Ukrainian Journal of Ecology

*Ukrainian Journal of Ecology,* 2017, 7(4), 277–289, doi: 10.15421/2017_117

*ORIGINAL ARTICLE*

# Population variability of *Stipa capillata* L. in the Altai Region

**P.D. Gudkova[1,2], M.V. Olonova[1], R.S. Romanets[1], I.Yu. Boyko[2]**

*[1]Tomsk State University, Tomsk, Russia*
*[2]Altai State University, Barnaul, Russia*
*Altai State University, Lenin Ave., 61, Barnaul, 656049, Russia. Tel: 89609517141.*
*E-mail:* PDGudkova2017@yandex.ru
*Tomsk State University, Lenin Ave., 36, Tomsk, 634050, Russia. E-mail:* olonova@list.ru
***Submitted: 16.10.2017. Accepted: 02.12.2017***

The genus Stipa in the Altai territory is represented by 12 species (Lomonosova, 2003, Silanteva, 2013, Gudkova et al., 2015). *Stipacapillata* L., which belongs to the *Leiostipa* Dumor. section, is one of the most widespread species of this genus. Besides *S. capillata,* two more species of this section – *S. praecapillata* Alech. and *S. Baicalensis* Roshev. occur on the territory of the region. However, they both have a very limited distribution: the first is represented by single finds in Klyuchevsky, Kuryinsky, Pospelikhinsky and Rubtsovsky districts of Altay, and the latter one occurs only in Charyshsky district. Thus, in the territory of the region there is a unique opportunity to study the population variability of *S. capillata*, as in other regions it often grows together with closely related species and hybridizes with them (in the west with *S. sareptana* A. Beck., and *S. praecapillata* Alech., and in the south and east - with *S. grandis* P. Smirn, *S. krylovii* Roshev and *S. baicalensis*.
The problem of the volume and boundaries of *S. capillata* L. is caused by its wide distribution from Spain to Yakutia and high polymorphism. Many authors accepted the different limits of variability in the characteristics of *S. capillata,* which makes it difficult to define this taxon, for instance, in almost all the floristic revisions the authors suggest, that the node of generative shoot is hidden by the leaf sheathes because of the leaf sheath is longer than the internode, and only N.N. Tsvelev (Tzvelev, 1976) and H. Freitag (Freitag, 1985) admit that a node within this species can be exposed.
The purpose of our study was to research the population variability of *S. capillata* on the territory of the Altai in order to specify the limits of its features variation. 242 individuals of *S. capillata* belonging to 11 populations were involved in the analysis. The paper presents the result of statistical analysis by 26 quantitative and 2 qualitative features. A description of the lemma ultrastructure is also given. On the basis of the analysis, a refined morphological description of the species is given and the limits of variability of characteristics are indicated. It has also been established that some individuals with trichomes up to 0.15 mm on the tip of lemma, as well as individuals with closed nodes can be found within S. capillata species. It rejects the morphological pattern, accepted for *S. capillata* earlier. Despite the significant broadening of the boundaries of the variability of the signs, morphological differentiation was not revealed. All objects included in the analysis form a single cluster and belong to one general population. Also, the article provides information on the ecologo-cenotic association and distribution of this species based on the revision of herbarium collections stored in AA, BM, E, GAT, K, KAS, KRA, KUZ, LE, M, MW, MHA, TK, NS, NSK, UPS.
**Keywords**: Altai Region; *Stipa capillata;* population; morphology; variability

# Популяционная изменчивость *Stipa capillata* L. на территории Алтайского края.

**П.Д. Гудкова[1,2], М.В. Олонова[1], Р.С. Романец[1], И.Ю. Бойко[2]**

*[1]Томский государственный университет, Томск, Россия*
*[2]Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия*

Род *Stipa* в Алтайском крае представлен 12 видами. Одним из самых широко распространённых видов данного рода является *S. capillata*L., который относится к секции *Leiostipa* Dumor. На территории края произрастают еще два вида этой секции – *S. praecapillata* Alech. и *S. baicalensis* Roshev., однако они имеют очень ограниченное распространение: первый представлен единичными находками в Ключевском, Курьинском, Поспелихинском и Рубцовском районах, а последний – только в Чарышском.
Таким образом, на территории края есть уникальная возможность изучить популяционную изменчивость данного вида, так как в других регионах он часто произрастает совместно с близкородственными видами и гибридизирует с ними (на западе со *S. sareptana*A.Beck., и *S. praecapillata* Alech., а на юге и востоке – со *S. grandis* P. Smirn, *S. krylovii* Roshev и *S. baicalensis*.
Проблема границ и объема *S. capillata*L. так же обусловлена его широким распространением от Испании до Якутии и высоким полиморфизмом. Многие авторы указывают различные пределы изменчивости признаков *S. capillata*, что затрудняет определение этого таксона, например, почти во всех флористических сводках авторы отмечают, что узел генеративного побега скрыт влагалищем листа, то есть длина листового влагалища длиннее междоузлия, и только Н.Н. Цвелев (Tzvelev, 1976) и H. Freitag (Freitag, 1985) допускают, что узел может быть и открытым.
Целью нашего исследования явилось изучение популяционной изменчивости *S. capillata* на территории Алтайского края для уточнения пределов варьирования его признаков. В статье приводится результат статистического анализа по 28 количественным и качественным признакам 242 особи *S. capillata,* принадлежащих 11 популяциям. Кроме этого представлено описание ультраструктуры нижней цветковой чешуи. На основании проведенного анализа приводится уточненное морфологическое описание вида, и указываются пределы изменчивости признаков. Так же установлено, что у *S. capillata* встречаются особи с трихомами до 0.15 мм на верхушке нижней цветковой чешуи, а также особи с междоузлиями длиннее влагалищ генеративного листа, что откланяется от результатов, описанных ранее. Не смотря на выявленные значительные расширения границ изменчивости признаков, морфологической дифференциации не было выявлено. Все включенные в анализ объекты образуют единый кластер и принадлежат одной генеральной совокупности. Так же в статье приводится информация по эколого-ценотической приуроченности и распространению данного вида на основании пересмотра гербарных коллекций, хранящихся в AA, BM, E, GAT, K, KAS, KRA, KUZ, LE, M, MW, MHA, TK, NS, NSK, UPS.
**Ключевые слова**: Алтайский край; *Stipa capillata;* популяции; морфология; изменчивость

## Введение

Алтайский край расположен в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины и Северо-Западных склонах Алтае-Саянской горной страны. Основная часть территории представлена равнинной, на северо-востоке и на юге – горными массивами. Алтайский край находится на стыке степной и лесостепной подзон, значительные его территории были заняты степями, однако в настоящее время из-за активной сельскохозяйственной деятельности, остались только фрагменты луговых, настоящих и сухих степей.
Кроме того, на месте суходольных лугов, на залежах, участках сведенных лесов, по деградированным первичным степям высокими темпами развиваются вторичные степи (Silanteva, 2006; 2013). Таким образом, степи на территории Алтайского края испытывают колоссальную антропогенную нагрузку и трансформацию, поэтому изучение степей и доминантов степных сообществ весьма актуально. Наиболее яркими доминантами степей являются ковыли – виды рода *Stipa* L (Poaceae).
Род *Stipa* в Алтайском крае представлен 12 видами (Lomonosova, 2003; Silanteva, 2013, Gudkova et al., 2015). Одним из самых широко распространённых видов данного рода является *Stipa capillata* L., который относится к секции *Leiostipa* Dumor.
На территории края произрастают еще два вида этой секции – *S. praecapillata* Alech. и *S. baicalensis* Roshev., однако они имеют очень ограниченное распространение: первый представлен единичными находками в Ключевском, Курьинском, Поспелихинском и Рубцовском районах, а последний – только в Чарышском.
Таким образом, на территории края есть уникальная возможность изучить популяционную изменчивость данного вида, так как в других регионах он часто произрастает совместно с близкородственными видами и гибридизирует с ними (на западе со *S. sareptana* A. Beck., и *S. praecapillata* Alech., а на юге и востоке – со *S. grandis* P. Smirn, *S. krylovii* Roshev и *S. baicalensis*.
Проблема границ и объема *S. capillata* L. так же заключается в его широком распространение от Испании до Якутии и высоком полиморфизме. Многие авторы указывают различные пределы изменчивости признаков *S. capillata* (табл.1), что затрудняет определении этого таксона, например, почти во всех флористических сводках авторы отмечают, что узел генеративного побега скрыт влагалищем листа, то есть длина листового влагалища длиннее междоузлия, и только Н.Н. Цвелев (Tzvelev, 1976) и H. Freitag (Freitag, 1985) допускают, что узел может быть и открытым.

**Таблица 1**. Сравнение амплитуд изменчивости морфологических признаков *Stipa capillata* по литературным данным.

| Признаки | Smirnov (1928) | Klokov, Osychnyuk (1976) | Rozhevits (1934) | Tzvelev (1976) | Martinovsky (1980) | Freitag (1985) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Высота растения (см) | – | 60–100 | 40–80 | – | – | (30–)40–70(–90) |
| Длина ости (см) | 13–16 | 12–20.5(–23) | 12–18 | 11–18 см | (12–)18–19(–23) | (12–)14–18(–20) |
| Длина нижней цветковой чешуи (мм) | (10–) 11–12 (–14) | 12–14 | 10–12 | 10–13 | 10–12 (–14) | (10–)11–13(–14) |
| Длина полоски волосков на нижней цветковой чешуе | Немного не доходят | значительно не доходит до основания ости | Почти доходят до основания ости | – | Достигает основания ости | До 2(–3) мм ниже верхушки |
| Длина каллуса (мм) | | – | – | – | – | 3–3.4 |
| Длина колосковой чешуи (см) | 25–27 (–34) | 2.6–3.5 | 2.5–3.5 | – | 2.5–3.5 | (2–)2.5 –3.5 |
| Длина трихом с адаксиальной стороны листа генеративного побега | Волоски до 0.6 мм | – | Покрыты волосками | – | – | Густо опушенная |
| Длина трихом с абаксиальной стороны листа генеративного побега | Гладкие или несколько шероховатые | – | Гладкие или несколько шероховатые | – | – | Голая. шероховатая |
| Длина язычка листа генеративного побега (мм) | I – 1.5(–2). II – 3(–5) III – 6(–8) IV – 10(–15) V – 15(–20) | 5–10 | 15–20 | – | – | 5–10(–15) |
| Длина язычка листа вегетативного побега (мм) | I – около 1 II – 1– 1.5 III – до 2(3) | 0.8–3.2 | 1–2 | 0.6–2(–2.5) | 1–2(–3) | 1–2 |
| Длина метелки (см) | | 10–25 | 10–25 | – | – | 15–20 |
| Ширина листа (мм) | 0.6–1 | 0.4–1.1 | – | До 2.5 | – | 0.4–0.7 |
| Узлы открыт/закрыт | Закрыты | – | Закрыты | Почти всегда скрыты под влагалищем | – | – |
| Длина волосков на ости (мм) | Шероховатая | – | Остро-шероховатые | – | – | Шероховатая |
| Коронка волосков на нижней цветковой чешуе | отсутствует | – | – | отсутствует | – | Нет или рассеянные волоски ниже сочленения |

Для определения сибирских видов секции *Leiostipa* наиболее часто используются такие признаки, как длина нижней скрученной части ости, длина нижней цветковой чешуи, наличие коронки волосков у основания ости (Rozhevits, 1934; Sergievskaya, 1961; Reverdatto, 1964; Slyusarenko, 1977; Tzvelev, 1986; Lomonosova, 1990). Так же следует отметить, что переделы изменчивости многих диагностических признаков, важность которых была выявлена в последних работах для характеристики других видов (Kotukhov, 2002; Gudkova and Olonova, 2009 и др.), не определены для *S. capillata.* Это

длина волосков на ости, характер расположения волосков на внутренней стороне листа, характер опушения нижней цветковой чешуи, длина нижней скрученной части ости. Таким образом, детальное описание этого вида необходимо для отграничения его от других недавно описанных близкородственных видов.
Целью нашего исследования явилось изучение популяционной изменчивости *Stipa capillata* на территории Алтайского края для уточнения пределов варьирования его признаков.

## Материалы и методы исследований

Материалом для исследования послужили серийные сборы *Stipa capillata* с территории Алтайского края, а также одна популяция из Восточного Казахстана (табл. 2). За учетную операционную единицу (УОЕ) был принят генеративный побег с прилежащим вегетативным побегом. Для анализа отбирались только нормально развитые неповрежденные особи. В анализ было включено 11 популяций, в каждой из которых в зависимости от наличия материала было измерено от 12 до 39 особей. Всего было проанализировано 242 УОЕ. После проведения измерений в пакете программ Excel была создана матрица признаков «объект–признак», которая далее была импортирована в среду RStudio.
В анализе использовались признаки, обладающие наилучшей дискриминирующей способностью, как использующиеся в определительных ключах, так и выявленные в процессе работы. Всего было учтено 28 количественных признака, которые, в зависимости от длины объекта измерения, были измерены, с помощью линейки или окуляр-микрометра. Все значения приведены в миллиметрах. Для удобства анализа названия признаков были сокращены (AwnL – длина ости, ColL – длина нижней скрученной части, AL – длина нижней цветковой чешуи, SHL – длина волосков верхней не скрученной части ости. ColHL – длина волосков нижней скрученной части ости, Wcol – ширина (диаметр) нижней скрученной части ости у основания, DVL – расстояние, на которое вентральная (у выхода края нижней цветковой чешуи) полоска волосков не доходит до основания ости, DDL – расстояние, на которое дорзальная (противоположная вентральной) полоска волосков не доходит до основания ости, CalL – длина каллуса, CHR – длина волосков на вершине нижней цветковой чешуи; LGL – длина листовой пластинки генеративного побега, WGL – диаметр (ширина) пластинки листа генеративного побега в свернутом состоянии.

**Таблица 2.** Исследованные популяции ковылей *Stipa capillata* L.

| № популяции | Место сбора | N образцов включенных в анализ | |
|---|---|---|---|
| | | Морфо-логический | № в таблице |
| 1 | Россия. Алтайский край. Алейский р-н, окр. Алейска. N 52°30´47.6´´ E 082°43´38.5´´. 29.07.2014. Гудкова П.Д., Гольцова Т.В. | 20 | 2–21 |
| 2 | Россия. Алтайский край. Рубцовский р-он, левый берег р. Кизиха. Степной участок. N51°59´03.2´´E081°42´22.2´´29.07.2014. Гудкова П.Д., Гольцова Т.В | 39 | 22–60 |
| 3 | Республика Казахстан. Южный Алтай. Каракабинская впадина. 1800 м. над ур. м., остепенённые луга. 18.08.1986. Котухов. Ю.А. | 19 | 61–79 |
| 4 | Россия. Алтайский край. Рубцовский р-н, между дорогой и ж/д путями. N 53°17'44.3"N 83°58'15.7"E. 28.07.2015. Гудкова П.Д. | 22 | 85–106 |
| 5 | Россия. Алтайский край. Михайловский р-н, северный берег Малинового озера, около бора. °43'46.1"N 79°45'14.8"E. 27.07.2015. Гудкова П.Д | 19 | 108–126 |
| 6 | Россия. Алтайский край. Угловский р-н, берег озера Большой Тассор. 51°08'28.2"N 80°22'59.3"E29.07.2015. Гудкова П.Д. | 20 | 131–150 |
| 7 | Россия. Алтайский край. Первомайский р-н. по дороге из Барнаула в Бобровку. 53°17'44.3"N 83°58'15.7"E14.09.2014. Гудкова П.Д. | 22 | 154–175 |
| 8 | Россия. Алтайский край. Калманский р-н. окр. с. Шадрино. N 53°7'40" E 83°38'23" 18.07.2015. Гудкова П.Д., Еньшина М.В. | 24 | 176–199 |
| 9 | Россия. Алтайский край. Поспелихинский р-он. окр. с. Поспелиха. N 51°57´26.9´´ E 081°52´53.3´´. 29.07.2014.Гудкова П.Д., Гольцова Т.В. | 22 | 202–223 |
| 10 | Россия. Алтайский край. Алтайский р-он. окр. г.к. Белокуриха. Склон у дороги. 52°06'58.3"N 85°01'11.2"E. 27.07.2014. Гудкова П.Д., Nobis M. | 12 | 225–236 |
| 11 | Россия. Алтайский край. Алтайский р-он. окр. с. Сычевки. Луговостепь.51°59'44.6"N 84°33'10.2"E27.07.2014. Гудкова П.Д., Nobis M. | 23 | 237–259 |

LHAdGL – длина трихом листовой пластинки генеративного побега с адаксиальной, LHAbGL – длина трихом листовой пластинки генеративного побега с абаксиальной стороны, LAdHV – длина трихом адаксиальной стороны листа вегетативного побега, LAbHV – длина трихом абаксиальной стороны листа вегетативного побега, LigC1 – длина язычка

нижнего листа генеративного побега, LigC2 – длина язычка среднего листа генеративного побега, LigC3 – длина язычка верхнего листа генеративного побега, LVL – длина листовой пластинки вегетативного побега, WVL – диаметр (ширина) листовой пластинки вегетативного побега в свернутом состоянии, LigV1 – длина язычка нижнего листа вегетативного побега, LigV2 – длина язычка среднего листа вегетативного побега, LigV3 – длина язычка верхнего листа вегетативного побега, LHLigV – длина волосков на язычке вегетативного побега, LHLigG – длина волосков на язычке генеративного побега, LHB – длина волосков на веточках метелки; LG – длина колосковых чешуй) и два качественных признака – ChN состояние узлов генеративного побега, которые могут быть закрытыми влагалищем ниже лежащего листа (1) или открытыми (2) и CR – коронка волосков, которая может отсутствовать или быть представленной только1–2 волосками у края нижней цветковой чешуи (1), плохо выраженной (2), или хорошо выраженной (3).

Пределы изменчивости вышеперечисленных признаков (минимальное и максимальное значения) были определены при помощи одномерного статистического анализа, с использованием опции “boxplots”. Такие графики компактно отображает одномерное распределение вероятностей в виде прямоугольника, лежащего на оси, отражающей пределы изменчивости. Границами прямоугольника служат первый и третий квартили (25-й и 75-й процентили соответственно). Медиана (50-й процентиль) показана в виде горизонтальной линии, проходящей через середину прямоугольника. Концы оси – края статистически значимой выборки (без выбросов), они определяются минимальным и максимальным значением, кружками обозначены выбросы. Для выявления межпопуляционной изменчивости были проведены многомерные анализы – факторный и анализ главных компонент,

Статистическая обработка данных проводилась при помощи языка программирования R 3.4.2 в среде RStudio.

Характер поверхности нижней цветковой чешуи является важным систематическим признаком (Vignal, 1984; Peterson, 1989; Bell, Columbus, 2008; Gudkova and Olonova, 2012; Olonova et. al., 2016; Nobis et. al., 2016 и др.). Ее ультраструктура была исследована на сканирующем электронном микроскопе SNE-4500M (Корея). Для этого исследования нижние цветковые чешуи фиксировали на двустороннем электропроводящем углеродном скотче. Для уменьшения влияния заряда их обрабатывали методом термического напыления в вакууме золотом. Образцы исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 20 кВ при увеличении ×200.

На основании пересмотра гербарных коллекций, хранящихся в AA, BM, E, GAT, K, KAS, KRA, KUZ, LE, M, MW, MHA, TK, NS, NSK, UPS уточнено распространение и экологические преференции.

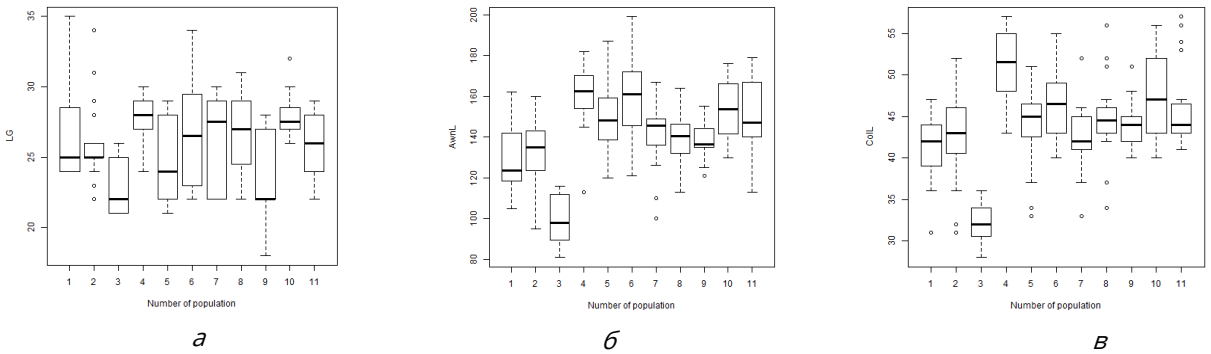
## Результаты

Для уточнения морфологических характеристик *S. capillata* и выявления полиморфизма вида на территории Алтайского края необходимо проследить и проанализировать изменчивость диагностических признаков на популяционном уровне и установить наличие различных морфотипов.

С помощью одномерного статистического анализа были выявлены пределы изменчивости всех анализируемых признаков. Восемь признаков проявили незначительную межпопуляционную и в целом низкую внутрпопуляционную изменчивость. Так, ширина нижней скрученной части ости у основания варьирует от 0.20 до 0.4 (0.5) мм; так же длина трихом на язычках вегетативных и генеративных побегов была относительно стабильной: у вегетативных в целом длиннее 0.05–0.1 мм, а у всех генеративных трихомы были реснитчатые, 0.05 мм длиной. Невысокая амплитуда изменчивости – (0.05) 0.1–0.2 мм – была выявлена также у длины волосков на веточках метелки.

Ниже на графиках (рис. 1–**7**) приведены амплитуды изменчивости признаков, проявивших наибольший межпопуляционный полиморфизм. По оси абсцисс отложены номера популяций (1–11), по оси ординат – длина в мм.

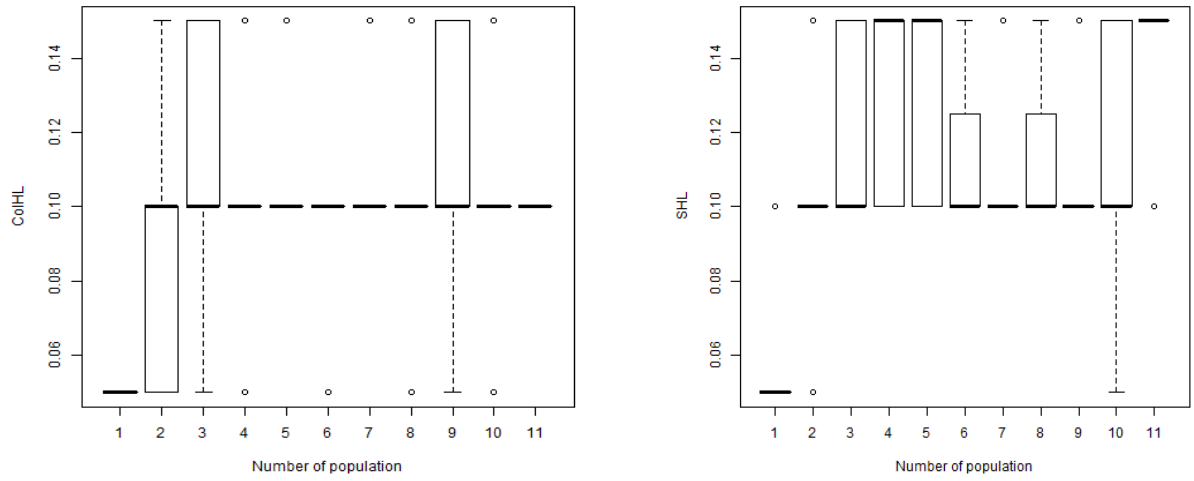
Амплитуда изменчивости длины нижней колосковой чешуи совокупного массива данных находится в пределах от 18 до 35 мм. В популяции 3 (рис. 1*а*) нижние колосковые чешуи были наиболе короткими; наименьший разброс значений наблюдался в популяциях 2 и 10. Длина ости в пределах всех изученных популяций варьировала от 81 до 199 мм. Наименьшая – 80–110 мм – наблюдалась в популяции 3 (рис. 1*б*). В большинстве случаев амплитуда изменчивости в пределах одной популяции составила 30 мм, а изменчивость всего массива данных по этому признаку составила 120 мм. Нижняя скрученная часть ости варьировала от 28 до 57 мм, самой короткой была также в популяции 3 (рис. 1*в*).




*а* *б* *в*

**Рис. 1**. Изменчивость длины колосковых чешуй – а, ости – б и нижней скрученной части ости – в.

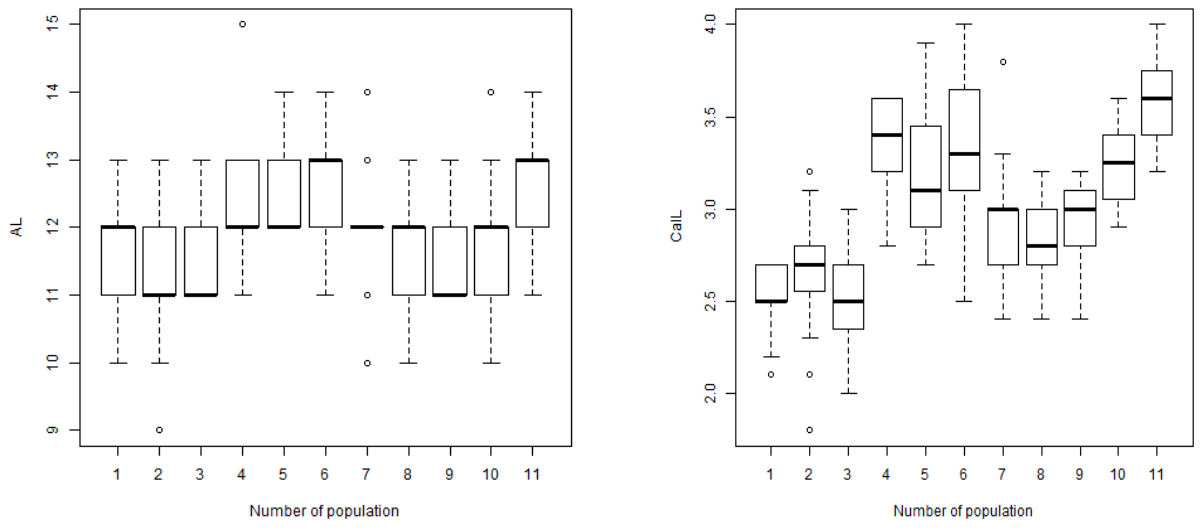
Длина волосков нижней скрученной части ости имеет небольшую амплитуду изменчивости: в популяции 2 – от 0.05 до 0.1 мм, в 3 и 9 – от 0.05 до 0.15(0.17). В остальных популяциях длина волосков оставалась постоянной, в популяции 1 она составила – 0.05 мм, а в популяциях 4, 5, 6, 7, 8, 10 и 11 – 0.1 мм (рис. 2*а*). Длина волосков верхней не скрученной части остей в популяциях 3, 4, и 5 варьировала от 0.1 до 0.15 мм. В популяциях 6 и 8 амплитуда изменчивости была такая же. Наиболее широкая амплитуда – от 0.05 до 0.15 мм отмечалась в популяциях 2 и 10 (рис. 2*б*).




*а* *б*

**Рис. 2**. Изменчивость длины трихом нижней скрученной – *а*, и верхней части ости – *б*.

Длина нижней цветковой чешуи у всех исследованных особей изменялась от 10 до 14 мм, с учетом единичных выбросов в популяциях 2 и 4 – от 9 до 15 мм. Несмотря на значительную амплитуду изменчивости данного признака, разброс значений в популяциях оказался относительно небольшим и основной массив данных группировался в пределах от 11 до 13 мм. При этом в популяциях 1, 2, 6, 8, 10 и 11 размах изменчивости составлял 3 мм; в 1, 2, 8 и 10 – от 10 до 13 мм, а в 6 и 11 – от 11 до 14 мм (рис. 3*а*). При этом 50 % значений в популяциях 1, 2, 3, 8, 9 и 10 находились в пределах от 11 до 12 мм, а в популяциях 4, 5, 6 и 11 – от 12 до 13. И ото всех отличалась популяция 7, где изменчивости по данному признаку практически не было: за исключением нескольких единичных выбросов, у всех особей нижние цветковые чешуи были 12 мм длиной. Длина каллуса изменялась в пределах 2,4–4 мм, наибольшие значения (3.0–3.8 мм) наблюдались популяциях 4, 5, 6 и11 (рис. 3*б*). Этот признак проявил значительную межпопуляционную изменчивость, причем вся выборка разделилась на 2 группы – 1, 2 и 3 популяции с более коротким, и остальные популяции – с более длинным каллусом.




*а* *б*

**Рис. 3**. Изменчивость длины нижней цветковой чешуи – *а*, и каллуса – *б*.

Расстояние, на которое вентральная полоска волосков не доходит до основания ости в разных популяциях колебалось от 0.8 до 5.8 мм (рис. 4*а*), а дорзальная – от 0.8 до 6.5 мм (рис. 4*б*). При этом межпопуляционная изменчивость второго признака превышала таковую у первого.

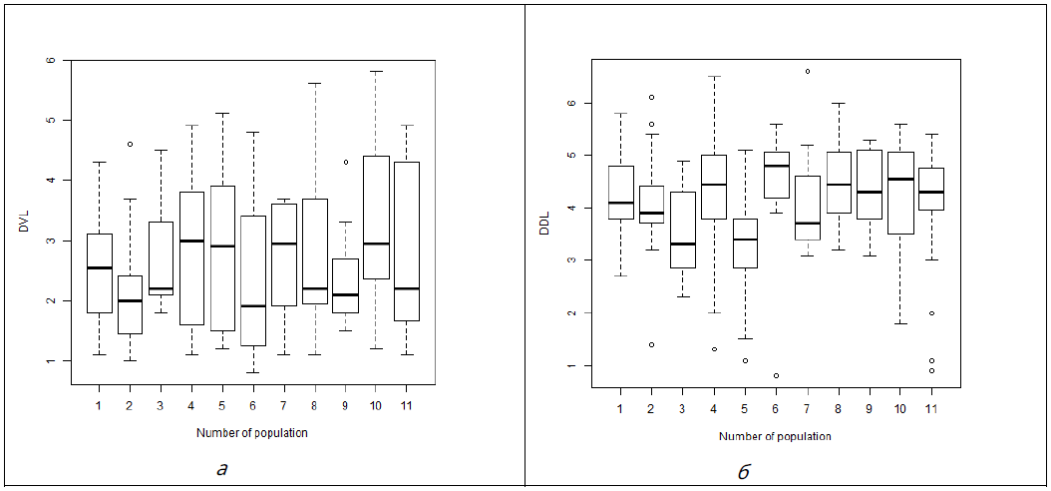



**Рис. 4**. Изменчивость длины ряда волосков с вентральной – *а*, и дорзальной стороны нижней цветковой чешуи – *б*.

Длина листовой пластинки вегетативного побега изменялась от 139 до 657 мм, при этом наибольшая амплитуда изменчивости этого признака наблюдалось в популяциях 2 и 11 (рис. 5*а*). Длина листовой пластинки генеративного побега варьировала 83 до 383 мм. Причем особи с длиной листа более 300 мм были очень редки. Наименьшие значения – от 83 до 175 мм – наблюдались в популяции 3 (рис. 5*б*). Ширина листа вегетативного побега в целом варьировала от 0.3 до 1 мм. Наибольший размах варьирования – от 0.3 до 1 мм – был отмечен в популяции 11 (Рис. 5*в*). Ширина листа генеративного побега изменялась от 0.4 до 1.1 мм. Наибольший интервал наблюдался в популяциях 1 (0.4)– 1.1 мм и 10 – 0.4–1 мм (рис. 5*г*).

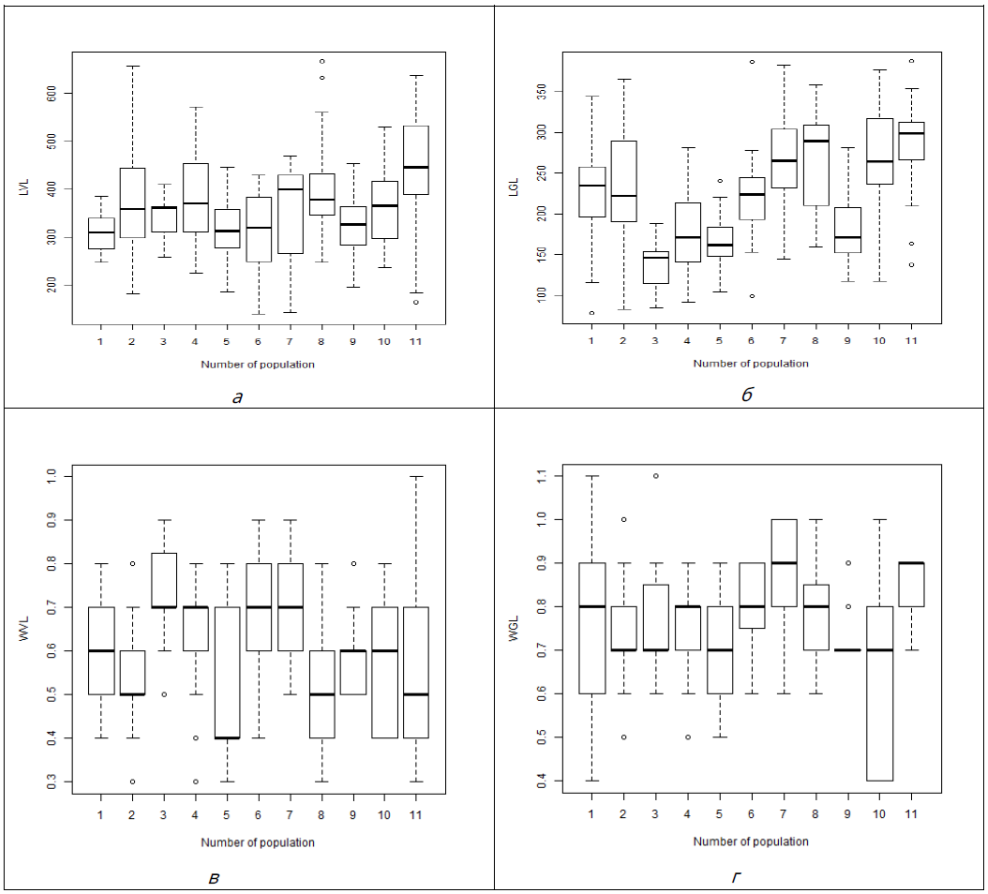



**Рис. 5**. Изменчивость длины и ширины листовых пластинок. Листья вегетативных побегов – *а, в;* генеративных – *б, г;* длина – *а, б;* ширина – *в, г*.

Длины язычка у нижних, средних и верхних листьев различалась. Так, длина язычка у первого (нижнего) листа генеративных побегов варьировала от 2 до 9 мм, у второго – от 3 до 12 мм и у третьего – от 4 до 15 мм (рис. 6 *а*, *в*, *д*).

Высокой была изменчивость длины язычка и у вегетативных побегов: у первого листа от 0.3 до 1.6 мм, у второго – от 0.2 до 2.9 мм и у третьего – 0.4 до 4.4 мм. При этом у генеративных побегов наблюдалась более высокая как внутрипопуляционная, так и межпопуляционная изменчивость.

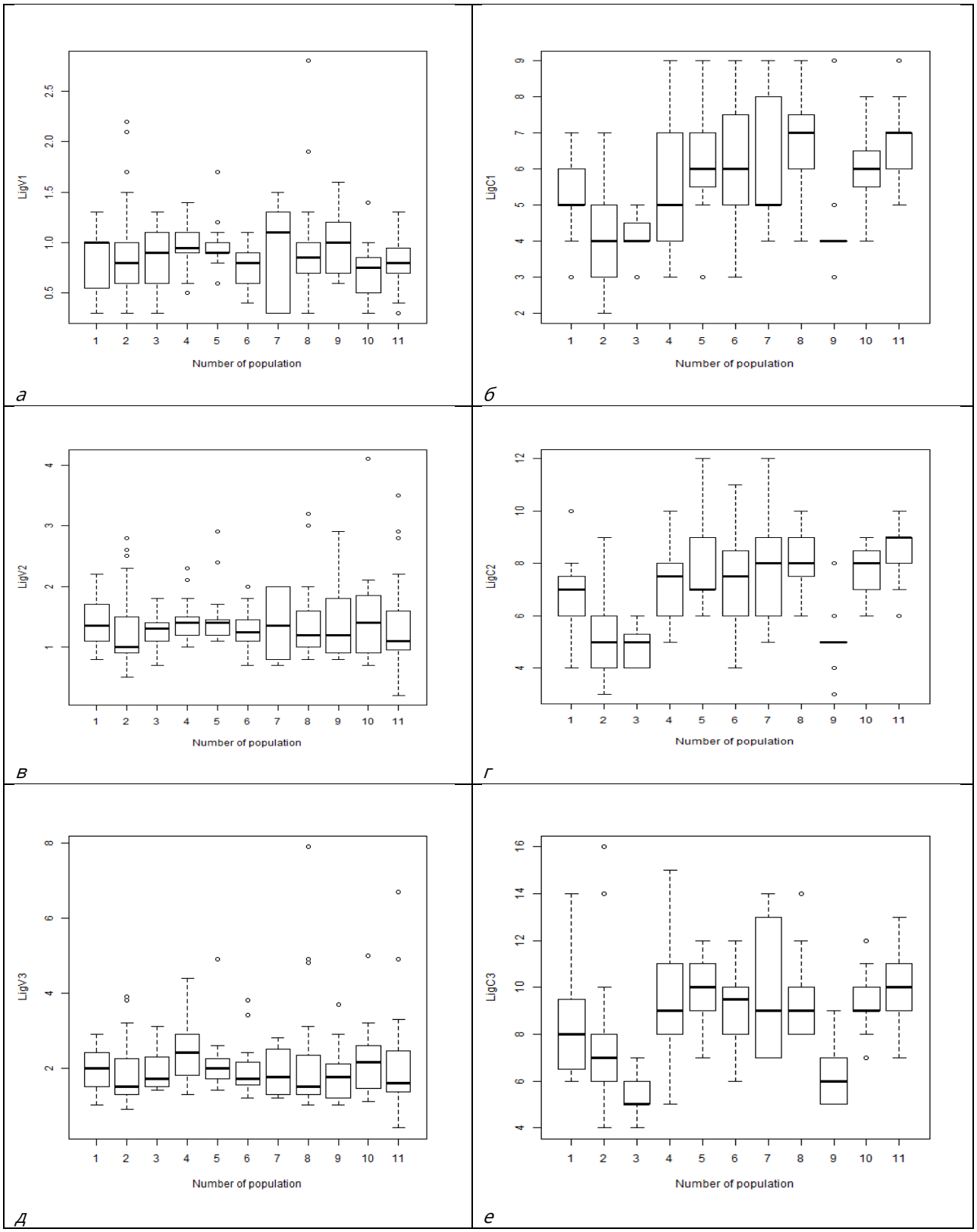



**Рис. 6**. Изменчивость длины листовых язычков.
Листья генеративных побегов – *б, г, е;* вегетативных побегов – *а, в, д; а*, *б* – нижний лист, *в, г* – средний лист, *д, е* – верхний лист.

Длина трихом абаксиальной стороны листовых пластинок вегетативных и генеративных побегов у большинства особей колеблется от 0.05 до 0.1 мм. В популяциях 1, 4, 6, 7, 8, 10 и 11 длина трихом пластинки вегетативных побегов была практически постоянной, но в популяциях 1, 7 и 11 она составляла – 0.05, мм, а в популяциях 4, 6, 8 и 10 – 0.1 мм. В популяциях 2, 3 и 9 – их длина изменялась от 0.05 до 0.1 мм, а в популяции 5 – от 0,1 до 0.2 мм (рис. 7*а*). У листьев

генеративных побегов в целом размах изменчивости был таким же, как у вегетативных побегов, но общий размах изменчивости значительно ниже. При этом чаще встречались выбросы, которые в популяциях 4,5,6,8 длина единичных трихом достигали 0.2 мм с абаксиальной стороны листовых пластинок вегетативных побегов, а у генеративных побегов в популяции 7 несколько особей имели единичные трихомы до 0.3 мм (рис. 7*б*). Трихомы длиной до 0.6–1 мм по краю листовых пластинок вегетативных побегов с адаксиальной стороны отмечались у всех изученных образцов. Измеренные нами эти показатели обнаружили довольно высокое варьирование, график (рис. 7*г*) показывает, что наиболее высокие значения – до 0.9 мм и свыше 0.5 мм в среднем наблюдается в популяциях 8 и 9. Если у листьев генеративных побегов средние значения длины трихом адаксиальной стороны в целом меньше отклонялись от среднего значения, составляющего 0.4 мм, то у листьев вегетативных побегов в среднем трихомы были короче и отклонения от средней в обе стороны были выше и варьирование распределения трихом по поверхности адаксиальной стороны довольно высоко, были встречены листья с длинными трихомами до 1мм по краю и короткими до 0.15 мм в центре и так же с рассеянными трихомами по все поверхности длиной до 0.7 мм, но такие особи встречались реже(рис. 7*в*).

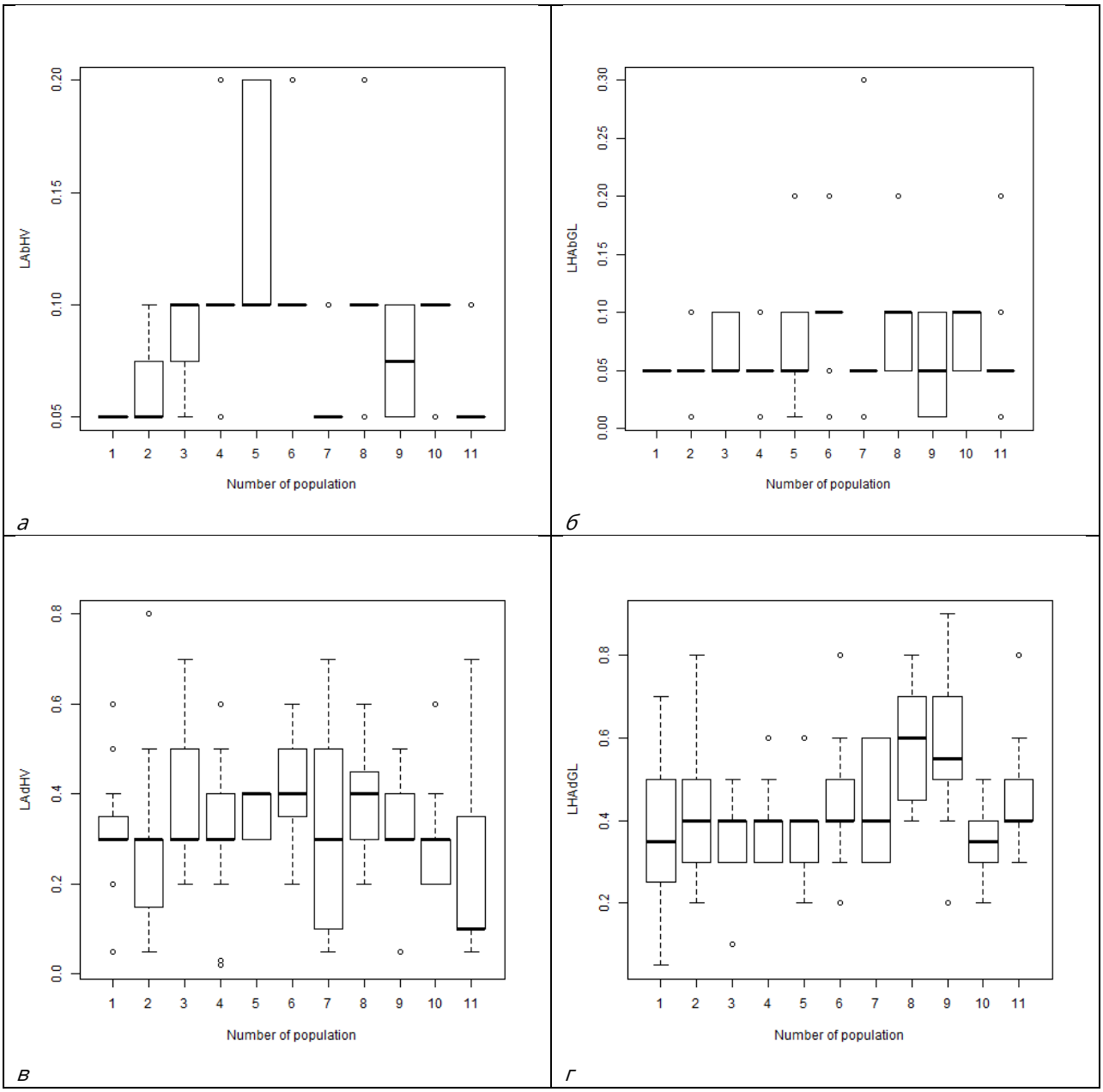



**Рис. 7**. Изменчивость длины трихом на поверхности листовой пластинки.
Листья вегетативных побегов – *а, в;* генеративных – *б, г;* с абаксиальной стороны – *а, б*; с адаксиальной – *в, г*.

Кроме количественных признаков исследовалась изменчивость и качественных признаков. В каждой изученной нами популяции была также отмечена изменчивость щетинок, расположенных на верхушке нижней цветковой чешуи. Они варьировали от нескольких бугорков, до щетинок длиной около 1.5 мм, расположенных практически по всей окружности, хотя, согласно морфологическим описаниям, коронка волосков у этого вида должна полностью отсутствовать или выражаться только в виде нескольких шипиков у выхода краевой полоски. Данный факт может в

значительной мере осложнить определение вида, так как экземпляры с хорошо или слабо выраженной коронкой волосков по этому признаку должны быть отнесены к другим видам, например, к *S. sareptana*. На фотографиях представлены экземпляры с разной степенью выраженности коронки волосков из одной (рис. 8) и из разных популяций (рис. 9). В популяциях 1 и 2 были обнаружены образцы со щетинками, расположенными практически по всей окружности нижней цветковой чешуи.

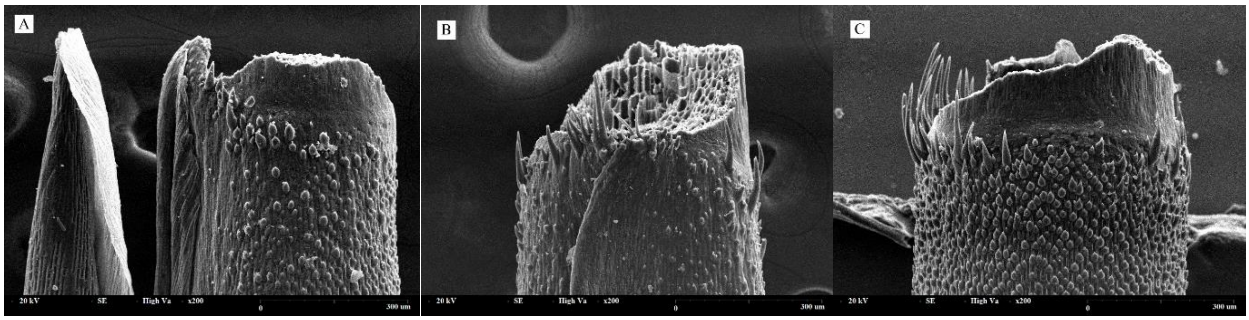



**Рис. 8**. Варьирование опушения верхней части нижней цветковой чешуи в популяции № 6.

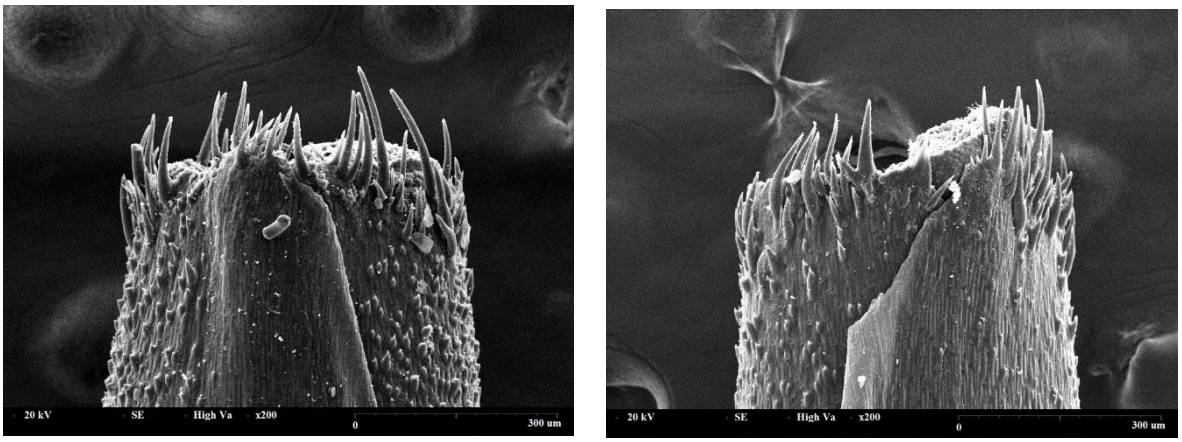


**Рис. 9**. Опушение верхней части нижней цветковой чешуи в популяции № 1 (слева) и популяции № 2 (справа).

Второй проанализированный качественный признак – отношение длины междоузлия к длине влагалища. Несмотря на то, что в норме узел у этого вида должен оставаться закрытым в течение всей вегетации, то есть длина влагалища должна превышать длину междоузлия, во время просмотра материалов было отмечено, что у *S. capillata* узел может быть, как закрытым, так и открытым, причем длина междоузлия может превышать длину влагалища на 0,5–3 см. Так, в популяциях 1, 4, 6, 8 все особи имели закрытый узел, а в популяциях 2, 3, 5, 7, 9, 10, 11 отмечались особи, как с открытыми, так и с закрытыми узлами. Для выявления морфологических различий между популяциями по всем количественным признакам предпринят многомерный анализ по методу главных компонент.

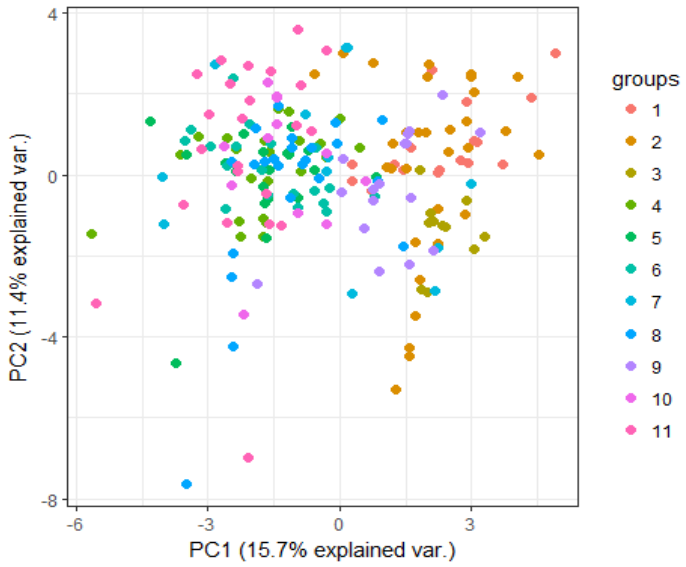



**Рис. 10**. Проекция основных векторов на 1 и 2 главные компоненты. 1–11 – №№ популяций, включенных в анализ.

Анализ графика рассеивания не выявил морфологической дивергенции (рис. 10). Тем не менее, заметно, что в проекции основных векторов 1 и 2 главных компонент объекты, относящиеся к популяциям 4, 5, 6, 10 и 11, отделены от объектов, принадлежащим популяциям 1, 2, 3, а популяции 7, 8, 9 объединяют два этих облака точек.

Так же можно отметить наибольший полиморфизм в популяциях 2, 7, и 11, что хорошо согласуется и с визуальными наблюдениями, проведенными в поле. Популяции *S. capillata* в окрестности сел Бобровка, Сычевка и на реке Кизиха были наиболее гетероморфны в морфологическом отношении. Тем не менее, все включенные в анализ объекты образуют единый кластер и принадлежат одной генеральной совокупности, и морфологической дифференциации не выявлено.

Для определения признаков, в наибольшей мере определяющих наблюдающийся разброс объектов, был рассчитан критерий Кайзера. Для его определения было отобрано 9 главных компонент, охватывающих около 65% общей дисперсии (рис. 11). Были просуммированы нагрузки каждого из имеющихся признаков на все полученные главные компоненты. На рисунке признаки отсортированы по убыванию вклада каждого из них во все полученные главные компоненты. Как можно заметить, наибольшее влияние имеет признак, характеризующий длину язычка среднего листа генеративного побега. Красной пунктирной линией обозначено среднее арифметическое вклада всех признаков в отобранные 9 главных компонент.

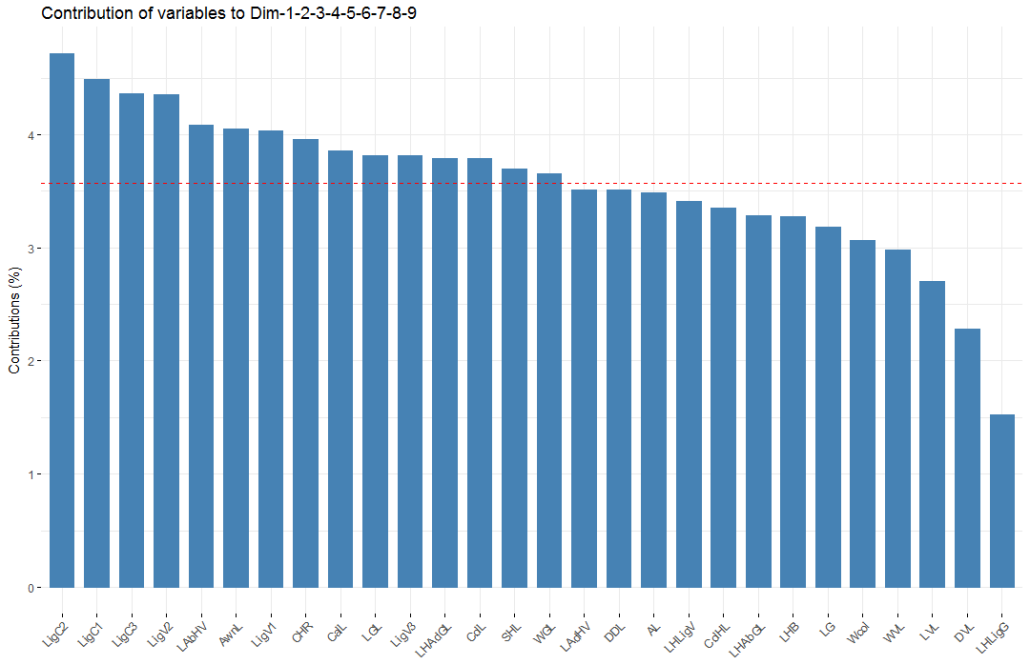



**Рис. 11**. Нагрузки переменных на первые девять главных компонент.

## Обсуждение

При сопоставлении полученных данных с литературными (таб. 3) можно заключить, что изменчивость таких признаков, как длина колосковой чешуи, длина нижней цветковой чешуи, длина волосков нижней скрученной части ости, расстояние, на которое дорзальная и вентральная полоски волосков не доходят до основания ости, длина трихом абаксиальной и адаксиальной сторон листьев вегетативных и генеративных побегов, ширина нижней скрученной части ости у ее основания, ширина нижней цветковой чешуи находятся в пределах, установленных предыдущими исследователями. Изменчивость остальных признаков выходит за эти пределы.

Согласно литературным источникам, длина ости варьирует от 12–23 см, однако анализ материала из Алтайского края показал, что она колеблется от 8 до 20 см; длина каллуса должна изменяться в пределах от 3–3.4 см, в то время как на Алтае эти пределы значительно шире от 1.8 до 4 см. Длина язычка вегетативного побега у алтайских особей достигала 4.4 мм, в то время как, согласно литературным данным, не должна превышать 3.2 см.

Статистическая обработка морфологических данных позволила установить наибольший полиморфизм в популяциях 2, 7, 11.

Таким образом, при определении особей с шероховатыми листьями особое внимание следует обращать на длину и распределение трихом. У *S. capillata* на абаксиальной поверхности листа преобладают короткие, до 0.1 мм, трихомы, а длинные, до 0.2 мм, располагаются единично, в то время как у *S. sareptana* трихомы длиной 0.2 мм преобладают. Необходимо отметить, что особи с полукоронкой волосков при основании ости также могут быть ошибочно отнесены к *S. sareptana*, но комбинация полукоронка и длинные, до 0.2 мм, трихомы абаксиальной поверхности листовой пластинки не отмечалась среди нашего материала вообще.

Представляется целесообразным учесть новые данные по изменчивости признаков, полученные в результате проведенного морфологического анализа, в расширенном описании ***S. capillata***.

**Таблица 3**. Сравнение изменчивости морфологических признаков *Stipa capillata* по литературным данным (см. табл. 1) и полученных для Алтайского края

| Признаки | Полученные данные | Суммарная амплитуда по литературным данным |
|---|---|---|
| Высота растения (см) | 30–100 | (30–)40–100 |
| Длина ости (см) | (8–)10–18(–20) | 12–20,5(–23) |
| Длина нижней скрученной части ости (см) | 2.8–5.7 | (3.6–)4.4-5(5.5) |
| Длина нижней цветковой чешуи (мм) | (9)11–14(15) | 10–13(–14) |
| Длина полоски волосков на нижней цветковой чешуе | Не доходит до основания ости | Доходит до основания ости/ до 2(–3) мм ниже |
| Длина каллуса (мм) | (1.–)2.2–3.8(–4) | 3–3,4 |
| Длина колосковой чешуи (см) | (1.8)2.3–3(3.5) | (2–)2.5–3.5 |
| Характер поверхности адаксиальной стороны листа генеративного побега | Покрыты волосками до 0.3 | С волосками до 0.6 |
| Характер поверхности абаксиальной стороны листа генеративного побега | Гладкие или с редкими щитинками до 0.2 мм | гладкая или шероховатая |
| Длина язычка листа генеративного побега (мм) | 2–15 | 1.5–20 |
| Длина язычка листа вегетативного побега (мм) | 0.2–4.4 | 0.8–3.2 |
| Длина метелки (см) | (8–)10–23(–25) | 10–25 |
| Ширина листа (мм) | 0.3–1.1 | 0.2–2.7 |
| Узлы открыт/закрыт | Закрытые, реже открытые | Почти всегда закрыты |
| Длина волосков на ости (мм) | (0.05–)0.08–0.1(–0.2) | Острошероховатые с волосками до 1.5 мм |

*Stipa capillata* – многолетнее, плотно-дерновинное растение. Стебли прямостоячие 30–100 см высотой. Ветвление интравагинальное, побеги с 3–4 узлами. Влагалища стеблевых листьев обыкновенно длиннее междоузлий, но иногда могут не доходить до узла на 0.5–3 см. Листовые пластинки генеративных побегов 8.3–25(–38) см длиной, плоские, в сухом виде свернутые (0.4–)0.5–1(–1.1) мм диаметром. Пластинки листьев вегетативных побегов (13–)20–55(–69) см длиной, у живых растений вдоль сложенные, диаметром (0.3–)0.4–0.8(–1) мм. Длина трихом на абаксиальной стороне листовой пластинки генеративного побега – (0.01–)0.04–0.14(–0.3) мм, а с адаксиальной стороны (0.05–)0.2–0.7(–0.9) мм. Длина трихом абаксиальной стороны вегетативного побега 0.05–0.14(–0.2) мм, при этом экземпляры с трихомами длинной 0.2 мм, расположенными в нижней половине листовой пластинки, крайне редки, с адаксиальной стороны длина трихом – (0.05–)0.1–0.6(–0.8) мм, чаще длинные, до 1 мм волоски расположены по краю листовой пластинки, в центре короткие до 0.15 мм, но иногда встречается экземпляры с рассеянными волосками до 0.8 мм длиной по всей адаксиальной поверхности. Язычки листьев генеративных побегов пленчатые, длинные, заостренные и часто расщепленные, неравные: (2–)3–6(–9) мм у нижнего, (3–)4–7(–12) мм у среднего листа, и у верхнего (4–)5–12(–15) мм. Так как язычки пленчатые сильно заостренные, они часто бывают обломанные. Длина язычка самого нижнего листа вегетативного побега (0.3–)0.6–1(–1.6) мм, среднего – (0.2–)1–1.5(–2.9) мм, верхнего – (0.4–)1–2(–3.3) мм. Язычки вегетативных и генеративных побегов покрыты по краю ресничками до 0.1 мм длиной.

Соцветие метельчатое, (8–)10–23(–25) см длиной, с шипиками на веточках длиной (0.05–)0.08–0.2 мм. Колосковые чешуйки почти равные, ланцетовидно-линейные, с почти остевидным заострением на конце, часто у гербарных экземпляров обламывается, (1.8–)2.3–3(–3.5) см длиной. Нижняя цветковая чешуя (9–)11–14(–15) мм длиной, с каллусом (2–)2.2–3.8(–4) мм, густо опушен волосками, которые выше переходят в 7 узких и обособленных рядов волосков, из которых ряд, расположенный по краю нижней цветковой чешуи не доходит до основания чешуи на (0.8–)1.5–5(–6.5) мм. Ость дважды коленчато-изогнутая, (8–)10–18(–20) см длиной, длина нижней скрученной части (2.8–)3–5.5(–6) см, диаметр (0.2–)0.27–0.43(–0.5) мм, с шипиками 0.05–0.15 мм длиной. Длина волосков верхней, не скрученной части ости – (0.04–)0.08–0.2мм.

На территории Алтайского края цветет с конца июня по август. Произрастает в степях, на меловых выходах, залежах, на остепненных лугах, каменистых склонах и скалах; поднимается до верхнего горного пояса. В степной зоне Западной Сибири встречается чаще, чем другие виды ковылей, причем наиболее обычен в безлесно-луговых сообществах и в луговых степях, хотя в целом распространен во всей лесостепной подзоне и даже, иногда заходит в прилежащие части лесной зоны, где произрастает исключительно на открытых южных склонах (например, в Томской области). Один из немногих видов ковылей, активно занимающий нарушенные местообитания.

Распространение: от Испании до центральных провинций Китая, Средиземноморье, в Передней. Средней и Центральной Азии, на горных территориях Южной, Центральной и Восточной Европы. В России главным образом на юге Западной Сибири и Средней Сибири, (юг Красноярского края; Хакасия; Тува). Реже в Восточной Сибири, где, тем не менее, доходит до Якутии. На юге распространение ограничено верховьями Янзцы (Китай), образцы этого вида, приводимые для Непала, были переопределены П.Д. Гудковой как *S. krylovii* (Gudkova et al., 2017).

В Алтайском крае из-за распашки земель этот вид, ранее занимавший и обширные равнинные территории, вытесняется на склоны, ориентированные на юго-запад и юго-восток. Широко распространён на всей изучаемой

территории, является эдификатором типчаково-тырсовых и полынно-тырсовых степей, нередко образует монодоминантные сообщества.

## Заключение

*Stipa capillata* имеет высокую морфологическую изменчивость по следующим признакам – длина язычка нижнего, среднего и верхнего листьев генеративных и вегетативных побегов, длина ости и длина ее нижней скрученной части, характера опушения верхушки нижней цветковой чешуи и соотношению между длиной междоузлия и листовым влагалищем генеративного побега. Размеры некоторых признаков выходят за рамки общепринятых представлений о виде, на что следует обратить внимание при определении материала, в особенности алтайского.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты №16-34-60195, №16-04-01605 и гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых-кандидатов наук № МК-2230.2017.4.

## References

Bell, H.L., & Columbus, J.T. (2008). Proposal for an expanded Distichlis (Poaceae, Chloridoideae): support from molecular, morphological, and anatomical characters. Systematic Botany, 33(3), 536–55.

Freitag, H. (1985). The genius Stipa (Gramineae) in southwest and south Asia. Notes from the royal botanic garden, 62(3), 489.

Gudkova, P.D., & Olonova, M.V. (2009). Morfologicheskaya izmenchivost kovylej sektsii Leostipa L. na territorii Respubliki Khakasiya. Materialy vserossijskoj konferentsii molodyh uchenyh – evolyutsionnaya i populyatsionnaya ekologiya nazad v budushchee. Ekaterinburg, 30 marta–3 aprelya 253–257 (in Russian).

Gudkova, P.D., & Olonova, M.V. (2012). Mikromorfologicheskoe izuchenie abaksialnoj epidermy listovyh plastinok sibirskih vidov roda Stipa L. [Micromorphology of abaxial epidermis of Siberian Stipa L. leaf blades]. Tomsk State University Journal of Biology, 3(19), 33–45 (in Russian).

Gudkova, P. D., Pendry, C.A., Nobis, M., Bayahmetov, E. (2017). *Stipa krylovii* Roshev. (Poaceae), a new record for the flora of Nepal. Check List, 13(1), 1–5.

Klokov, M.V., & Osychnyuk, V.V. (1976). Kovyli Ukrainy [Feather grass of the Ukraine]. Novosti sistematiki vysshih i nizshih rastenij, 7–92 (in Russian).

Kotukhov, Yu.A. (2002). Konspekt kovylei (Stipa L.) i kovylechkov (Ptilagrostis Griseb.) vostochnogo Kazakhstana (Kazakhstanskii Altai, Zaisanskaya kotlovina i Prialtaiskie khrebty) [Synopsis of feather grass (Stipa L.) and false needlegrasses (Ptilagrostis Griseb.) the eastern of Kazakhstan (The Kazakh Altai, Zaisan valley and Prialtayskie ranges)]. Botanicheskie Issledovaniya Sibiri i Kazakhstana, 8, 3–16 (in Russian).

Lomonosova, M.N. (1990). Stipa L./Flora Sibiri. Novosibirsk, Nauka. 2, 222–230 (in Russian).

Martinovsky, J.O. (1980). Stipa L./Flora Europea. Cambridge, 5, 247–252.

Nobis, M., Klichowska, E., Nowak, A., Gudkova, P.D., Rola, K. (2016). Multivariate morphometric analysis of the Stipa turkestanica group (Poaceae). Plant Systematics and Evolution, 302, 137–153. http://dx.doi.org/10.1007/s00606-015-1243-9.

Olonova, M.V., Barkworth, M.E., & Gudkova, P.D. (2016). Lemma micromorphology and the systematics of Siberian species of Stipa. Nordic Journal of Botany, 34(3), 322–334.

Peterson, P.M. (1989). Lemma micromorphology in the annual Muhlenbergia (Poaceae). Southwestern Naturalist, 34, 61–71.

Reverdatto, V.V. (1964). Flora Krasnoyarskogo kraya. Tomsk izd-vo Tom. Un-ta, Tomsk (in Russian).

Rozhevits R.Yu. (1934). Stipa L./Flora SSSR Akademiya nauk SSSR, 2, 79–112 (in Russian).

Sergievskaya, L.P. (1961) Flora Zapadnoj Sibiri. Tomsk 1, 3102–3110 (in Russian).

Silanteva, M.M. (2006). Konspekt Flory Altajskogo kraya [Synopsis of the Flora of Altay Region]. Barnaul (in Russian).

Silanteva, M.M. (2013). Konspekt of the Flory Altajskogo kraya kraya [Synopsis of Flora of Altay Region]. Barnaul (in Russian).

Slyusarenko, L.P. (1977). Stipa L./Zlaki Ukrainy [Grasses of the Ukraine]. Kiev (in Russian).

Smirnov, P.A. (1928). Stipa L./Flora Yugo-Vostoka Evropejskoj chasti SSSR [Flora of the southeast of the European part of the USSR]. 2, 345–356 (in Russian).

Tzvelev, N.N. (1976). Zlaki SSSR [Grasses of the Soviet Union]. Nauka, Leningrad (in Russian).

Tzvelev, N.N. (1986). O kovylyah Stipa L. (Gramineae) Ukrainy [About feather grass Stipa L. (Gramineae) Ukraine]. Byulleten moip. m. otd. Biologii, 91, 116–124 (in Russian).

Vignal, C. (1984). Étude phytodermologique de la sous-famille des Chloridoideae (Gramineae). Adansonia, 3, 279–295.

*Citation:*
Gudkova, P.D., Olonova, M.V., Romanets, R.S., Boyko, I.Yu. (2017). Population variability of Stipa capillata L. in the Altai Region *Ukrainian Journal of Ecology, 7*(4), 277–289.

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