

ORIGINAL ARTICLE

Morphological variability of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in Siberia

V.D. Shiposha^{1,2}, M.V. Olonova¹, Pilar Catalan^{1,2}, Isabel Marques², A.V. Agafonov³

¹Tomsk State University, Lenina, 36, Tomsk, 634050, Russia

E-mail: lera.forester@mail.ru, Tel.: +79528829924, Orcid: 0000-0002-9012-8627

²University of Zaragoza, Pedro Cerbuna, 12, Zaragoza, 50009, Spain

³Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaja, 101, Novosibirsk, 630090, Russia

Received: 17.01.2018. Accepted: 23.02.2018

Morphological traits of perennial rhizome *Brachypodium pinnatum* are investigated on the territory of Siberia. The species is heterogeneous morphologically and karyologically. Five qualitative features were revealed, which showed the greatest variability. In addition, based on a multivariate analysis of qualitative and quantitative traits, a correlation was established between morphological features and longitude and latitude of location. As a result of the studies, we found that the samples belong to one karyological race.

Keywords: *Brachypodium pinnatum*; morphology; karyological race; Siberia

Морфологическая изменчивость *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. на территории Сибири

В.Д. Шипоша^{1,2}, М.В. Олонова¹, Pilar Catalan^{1,2}, Isabel Marques², А.В. Агафонов³

¹Томский Государственный Университет, пр. Ленина, 36, 634050, Томск, Россия

E-mail: lera.forester@mail.ru, Тел.: +79528829924, Orcid: 0000-0002-9012-8627

²Университет Сарагосы, ул. Педро Сербунa, 12, Сарагоса, 50009, Испания

³Центральный Сибирский Ботанический Сад СО РАН

ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

Исследованы морфологические признаки многолетнего корневищного злака *Brachypodium pinnatum* на территории Сибири. Вид является неоднородным морфологически и кариологически. Выявлены пять качественных признака, которые показали наибольшую вариабельность. Кроме того, на основе многомерного анализа качественных и количественных признаков была установлена корреляция между морфологическими признаками и долготой и широтой местонахождения. В результате проведенных исследований обнаружено, что образцы принадлежат к одной кариологической расе.

Ключевые слова: *Brachypodium pinnatum*; морфология; кариологические расы; Сибирь.

Древний род *Brachypodium* P. Beauv. – один из наиболее примитивных злаков умеренной зоны, включающий как многолетники, так и однолетники. Род насчитывает по разным оценкам около 20 видов, произрастающих в субтропических и умеренно теплых районах Евразии и Северной Америки, а также в горных районах Центральной и Южной Америки, тропической Африки, Цейлона и Новой Гвинеи (Tzvelev, 1976). Наиболее богато он представлен в Средиземноморье (Catalan et al., 2014). Характерной особенностью рода является соцветие, представляющее собой

кисть с такими короткими веточками (0.5-2 мм), что на первый взгляд ее можно принять за колос. Детальное морфолого-анатомическое исследование и биогеографическое исследование рода было проведено Schipppmann (1991), однако исследование охватывает лишь европейскую часть континента, материал по Сибири там не представлен вовсе. Кариологически *Brachypodium* представлен как диплоидными, так и полиплоидными видами, а также их производными – аллополиплоидами, общее число хромосом также не велико $2n = 7, 9$. Это и другие качества делают *Brachypodium* удобной моделью для исследования эволюционных процессов не только злаков, но и однодольных в целом (Catalan, Olmstead, 1999; 2000; Catalan et al., 2014). При этом большинство исследователей фокусируется на изучении эволюции рода, филогении и видообразовании (Betekhtin et al. 2014; Catalan et al., 2016, Robertson, 1981; Wolny, Hasterok 2009; и др.), используя главным образом методы молекулярно-генетического анализа – надежного инструмента прямой оценки генотипических различий. Для рода в целом построено филогенетическое дерево и на основе теории коалесценции выдвинут ряд гипотез о времени и месте его диверсификации (Catalan et al., 2016).

На территории Сибири встречается только 2 вида этого рода: *B. sylvaticum* (Hudson) Beauv. и *B. pinnatum* (L.) Beauv. Они хорошо различаются морфологически по длине остей и пыльников, а также по эколого-климатическим характеристикам (Koroljuk et al., 2005; Zhukova et al., 2010) и географически (Peshkova, 1990). Особенно заметны различия ареалов на территории Сибири: *B. sylvaticum*, являясь третичным неморальным реликтом (Malyshev, Peshkova, 1984; Polozhij, Krapivkina, 1985), имеет на территории Сибири весьма ограниченное распространение, не продвигаясь в целом на восток дальше Красноярского края, и лишь единичные местонахождения отмечены в рефугиумах на территории Байкальской Сибири и Забайкалья (Shvetsova, 2002). *Brachypodium pinnatum* распространен в Сибири значительно шире: в районе Подкаменной Тунгуске он достигает почти 65° с.ш., встречаясь в Якутии по Алдану, и в районе р. Аргунь достигая 120° в.д. (Peshkova, 1990).

Исследование *B. pinnatum* представляет немалый интерес, поскольку он весьма неоднороден и морфологически, и кариологически. Внутри этого вида только на территории бывшего СССР Н.Н. Tsvelev (1976) выделил 3 подвида, различающихся по степени опушения различных частей растения. При этом известно, что *B. pinnatum* существует в виде нескольких хромосомных рас – диплоидной ($2n=16$ и 18), и тетраплоидной ($2n=28$) (Catalan et al., 2014). Не отмечается никакого соответствия между выделенными подвидами и цитотипами, тем не менее, детальное морфологическое исследование может выявить различия между кариологическими расами, и настоящая работа представляет собой попытку такой дискриминации.

Тщательный морфометрический анализ *B. pinnatum* на территории Польши был проведен Paszko (2007, 2008), начаты исследования и в Сибири (Shiposha, Catalan, 2015), однако проблемы структуры вида они пока не решили.

Идеи целостности (интегрированности) живых систем, выдвинутые сторонниками эпигенетической теории эволюции (Shmal'gauzen, 1938, 1968; Waddington, 1957) приобретают в настоящее время все больше сторонников. Как показали исследования Berg (1959, 1964), Rostova (2002) и других исследований, внутривидовая дивергенция затрагивает в первую очередь не сами признаки, а взаимоотношения между ними, так как в интегрированном комплексе каждый отдельно взятый комплекс признаков может изменяться лишь настолько, насколько это окажется допустимым в пределах имеющихся связей. Исследуя влияние стабилизирующего отбора на дивергенцию в роде *Veronica*, Berg с соавторами (1973), показали, что независимость от среды выражается прежде всего в стабильности размеров органа или его части, которые не изменяются, несмотря на разнообразие изменений условий обитания. Корреляции между признаками организма отражают эту независимость от внешних воздействий, и исследование ее изменений является важным этапом изучения морфологической изменчивости и микроэволюционных процессов. Для более наглядного представления корреляционного анализа используется метод корреляционных плеяд, предложенный Terent'ev (1959, 1961). Этот метод позволяет выявить группы признаков (плеяды), связанных друг с другом сильнее, чем с признаками других групп (Rostova, 2002, 2008). Метод корреляционных плеяд Terent'ev (1959, 1961), основанный на исследовании корреляций между признаками, позволяет не только сделать анализ самой структуры наблюдаемой изменчивости, но и сравнить эту структуру у разных объектов. Корреляции и корреляционные плеяды являются продуктами естественного или искусственного отбора и играют существенную роль в эволюционных преобразованиях (Zhelezov et al., 2009).

Brachypodium pinnatum – многолетний корневищный злак. Встречается в травянистых лесах, как хвойных, так и лиственных, на лесных полянах, открытых склонах, на суходольных лугах и в зарослях кустарников (Malyshev, Peshkova, 1984). Растет островками, на участке произрастания преобладает над другими видами. На территории Западной Сибири встречается в Тюменской области, Курганской, Омской, Томской, Новосибирской, Кемеровской областях, Алтайском крае, Республике Алтай. В Средней Сибири произрастает в Красноярском крае (Тунгусский, Хакасский, Верхнеенисейский флористические районы), Тувинская республика. В Восточной Сибири встречается в Иркутской, Читинской областях, Республиках Бурятия и Якутия (Malyshev, Peshkova, 1984; Peshkova, 1990).

По отношению к почвенному увлажнению *B. pinnatum* относится к сухолуговым видам, его оптимум по этому фактору составляет 61 балл по шкале Раменского, а по отношению к богатству/засолению почвы – требует довольно богатых почв. По этому фактору его оптимум составляет 11.5 баллов (Koroljuk et al., 2005). По экологической толерантности относится к гемизэвривалентным и гемизэврибионтным видам, то есть обнаруживает достаточно высокую толерантность. Индекс толерантности по 4 климатическим признакам составил 0.60 (Zhukova et al., 2010). Такие широкие адаптационные возможности вида позволяют предполагать и наличие микроэволюционных процессов, и сложную внутривидовую структуру.

В связи с этим были проведены детальные исследования морфологии вида на территории Сибири. Их цель: анализ морфологических признаков *B. pinnatum* для выявления возможных различий между диплоидной и тетраплоидной расами, уточнение географического распространения вида.

Материалы и методы

В работе были использованы как собственные материалы авторов, собранные в разные годы на территории Сибири, так и материалы Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (ТК). Морфометрические исследования и статистическая обработка полученных данных методами многомерного анализа являются инструментами для «построения гипотез» относительно отношений между отдельными объектами, их группами, а также структуры их изменчивости. (Rostova, 2008). Для оценки морфологического разнообразия *B. pinnatum* различных районов Сибири и выявления корреляций между отдельными признаками и их группами было отобрано 132 индивида из 80 популяций.

В результате анализа литературных данных было отобрано 30 количественных и 20 качественных макроморфологических признаков: Var1 – длина стебля от основания до соцветия; Var2 – число узлов; Var3 – длина листового влагалища второго сверху листа генеративного побега; Var4 – длина замкнутой части листового влагалища второго сверху листа генеративного побега; Var5 – длина пластинки второго листа генеративного побега; Var6 – его ширина; Var7 – длина язычка второго листа генеративного побега; Var8 – длина листового влагалища второго сверху листа вегетативного побега; Var9 – длина замкнутой части листового влагалища второго сверху листа вегетативного побега; Var10 – длина пластинки второго листа вегетативного побега; Var11 – его ширина; Var12 – длина язычка второго листа вегетативного побега; Var13 – длина соцветия; Var14 – число колосков в соцветии; Var15 – расстояние между первым и вторым колоском; Var16 – длина 4-го снизу колоска; Var17 – число цветков в колоске; Var18 – длина нижней колосковой чешуи; Var19 – ширина нижней колосковой чешуи; Var20 – число жилок нижней колосковой чешуи; Var21 – длина верхней колосковой чешуи; Var22 – ширина верхней колосковой чешуи; Var23 – число жилок верхней колосковой чешуи; Var24 – длина нижней цветковой чешуи; Var25 – ширина нижней цветковой чешуи; Var26 – число жилок нижней цветковой чешуи; Var27 – длина ости нижнего цветка; Var28 – длина верхней цветковой чешуи; Var29 – ее ширина; Var30 – длина пыльника; Var31 – опушение верхнего междоузлия стебля (Var31–Var38 представлены тремя состояниями: голые, шероховатые от коротких шипиков, опушенные короткими прижатыми волосками); Var32 – опушение среднего междоузлия; Var33 – опушение нижнего междоузлия; Var34 – опушение верхнего узла; Var35 – опушение среднего узла; Var36 – опушение нижнего узла; Var37 – опушение пластинки второго сверху листа генеративного побега; Var38 – опушение пластинки второго сверху листа вегетативного побега; Var39 – наличие/отсутствие ушек у влагалища второго сверху листа генеративного побега; Var40 – наличие/отсутствие ушек у влагалища второго сверху листа вегетативного побега; Var41 – форма верхушки язычка второго сверху листа генеративного побега (для Var41 и Var43 отмечается 2 состояния: обрезанная и закругленная); Var42 – опушение язычка второго сверху листа генеративного побега (Var42, Var44 – опушенные редкими волосками и густо опушенные короткими прижатыми волосками); Var43 – форма верхушки язычка второго сверху листа вегетативного побега; Var44 – опушение язычка второго сверху листа вегетативного побега; Var45 – опушение стержня соцветия (Var45, Var46, Var48 – Var50 – голые или опушенные); Var46 – опушения стержня колоска; Var47 – форма кончика колосковой чешуи (ость, короткий шипик, заострение); Var48 – опушение нижней колосковой чешуи; Var49 – опушение верхней колосковой чешуи; Var50 – опушение нижней цветковой чешуи). Исследование проводилось в лаборатории молекулярного и структурного анализа растений Биологического Института ТГУ, при помощи программно-аппаратного комплекса «SIAMSMesoPlant», включающего компьютер со специализированным программным обеспечением. Обработка полученных данных проводилась в программе STATISTICA 9 (StatSoft Inc.)

Результаты и обсуждение

Как известно, именно качественные признаки обычно маркируют эволюционные ветви, отражая генетическое сходство. Исследование качественных признаков показало, что только пять из них проявили изменчивость: Var37, Var41, Var42, Var43, Var44, остальные оказались константными и были исключены из дальнейшего анализа. При этом у признаков Var42 и Var44, у которых известно по 3 состояния, в исследованных образцах было обнаружено только по 2 состояния. Состояния указанных признаков встречались в разных частотах, но в основном, за исключением признаков Var37 и Var43, находились в приблизительном равновесии (рис. 1). Интересно то, что сибирский материал в целом отличается от европейского, исследованного Paszko (2007, 2008) на территории Польши. Согласно ее данным, у *B. pinnatum* признак характер поверхности стебля варьирует от голого до опушенного, с преобладанием опушенного, в то время как у всех сибирских особей по всему стеблю он был шероховатым от шипиков. Экземпляров с голым стеблем не было отмечено вообще. То же самое можно сказать и о характере поверхности колосковых и цветковых чешуй: у европейских образцов преобладали опушенные, но встречались и голые, в то время как среди сибирского материала экземпляров с голыми чешуйками обнаружено не было.



Рис. 1. Частоты состояний качественных морфологических признаков *Brachypodium pinnatum* на территории Сибири. Условные обозначения состояний признаков: белый – поверхность голая; серый – опушенная; черный – шероховатая от шипиков.

Различаются европейская и сибирская выборки и по форме язычка: если у польских растений преобладает обрезанный язычок (соотношение между обрезанным и тупым составляет 295: 25 (Paszko, 2007), то у сибирских оба состояния представлены приблизительно в равных долях – 68 : 64.

Анализ количественных признаков в целом по ареалу показал их относительно слабую изменчивость (табл. 1).

Таблица 1. Статистические параметры *Brachypodium pinnatum* на территории Сибири

Var	Min	Max	Средняя	Ошибка	Стандартное отклонение
Var 1	30.00	119.20	72.56754	1.701393	18.16590
Var 2	2.00	5.00	3.55263	0.062415	0.66641
Var 3	3.40	16.00	7.62807	0.167845	1.79209
Var 4	2.50	15.00	6.28421	0.165662	1.76878
Var 5	3.10	25.60	15.68158	0.579672	6.18921
Var 6	3.00	21.00	6.48421	0.184097	1.96561
Var 7	2.30	9.50	5.898246	0.122217	1.304925
Var 8	4.00	27.00	12.75789	0.541648	5.78322
Var 9	0.80	10.00	5.50702	0.176727	1.88692
Var 10	0.20	10.00	3.70000	0.159869	1.70694
Var 11	1.00	2.00	1.01316	0.009773	0.10434
Var 12	1.00	2.00	1.00877	0.008772	0.09366
Var 13	1.50	18.10	9.75351	0.237277	2.53343
Var 14	1.00	13.00	8.35088	0.160529	1.71398
Var 15	2.00	30.00	15.85965	0.447505	4.77804
Var 16	11.00	31.00	19.93860	0.384509	4.10544
Var 17	6.00	15.00	8.89474	0.201442	2.15081
Var 18	3.70	10.60	5.72544	0.107626	1.14913
Var 19	0.60	2.30	1.33053	0.025646	0.27383
Var 20	3.00	6.00	3.40351	0.050949	0.54398
Var 21	5.00	10.80	7.71140	0.096530	1.03066
Var 22	0.80	3.60	2.02982	0.055513	0.59272
Var 23	4.00	9.00	6.95614	0.048882	0.52192
Var 24	5.50	11.00	8.68509	0.088819	0.94833
Var 25	1.10	6.00	2.32368	0.058154	0.62092
Var 26	5.00	7.00	6.84211	0.040527	0.43271
Var 27	2.20	97.00	8.60789	0.794813	8.48628
Var 28	0.60	4.00	1.46404	0.041739	0.44565
Var 29	0.80	11.50	3.80965	0.153599	1.63999
Var 30	3.00	5.50	4.03421	0.030158	0.32200

Исследование гистограмм вышеназванных количественных признаков показало нормальное или близкое к нормальному распределение, что не позволяет предполагать разделение всего массива данных на 2 группы, соответствующие предположительно диплоидной и тетраплоидной расе. Для того, чтобы подтвердить это был предпринят анализ данных по методу главных компонент (ГК), который позволяет обнаружить в выборке различия по сумме количественных признаков.

Как видно из графиков рассеяния (рис. 2), включение географических координат (график В), не повлияло на общую картину распределения объектов в координатах I и II ГК. Это свидетельствует об отсутствии яркой географической закономерности в распределении отдельных морфотипов. Коэффициенты корреляции географических данных с I и II ГК также оказались очень низкими, в основном едва превышающими 0.1, и только между I ГК и широтой коэффициент корреляции составил 0.3677.

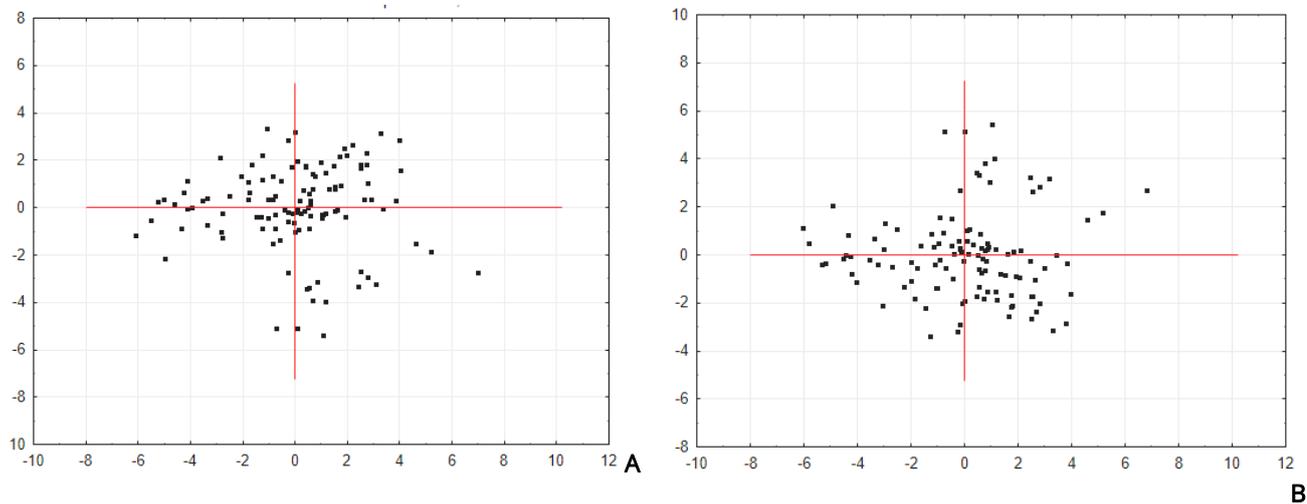


Рис. 2. Размещение исследованных объектов *Brachypodium pinnatum* в координатах I (ось X) и II (ось Y) главных компонент. А – без учета географических координат (I ГК – 19.39 % изменчивости, II ГК – 10.85 %). В – с учетом географических координат (I ГК – 18.59 % изменчивости, II ГК – 10.19 %).

Для выявления факторов, действующих на распределение объектов в пространстве ГК был предпринят факторный анализ. Он также позволяет существенно сократить число анализируемых факторов за счет преобразования многих переменных. Анализ ГК и факторный анализ позволяют оценить роль каждой переменной в формировании факторов. Опция `quartimqx raw` позволяет так развернуть матрицу, что дисперсии по новым осям максимизируются, что повышает различия между отдельными факторами и их структура становится более ясной.

Анализ структуры первых двух факторов показал, что I фактор в основном определяется высокими нагрузками, связанными с вегетативными признаками, а второй более связан с репродуктивными (табл. 2). Наибольшие корреляции с I фактором обнаруживают такие переменные, как Var4, Var9, Var1. Высокой, выше 0.65, была корреляция переменных Var3 и Var5. Наибольшую корреляцию с фактором II обнаружила переменная Var22 – ширина верхней колосковой чешуи. Достаточно высокая корреляция была еще у двух репродуктивных признаков – Var24 и Var28. Коэффициенты остальных признаков были ниже 0.6.

Таблица 2. Факторная структура признаков *Brachypodium pinnatum* на территории Сибири (значения коэффициентов ниже 0.65 опущены)

Переменная	Фактор I	Переменная	Фактор II
Var1	0,704993	Var22	0,725317
Var3	0,688166	Var24	0,656459
Var4	0,748818		
Var5	0,686650		
Var9	0,724372		
Var16	0,669197		

Анализ графика рассеяния, полученного в координатах I и II ГК, выявил некоторую неоднородность выборки, причем расхождение было главным образом вдоль ГК II, которая определяется наиболее важными генеративными признаками. Однако при ближайшем рассмотрении эта группа объектов оказалась сборной, состоящей из представителей различных популяций и тесно связанной с основным массивом. Кластерный анализ также не показал наличия четко дифференцированных групп. Таким образом, ни анализ главных компонент, ни кластерный анализ не выявили заметной морфологической дивергенции внутри сибирских популяций *B. pinnatum*, которая могла бы характеризовать разные кариологические расы.

Для выявления взаимосвязей между признаками и их группами, позволяющей оценить относительную детерминированность или независимость отдельных признаков, проведен корреляционный анализ. Таблица коэффициентов корреляций (табл. 3) и коррелограмм (рис. 3), графически отражающих плеяды и уровень связей между ними, позволяют выявить плеяды и оценить величину внутривплеядных и межплеядных связей.

Для выявления уровня связей между различными переменными, был использован непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r), который используется для выявления статистически значимой связи между двумя количественными показателями (Айвазян и др., 1968). Парное сравнение всех тридцати количественных признаков позволило количественно выразить и сравнить силу связей между признаками (табл. 3; значения менее 0.3, столбцы и строки, не содержащие коэффициентов, опущены). Для удобства сравнения коэффициенты $r < 0.3$ были опущены. При этом для проверки гипотезы о географической изменчивости признаков были дополнительно вычислены

коэффициенты r географических параметров – широты и долготы местонахождений – с морфологическими признаками (в коррелограммах и таблице 3 отображены результаты, полученные только для морфологических признаков). Из таблицы 3 следует, что внутригрупповые связи (внутри групп вегетативных и репродуктивных признаков) более тесные, чем межгрупповые, причем среди вегетативных признаков связи были более сильными – коэффициенты корреляции между десятью признаками превышали 0.5, при этом коэффициент r между Var6 (длина листового влагалища второго сверху листа вегетативного побега) и Var7 (длина его замкнутой части) составил 0.8351, между Var3 (длина листового влагалища второго сверху листа генеративного побега) и Var4 (длина замкнутой части листового влагалища второго сверху листа генеративного побега) коэффициент r превысил 0.823, а между Var3 и Var5 (длина пластинки этого листа) составил 0.7377. Среди исследованных генеративных признаков связи в целом были более слабые. Так, коэффициент r всего четырех пар превышал 0.5, а самое высокое значение $r = 0.7406$ наблюдалось между Var18 (длина нижней колосковой чешуи) и Var21 (длина верхней колосковой чешуи). Межгрупповые связи не так существенны, значение r между признаками в основном находилось в диапазоне 0.3–0.4 и не превышало 0.47. Если анализ главных компонент с учетом всех включенных признаков не выявил влияния географического положения на распределение объектов, то анализ корреляции отдельных признаков с широтой и долготой показал наличие биологически значимых корреляций между высотой растения и долготой, а также между широтой и длиной пластинки второго листа вегетативного побега, а также широтой и длиной закрытой части влагалища этого листа (r , соответственно, 0.33, 0.35 и 0.33).

Из таблицы 3 и рисунка 3 видно, что уже на уровне $r > 0.5$ признаки естественным образом разбились на три плеяды. Помимо ожидаемого расхождения вегетативных и генеративных признаков, на этом уровне вычленяется плеяда, отражающая признаки соцветия. Эти плеяды сохраняются на уровне $r > 6$, но на этом уровне сохраняются уже только связи между признаками, характеризующие колосок в целом – длина 4-го снизу колоска и число цветков в нем. На уровне $r > 7$ у вегетативных признаков сохраняются связи только между колосковыми чешуями, а плеяда вегетативных признаков распадается на две, отражающих признаки листьев вегетативных и репродуктивных побегов. На уровне $r > 8$ остаются только связи между длиной листовых влагалищ побегов и длиной замкнутой части этих влагалищ.

Таблица 3. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (r) (столбцы и строки, не содержащие коэффициентов, опущены)

Var	1	2	3	4	5	6	7	8	9	12	13	15	16	18	20	21	22	24	25	28	29	
1																						
2	0,429																					
3	0,441	0,404																				
4	0,375	0,431	0,823																			
5	0,507	0,403	0,737	0,649																		
6	0,368			0,373																		
7	0,393		0,333	0,326		0,835																
8	0,322																					
9	0,427	0,438	0,534	0,643	0,692																	
10						0,380	0,396	0,550														
11						0,648																
13	0,309								0,325													
15					0,391				0,338	0,365												
16	0,416			0,352	0,367	0,365			0,456	0,531	0,467											
17			0,306	0,309					0,313							0,692						
18														0,319								
19	0,377	0,317			0,345				0,468	0,334												
21														0,417								
22										0,319	0,394											
24	0,329									0,326	0,300	0,459	0,375		0,508	0,331						
25																0,452	0,335					
26																	0,311					
27								-0,39		0,378												
28																0,321	0,418					
29															0,389	0,350		0,333	0,410			

Наиболее независимыми признаками, как и ожидалось, оказались длина пыльников (Var30) и длина язычка (Var11 и Var12). При этом длина язычка вегетативного побега все же слабо коррелировала с шириной нижней колосковой чешуи, а у вегетативного побега корреляции с другими признаками не превышали порогового значения 0.3. Наиболее детерминированными, тесно связанными с другими признаками, оказалась длина колоска, которая на уровне $r > 4$ связывала, как вегетативные органы, такие как высота побега и ширину листовой пластинки генеративного побега, так и генеративные, такие как длина и густота соцветия, число цветков в колоске, длина нижней и верхней колосковых чешуй.

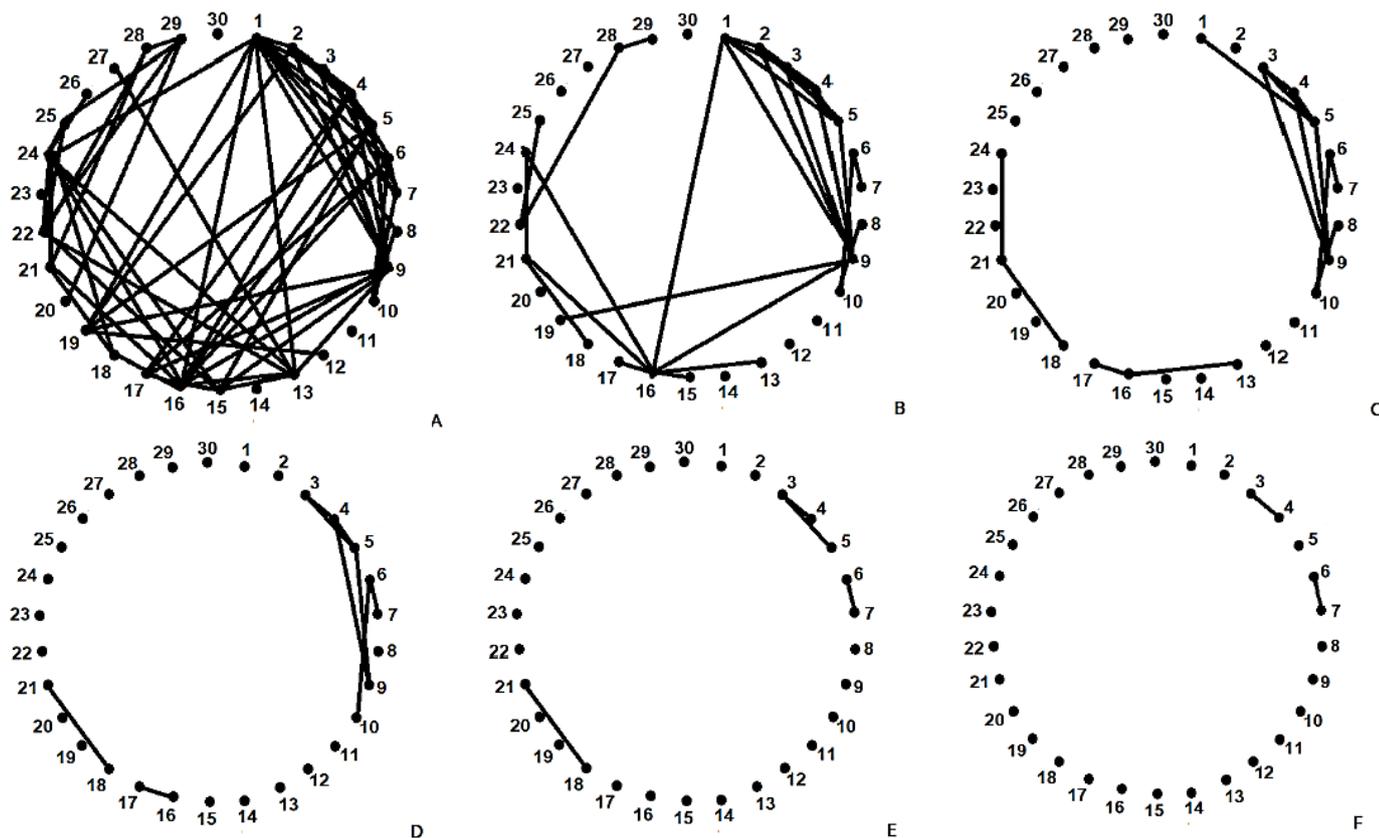


Рис. 3. Корреляции между морфологическими признаками *Brachypodium pinnatum* на территории Сибири. (A – $3 \leq r < 4$; B – $4 \leq r < 5$; C – $5 \leq r < 6$; D – $6 \leq r < 7$; E – $7 \leq r < 8$; F – $r \leq 8$)

Выводы

Проведенные предварительные исследования морфологической изменчивости *B. pinnatum* на территории Сибири не выявили ожидаемой морфологической дивергенции, сопровождающей разделение на кариологические расы. Возможно, однако, что все исследованные образцы относятся к одной кариологической расе. Структура корреляций морфологических признаков вида на территории Сибири показала, что наиболее независимыми признаками являются длина пыльников и длина язычка. Для более детального исследования *B. pinnatum* планируются сравнение структуры корреляций сибирских и европейских популяций, а также кариологические и молекулярно-генетические исследования.

Благодарности

Авторы благодарят куратора Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (ТГУ) за предоставленную возможность работы с коллекциями. Гербарий МГУ. Исследования поддержаны грантами РФФИ (№ 13-04-01715, 16-04-01605, 17-34-50163, 18-34-00901), и Научным фондом Д.И. Менделеева Томского государственного университета.

References

- Ajvazjan, S. A., Buhstaber, V.M., Enjukov, I.S., Meshalkin, L.D. (1989) Prikladnaja statistika: Klassifikacii i snizhenie razmernosti: Spravochnoe izdanie. S. A. M.: Finansy i statistika (in Russian).
- Betekhtin, A., Jenkins, G., Hasterok, R. (2014) Reconstructing the evolution of *Brachypodium* genomes using Comparative Chromosome Painting. PLoS ONE, 9(12). doi: [10.1371/journal.pone.0115108](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115108).
- Berg, R.L. (1964). Korreljacionnye plejady i stabilizirujushhij otkor. Primenenie matematicheskikh. metodov v biologii, 3, 23-60 (in Russian).
- Berg, R.L. (1959). Jekologicheskaja interpretacija korreljacionnyh plejad. Vestnik Leningradskogo universiteta, 9(2), 142-152 (in Russian).

- Berg, R.L., Kalinin, O.M., Kolosova, L.D. (1973) Sopostavlenie vnutrividovoj i mezovidovoj izmenchivosti u veronik (Veronica). Zhurnal obzhej bioogii., 34(2), 216-226 (in Russian).
- Catalán, P., Kellogg, E.A., Olmstead, R.G. (1997). Phylogeny of Poaceae subfamily Pooideae based on chloroplast ndhF gene sequencing. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 8, 1-18. doi: [10.1006/mpev.1997.0416](https://doi.org/10.1006/mpev.1997.0416).
- Catalán, P., Olmstead, R.G. (2000). Phylogenetic reconstruction of the genus *Brachypodium* P. Beauv. (Poaceae) from combined sequences of chloroplast ndhF gene and nuclear ITS. *Plant Systematics and Evolution*, 220, 1-19. doi: [10.1007/BF00985367](https://doi.org/10.1007/BF00985367).
- Catalán, P., Chalhoub, B., Chochois, V., Garvin, D.F., Hasterok, R., Manzaneda, A.J., Koroljuk, A.Ju., Troeva, E.I., Cherosov, M.M., Zaharova, V.I., Gogoleva, P.A., Mironova, S.I. (2005). Jekologicheskaja ocenka flory i rastitel'nosti Central'noj Jakutii. Jakutsk.
- Catalán, P., López-Alvarez, D., Díaz-Pérez, A., Sancho, R., López-Herranz, M.L. (2016). Phylogeny and evolution of the genus *Brachypodium*. In Vogel J (ed.). *Genetics and genomics of Brachypodium*. 9-38. Series Plant Genetics and Genomics: Crops Models. Springer. doi: [10.1007/7397_2015_17](https://doi.org/10.1007/7397_2015_17).
- Malyshev, L.I., Peshkova, G.A. (1990). Flora Sibiri. Novosibirsk: Nauka (in Russian).
- Malyshev, L.I., Peshkova, G.A. (1984). Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbajkal'e i Zabajkal'e). Novosibirsk: Nauka (in Russian).
- Mur, L.A.J., Pecchioni, N., Rasmussen, S.K., Vogel, J.P., Voxeur, A. (2014). Update on genomics and basic biology of *Brachypodium*. *Trends in Plant Science*, 19, 414-418. A doi: [10.1016/j.tplants.2014.05.002](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.05.002)
- Paszko, B. (2008). The Variability of natural populations of *Brachypodium pinnatum* and *B. sylvaticum* based on morphological features. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 77(3), 255-262.
- Paszko, B. (2007). The differing characteristics of *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv. and *B. sylvaticum* (Huds.) P. Beauv. *Biodiv. Res. Conservation*, 5(8), 11-16.
- Peshkova, G.A. (1990). Flora Sibiri, rod *Brachypodium*. T.2. Novosibirsk: Nauka.
- Polozhij, A.V., Krapivkina, Je.D. (1985). Relikty tretichnyh shirokolistvennyh lesov vo flore Sibiri. Tomsk: Izdatelstvo Tomskogo universiteta (in Russian).
- Robertson, I.H. (1981). Chromosome numbers in *Brachypodium* Beauv. (Gramineae). *Genetica*, 56, 55-60. doi: [10.1007/BF00126930](https://doi.org/10.1007/BF00126930).
- Rostova, N.S. (2002). Korreljicii: struktura i izmenchivost'. SPb: Izdatelstvo Saint-Petersburg University. (in Russian)
- Rostova, N.S. (2008). Korreljacionnyj i mnogomernyj analiz; primenenie v populjacionnyh issledovanijah. Sovremennoe sostojanie i puti razvitija populjacionnoj biologii. Materialy Vserossijskogo populjacionnogo seminaru. Izhevsk (in Russian).
- Schippmann, U. (1991). Revision der europäischen Arten der Gattung *Brachypodium* Palisot de Beauvois (Poaceae). Boissiera.
- Shiposha, V.D., Catalan, P. (2015). Anatomico-morfologicheskaja izmenchivost' *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. na territorii Sibiri. Problemy izuchenija rastitel'nogo pokrova Sibiri. Materialy V Mezhdunarodnoj nauchnoj konferencii, posvjashhennoj 130-letiju Gerbarijaim. P.N. Krylovai. Tomsk (in Russian).
- Shmal'gauzen, I.I. (1968). Faktory jevoljucii. Moscow: Nauka (in Russian).
- Shmal'gauzen, I.I. (1938). Organizm kak celoe v individual'nom i istoricheskom razvitii. Moscow: Leningrad (in Russian).
- Shvetcova, N.E. (2002). Krasnaja kniga Respubliki Burjatija. *Brachypodium sylvaticum*. Bojkov T.G. (red.). Novosibirsk: Nauka (in Russian).
- STATISTICA, StatSoft Inc. (data analysis software system), version 9. Available from: <http://www.statsoft.com/>.
- Terent'ev, P.V. (1961). Sistematika roda zhaba s biometricheskoj točki zrenija. Vestnik Leningradskogo universiteta. Seria biologija, 3(5), 27-44.
- Terent'ev, P.V. (1959). Metod korreljacionnyh plejad. Vestnik Leningradskogo universiteta, 9, 137-141 (in Russian).
- Tsvelev, N.N. (1976). Zlaki SSSR. Leningrad: Nauka (in Russian).
- Waddington, C.H. (1957). Strategy of genes. London.
- Wolny, E., Hasterok, R. (2009). Comparative cytogenetic analysis of the genomes of the model grass *Brachypodium distachyon* and its close relatives. *Annals of Botany*, 104, 873-881. doi: [10.1093/aob/mcp179](https://doi.org/10.1093/aob/mcp179)
- Zheleznov, A.V., Zheleznova, N.B., Burmakina, N.V. (2009). Ocenka stepeni divergencii korreljacionnyh struktur razlichnyh sistematičeskikh kategorij na primere *Amaranta* (*Amaranth* L.) Sel'skohozjajstvennaja biologija, 1, 50-53 (in Russian).
- Zhukova, L.A., Dorogova, Y.A., Turmuhametova, N.V. et al. (2010). Ecological indicator values and methods of analysis of ecological diversity of plants. Yoshkar-Ola: Mari State University (in Russian).

Citation:

Shiposha, V.D., Olonova, M.V., Pilar Catalan, Isabel Marques, Agafonov, A.V. (2018). Morphological variability of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in Siberia. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 983-990.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License