь географически удаленные таксономические единицы. В случае соприкосновения или наложения ареалов нередко выявляются переходные формы, что создает значительные затруднения для систематиков.

Дифференцирован на 3 эуплоидные расы – ди-, тетра- и гексаплоидную ($2n=14, 28, 42$) [19, 21, 25, 33, 50]. Преобладают ди- и тетраплоиды. Диплоиды сосредоточены в южной части ареала и занимают небольшие изолированные друг от друга районы. Тетраплоиды характеризуются более широким распространением [51, 60]. Гексаплоиды установлены лишь в Северной Африке [30]. Как продукты гибридизации ди- и тетраплоидов спорадически выявляются три-, пента- и анеуплоиды – $2n=21, 35, 27, 29, 30$ [50, 51, 64]. В немногих работах сообщается о наличии от 1 до 5 В-хромосом [11, 50]. Большинство внутривидовых таксонов характеризуется определенным уровнем пloidности. Лишь немногие из них (*ssp. woronowii* [33], *ssp. judaica* [64], *ssp. reichenbachii* [60]) включают обе, внешне не различимые кариологические расы. Одним из важных факторов эволюции *D. glomerata* является гибридизация, которая отмечена как между таксономическими единицами с одинаковым уровнем пloidности, так и с разным. Сопровождающий ее поток генов является важным условием для возникновения новых генных комбинаций и новых таксонов [50, 51, 60, 64].

Хромосомные числа определены нами в 2-х образцах, относящихся к *ssp. glomerata*. Установлено наиболее характерное для этого подвида тетраплоидное число ($2n=28$). Однако, основываясь на таксономических обработках материала из сопредельных регионов, можно ожидать нахождения внутривидовых форм с иным уровнем пloidности [50, 51].

***Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv.** Представляет собой очень полиморфный таксон, разделенный во многих региональных Флорах на многочисленные подвиды и разновидности [22, 36]. В материале с территории Польши установлено, что фенотипическая изменчивость нередко носит модификационный характер. Это обстоятельство, вероятно, позволит в дальнейшем значительно сократить количество внутривидовых таксонов [26, 36]. В кариологическом отношении данный таксон также изменчив – $2n=18, 26, 28, 28-33, 42, 39, 52, 56$ [14, 21, 25, 26, 27, 36, 41, 55]. Доминирует 26-хромосомный цитотип, обнаруженный в 2-х популяциях Беларуси. За ним следует 28-хромосомный, остальные выявляются значительно реже или вообще спорадически [18, 41]. В отдельных точках ареала выявлено от 1 до 7 В-хромосом – [21, 26, 44]. Некоторые из них по величине не отличаются от самых маленьких аутосом. Предполагается, что именно они могут обуславливать числовую кариотипическую изменчивость [44]. Кариотип ассиметричен. Основным числом хромосом принято считать $x=13$. Согласно Lawrence [47], число $2n=26$ возникло в результате аллополиплоидии от $2n=12$ и $2n=14$. Однако цитогенетические исследования убедительно показали, что эволюция протекала на основе полиплоидизации, передислокации генетического материала и потери одной пары хромосом. От предковой формы с $2n=14$ произошла форма с $2n=28$, а от нее – с $2n=26$ [27]. От последней возникли $2n=39, 52$. Обладая адаптивными преимуществами, 26-хромосомная раса, заняла более широкий ареал, а возможно, уже практически полностью вытеснила 28-хромосомную.

Данные о фенотипических эффектах числовой изменчивости очень фрагментарны и не однозначны. Hedberg [41] указывает, что 52-хромосомные растения заслуживают выделения в отдельный таксон. Согласно Rothera, Dawy [55], 26- и 52-хромосомные цитотипы раз-

личаются лишь экологически. Соколовская, Пробатова [18] сообщают, что 42-хромосомный образец, обнаруженный среди 26-хромосомных растений *ssp. beringensis*, проявляет черты сходства с *subsp. orientalis*. В материале из Арктики и Дальнего Востока, где обнаружена очень высокая кариологическая изменчивость, также не прослеживается связь между числом хромосом и фенотипом [22]. Так, у *ssp. borealis* установлено $2n=42, 52$, хотя для этого же таксона, трактуемого иными авторами в ранге вида, ранее приводилось $2n=26, 28$ [21, 25]. У растений, относящихся к *ssp. glauca*, выявлено $2n=48-50, 52$, к *ssp. gramuschirensis* – $2n=26, 38, 42$, к *ssp. orientalis* – $2n=26, 42+1B, 52$.

***Elytrigia repens* (L.) Nevski** Отличается высокой изменчивостью морфологических признаков, широкой экологической амплитудой и весьма обширным ареалом, на основании чего разделен на ряд подвидов и разновидностей [22]. Однако углубленные исследования позволили заключить, что многие из выделенных внутривидовых единиц не имеют таксономического значения. При этом установлено, что *E. repens* представляет собой аллополиплоид, возникший от нескольких или многих видов. Его полиморфизм является результатом комбинационной изменчивости, основанной на богатом генофонде видов, участвующих в его становлении. По такой причине современные популяции представляют собой совокупность форм, не связанных друг с другом переходами и хорошо стабилизирующихся благодаря вегетативному размножению. В кариологическом отношении данный вид дифференцирован на 2 цитотипа – $2n=28, 42$. Один автор приводит $2n=56$ [21]. Доминирует 42-хромосомный цитотип [21, 25, 39].

Среди 4-ох проанализированных нами образцов из разных местообитаний в 2-х установлено $2n=42$, а в 2-х других – $2n=28$ и $2n=42$. При этом в количественном отношении преобладал 42-хромосомный цитотип. Так, например, в одном из образцов среди 14 проростков 12 имели $2n=42$, а 2 – $2n=28$. На основании этого можно предположить, что в природных популяциях преобладают 42-хромосомные растения или клоны, как наиболее приспособленные к данным экологическим условиям.

Род *Festuca* – один из крупнейших в семействе злаков. Он включает около 300 видов, многие из которых являются полиморфными сборными видами-агрегатами, очень сложными в таксономическом отношении. К ним относятся и наиболее распространенные во флоре Беларуси виды – *F. ovina* и *F. rubra*. В результате изучения многих полиморфных видов выделен ряд таксонов, описанных как самостоятельные виды, подвиды, разновидности, формы, что обусловило возникновение объемной и сложной синонимии.

Большинство полиморфных видов рода представляет собой автоаллополиплоиды. О важной роли гибридизации и полиплоидии в эволюции рода свидетельствуют высокие числа хромосом и промежуточные признаки таксонов [1, 21, 25]. Вместе с тем показана существенная роль хромосомных перестроек – сегментных обменов, инверсий, делеций [49]. У подавляющего большинства видов числа хромосом стабильны. Так, в работе Алексеева с соавторами [1] указывается, что из 63 видов и 19 подвидов овсяниц флоры СССР лишь у 8 видов и 2-х подвидов выявлено по 2 цитотипа, а большее их число – у 1 вида и 2-х подвидов. Обычно кариологически дифференцированные таксоны изменчивы и в морфологическом отношении. К настоящему времени в роде установлено преобладание тетра- и гексаплоидов. У немногих видов отмечены анеуплоидные расы.

***F. ovina* L.** Для вида характерна высокая кариологическая изменчивость эуплоидного типа – $2n=14, 21, 28, 35, 36, 42, 49, 56, 70$ [21, 25]. Анеуплоидные расы не многочисленны. Наличие 49-хромосомного цитотипа обусловлено гибридизацией 42- и 56-хромосомных форм. Из родства *F. ovina* описан 91 вид, а также много подвидов и разновидностей, большинство из которых характеризуется одним определенным уровнем пloidности [58]. Установлено, что диплоидные таксоны распространены в северной части ареала; в южном направлении они замещаются таксонами с более высоким уровнем пloidности [42]. В Беларуси выявлены 2 кариологические расы – $2n=14, 28$. Таксономический анализ внутривидовой изменчивости пока не проведен.

***F. rubra* L.** Данный вид также относится к сборным, полиморфным таксонам, хотя он менее изменчив, чем предыдущий. Из родства *F. rubra* в Европе описан только 21 вид [42].

Полиплоидный ряд, перемежающийся с анеуплоидией, относительная роль которой здесь очень высока, выглядит следующим образом: $2n=14, 28, 35, 42, 43, 46, 47+1, 49, 53+1, 55-56, >60, 63, 68-70$ [14, 21, 25, 41, 49, 58]. Преобладают гекса- и октоплоиды ($2n=42, 56$). Сведения о фенотипических эффектах кариологической изменчивости противоречивы. С одной стороны, эуплоидные или анеуплоидные расы могут относиться к разным таксонам, а с другой – различные цитотипы фенотипически могут быть сходны и входить в состав одного и того же таксона (в некоторых случаях даже разновидности) [58]. В Беларуси вид дифференцирован на 3 расы – $2n=14, 28, 56$.

***Holcus mollis* L.** Кариологически дифференцирован по типу эуплоидии – $2n=14, 28, 35, 42, 49$ [21, 29, 34, 46, 63]. Преобладают формы с $2n=28, 35$. Нами в одном местообитании установлено $2n=14$, а в другом – $2n=28$. Сведения о фенотипических эффектах кариологической изменчивости в литературе отсутствуют. Однако цитотипы с разным уровнем пloidности имеют хорошо выраженные экологические предпочтения. В Великобритании тетраплоиды предпочитают сухие местообитания, а гексаплоиды – более влажные. Пентаплоиды имеют более широкую экологическую амплитуду. Экологический оптимум 49-хромосомных форм не определен, т. к. они встречаются исключительно редко [29, 43]. На территории Польши тетра- и пентаплоиды растут совместно, но в горных районах южной Польши обнаружены только тетраплоиды [63]. Сообщается также, что тетраплоиды приурочены главным образом к лесным экотопам, пентаплоиды же – в основном к нарушенным местообитаниям [46]. Установлено, что тетраплоиды представляют собой гибриды, одной из родительских форм которых явился ныне редкий диплоидный цитотип [34]. Пентаплоиды ($2n=35$) – межвидовые гибриды от скрещивания тетраплоидов *H. mollis* ($2n=28$) и диплоидов *H. lanatus* ($2n=14$) [43, 63]. Они фенотипически сходны с тетраплоидами, что является отражением количественного преобладания геномов *H. mollis* [63]. Гибридное происхождение пентаплоидов подтверждается обнаружением естественных гибридов между *H. mollis* и *H. lanatus*, которые являются триплоидами и представляют собой промежуточную стадию на пути возникновения пентаплоидов [29, 43]. 42-хромосомный цитотип возник в результате слияния редуцированных и нередуцированных гамет тетраплоидов [43].

***Koeleria grandis* Bess. ex Gorski.** В кариологическом отношении исследован слабо. Для материала из Ленинградской обл. сообщается $2n=14$ [25], из Польши – $2n=70$ [37]. Последнее число подтверждено также нашими исследованиями. У растений из окр. Киева установлено $2n=56$ [25]. Данные о морфологической изменчивости противоречивы. В работе Frey [37] отмечается факт поразительного несоответствия видového морфологического единообразия и столь необычной кариологической изменчивости. С другой стороны, Цвелев [23] отмечает значительный полиморфизм вида, обусловленный его происхождением в результате гибридизации *K. pyramidata* × *K. delavignei*. Необходимы генетико-таксономические исследования для выяснения филогенетических взаимосвязей между этими генетически контрастными, а, возможно, и еще не найденными цитотипами.

***Molinia caerulea* (L.) Moench.** Полиморфный таксон, систематическая обработка которого не завершена [22]. Кариология вида исследована также недостаточно. Тем не менее к настоящему времени известны следующие числа хромосом: $2n=18, 36, 90$ [21, 25, 35, 61]. Преобладает 36-хромосомная раса, обнаруженная и нами в образцах из 5 популяций. Наличие 18-хромосомного цитотипа некоторые авторы подвергают сомнению [35]. В материале из Польши выявлено $2n=36, 90$ [35], причем из 40 проанализированных образцов $2n=90$ установлено только в 4-х, для южной части этой страны. Оказалось, что 90-хромосомная раса по фенотипу соответствует виду *M. arundinacea* Schrank, который ранее описывался в ранге разновидности *M. caerulea*. Существенные различия между *M. caerulea* и *M. arundinacea* по уровню пloidности свидетельствуют о необходимости закрепления за последним статуса видového ранга.

***Nardus stricta* L. – Белоус торчащий.** В морфологическом отношении вид единообразен [56], но проявляет кариологическую дифференциацию, на первый взгляд, анеуплоидного типа – $2n=22-28, 24-25, 26, 26-30, 28$ [21, 25, 14, 56]. Большинство авторов приводят только одно число хромосом – $2n=26$. Результаты изучения причин этой изменчивости вы-

явили достаточно редкое в растительном мире явление анеусоматии, суть которого сводится к варьированию числа хромосом не только внутри популяции, но и в клетках одного и того же индивидуума, что обусловлено неравным расхождением хромосом в анафазе [56]. Установлено также, что в основе возникновения числа $2n=26$ ($x=13$) лежат 2 процесса – полиплоидизация 14-хромосомных форм с образованием тетраплоида ($2n=28$) и последующая потеря одной пары хромосом [56].

Нами в материале из 2-х местонахождений также выявлена анеусоматия. Наряду с преобладающими 26-хромосомными пластинками наблюдались пластинки с $2n=24$, 25, 27. Соотношение их не определялось. Не исключено, что отмеченное явление распространено повсеместно. Оно безусловно заслуживает дальнейшего изучения, т.к. многие его стороны не познаны.

Рoa L. – типовой род в сем. злаков, самый крупный и полиморфный, что обусловлено факультативным апомиксисом, представляющим собой гибкую прогрессивную эволюционную систему, которая обеспечивает высокую внутривидовую генетическую изменчивость и относительную константность наиболее адаптированных к данным условиям генотипов [13, 15, 20]. Вместе с тем существенный вклад вносят полиплоидия, гибридизация, а также повышенный уровень хромосомного мутирования [9, 10, 13]. По этой причине апомиктические комплексы рода характеризуются генетической пластичностью, высоким адаптационным потенциалом и занимают обширные ареалы. Многие виды мятликов (в особенности *P. pratensis* и *P. palustris*) явились классическими объектами, на примере которых были детально исследованы различные стороны апомиктической репродукции [13, 15]. Помимо этого, многие представители рода явились объектами пристального внимания растениеводов и селекционеров, что нашло отражение в создании на основе природного материала ценных хозяйственных форм [12, 45].

Факультативный апомиксис обуславливает высокую кариологическую неоднородность. Числа хромосом в роде *Рoa* варьируют в очень широких пределах – от $2x$ ($2n=14$) до $38x$ ($2n=265$) [21, 25]. Наиболее изменчивы представители секции *Рoa*. Одна из ее особенностей – полиплоидно-анеуплоидные ряды. Изменчивость по числу хромосом выявляется не только в одной и той же популяции, но и внутри биотипа, отдельной семьи и даже одного и того же растения [13, 21, 25, 52]. Предполагается, что последнее происходит за счет В-хромосом или их производных [52]. Установлено, что изменчивость по числу хромосом обусловлена наличием 2-х основных элементов апомиксиса – нередукцией числа хромосом и развитием зародыша без оплодотворения. Оба эти элемента могут проявляться совместно или независимо друг от друга [9], в результате чего постоянно происходит смена уровней плоидности. Вместе с тем имеют место разнообразные нарушения мейоза и митоза, что является причиной возникновения анеуплоидов, иногда существенно (на 3-4 хромосомы) отличающихся от эуплоидов [12, 13]. У некоторых видов анеуплоиды встречаются спорадически, тогда как у других они являются полноправными членами природных популяций, повышая и без того их высокую гено- и фенотипическую изменчивость. Большинство авторов отмечает отсутствие корреляционной связи между числом хромосом, экологией и фенотипом [3, 12, 13, 16, 17, 45]. Лишь в некоторых работах сообщается об определенных, характерных для той или иной кариологической расы, морфологических и экологических связях [57].

***P. pratensis* L.** – Описанные внутривидовые таксоны (подвиды и разновидности) не всегда достаточно четко отличаются друг от друга [22]. Для вида характерен наиболее широкий среди мятликов полиплоидно-анеуплоидный ряд – от $4x$ до $17x$ [13]. По литературным данным, в этих пределах существует практически непрерывная числовая изменчивость – $2n=25-49$, 36-85, 47-95, 53-92, 50-124 [21]. Результаты ряда работ свидетельствуют о наличии лишь нескольких цитотипов, что, по-видимому, связано с анализом небольшого по объему материала [21, 25]. Цитогеографические закономерности не выявлены, однако предполагается существование экологически оптимальных уровней плоидности для разных природных зон [12, 13]. Для Сибири, например, показано преобладание цитотипов в диапазоне от $2n=42$ до $2n=64$ [12, 13]. Связь между числом хромосом и морфологическими признаками не выявляется [3, 12, 13, 17, 45].

Для *P. pratensis* из Беларуси также характерна очень высокая фенотипическая изменчивость. Числа хромосом, определенные в образцах из 8 местообитаний, были следующими: $2n=48, 50, 56, 58, 64, 66, 70, 72$. В одном из них для 3-х проростков установлены 3 разных числа: $2n=50, 56, 58$. В других образцах такой изменчивости не наблюдалось. Однако количество проанализированных проростков невелико, поэтому, возможно, здесь существует более широкий диапазон варьирования числа хромосом. В 2-х образцах исследованы корешки вегетирующих растений. В одном из них установлено $2n=70$, а в другом – $2n=72$. Между ними отмечены незначительные морфологические различия, которые, по-видимому, не связаны с числом хромосом.

***P. palustris* L.** Кариологическая дифференциация выражается в основном в эуплоидии – $2n=14, 28, 42$ [9, 21, 25]. Доминирует 28-хромосомная раса. Она установлена и в Беларуси в материале из 4-х популяций. 42-хромосомная раса встречается более редко, а 14-хромосомная указывается лишь для Харьковской обл. [25]. Анеуплоидные цитотипы ($2n=29, 30, 43-45$), а также единичные 63-хромосомные формы выявлены при культивировании потомства 28- и 42-хромосомных близнецовых растений [9].

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что внутривидовая морфологическая неоднородность нередко сопровождается кариологической изменчивостью, которая выявляется даже на ограниченных по площади фрагментах ареала. Это явление в особенности характерно для видов растений, характеризующихся широкой экологической амплитудой, обширными ареалами и сочетающих различные формы полового и бесполого размножения. Среди 62 исследованных нами видов кариологически изменчивыми оказались 14 [5-7]. Однако не исключено, что в действительности таких видов во флоре Беларуси значительно больше, поскольку пока исследован материал из немногих местообитаний. Виды, включающие эуплоидные хромосомные расы, представляют собой систематически сложные таксоны. Анализ макроморфологических признаков не выявил существенных различий между этими расами. Однако, несомненно, что различия в уровне пloidности отражаются на процессах онтогенеза и различных микроструктурных особенностях. Большинство (72,9%) исследованных видов полиплоиды, среди которых преобладают тетраплоиды.

Полученные нами данные – одна из составных частей общей кариологической информации по сем. Злаков. Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что проведенные исследования представляют собой лишь первичный этап дальнейшего более детального изучения этой систематической группы. Многие представители сем. Злаков являются ценными модельными объектами для углубленных биосистематических исследований, в которых кариологии отводится важная роль. Исследования в этом аспекте могут внести значительный вклад в построение естественных филогенетических систем, позволят познать закономерности формообразования как исходного этапа внутривидовой дифференцировки и становления новых видов.

Abstract. The paper shows the results of caryological research into polymorphic species of Belarus. The caryological variability of eu- and aneuploid type was found in some species. The data on research results based on the material from the other parts of the habitat are given. The significance of caryological research for studying forms of evolution and for natural phylogenetical systems construction is considered.

Литература

1. Е. Б. Алексеев, А. Н. Соколовская, Н. С. Пробатова, *Таксономия, распространение и числа хромосом овсяниц (*Festuca* L., *Poaceae*) флоры СССР*, 3. Секция *Festuca*: *F. tschujensis* – *F. beckeri*, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол., **93**, № 2 (1988), 90–99.
2. А. В. Бухтеева, *Кариосистематические исследования житняка гребневидного – *Agropyron cristatum* subsp. *pectinatum* (Bieb) Tzvel*, Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции / ВНИИ растениевод, **120** (1988), 83–89.

3. Э. Х. Гинзбург, Е. Я. Мирошниченко, *Полиморфизм числа хромосом *Poa pratensis* L. и его связь с биоморфологическими признаками*, Изв. Сиб. отд. Акад. наук СССР. Сер. биол. наук, **3**, № 15 (1977), 56–62.
4. В. Грант, *Видообразование у растений*, Москва, Мир, 1984.
5. С. А. Дмитриева, *Числа хромосом представителей семейства *Lamiaceae* и *Poaceae* флоры Белоруссии*, Ботан. журн., **70**, № 1 (1985), 128–130.
6. С. А. Дмитриева, В. И. Парфенов, *Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга (на примере Березинского биосферного заповедника)*, Минск, Наука и техника, 1991.
7. С. А. Дмитриева, *Кариология флоры Беларуси*, Дисс. д-ра биол. наук: 03.00.15 / Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси, Минск, 2000.
8. Н. Б. Железнова, Г. М. Осипова, В. В. Иноземцев, *Сравнительное изучение тетраплоидных и октоплоидных форм коостра безостого*, Науч.-техн. бюл. СО ВАСХНИЛ, **32** (1981), 23–29.
9. Е. Г. Жиров, *Цитозембриологическое изучение наследования диплоспории у *Poa palustris**, Цитология и генетика культурных растений: Сб. ст. / Под ред. Д. Ф. Петрова, Новосибирск, Наука, 1967, 184–201.
10. Е. Г. Жиров, *О причинах апомиксиса у *Poa*. Эволюционные аспекты*, Цитология и генетика культурных раст.: Сб. ст. / Под ред. Д. Ф. Петрова, Новосибирск, Наука, 1972, 243–250.
11. Г. В. Зуева, Н. Н. Егорова, *Особенности оплодотворения у ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.)*, Онтогенез гравянист. поликарпич. раст.: Сб. ст. / Под ред. И. К. Киршина и др., Свердловск, Изд-во Уральского гос. ун-та, 1979.
12. Е. Я. Мирошниченко, *Использование апомиксиса в селекции мятликов. 2. Числа хромосом и признаки апомиктических биотипов *Poa pratensis* L.*, Апомиктическое размножение и гетерозис: Сб. ст. / Под ред. Д. Ф. Петрова, Новосибирск, Наука, 1974, 169–184.
13. Е. Я. Мирошниченко, *Факультативно-псевдогамный апомиксис и кариологический полиморфизм в роде *Poa* L.*, Апомиксис у растений и животных: Тр. Биол. ин-та Акад. наук СССР, Новосибирск, Наука, **35** (1978), 224–236.
14. К. Т. Пашук, *Хромосомные числа видов субальпийского пояса Черногорья (Украинские Карпаты)*, Ботан. журн., **72**, № 8 (1987), 1069–1074.
15. Д. Ф. Петров, *Генетически регулируемый апомиксис*, Новосибирск, Изд-во Сибирск. отд. Акад. наук СССР, 1964.
16. М. А. Розанова, *О биологической изоляции и скрытых видах*, Ботан. журн., **25**, № 4–5 (1940), 304–309.
17. А. Н. Соколовская, Н. С. Пробатова, *Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. I*, Ботан. журн., **53**, № 12 (1968), 1737–1743.
18. А. Н. Соколовская, Н. С. Пробатова, *Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР*, Ботан. журн., **60**, № 5 (1975), 667–678.
19. С. Н. Сорокин, *Числа хромосом представителей семейства *Poaceae* европейской части СССР*, Ботан. журн., **76**, № 9 (1991), 1331–1332.
20. С. С. Хохлов, *Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений*, Успехи соврем. генетики, **1** (1967), 43–105.
21. *Хромосомные числа цветковых растений* / З. В. Болховских, В. Г. Гриф, О. И. Захарьева и др.; / Под ред. Ан. А. Федорова, Ленинград, Наука, 1969.
22. Н. Н. Цвелев, *Злаки СССР*, Под ред. Ан. А. Федорова, Ленинград, Наука, 1976.
23. Н. Н. Цвелев, *О некоторых видах *Koeleria Pers.* и происхождении *Koeleria grandis Bess. ex Gorski (Poaceae)**, Ботан. журн., **64**, № 7 (1979), 985–988.
24. Н. Н. Цвелев, *Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция*, Комаровские чтения, **37** (1987).
25. *Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae-Zygophyllaceae** / Н. Д. Агапова, К. Б. Архарова, Л. И. Вахтина; / Под ред. А. Л. Тахтаджяна, Санкт-Петербург, Наука, 1993.
26. F. Albers, *Cytotaxonomie und B-chromosomen bei *Deschampsia caespitosa* (L.) P.B. und verwandten Arten*, Beitr. Biol. Pflanzen, **48**, № 1 (1972), 1–62.

27. F. Albers, *Verlauf und dauer der Mikrosporo- und Mikrogametogenesen bei Arten der Gräser – Subtriben Aristaveninae und Airinae*, Beitr. Biol. Pflanzen, **54**, № 3 (1978), 353–374.
28. G. Fiorini, F. Migliella, A. Raschi et al., *Analisi cariológica di alcune popolazioni di Agrostis canina L. (Gramineae) dell'Italia centrooccidentale*, Inf. Bot. Ital., **24**, № 1–2 (1992), 32–38.
29. A. R. Beddows, *The inter- and intraspecific relationships of Holcus lanatus L. and H. mollis sensulato (Gramineae)*, Bot. J. Linnean Soc., **64** (1971), 183–198.
30. S. O. Björkman, *Chromosome studies in Agrostis. II.*, Hereditas, **40**, № 1–2 (1954), 254–258.
31. M. Borrilli, K. Jones, *Hexaploid Dactylis*, Nature, **190** (1961), 469–470.
32. C. C. Chen, C. C. Hsu, *Cytological studies in Taiwan grasse. (2). Chromosome numbers of some miscellaneous tribes*, Japan. J. Bot., **37**, № 10 (1962), 300–313.
33. A. Doroszewska, *An investigation on diploid and tetraploid forms of Dactylis glomerata L. ssp. woronowii (Ovczin.) Stebbins and Zoharg*, Acta Soc. Bot. Pol., **32**, № 1 (1963), 113–130.
34. A. Fernandes, M. Queiros, *Contribution a la connaissance cytotaxonomique des Spermatophyta du Portugal. I. Gramineae*, Bot. Soc. Brot., **43**, № 1 (1969), 20–140.
35. L. Frey, *Taxonomical studies on the genus Molinia Schrank. in Poland*, Fragm. Flor. et Geobot., **21**, № 1 (1975), 21–50.
36. L. Frey, *Cytotaxonomical studies on the genus Deschampsia P. B. sensu lato in Poland*, Fragm. Flor. et Geobot., **28**, № 2 (1982(1984)), 117–144.
37. L. Frey, *Taxonomy, karyology and distribution of selected genera of tribe Aveneae (Poaceae) in Poland: III Koeleria*, Fragm. Flor. et Geobot. Suppl., **2**, № 1 (1993), 251–278.
38. L. Frey, *Karyology of the genus Agrostis (Poaceae) – a review*, Fragm. Flor. et Geobot., **42**, № 2 (1997), 361–400.
39. L. Frey, Z. Mirek, M. Mizianty, *Contribution to chromosome numbers of Polish Vascular Plants*, Fragm. Flor. et Geobot., **23** (1977), 317–325.
40. J. Hedberg, *Cytotaxonomic studies on Anthoxanthum odoratum L. s. l. IV. Karyotypes, meiosis and the origin of tetraploid A. odoratum*, Hereditas, **64**, № 2 (1970), 153–175.
41. O. Hedberg, *Chromosome numbers of vascular plants from arctic and sub-arctic North America*, Ark. Bot., **6**, № 6 (1967), 309–326.
42. C. E. Jarvis, C. A. Stace, M. J. Wilkinson, *Typification of Festuca rubra L., F. ovina L. and F. ovina var. vivipara L., Watsonia (Gr. Brit.)*, **16**, № 3 (1987), 299–302.
43. K. Jones, *Cytotaxonomic studies in Holcus. I. The chromosome complex in Holcus mollis L.*, New Phytol., **57**, № 2 (1958), 191–210.
44. S. Kawano, *Biosystematic studies of the Deschampsia caespitosa complex with special referens to the karyology of Icelandic populations*, Bot. Mag. Tokyo, **79**, № 3 (1966), 293–307.
45. H. H. Kramer, *Morphological and agronomical variation in Poa pratensis L. in relation to chromosome numbers*, Journ. of the American Society of Agronomy, **39**, № 3 (1947), 181–191.
46. E. Lamade, S. Blaise, *Responses des cytotypes tetraploide et pentaploide de l'espece Holcus mollis L. appartenant a des stades differents d'une succession secondaire, a des variations de l'environnement*, Actes Colloq. biol. populat. Lyon. 4–6 Sept. 1986, Lyon, 1987, P. 678.
47. W. E. Lawrence, *Some ecotypic relations of Deschampsia caespitose*, Amer. J. Bot., **32**, № 3 (1945), 298–314.
48. A. Löve, D. Löve, *Chromosome numbers of Northern plant species*, Repts. Dep. Agric. Univ. Inst. Appl. Sci (Iceland), Ser. B., **3** (1948), 9–131.
49. C. P. Malik, P. T. Thomas, *Karyotypic studies in some Lolium and Festuca species*, Caryologia, **19**, № 2 (1966), 167–196.
50. M. Mizianty, *Biosystematic studies on Dactylis L. 2. Cytological differentiation of the genus in Poland*, Fragm. Flor. et Geobot., **36**, № 2 (1991), 301–320.
51. M. Mizianty, *Biosystematic studies on Dactylis (Poaceae). 3. Conclusions*, Fragm. Flor. et Geobot., **36**, № 2 (1991), 321–338.
52. A. Müntzing, *Mode of propagation and chromosomal peculiarities in Scotch material of Poa alpina*, Hereditas, **92**, № 2 (1980), 291–296.

53. C. Ojunsuren, B. Janko, *Karyotype investigations in Mongolian Agropyron cristatum (L.) Gaertn. populations. I. Variations of ploidy level and chromosome measurements*, Acta Bot. Hung., **31**, № 1–4 (1985), 181–188.
54. G. Romero, G. Blanca, *Contribucion al estudio cariosistemático del genero Agrostis L. (Poaceae) en la Peninsula Ibérica*, Bol. Soc. Brot., **61**, № 2 (1988), 81–104.
55. S. L. Rothera, A. J. Davy, *Polyploidy and habitat differentiation in Deschampsia caespitosa*, New. Phytol., **102**, № 3 (1986), 449–467.
56. J. Rychlewski, *Karyological studies on Nardus stricta L.*, Acta Biol. Cracov. Ser. Bot., **10**, № 1 (1967), 55–72.
57. M. Skalinska, *Cyto-ecological studies in Poa alpina L. var. vivipara L.*, Bull. Acad. Pol. Sci. et Lett. Ser. B. Sc. Nat., **1**, № 2 (1951), 253–283.
58. C. A. Stace, M. M. Ainscough, *Continuing addition to the gene-pool of the Festuca rubra aggregate (Poaceae: Poaeae)*, Plant Syst. and Evol., **147**, № 3–4 (1984), 227–236.
59. G. L. Stebbins, *Cytogenetics and evolution of the grass family*, Amer. J. Bot., **43**, № 10 (1956), 890–905.
60. G. L. Stebbins, D. Zohary, *Cytogenetic and evolutionary studies in the genus Dactylis. I. Morphology, distribution. and interrelationships of the diploid subspecies*, Univ. Calif. Publ. Bot., **31**, № 1 (1959), 39.
61. A. A. Sterk, H. J. Laak, *Over de variabiliteit van Molinia coerulea (L.) Moench in Nederland*, Gorteria, **6**, № 6 (1972), 95–103.
62. H. Teppner, *Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung Anthoxanthum*, Österr. Bot. Zeitschr., **118**, № 3 (1970), 280–292.
63. R. Walter, *Holcus mollis L. in Poland. II. Studies in the origin polyploid types*, Acta Biol. Cracov. Ser. Bot., **20** (1977), 113–131.
64. D. Zohary, U. Nur, *Natural triploids in the orchard grass Dactylis glomerata L. polyploid complex and their significance for gene flow diploid to tetraploid levels*, Evolution, **13**, № 3 (1959), 311–317.