



2. Митрофанова И. В. Соматический эмбриогенез и органогенез как основа биотехнологии получения и сохранения многолетних садовых культур. Киев : Аграрна наука, 2011. 344 с.
3. Крицкая Т. А., Кашин А. С. Использование метода культуры *in vitro* для сохранения некоторых редких и исчезающих кальцефильных видов растений Саратовской области // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2013. Т. 13, вып. 4. С. 65–73.
4. Вечернина Н. А. Сохранение биологического разнообразия редких, исчезающих видов, уникальных форм и сортов растений методами биотехнологии : дис. ... д-ра биол. наук. Барнаул, 2006. 325 с.
5. Romano A., Martins-Loução M. A. *In vitro* cold storage of cork oak shoot cultures // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. 1999. Vol. 59. P. 155–157.
6. Сидорович Е. А., Кутас Е. Н., Филиппеня В. Л. Влияние осмотических ингибиторов на сохранение жизнеспособности интродуцированных сортов *Vaccinium corymbosum* L. и *Vaccinium vitis-idea* L. в культуре *in vitro* // Докл. АН Беларуси. 1995. Т. 39, № 1. С. 63–66.
7. Fartais L., Strajeru S., Avramiuc M. Conservarea explantelor de cartof pe mediu cu inhibitor osmotic (Manitol) // Ser. Genet, Veg. si Anim. 1998. № 5. P. 231–236.
8. Красная книга Саратовской области : Грибы. Лишайники. Растения. Животные / Комитет охраны окружающей среды и природных ресурсов Саратов. обл. Саратов : Изд-во торг.-пром. палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.
9. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.
10. Бутенко Р. Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе : учеб. пособие. М. : ФБК-ПРЕСС, 1999. 160 с.
11. Митрофанова И. В., Ежов В. Н., Митрофанова О. В., Иванова Н. Н., Мовчан О. П. Создание в условиях *in vitro* коллекций ценного растительного генофонда в Никитском ботаническом саду – Национальном научном центре (Ялта, Украина) // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов : материалы междунар. конф., посвящ. 60-летию Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (Москва, 5–7 июля 2005 г.). М. : ГБС им. Н. В. Цицина РАН, 2005. С. 349–351.
12. Митрофанова И. В. Минимализация роста декоративных растений под воздействием химических факторов в культуре *in vitro* // Биология клеток растений *in vitro* и биотехнология : тез. докл. VIII междунар. конф. (Саратов, 9–13 сентября 2003 г.). Саратов, 2003. С. 202.
13. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15, № 13. P. 473–497.
14. Mc Cown B. H., Lloud G. Woody plant medium (WPM) – a revised mineral nutrient formulation for microculture of woody plant species // Hort. Sci. 1981. Vol. 16 P. 453.
15. Gamborg O. L., Evelegh D. E. Culture methods and detection of glucanases in cultures of wheat and barley // Can. J. Biochem. Canada : NRC Research Press, 1968. Vol. 46, № 5. P. 417–421.
16. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М. : Наука, 1984. 424 с.
17. Питательная среда для микроразмножения кальцефильных растений в культуре *in vitro* : пат. RU 2552174 C1 : МПК C12N5/00 (2006.1) / Крицкая Т. А., Блюднева Е. А., Кашин А. С. ; заявл. 18.02.2014.
18. Ветчинкина Е. М., Ширнина И. В., Ширнин С. Ю., Молканова О. И. Сохранение редких видов растений в генетических коллекциях *in vitro* // Вестн. Балт. гос. ун-та им. И. Канта. 2012. Вып. 7. С. 109–118.
19. Байбурина Р. К., Ахметова А. Ш., Миронова Л. Н., Шаяхметов И. Ф. Эмбриокультура тюльпанов // Вестн. Башкир. ун-та. 2007. Т. 12, № 4. С. 33–35.

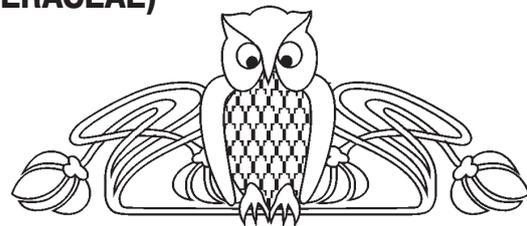
УДК 58.009

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ *CHONDRILLA* L. (ASTERACEAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

А. С. Кашин, Н. А. Петрова, А. О. Попова, И. В. Шилова

УНЦ «Ботанический сад» Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского
E-mail: kashinas2@yandex.ru

Нумерический анализ морфологической изменчивости в популяциях видов *Chondrilla* методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) показал, что из 7 видов рода, произрастающих на территории европейской части России, только *C. ambigua* обладает несомненным видовым статусом. С высокой бутстреп-



поддержкой разделяются между собой *C. juncea*, *C. latifolia*, *C. brevirostris* и смешанные популяции *C. juncea/graminea*, с одной стороны, и все популяции *C. graminea* и *C. acantholepis* – с другой. Однако в целом между собой эти виды слабо изолированы. Факторный анализ методом главных координат (PCO) дал сходные



результаты. Предполагается, что запутанная картина межвидовой изменчивости в секции *Chondrilla* обусловлена гибридными процессами на базе факультативного апомиксиса и/или отбором под давлением экотопических факторов.

Ключевые слова: *Chondrilla*, Asteraceae, виды, популяции, морфологическая изменчивость, таксономическая структура.

Morphological Variability in Populations of *Chondrilla* L. (Asteraceae) in European Russia

A. S. Kashin, N. A. Petrova, A. O. Popova, I. V. Shilova

The morphological variability in populations of *Chondrilla* was subject to the numerical analysis using the unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA). The study showed that out of the seven species of the genus found in European Russia, it is only *C. ambigua* that has the status of undoubted species. A distinct difference is observed between the two groups of populations: the first group comprising *C. juncea*, *C. latifolia*, *C. brevirostris*, and the mixed population of *C. juncea/graminea*; and the second group comprising the populations of *C. graminea* and *C. acantholepis*. In general, all the species are poorly isolated. The factor analysis using principal coordinate analysis (PCO) yielded similar results. It is assumed that a complex pattern of interspecific variability in *Chondrilla* is due to the hybridization by facultative apomixis and / or the selection impacted by the ecotopic factors.

Key words: *Chondrilla*, Asteraceae, species, population, morphological variability, taxonomic structure.

DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-1-80-90

Виды рода *Chondrilla* плохо изучены, как считается, прежде всего потому, что они поздно зацветают и плохо представлены в гербариях. В этой связи неоднократно указывалось на необходимость специального изучения изменчивости видов данного рода [1, 2]. Красноречивыми в этом отношении являются представления разных авторов о таксономической структуре рода. Так, *C. ambigua* Fisch. некоторые авторы считают не самостоятельным видом, а лишь разновидностью *C. juncea* var. *ambigua* Fisch. [3], хотя по последней системе рода эти виды относятся к разным под родам (*Brachyrhynchus* (Iljin) Leonova и *Chondrilla* L. соответственно) [4, 5]. *C. juncea* L., *C. graminea* Vieb. и *C. canescens* Kat. et Kir. одни авторы рассматривают как самостоятельные виды [2, 4–8], другие объединяют в один вид *C. juncea* L. [9–11], а ряд авторов относят сюда и *C. latifolia* M.B. в качестве *C. juncea* var. *latifolia* (M.B.) Koch, [3, 12], *C. glabrescent* в виде *C. juncea* ssp. *glabrescent* Iljin [12], *C. acantholepis* Boiss. в качестве *C. juncea* ssp. *acantholepis* (Boiss.) Takht. [13]. Наши наблюдения показывают, что на территории Саратовской области растения, по крайней мере, *C. juncea* L., *C. graminea* Vieb. и *C. canescens* Kat. et Kir. сосуществуют в виде смешанных популяций

и дают непрерывный спектр переходов признаков от одной крайней формы до второй. Правда, *C. graminea* обнаруживается фактически в местах обитания любой популяции *C. juncea*, в то время как растения *C. canescens* встречаются в местах обитания популяций *C. juncea* только в южных районах Саратовского Заволжья и на севере Саратовского Правобережья. Однако это может быть связано исключительно с тем, что ареал *C. canescens* ограничен с севера именно этими районами.

Вышеуказанный разброс мнений об объёме видов рода указывает на то, что подобная обнаруженной нами картина может быть свойственна и другим видам рода. В пользу этого говорит и исследование Р. В. Каришнева [14] по изменчивости растений *C. ambigua* Fisch. и *C. pauciflora* Lbd., в котором выявлено, что в контрастных условиях обитания среди растений *C. pauciflora* выделяются формы, по ряду признаков приближающиеся к форме *C. ambigua*, а в сходных условиях обитания и те и другие по морфотипу приближались друг к другу. Способы возникновения этих уклоняющихся от типичных форм, правда, автором не объяснены, хотя, по его мнению, гибридизация между этими двумя видами невозможна.

Известно, что в роде *Chondrilla* широко распространён гаметофитный апомиксис [15–18]. Чаще всего считают, что диплоидные виды рода являются половыми, а три- и тетраплоидные – апомиктичными [15–17], хотя некоторые исследователи полагают, что все без исключения виды рода являются апомиктичными [4, 5, 9]. Наши исследования 6 видов рода, обитающих в европейской части России, показали, что *C. juncea*, *C. graminea*, *C. canescens*, *C. brevirostris* и *C. latifolia* являются факультативно апомиктичными, в то время как *C. ambigua* – амфимиктичным видом [19]. Это однозначно указывает на то, что в пределах рода есть как факультативно апомиктичные, так и амфимиктичные виды.

Но как бы там ни было, распространение среди видов рода апомиктичных видов в любом случае усложняет его таксономическую структуру, размывает границы видов, как это имеет место во всех родах, в которых более или менее широко распространён гаметофитный апомиксис, и является, вероятно, одной из основных причин противоречивости представлений о таксономической структуре данного рода.

Исходя из вышеизложенного представляется весьма актуальным изучение биогеографических закономерностей изменчивости морфологических (прежде всего видоспецифичных) признаков у растений в популяциях видов *Chondrilla*.



В роде насчитывается около 30 видов, объединяемых в два подрода с четырьмя секциями. Географически он широко распространён, по крайней мере, во всех степных и пустынных районах Евразии и Северной Африки. Большая часть видов рода имеет обширные ареалы (не исключением является и один из половых видов – *Ch. ambigua*) [4, 5]. Во всяком случае один из апомиктичных видов (*Ch. juncea*) широко расселился в Австралии, Южной (Аргентина) и Северной Америке (Канада и США), демонстрируя чрезвычайно высокий инвазионный потенциал [17, 20]. Из них в пределах европейской части России произрастает 7 видов [4].

В данной работе представлены результаты исследований морфологической изменчивости этих семи видов рода в пределах юга европейской части России, прежде всего в Нижнем Поволжье. Шесть из них принадлежат к секции *Chon-*

drilla подрода *Chondrilla* (*C. juncea*, *C. graminea*, *C. brevirostris* Fisch. et Mey, *C. acantholepis*, *C. latifolia*, *C. canescens*) и один вид – к подроду *Brachyrinchus* (*C. ambigua*) [4, 5].

Материалы и методы

Исследования проводились в 2015 г. в 26 популяциях 7 видов из Астраханской, Волгоградской и Саратовской областей, Краснодарского края, Республик Калмыкия и Крым (рис. 1, табл. 1). В нумерическом анализе использованы по 30 образцов из каждой популяции каждого вида. Для целей анализа виды рассматривались как операциональные таксономические единицы (ОТЕ) (см. табл. 1). С целью наиболее широкого охвата изменчивости в пределах каждого вида каждая ОТЕ представлена набором образцов из разных популяций, произрастающих на большом расстоянии друг от друга.

Таблица 1

Места произрастания исследованных популяций видов *Chondrilla* L.

№	Обозначение ОТЕ	Вид	Место произрастания
1	ACA	<i>C. acantholepis</i>	Респ. Крым, окр. г. Коктебель
2			Респ. Крым, окр. г. Феодосия
3	JUN	<i>C. juncea</i>	Краснодарский край, Ейский р-н, окр. ст. Должанская
4			
5	ACA	<i>C. acantholepis</i>	Респ. Калмыкия, Яшкульский р-н, окр. пос. Хулхута
6	AMB	<i>C. ambigua</i>	
7			
8	BRE	<i>C. brevirostris</i>	Астраханская обл., Харабалинский р-н, окр. с. Вольное
9			Астраханская обл., Ахтубинский р-н, окр. с. Болхуны
10	GRA	<i>C. graminea</i>	Волгоградская обл., окр. г. Калач-на-Дону
11	LAT	<i>C. latifolia</i>	Волгоградская обл., окр. г. Калач-на-Дону
12			Волгоградская обл., окр. г. Камышин
13	JUN	<i>C. juncea</i>	Волгоградская обл., окр. г. Камышин
14	JUN-gr	<i>C. juncea / graminea</i>	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Садовое
15	CAN	<i>C. canescens</i>	Саратовская обл., Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка
16	JUN-gr	<i>C. juncea / graminea</i>	Саратовская обл., Калининский р-н, окр. г. Калининск
17			Саратовская обл., Аткарский р-н, окр. с. Приречное
18			Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. с. Поповка
19			Саратовская обл., Марковский р-н, окр. с. Волково
20			Саратовская обл., Балаковский р-н, окр. с. Кормежка
21			Саратовская обл., Б.-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка
22	JUN	<i>C. juncea</i>	Саратовская обл., Хвалынский р-н, гора Беленькая
23	GRA	<i>C. graminea</i>	
24	CAN	<i>C. canescens</i>	
25	JUN	<i>C. juncea</i>	
26	GRA	<i>C. graminea</i>	

Примечание. ОТЕ – операциональная таксономическая единица.

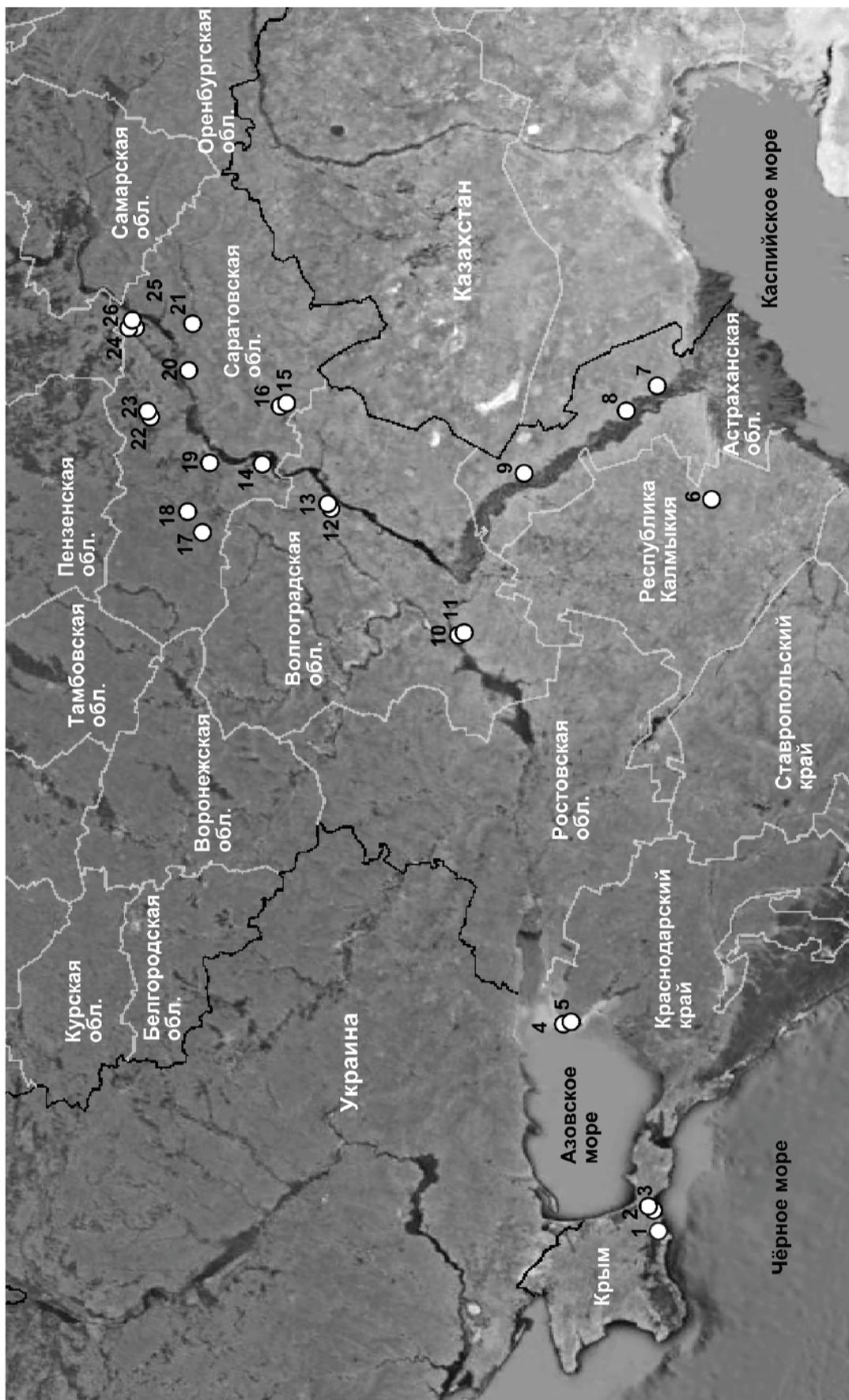


Рис. 1. Районы произрастания исследованных популяций видов *Chondrilla*; 1, 2, 5 – *C. acantholepis*; 3, 4, 13, 22, 25 – *C. juncea*; 6, 7 – *C. brevistrostris*; 10, 23, 26 – *C. graminea*; 11, 12 – *C. latifolia*; 14, 16–21 – *C. juncea / graminea*; 15, 24 – *C. canescens*



Для каждой популяции ОТЕ количественные признаки усреднялись для всех изученных образцов.

Учитывая, что, по крайней мере, в пределах Саратовской области *C. juncea* и *C. graminea* произрастают в смешанных популяциях, растения которых образуют непрерывный спектр переходов от одной крайней формы до другой, в большинстве местообитаний этих видов мы исследовали 30 случайно отобранных растений, понимая их как выборку из смешанных популяций *C. juncea / graminea*. Только в местообитаниях из Б.-Карабулакского и Хвалынского р-нов для анализа взяты крайние формы растений, по совокупности морфологических признаков близкие, с одной стороны, к *C. juncea*, а с другой – к *C. graminea*.

В табл. 2 перечислены изученные признаки вегетативных органов, соцветий и плодов, а также их возможные состояния. Всего для каждого образца каждой популяции было измерено 35 признаков: 17 количественных и 18 качественных. Качественным признакам присваивался балл согласно их состоянию. Так как у некоторых образцов отдельные признаки были недоступны для изучения (на момент изучения отсутствовали листья прикорневой розетки и т.п.), пропущенные значения кодировались в матрице данных как неизвестные («?»). Для каждой популяции рассчитывали среднее значение признаков, стандартное отклонение и ошибку среднего арифметического [21].

Таксономически значимыми при определении видов рода *Chondrilla* являются в первую очередь признаки семян и соцветий: размеры расширенной части семян, количество внутренних листочков обёртки; наличие или отсутствие щетинок на внутренних листочках обёртки, наличие или отсутствие чешуек коронки, бугорков на семянках. В табл. 2 таксономически значимые признаки помечены символом «*».

Факторный анализ методом главных координат (PCO) выполнен с помощью программы PAST 3.0. [22]. Метод главных координат предпочтен методу главных компонент как более подходящий для качественных параметров и работающий при наличии в матрице отсутствующих данных [23]. В качестве меры сходства использовали дистанцию Говера и индекс сходства РНО как наиболее приемлемые для анализа качественных признаков.

Кластерный анализ также проведен в программе PAST 3.0 методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA). Средняя таксономическая дистанция рассчитывалась с исполь-

зованием дистанции Говера с целью снижения эффектов разного масштаба измерений для разных признаков. Количество перестановок в бутстреп-тесте составило 1000.

Результаты и их обсуждение

В анализе методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) кофенетическая корреляция матрицы расстояний и полученного дерева была достигнута на уровне 0.97, что указывает на хорошее совпадение результатов с матрицей данных [23]. Аналогичные результаты кластерного анализа получены как при анализе признаков всех образцов по всем популяциям (не показано), так и при включении в анализ только средних значений по каждой популяции (рис. 2).

Анализ выявил две основных группы с уровнем связи 0.6 и высокой бутстреп поддержкой (индекс бутстрепа 100%) (I и II кластеры см. на рис. 2). Первый из них (I) с высокой бутстреп поддержкой (индекс бутстрепа 99%) подразделяется на два подкластера, один из которых включает образцы обеих популяций *C. brevirostris*, обеих популяций *C. latifolia*, всех четырех исследованных популяций *C. juncea*, всех шести смешанных популяций *C. juncea / graminea* и одной из двух популяций *C. canescens*. Ни один из указанных видов этого подкластера не выделяется при анализе методом невзвешенного попарного среднего. Второй подкластер кластера I включает образцы всех трёх популяций *C. graminea*, одной популяции *C. canescens* и всех трёх исследованных популяций *C. acantholepis*. В пределах этого подкластера с умеренной бутстреп поддержкой (индекс бутстрепа более 60%) разделяются между собой две популяции *C. graminea* из Б.-Карабулакского и Хвалынского р-нов Саратовской области, а также две популяции *C. acantholepis* из окр. г. Коктебель и Феодосия Республики Крым. Остальные не выделяются при анализе данным методом.

Таким образом, с высокой бутстреп поддержкой разделяются между собой *C. juncea*, *C. latifolia*, *C. brevirostris* и смешанные популяции *C. juncea / graminea*, с одной стороны, и все популяции *C. graminea* и *C. acantholepis* – с другой. Только две популяции *C. canescens* оказываются разделёнными между двумя этими подкластерами.

Второй кластер (II) включает образцы двух исследованных популяций *C. ambigua* с высокой бутстреп-поддержкой (индекс бутстрепа 100%).

Результаты факторного анализа всех изученных образцов по 35 признакам позволили выявить те же, что и при кластерном анализе,



Таблица 2

Признаки и их состояния, использованные в морфометрическом анализе видов *Chondrilla* L.

Анализируемый признак	Состояние признака
1. Цвет растения	1 – серый
	2 – серо-зелёный
	3 – зелёный
	4 – тёмно-зелёный
2. Количество боковых побегов первого порядка	шт.
3. Длина ножек корзинок*	мм
4. Характер опушения у листа (3 снизу)	1 – опушения нет
	2 – паутинистое
	3 – щетинистое
5. Расположение щетинистого опушения у листа (3 снизу)	1 – в верхней части по краю
	2 – по краю и снизу по средней жилке
6. Длина листа (3 снизу)	см
7. Ширина листа (3 снизу)	мм
8. Ширина листа (3 снизу) в выемке	мм
9. Наличие щетинистого покрова стебля	1 – отсутствует
	2 – лишь близ основания стебля
	3 – на всём стебле
10. Направление щетинок на стебле	1 – перпендикулярно стеблю
	2 – вниз отогнутые
	3 – вверх отогнутые
11. Густота щетинистого покрова стебля на вертикальном отрезке 6 мм	шт.
12. Длина щетинок	мм
13. Толщина щетинок	1 – волосовидные
	2 – грубые
14. Опушение корзинок*	1 – отсутствует
	2 – имеется
15. Диаметр бокового побега	мм
16. Количество цветков в корзинке*	шт.
17. Количество внутренних листочков обёртки*	шт.
18. Характер паутинистого опушения корзинок	1 – имеется
	2 – отсутствует
19. Щетинки по средней жилке внутреннего листочка обёртки*	1 – нет
	2 – есть
20. Характер щетинистого покрова внутренних листочков обёртки*	1 – отсутствуют
	2 – мелкие одиночные
	3 – короткие и редкие
	4 – длинные и густо расположенные жёсткие
21. Число щетинок по средней жилке внутреннего листочка обёртки*	шт.
22. Размер щетинок*	мм
23. Длина расширенной части семянки*	мм



Окончание табл. 2

Анализируемый признак	Состояние признака
24. Ширина расширенной части семянки*	мм
25. Наличие бугорков и чешуек на семянке *	1 – отсутствуют
	2 – есть бугорки
	3 – есть чешуйки
26. Расположение чешуек на расширенной части семянок*	1 – близ верхушки
	2 – на 1/4–1/3 длины от верхушки
27. Форма чешуек на расширенной части семянок*	1 – широкие и цельные
	2 – длинные цельные, налегающие друг на друга
	3 – мелкие и острые бугорки и чешуйки (верхние из которых довольно длинные)
	4 – трёхзубчатые
	5 – трёхлопастные
	6 – с глубокой и широкой выемкой посередине
28. Толщина носика*	1 – тонкий
	2 – толстоватый
	3 – толстый, короткий
29. Длина носика*	мм
30. Ширина носика*	мм
31. Наличие сочленения у носика*	1 – отсутствует (носик не обламывается)
	2 – слабо намечается (носик обламывается неправильно)
	3 – имеется
32. Утолщение носика*	1 – нет
	2 – слабое утолщение
	3 – выраженное булавовидное
33. Наличие коронки*	1 – коронка отсутствует или намечается в виде редких бугорков и мелких чешуек
	2 – коронка хорошо развита
34. Размер чешуек коронки*	мм
35. Характер, коронки (форма чешуек)*	1 – широкие, тупые
	2 – притуплено трёхзубчатые
	3 – трёхлопастные, с более развитой средней лопастью
	4 – широкие и короткие глубоко-трёхлопастные, с лопастями почти одинаковой длины (у отд. семянок чешуйки редуцированы до мелких бугорков)
	5 – цельные, заострённые
	6 – цельные, яйцевидные или продолговатые

Примечание. * – таксономически значимые признаки.

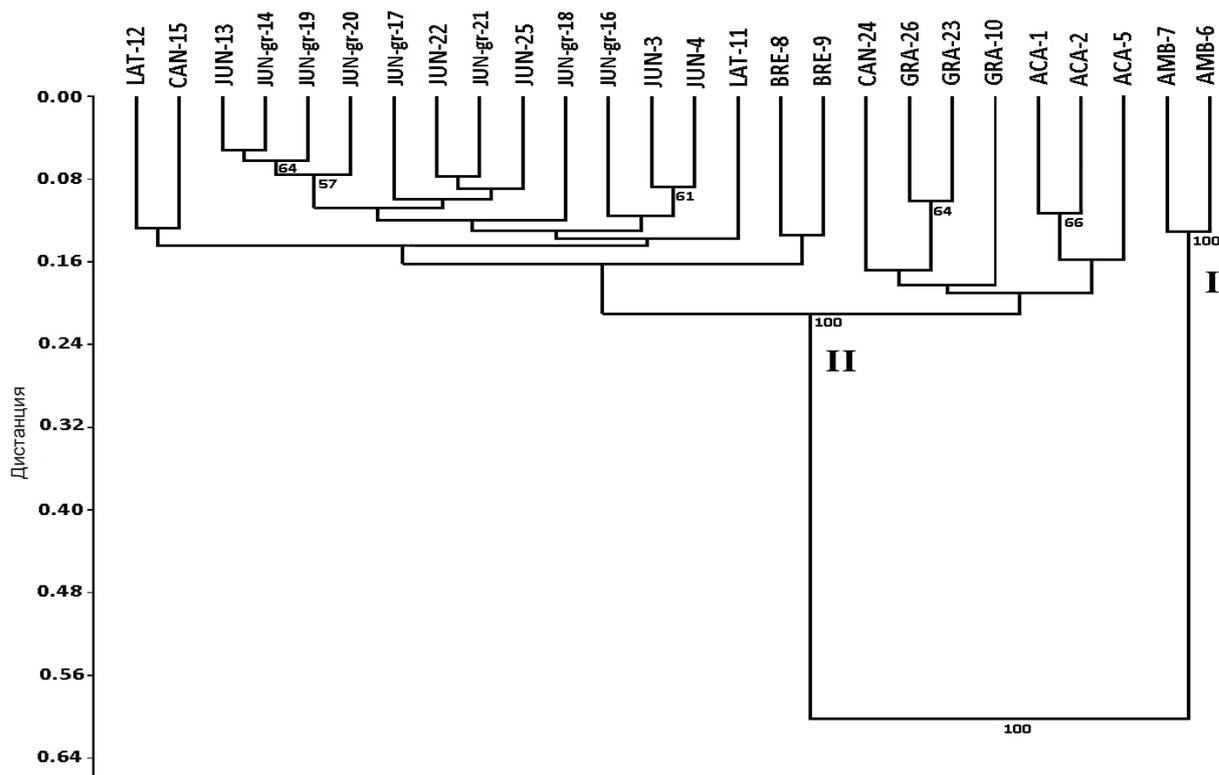


Рис. 2. Фенограмма изученных популяций видов рода *Chondrilla*, полученная при обработке матрицы морфологических признаков (см. табл. 1) методом невзвешенного попарного среднего. Способ объединения – дистанция Говера. Показаны значения бутстреп больше 50%

две отчетливо выраженные группы (рис. 3). При этом первая главная координата объясняет 25.7% вариаций в матрице данных, вторая – 6.3%. Наибольшие отрицательные значения факторной нагрузки (от -0.89 до -0.96) по первой главной координате имеют следующие параметры: длина и ширина расширенной части семянки, наличие бугорков и чешуек на семянке, расположение чешуек на расширенной части семянки, форма чешуек, длина, ширина и толщина носика семянки, наличие сочленения у носика, наличие коронки, размер чешуек коронки, характер коронки. По второй главной координате наибольшие отрицательные факторные нагрузки (от -0.90 до -0.93) имеют густота щетинистого покрова стебля, направление, длина и толщина щетинок. Таким образом, первая координата в большей степени отражает изменения растений по форме семянки, вторая – по характеру щетинистого опушения стебля.

В первую группу входят только образцы из двух популяций *C. ambigua*. Учитывая, что факторная нагрузка на вторую ось невелика, вертикальным разрывом облака на две части можно пренебречь. Вторая группа объединяет в себе представителей 6 видов секции *Chondrilla*.

Сходный результат даёт и факторный анализ, проведенный по 18 таксономически значимым морфологическим признакам корзинки и семянки (не показано).

Из рис. 3 видно, что несмотря на большой разброс, представители *C. brevirostris*, *C. acantholepis*, *C. graminea*, *C. canescens* тяготеют к периферии факторного пространства, центр которого занят в основном представителями *C. juncea*, *C. latifolia* и смешанных популяций *C. juncea* + *C. graminea*.

Исходя из этого мы дополнительно проанализировали методом главных координат на основе той же матрицы данных отдельно образцы шести видов секции *Chondrilla*, по 21-му таксономически значимому признаку (рис. 4). Первая главная координата объясняет 30.3% изменчивости в матрице данных, вторая – 10.5%. При этом диаграмма рассеяния в пределах данной секции находит четыре относительно несмешивающихся с образцами других таксонов группы, которые включают: а) *C. brevirostris*, б) *C. graminea*, в) *C. acantholepis*, г) образцы *C. juncea*, *C. latifolia*, *C. canescens*, смешанные популяции *C. juncea* / *graminea*. Эти таксоны практически полностью перекрываются по своим морфологическим при-

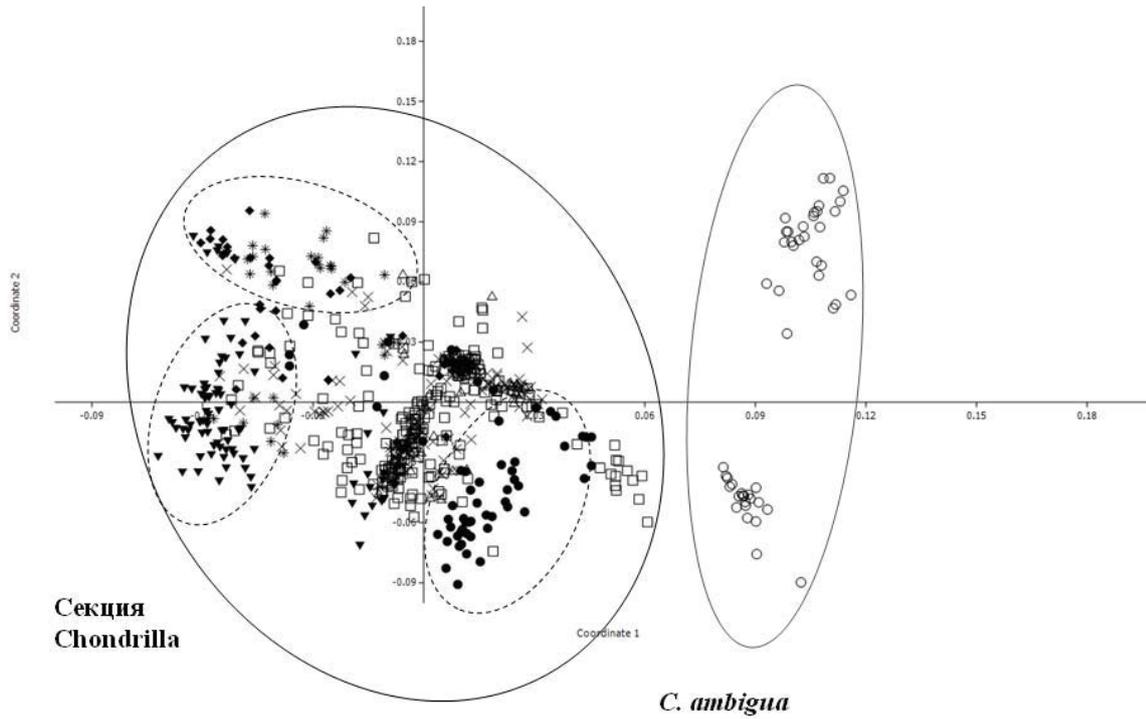


Рис. 3. Диаграмма рассеяния всех изученных представителей рода *Chondrilla* L. методом главных координат по 35 морфологическим признакам. В качестве меры сходства использована дистанция Говера: * – *C. acantholepis*; × – *C. juncea*; o – *C. ambigua*; • – *C. brevirostris*; ▼ – *C. graminea*; □ – *C. juncea/graminea*; ◆ – *C. canescens*

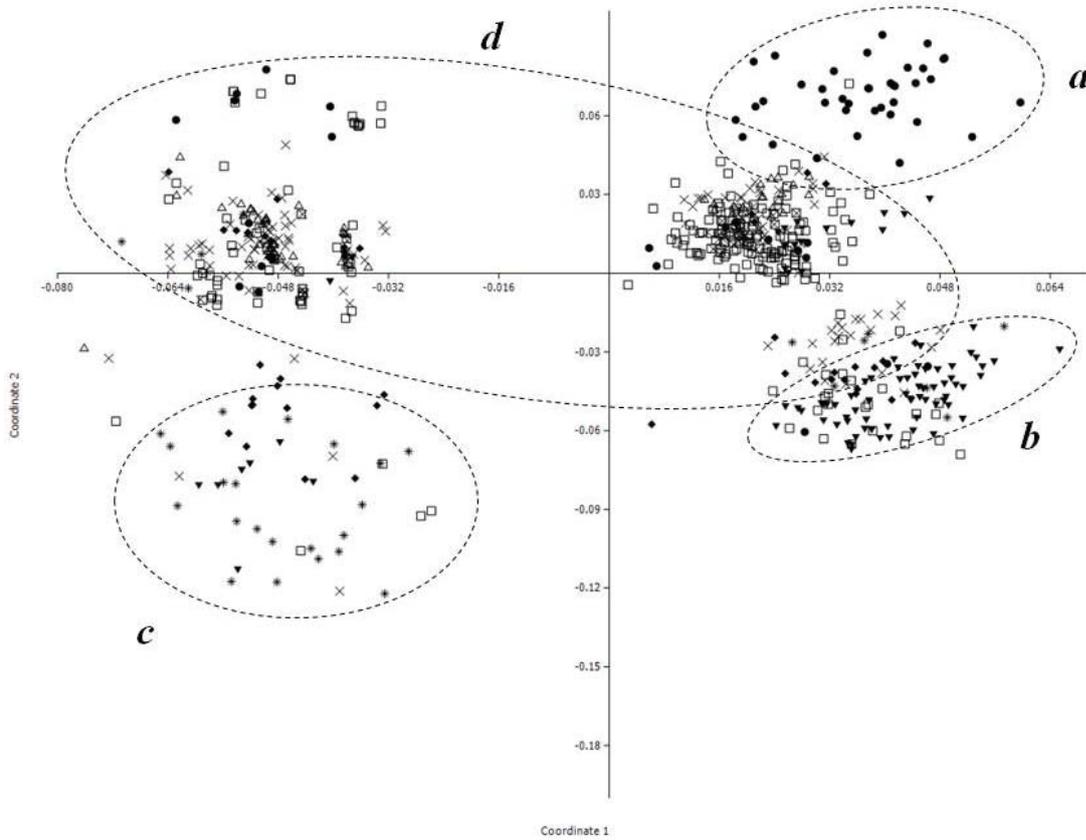


Рис. 4. Диаграмма рассеяния изученных представителей секции *Chondrilla* рода *Chondrilla* методом главных координат по 21 таксономически значимому признаку. В качестве индекса объединения использован Rho. Условные обозначения см. рис. 3



знакам. Из всех групп, на которые распадается облако рассеяния, наиболее четко обособлена группа, включающая *C. brevirostris*.

Таким образом, обоими использованными методами анализа выделяются два устойчивых кластера – один включает образцы из двух популяций *C. ambigua*, второй – образцы из популяций всех остальных исследованных видов, относящихся к секции *Chondrilla*. Эти данные поддерживают несомненную видовую самостоятельность *C. ambigua*, что согласуется с представлениями большинства авторов и противоречит представлениям некоторых других авторов [3]. В пользу самостоятельности этого вида говорят и принадлежность его к другому, нежели все остальные исследованные виды, подроду *Brachyrynchus* [4, 5], и то, что в отличие от остальных исследованных видов ему свойственно облигатно половое воспроизводство [19], препятствующее межвидовой гибридизации и способствующее сохранению единства структуры вида [24].

Во втором кластере существенной обособленностью по морфологическим признакам выделяется *C. brevirostris*, хотя отличия этого вида не являются стопроцентно неперекрывающимися, и один из методов (невзвешенного попарного среднего) показал слабую дифференциацию его от остальных видов секции *Chondrilla*, прежде всего от *C. latifolia* и *C. juncea*. Отметим, что исследованные популяции данного вида произрастают в местах отсутствия контакта с другими видами секции, что делает невозможным обмен генами между их генофондами. Это может быть одной из возможных причин его относительной морфологической обособленности. При этом, несмотря на то что *C. brevirostris* произрастает в непосредственной близости от популяций *C. ambigua*, поток генов со стороны последнего, вероятно, полностью отсутствует. Это подтверждает правильность вывода, сделанного в отношении видовой обособленности *C. ambigua*.

Для остальных исследованных таксономических единиц данной секции оба использованных метода анализа не поддерживают несомненность их видовой самостоятельности.

Метод невзвешенного попарного среднего с высокой поддержкой выделил в качестве объединённого подкластера *C. graminea* и *C. acantholepis* от остальных таксономических единиц секции, отнеся сюда, правда, и одну из популяций *C. canescens*. В то же время *C. graminea* и *C. acantholepis* внутри подкластера подразделились с низкой поддержкой. При этом подразделение популяций внутри каждого из этих видов более

существенное (с умеренной поддержкой), чем между самими таксономическими единицами. То же самое справедливо и в отношении разделения *C. juncea*, *C. latifolia* и смешанных популяций *C. juncea / graminea*.

Метод главных координат тоже не дал чёткого подразделения пяти таксономических единиц секции. При этом *C. graminea* и *C. acantholepis* по результатам данного анализа в большей степени оказались изолированными как друг от друга, так и от остальных таксономических единиц секции, в то время как образцы *C. juncea*, *C. latifolia*, *C. canescens* и смешанные популяции *C. juncea / graminea* вообще не подразделяются этим методом анализа.

Таким образом, по результатам исследования несомненна видовая самостоятельность *C. ambigua* и с меньшей вероятностью – *C. brevirostris*. *C. graminea* и *C. acantholepis* более обособлены друг от друга и от остальных таксономических единиц. Но в целом имеет место сложный характер отношений, по крайней мере, между пятью таксономическими единицами со сложной комбинацией таксономически значимых морфологических признаков в различных сочетаниях видоспецифичных вариантов. *C. juncea*, *C. latifolia*, *C. canescens* вообще не отделяются друг от друга ни одним из использованных методов, хотя по комплексу таксономически значимых признаков эти таксоны отличаются друг от друга существенно, чем, например, *C. juncea* и *C. graminea*.

По всей вероятности, два фактора определяют сложную таксономическую структуру внутри секции *Chondrilla*: 1) гибридизация и клоновый характер наследования в ряду поколений с участием воспроизводства путём апомиксиса; 2) экологическое подразделение. В пользу первого говорит то, что растения этих таксонов воспроизводятся путём факультативного апомиксиса [19] при существовавшей роли последнего в сохранении гибридных форм в ряду поколений [25–27]. В пользу второго говорит пространственное распределение их в биотопах: растения *C. latifolia* и *C. canescens* с характерным набором таксономически значимых признаков тяготеют к экотонным и лесным сообществам, в то время как *C. juncea*, *C. graminea* и *C. acantholepis* – к открытым степным или степным участкам. При этом мы фактически не наблюдали случаев изолированного обитания популяций той или иной таксономической единицы данной секции, за исключением *C. brevirostris*. В каждом местообитании имел место непрерывный ряд переходов от крайних форм с набором таксономически



значимых признаков одного таксона до таковых с набором таксономически значимых признаков другого таксона.

Пространственная удалённость популяций в большей степени сказывается на их морфологической обособленности друг от друга, чем таксономическая подразделённость популяций различных таксонов при их совместном произрастании.

Вышеизложенное приводит к заключению о том, что *C. juncea*, *C. graminea*, *C. acantholepis*, *C. latifolia* и *C. canescens* это даже не подвиды, а экоморфы или расы. Наши данные поддерживают мнение ряда авторов [3, 9–13] о видовой несамостоятельности этих таксонов. *C. juncea*, *C. graminea*, *C. acantholepis*, *C. latifolia* и *C. canescens*, скорее всего, следует считать синонимами с приоритетным названием *C. juncea*. Окончательный статус этих таксонов требует дополнительного уточнения с использованием, прежде всего, молекулярно-генетических методов анализа, в частности метода секвенирования ДНК.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-04-04087).

Список литературы

1. *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
2. *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.
3. *Талиев В. И.* Определитель высших растений Европейской части СССР. М.; Л. : Госиздат, 1928. 630 с.
4. *Леонова Т. Г.* Род Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора СССР. М. ; Л. : Наука, 1964. С. 560–586.
5. *Леонова Т. Г.* Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора Европейской части СССР. Т. 8. Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1989. С. 57–61.
6. *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы Европейской части СССР. М. ; Л. : Сельхозгиз, 1940. 824 с.
7. *Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С., Старикова В. В., Шустов В. С.* Определитель растений Среднего Поволжья. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 392 с.
8. *Губанов И. А., Кисилёва К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н.* Определитель сосудистых растений. М. : Изд-во МГУ, 1992. 400 с.
9. *Ильин М. М.* *Chondrilla* L. // Бюл. отд. каучуконосов. 1930. № 3. С. 1–61.
10. *Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И.* Конспект флоры Саратовской области. Саратов : ИЦ «Наука», 2008. 232 с.
11. *Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И.* Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов : ИЦ «Наука», 2008. 248 с.
12. Флора Юго-Востока Европейской части СССР / под общ. ред. Б. К. Шишкина. Вып. VI. *Pirolaceae – Compositae*. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. 484 с.
13. *Черепанов С. К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Рус. изд. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 992 с.
14. *Каришинева Р. В.* Изменчивость двух видов хондрилл (*Chondrilla ambigua* Fisch. и *C. pauciflora* Lbd.) // Бот. журн. 1932. Т. 17, № 4. С. 401–414.
15. *Bergman B.* *Chondrilla chondrilloides*, a new sexual *Chondrilla* species // Hereditas. 1952. Vol. 38, № 3. P. 367–369.
16. *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитозембриология покрытосеменных растений. М. : Наука, 1976. 507 с.
17. *Dijk P. J. van.* Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // Phil. R. Soc. Lond. B. 2003. Vol. 358. P. 1113–1121.
18. *Noyes R. D.* Apomixis in the Asteraceae: Diamonds in the Rough // Func. Plant Sci. and Biotechnol. 2007. Vol. 1 (2). P. 207–222.
19. *Кашин А. С., Попова А. О., Качанова Н. С., Угольников Е. В., Полякова Ю. А.* Некоторые параметры системы семенного размножения в популяциях видов *Chondrilla* L. Нижнего Поволжья // Бот. журн. 2015. Т. 100, № 8. С. 828–840.
20. *Gaskin J. F., Schwarzländer M., Kinter C. L., Smith J. F., Novak S. J.* Propagule pressure, genetic structure, and geographic origins of *Chondrilla juncea* (Asteraceae) : an apomictic invader on three continents // Amer. J. of Bot. 2013. Vol. 100 (9). P. 1871–1882.
21. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М. : Практика, 1999. 459 с.
22. *Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P. D.* PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № (1). P. 9.
23. *Rohlf F. J.* An empirical comparison of three ordination techniques in numerical taxonomy // Syst. Zool. 1972. Vol. 21. P. 271–280.
24. *Кашин А. С.* Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59, № 2. С. 171–191.
25. *Кашин А. С., Чернышова М. П., Сенников А. Н., Отъкало О. В., Титовец В. В.* Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella* : 1. Базовые таксономические виды // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 4. С. 25–38.
26. *Кашин А. С.* Геномная изменчивость, гибридогенез и возможности хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксисе // Успехи совр. биологии. 2000. Т. 120, № 1. С. 502–512.
27. *Кашин А. С., Залесная С. А., Киреев Е. А., Титовец В. В.* Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 2. Естественные межвидовые гибриды // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 3. С. 1–10.