

## Формы изменчивости *salvia tesquicola* Klok. & Pobed. в степной части бассейна Дона

Карасёва Т. А. ([takaras@yandex.ru](mailto:takaras@yandex.ru))

Биолого-почвенный факультет Южного федерального университета

*Salvia tesquicola* (шалфей остепнённый) был описан М. В. Клоковым и Е. Г. Победимовой во «Флоре СССР» (1954) как самостоятельная географическая раса, выделяемая из *S. nemorosa* L. (шалфея дубравного) – вида с обширным ареалом, описанного Линнеем из Средней Европы. В качестве диагностических признаков, отличающих *S. nemorosa* от *S. tesquicola*, авторами последнего вида приводится более длинное и густое опушение стебля и чашечек цветков, а также форма стеблевых и прицветных листьев. Граница между двумя этими видами была проведена через Крым, центральную Украину и Волжско-Донской район. Е. Г. Победимова также обращает внимание на высокую изменчивость крымского, кавказского и приволжского гербарного материала шалфея остепнённого, что говорит о возможности существования в пределах этого вида самостоятельных географических рас.

М. В. Клоков для «Флоры УРСР» (1960) предпринимает попытку очертить границы этих рас на территории Украины, выделив из состава *Salvia tesquicola* вид *S. praemontana* Klok., а из *S. nemorosa* – 3 вида: *S. jailicola* Klok., *S. moldavica* Klok. и *S. illuminata* Klok. Для восточных областей Украины им также приводится *S. tesquicola* s. str., причём ареалы трёх последних видов на достаточном протяжении перекрываются. Основная группа признаков, разграничивающих все эти виды – это признаки опушения, прежде всего стебля, нижней стороны стеблевых листьев и чашечек. Наряду с этим, М. В. Клоков указывает на высокую изменчивость этих диагностических признаков в пределах каждого вида.

Указанные обстоятельства, а именно: малое число диагностических признаков, подверженных к тому же значительной изменчивости, и нечётко ограниченные ареалы, – заставляют усомниться в корректности выделения перечисленных видов. Поэтому в европейской литературе весь комплекс видов, относимый к ряду *Nemorosae* Pobed. (Победимова, 1954; Клоков, 1960), рассматривался как единый полиморфный вид *Salvia nemorosa* L. (Hedge, 1961). Позже была подтверждена его географическая неоднородность и принято разделение шалфея дубравного на два подвида: *S. nemorosa* ssp. *nemorosa* (Средняя Европа) и *S. nemorosa* ssp. *tesquicola* (Восточная Европа, включая Россию) (Soó, 1965; Hedge, 1972). Этой же точки зрения придерживаются некоторые отечественные исследователи (Чернявский, 1985, 1987; Чернявский, Терентьева, 1987).

Помимо сложной географической изменчивости, видам этой группы родства, и прежде всего шалфею остепнённому, свойствен высокий внутривидовой полиморфизм. Так, по кавказским образцам этого вида была описана разновидность с венчиками белого цвета (var. *albiflora* N. Pop.) (Тер-Хачатурова, 1967). Детальное исследование крымского материала, проведённое Б. М. Зефировым (1966), выявило на этой территории 8 форм и 2 разновидности *Salvia tesquicola*, отличающиеся от типичных образцов окраской венчиков и прицветных листьев, формой соцветия, формой и размерами стеблевых и прицветных листьев, опушением стебля. Для части обнаруженных таксонов определялся и ареал; 3 формы (f. *dentata* Zephyr., f. *villosa* Zephyr. и f. *subcoerulea* (Syr.) Zephyr.) расценивались Б. М. Зефировым как эндемичные. В. М. Остапко (1977), выполнивший аналогичную работу на Украинском Донбассе, обнаружил здесь 8 форм шалфея остепнённого, включая 2 новых. В распространении изученных отклоняющихся образцов не было выявлено определённых экологических или географических закономерностей.

Новый этап в исследовании внутривидовой изменчивости шалфея остепнённого связан с развитием фенетики популяций – раздела популяционной биологии, рассматривающего дискретные фенотипические отклонения особей как маркеры их генетических отличий. Выделение каждого такого отклонения – фена – не несёт таксономической нагрузки и не

определяется правилами ботанической номенклатуры, что облегчает работу с материалом и при этом является достаточно информативным при изучении экологической, географической и исторической дифференциации вида. Шалфей остепнённый явился подходящим растительным объектом для фенетических исследований по двум причинам:

- существование обширной информации о качественных и количественных дискретных отклонениях многих признаков этого вида;
- как указывалось Н. С. Ростовской (1985), при исследовании фенетического полиморфизма удобны признаки, рано формирующиеся в годичном цикле, что в полной мере относится к особенностям строения вегетативной и генеративной сферы *S. tesquicola*, как и рода шалфей в целом (Байкова, 1996).

Изучение фенетического полиморфизма *Salvia tesquicola* на основе уже имеющихся данных по его формовому разнообразию было предпринято В. М. Остапко (1994) на Юго-Востоке Украины (Донецкая и Луганская области), где было выявлено 17 фенов этого вида, а затем Т. А. Карасёвой (2004) в Ростовской области, что позволило установить для данной территории 21 фен – 12 описанных ранее и 9 новых.

Ещё один аспект изменчивости *S. tesquicola* – это половая изменчивость. Для этого вида, как и для рода шалфей в целом, характерна гинодиэция, или женская двудомность – половой тип, при котором одни особи несут функционально женские цветки с рудиментарными тычинками, а другие – полностью развитые обоеполые цветки. Половая структура популяций (доля женских особей) и половой полиморфизм в размерах и форме цветков разных половых форм этого вида изучались в Саратовской области и в заповедной степи Аскания-Нова (Хохлов, Зайцева, 1975; Демьянова, Надольская, 1982). Было установлено, что доля женских растений в популяциях шалфея остепнённого более или менее постоянна и составляет 40 – 55 % всех особей популяции. Женские особи образуют ряд форм по степени редукции андроеца, причём размеры женских цветков шалфея и их отдельных составных частей всегда в той или иной степени меньше, чем у обоеполых. В таких популяциях потомство женских особей происходит от строго перекрёстного опыления, источником пыльцы для которого служат обоеполые растения, а потомство последних может быть результатом как перекрёстного скрещивания, так и опыления преимущественно в форме гейтоногамии. Подобная система размножения, вероятно, должна оказывать влияние на генетическое, и, следовательно, фенетическое разнообразие индивидуумов в популяциях.

Территория Нижнего Дона в понимании Г. М. Зозулина и Г. Д. Пашкова (1974), включающая бассейн Дона в нижнем и среднем его течении, – регион, во всех отношениях подходящий для исследования внутривидовой изменчивости *Salvia tesquicola*. С одной стороны, это сопредельная территория с юго-восточными областями Украины, где наряду с шалфеем остепнённым распространён один из спорных видов ряда *Nemorosae* – шалфей осветлённый, или *Salvia illuminata* (Кондратюк и др., 1985). Нахождение последнего не исключено и в Ростовской области, где он может смешиваться с *S. tesquicola* из-за большого сходства этих видов. В этой связи вызывает интерес выраженность диагностических признаков этих видов и характер их изменения на пограничных с Украиной и удалённых от неё территориях. С другой стороны, *S. tesquicola* благодаря своей сравнительно широкой экологической амплитуде и устойчивости к антропогенному воздействию весьма обилён по всей территории Нижнего Дона, образуя здесь многочисленные, обычно крупные популяции, что делает его удобным объектом для изучения внутривидового фенетического полиморфизма, а также половой структуры популяций.

Целью данной работы явилось выявление внутривидовой изменчивости шалфея остепнённого на Нижнем Дону и возможной связи её с половой структурой популяций и вида в целом. При этом особое внимание уделялось как признакам, для которых ранее была показана значительная популяционно-фенетическая изменчивость, так и признакам опушения (прежде всего стебля, листьев и чашечек), используемым для разграничения *S. tesquicola* и *S. illuminata*.

Установление фенетического разнообразия шалфея остепнённого на Нижнем Дону производилось как по гербарным образцам научных фондов кафедры ботаники Южного федерального университета (RV), гербария ботанического сада Южного федерального

университета (RWBG) и собственным гербарным сборам, так и в природных популяциях этого вида. Всего было учтено 1672 образца. Признаки, по которым проводилось выделение фенотипов, объединены в три группы: группа признаков формы и соотношения частей растения, группа признаков опушения и группа признаков окраски составных частей растения. В качестве фенотипов рассматривались варианты признаков, удовлетворяющие критериям альтернативности, дискретности, неделимости и независимости от влияния окружающих экологических условий (Яблоков, 1982). Для некоторых отклоняющихся вариантов, не в полной мере соответствовавших одному или нескольким из указанных критериев, статус фенотипов признавался в том случае, если подобные отклонения были найдены в нескольких популяциях и при этом во всех выборках выдерживалось их характерное отличие от других изученных образцов этой же популяции. С этой целью был проанализирован выборочный материал, собранный в 2001-02 гг. (5 популяций в 2001 г., 4 – в 2002 г. по 36 образцов в каждой выборке) и 2005-06 гг. (3 выборки в год по 50 особей в каждой) в разнообразных местообитаниях нескольких пунктов Ростовской области, удалённых друг от друга (за одним исключением) на расстояние от 20 до 300 – 350 км. Местоположение популяций, в которых производилась выемка массового материала, указано на Рисунке. Использовались также данные полевых наблюдений и данные, полученные по нерепрезентативным выборкам: либо малого объёма (10 – 20 особей), либо представленным фрагментами растений (например, соцветиями).



Рисунок 1. Географическое положение исследованных популяций (■) *Salvia tesquicola* в Ростовской области

На этом же массовом материале проводилось исследование географической и экологической изменчивости признаков опушения, используемых для диагностики видов шалфея ряда *Nemorosae*. Для решения вопроса о произрастании на Нижнем Дону шалфея осветлённого был проанализирован гербарный материал этого вида из гербарных фондов Донецкого ботанического сада НАН Украины (DNZ). При этом наряду с диагностическими признаками, приводимыми для этого вида во «Флоре УРСР» (1960) и других определителях, было обращено внимание и на другие особенности этого вида, отличающие его от *S. tesquicola*, которые в дальнейшем были использованы при обработке сборов шалфея остепнённого из Ростовской области. Наконец, выявление половой структуры популяций *S. tesquicola* проводилось в природных условиях в течение трёх полевых сезонов 2004 – 06 гг. Для каждой из исследованных ценопопуляций определение половых форм растений осуществлялось методом сплошного учёта для 150 – 450 особей. Общий объём проанализированной выборки составил 3096 растений.

**Фенетический полиморфизм шалфея остепнённого.** Данные, полученные в ходе исследования, подтверждают литературные сведения о необычайно высокой полиморфности

этого вида. Это относится как к количественному и качественному составу отклоняющихся вариантов признаков (фенов), так и к числу особей с проявлениями тех или иных отклонений. Всего на Нижнем Дону выявлено 26 фенов 18 признаков *S. tesquicola* против 21 фена, приводимого для Ростовской области в более раннем исследовании (Карасёва, 2004). Новыми для Нижнего Дона оказались 4 фена, описанных В. М. Остапко (1994) для Юго-Востока Украины (*hastata*, *lobata*, *ramosa*, *marginata*), а также неизвестный ранее фен *pallida*. Он характеризуется бледными голубовато-беловатыми венчиками (которые на первый взгляд кажутся белыми), что почти всегда сочетается с зеленовато-белой окраской прицветных листьев и светло-зелёными чашечками. Количество особей, несущих те или иные фены, также велико: их доля в исследованном материале была равна 46,47 %.

Список исследованных полиморфных признаков и выявленных фенов с указанием их частоты приводится в Таблице 1.

Таблица 1. Фенетическое разнообразие *Salvia tesquicola* на Нижнем Дону.

Группа признаков	Признак	Фен	Частота фена	Встречаемость фена
1. Форма и соотношение частей растения	размеры побега	<i>pumila</i>	0,06 (1)	0
	число листьев в узле	<i>verticillata</i>	0,06 (1)	0
	форма стеблевых листьев	<i>hastata</i>	5,08 (85)	10
		<i>latifolia</i>	1,85 (31)	7
	форма прикорневых листьев	<i>lobata</i>	8,59 (42)	7
	характер края листа	<i>dentata</i>	2,75 (46)	7
		<i>duplicato-crenata</i>	5,32 (89)	14
	форма и ветвистость соцветия	<i>ramosa</i>	4,25 (71)	10
		<i>paniculo-sterilla</i>	0,12 (2)	0
	расстояние между ложными мутовками соцветия	<i>remota</i>	9,87 (165)	14
	размеры прицветных листьев	<i>bracteata</i>	1,85 (31)	6
	длина и ширина губ венчика	<i>brevicorollata</i>	0,06 (1)	0
<i>angustilabiata</i>		0,36 (6)	1	
2. Опушение частей растения	опушение стебля	<i>villosa</i>	1,61 (27)	7
		<i>subvelutina</i>	3,59 (60)	6
	опушение черешков стеблевых листьев	<i>subpubipetiolata</i>	1,85 (31)	4
	опушение нижней стороны прицветных листьев	<i>pubibracteosa</i>	2,03 (34)	5
	опушение чашечек	<i>pubescentia</i>	1,79 (29)	6
	густота пельтатных желёзок на нижней стороне стеблевых листьев	<i>glandulosa</i>	7,60 (127)	13
3. Окраска частей растения	Окраска стебля	<i>violacea</i>	1,20 (20)	5
	Окраска края стеблевых листьев	<i>marginata</i>	0,72 (12)	6
	Окраска прицветных листьев	<i>viridobracteosa</i>	3,05 (51)	5
	Окраска венчиков	<i>alba</i>	1,02 (17)	1
		<i>rosea</i>	1,26 (21)	2
		<i>pallida</i>	0,54 (9)	2
		<i>coerulea</i>	2,99 (50)	9

Под частотой фена в данном случае понимается доля особей, несущих этот фен, от общего количества рассмотренных гербарных образцов. В скобках приведено общее количество особей, обладающих этим феном. Наличие или отсутствие фена *lobata* возможно определить только при сохранении прикорневых листьев, которые у большинства растений этого вида ко времени цветения утрачены. Поэтому частота этого фена определялась из расчёта на число особей с сохранившимися прикорневыми листьями (489). Встречаемость фена – число массовых выборок, в которых был встречен этот фен, при общем числе исследованных выборок, равном 15.

Как следует из данных Таблицы 1, большинство признаков (12 из 18) являются фенетически диморфными, т. е. для них, помимо типичного состояния, известен только один фенетически отклоняющийся вариант. Четыре признака (форма листовой пластинки, характер края листа, размеры и форма губ венчика, опушение стебля), наряду с типичной формой, обладают двумя фенами. Наиболее полиморфный признак – цвет венчика – включает 4 фена, отличных от типичной для шалфея остепнённого сине-фиолетовой окраски венчиков цветков. Для признака формы и ветвистости соцветия на Нижнем Дону обнаружено два фена; фен *corymbosa*, приводимый В. М. Остапко (1994) для Юго-Востока Украины, в Ростовской области не был найден. Сравнивая эти данные с результатами популяционно-фенетических исследований других растительных и животных объектов, можно прийти к выводу, что шалфей остепнённый обладает достаточно большим числом полиморфных признаков, однако подавляющее большинство этих признаков характеризуются очень небольшим фенетическим разнообразием.

По перечисленным выше признакам и критериям, характеризующим фены, их можно классифицировать следующим образом.

1. По степени дискретности. Как отмечает Л. И. Милютин (1982) при изучении листовенницы, для лесных пород понятия дискретности и неделимости фена в силу специфики объекта весьма условны. Это может быть верным и для других растений, в частности, вегетативно-неподвижных травянистых многолетников. В случае шалфея остепнённого наименее выраженной дискретностью обладают фены некоторых количественных признаков, для которых можно предположить высокую экологическую пластичность и значительный размах нормы реакции: *hastata*, *latifolia*, *ramosa*, *remota*, *bracteata*. Все из них (кроме фена *ramosa*) впервые были описаны в качестве форм и разновидностей (Зефиоров, 1966; Остапко, 1977). Выделение этих фенов основывалось на рекомендации Н. С. Ростовской (1985), которая предлагает для лучшего разграничения альтернативных вариантов признаков использовать и их количественные характеристики. Благодаря использованию этого приёма границы этих фенов были обозначены достаточно чётко. К ним приближаются такие фены качественных признаков, как *duplicato-crenata*, *glandulosa*, *violacea*, *marginata*. Наиболее высокой степенью дискретности обладают фены, характеризующие окраску венчика, и некоторые фены опушения (*pubibracteosa*, *pubescentia*).

2. По неделимости и внутренней однородности. Этому критерию в достаточной степени удовлетворяет большинство фенов первой и третьей групп признаков. Напротив, фены опушения частей растения, как правило, неоднородны по густоте преобладающего типа трихом и примеси трихом других типов; это, вероятно, обусловлено экологическими условиями произрастания. Несколько слабее выражена внутренняя неоднородность у фенов *dentata*, *duplicato-crenata*, *violacea*, *viridibracteosa*, *coerulea*.

3. По частоте встречаемости фена в природе. Для оценки этого параметра использовались два показателя: доля особей, несущих данный фен, в изученной выборке, и число популяций, в выборках из которых были найдены особи с данным феном. В результате обнаруженные фены были поделены на 3 группы по частоте встречаемости. Эта классификация в общих чертах совпадает с более ранней (Карасёва, 2004), с некоторыми изменениями и дополнениями.

1). Особо редкие – фены, доля которых составляет менее 0,5 % от изученных особей, т. е. найденные у 1 – 6 растений. Как правило, они не были встречены в собранных массовых выборках. К этой группе было отнесено 5 фенов: *pumila*, *verticillata*, *paniculo-sterilla*,

*brevicorollata* и *angustilabiata*. Вероятно, к ней же относится фен *corymbosa*, который не был обнаружен на Нижнем Дону, возможно, именно по причине большой редкости.

- 2). Умеренно редкие. Неоднородная группа, в которую объединены фены с частотой встречаемости от 0,5 до 3,6 %. Насчитывает 15 фенов (более половины от числа всех известных). Эти фены могли быть встречены в 1 – 2 популяциях, но чаще распространены более широко (4 – 7 выборок).
- 3). Нередкие. К этой группе принадлежат фены, встречающиеся с частотой 4 % и более. Известно 6 таких фенов: *hastata*, *lobata*, *duplicato-crenata*, *ramosa*, *remota* и *glandulosa*. Все они были обнаружены в 10 и более выборках из 15. Исключение по вышеупомянутым причинам представляет фен *lobata*, найденный в массовом материале 7 популяций.

4. По географической изменчивости. Из-за сравнительно небольшого объёма выборок и в целом невысокой частоты встречаемости каждого отдельного фена данное исследование может указать только самые общие тенденции, касающиеся степени географической приуроченности частоты фенов, и лишь для некоторых из них – генеральную направленность изменения. Как выяснилось, изменчивость всех признаков группы опушения частей растения (кроме железистого опушения нижней поверхности листа) в зависимости от географического положения популяции прослеживается наиболее чётко. Поскольку эти признаки имеют межвидовое диагностическое значение, их географический полиморфизм будет рассмотрен ниже.

5. По масштабу. Под масштабом подразумевается уровень интеграции группы особей, общей отличительной чертой которых является данный фен (Яблоков, 1980). Для решения этого вопроса использовались не только частоты фенов в массовых выборках, но также полевые наблюдения в природных популяциях. В частности, определялось взаимное пространственное расположение отклоняющихся особей, обладающих фенами, легко обнаруживаемыми в полевых условиях. В результате были выявлены группы фенов, маркирующие разные уровни интеграции индивидов в пределах популяции и вида.

- 1). Фены индивидуального уровня. При исследовании популяций были найдены у единственной особи. Это большинство особо редких фенов: *pumila*, *brevicorollata*. С большой вероятностью к этой же группе можно отнести фен *paniculo-sterilla*, возможно, тератогенного или инфекционного характера, который не наблюдался у живых растений. Особи, несущие подобное отклонение, не образуют цветков, и, следовательно, неспособны к семенному размножению; поскольку потенциал вегетативного размножения у шалфея остепнённого чрезвычайно низок, вероятность передачи этого фена потомству в естественных условиях исчезающе мала. Возможно, индивидуальный уровень характеризует также фен *verticillata*.
- 2). Семейные фены. Маркируют группу родственных особей в популяции. Как правило, это нечасто встречающиеся чётко выраженные дискретные отклонения, хорошо отличающие их носителей от других членов популяции. Особи с подобными фенами на местности всегда произрастают в непосредственной близости, хотя и перемежаясь с типичными растениями, что также доказывает их общее происхождение. К этой группе принадлежит большинство фенов окраски вегетативных и генеративных частей: *violacea*, *viridobracteosa*, *alba*, *rosea*, *pallida*. Вероятно, к ней же относится редкий фен *angustilabiata*.
- 3). Фены-маркеры географических популяций и групп популяций. К этой группе можно отнести фены, частота которых изменяется в зависимости от географического положения популяции, т. е. прежде всего все фены признаков нежелезистого опушения частей и органов растений: *villosa*, *subvelutina*, *subpubipetiolata*, *pubibracteosa* и *pubescentia*. Определённой географической зависимостью в распределении обладают также фены *latifolia* и *bracteata*, в той или иной степени приуроченные к популяциям долины нижнего и среднего течения Дона.

Для остальных 9 фенов масштаб маркируемой группировки особей пока не определён. Вероятно, его позволит выявить либо охват большей по размерам территории, либо детальные исследования ландшафтно-экологического уровня.

**Изменчивость диагностических признаков *Salvia tesquicola*.** При изучении гербарного материала шалфея остепнённого на Нижнем Дону в качестве таковых рассматривались признаки, отличающие его от *S. illuminata* в понимании М. В. Клокова (1960) и авторов «Конспекта...» (1985) (*S. nemorosa* ssp. *nemorosa* в понимании Хеджа (Hedge, 1972)), т. е. прежде всего опушение чашечек. Именно на нём в большинстве определителей основывается разграничение этих таксонов при их произрастании на одной территории (Hedge, 1972; Цвелёв, 2000). М. В. Клоков (1960) приводил в качестве диагностических и другие признаки, почти все характеризующие опушение различных частей растений.

Как показало изучение обширного гербарного материала, включая массовые выборки, шалфеем остепнённым в степной части бассейна Дона характеризуется значительной внутри- и межпопуляционной изменчивостью всех рассмотренных признаков опушения. Выявленный полиморфизм не исчерпывается приведёнными выше фенами, характеризующими отклонения этих признаков от типичного варианта. Опушение некоторых частей растений (стебля, черешков листьев, чашечек цветков) настолько разнообразно, что выделить один его вариант, типичный для всех местообитаний, не представляется возможным. Например, характер опушения стебля складывается из: всех представленных типов трихом (простые одно- или многоклеточные волоски длиной от 0,1 до 2 – 3 мм), длины преобладающего типа трихом, его густоты, соотношения с долей примеси других типов трихом, общей густоты опушения. Сочетание этих характеристик образует множество вариантов, из которых только 2 крайних выделены в качестве фенов.

Подобный, хотя несколько менее сложный, характер имеет полиморфизм опушения других составных частей и органов. Так, опушение чашечек различается по наличию или отсутствию длинных, хорошо видимых простым глазом волосков, их густоте, расположению на чашечке, наличию или отсутствию примеси более коротких трихом. При изучении образцов массовых выборок обнаружилось, что в части популяций преобладают особи с коротким прижатым опушением чашечек без заметных невооружённым глазом более длинных волосков. Эти растения, следовательно, по данному признаку подходили под диагноз *Salvia illuminata*, при том, как по другим характеристикам полностью соответствовали *S. tesquicola*. В некоторых из таких выборок обнаруживались растения с заметной примесью или даже преобладанием длинных, видимых простым глазом трихом в опушении чашечек, которые существенно не отличались от экземпляров, охарактеризованных выше. Для объяснения этого можно высказать два предположения:

- 1). выборки взяты из гибридных популяций *S. tesquicola* и *S. illuminata*, в которых не сохранилось особей родительских видов в исходном чистом состоянии;
- 2). характер опушения чашечек не является надёжным диагностическим признаком для разграничения *S. illuminata* и *S. tesquicola*.

Весьма вариабелен у рассмотренных образцов и характер опушения нижней стороны листа, также используемый для различения этих видов. Его изменчивость носит преимущественно экологический характер: меньшая густота и визуальная выраженность ворсистого опушения наблюдается в местообитаниях с лучшими условиями увлажнения.

Для решения вопроса о том, могут ли эти полиморфные, не вполне чётко выдержанные признаки служить диагностическими при разграничении *Salvia illuminata* (*S. nemorosa*) и *S. tesquicola*, был изучен характер и варьирование особенностей опушения гербарных образцов *S. illuminata* с территории Юго-Востока Украины из коллекции Донецкого ботанического сада. Было установлено, что по обоим упомянутым признакам опушения шалфея остепнённый и осветлённый достаточно чётко разграничены, и варьирование этих характеристик в пределах *S. tesquicola* не перекрывает межвидовые различия. Однако характер этих различий несколько иной, чем обычно указывается в определителях, и связан прежде всего с опушением краёв зубцов чашечек. У *Salvia tesquicola* они покрыты волосками более длинными, чем поверхность чашечки, что простым глазом заметно как сплошная белая полоска по краям зубцов, или опушение ещё более выражено; у *S. illuminata* волоски по краям зубцов почти не отличаются от покрывающих поверхность чашечки и не образуют заметную невооружённым глазом полоску. Другие, также чётко выдержанные



таксономические признаки (форма, толщина и морщинистость пластинки стеблевых листьев, цвет и опушение прицветных листьев и др.) не поддаются словесному выражению иначе как в понятиях «больше – меньше» и поэтому вряд ли могут привлекаться в ключи для определения этих видов, однако хорошо работают при непосредственном сравнении гербарных образцов. Несомненно, для достоверного разграничения *Salvia tesquicola* и *S. illuminata* необходимы поиски других, более оформленных характеристик.

На всём исследованном материале шалфея остепнённого из Ростовской и Волгоградской областей не обнаружено растений, приближающихся к *S. illuminata*. Не исключая возможность смешения или гибридизации этих весьма схожих близкородственных видов, можно заключить, что на территории Нижнего Дона в пределах России этого не наблюдается, и ряд *Nemorosae* представлен здесь только шалфеем остепнённым.

Географическая изменчивость признаков, характеризующих опушение частей и органов у особей *S. tesquicola*, изучалась на материале массовых выборок, собранных в Ростовской области. Учитывалась как частота встречаемости фенотипов в выборке (Таблица 2), так и общие межпопуляционные различия особенностей опушения и более сложные внутривидовые отклонения. По географическому положению популяции, из которых производилось взятие выборок, могут быть поделены дwoяко:

- по широте местонахождения – на среднедонские (выборки №№ 1, 2, 3, 4, 8, 9, 11, выделены в таблице полужирным шрифтом), и нижнедонские (№№ 5, 6, 7, 10, 12, 13, 14, 15);
- по близости к долине Дона – на придолинные (№№ 1, 2, 4, 13, выделены в таблице курсивом) и внедолинные (все остальные).

Таблица 2. Представленность фенотипов опушения в выборках из популяций разного географического местоположения

№ популяции	Число фенотипов в выборке				
	<i>villosa</i>	<i>subvelutina</i>	<i>subpubipetiolata</i>	<i>pubibracteosa</i>	<i>pubescentia</i>
<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>5</b>	<b>3</b>
<b>2</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
<b>3</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>
<b>4</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
5	0	6	3	0	0
6	0	3	0	0	1
7	0	3	1	0	0
<b>8</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
<b>9</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
10	0	6	1	0	0
<b>11</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>
12	0	5	4	0	0
<b>13</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>0</b>
14	0	0	0	0	0
15	0	1	0	2	0

При исследовании материала были выявлены следующие особенности.

1. Полиморфизм вариантов опушения составных частей растений характеризуется географической зависимостью.
2. Эта зависимость не абсолютна и выражается, как правило, не в наличии – отсутствии, а в частоте встречаемости того или иного варианта опушения в данной популяции. Но при этом крайние варианты проявления признака (фенотипы) в одной и той же выборке не обнаруживаются. Особенно чётко это видно на примере опушения стебля: в выборках, содержащих несколько особей с фенотипом *villosa*, не найдены растения с фенотипом *subvelutina*, и наоборот.
3. Общая направленность географической изменчивости определяется вкладом обоих факторов: географической широтой и близостью к долине Дона. Обнаружена следующая закономерность: растения из придолинных и среднедонских популяций обладают более

длинным, визуально выраженным опушением всех частей, чем члены выборок из внедолинных и нижнедонских популяций соответственно.

4. Эти два фактора оказывают неодинаковый вклад в географическое распределение вариантов для разных признаков. Например, тип трихом в опушении прицветных листьев зависит прежде всего от положения популяции относительно долины Дона: более длинным опушением обладает большинство особей придонских популяций, к которым приурочен фен *pubibracteosa*, отвечающий за опушение нижней стороны прицветных листьев с преобладанием длинных волосков. Длина трихом в опушении чашечек, напротив, проявляет большую зависимость от широтного положения популяции, как и частота фена *pubescentia*. Частота вариантов опушения стебля, которое отличается наибольшей сложностью, определяется обоими факторами почти в равной степени.

Общая тенденция в изменении характера рассмотренных таксономических признаков, таким образом, следующая: наиболее удалённые от границы с Украиной среднедонские популяции характеризуются преобладанием особей, по опушению чашечек и другим характеристикам соответствующих описаниям *S. tesquicola*, приводимым в большинстве определителей. Выборки, взятые из нижнедонских популяций, составлены преимущественно растениями, опушение чашечек которых отклоняется от классического диагноза шалфея остепнённого. Наблюдаемая географическая неоднородность может говорить о переходном характере опушения растений рассмотренных нижнедонских популяций *S. tesquicola* в сторону *S. illuminata*. На имеющемся материале пока затруднительно с точностью указать направление, вдоль которого изменяется данный признак: необходимо исследовать большее число нижнедонских популяций шалфея остепнённого, приуроченных к долине Дона, а также массовый материал с востока и юго-востока области. В любом случае, из-за высокой внутривидовой изменчивости опушения чашечек и возможной зависимости этого признака от локальных экологических условий произрастания выделение популяций *S. tesquicola* переходного характера в качестве таксона какого-либо внутривидового ранга едва ли представляется возможным.

**Половой полиморфизм шалфея остепнённого и связь его с другими типами изменчивости.** При изучении половой изменчивости шалфея остепнённого большое внимание уделялось определению половой структуры изученных популяций, что подразумевает прежде всего установление доли женских особей. Полученные за три года наблюдений данные представлены в Таблице 3.

Таблица 3. Доля женских особей в природных популяциях *Salvia tesquicola* Ростовской области.

Год	Доля женских особей в популяции, %			Число изученных популяций	Общий объём выборки, экз.
	минимальная	средняя	максимальная		
2004	48,20	48,96 ± 1,50	50,15	3	1105
2005	42,92	48,16 ± 1,57	60,87	3	1007
2006	51,72	69,00 ± 1,47	73,59	3	984
За 3 года	42,92	55,07 ± 0,89	73,59	9	3096

Данные Таблицы 3 соответствуют сведениям других авторов по этому виду (Демьянова, Надольская, 1982; Демьянова и др., 1984) и подтверждают предположение об относительном постоянстве половой структуры популяций видов вегетативно-неподвижных травянистых многолетних растений (Демьянова, 1987). Увеличение доли женских особей, наблюдавшееся в 2006 г., связано с их экологическими особенностями. Известно (Демьянова, Надольская, 1982), что доля женских особей в популяциях гинодиэцичных видов растений падает в засушливые годы, а в увлажнённых местообитаниях она выше, чем в более сухих. Обнаруженное изменение половой структуры можно объяснить эффектом кумуляции: количество осадков в вегетационные сезоны 2003 – 2006 гг. превышало среднюю величину, – а также тем, что ценопопуляции, обработанные в 2006 г., могли находиться в выигранных

условиях увлажнения по сравнению с рассмотренными ранее. Возможно, определённое влияние оказала также необычайно суровая зима 2005 – 06 гг.

Помимо женских и строго обоеполюх особей, в изученных популяциях были обнаружены растения переходного типа. Часть из них наряду с полноценно развитыми обоеполюми цветками несла также женские цветки, по размерам и строению не отличавшиеся от цветков женских особей. Это явление гиномоноэпии, или женской однодомности. На других особях все или большинство цветков по морфологии походили на обоеполюе, однако имели, как правило, более короткие тычинки с невскрывающимися пыльниками, являясь функционально женскими. Доля переходных особей оказалась невелика и составила в среднем 6,01 % (в разных популяциях от 1,96 до 10,84 %).

Существует несколько гипотез, объясняющих биологический смысл женской двудомности. Наиболее обоснованной среди них выглядит теория, согласно которой потомство женских особей получает преимущество за счёт происхождения от строго перекрёстного опыления и тем самым повышения гетерозиготности. Та часть потомства обоеполюх растений, которая происходит в результате самоопыления, за счёт перехода многих генов в гомозиготное состояние должна обладать пониженной жизнеспособностью (Пономарёв, Демьянова, 1980). Эта теория получила ряд экспериментальных подтверждений. В частности, в работе М. Сан и Ф. Гэндерса (Sun, Ganders, 1986) на нескольких гавайских таксонах *Bidens* показана положительная зависимость доли потомства обоеполюх особей, возникающих в результате самоопыления, от доли женских растений в популяциях. Это вызвано тем, что с приближением доли женских особей в популяции к 30 – 40 % ощутимо падает число обоеполюх растений как доноров пыльцы, что понижает вероятность каждой обоеполюи особи быть опылённой другими обоеполюми растениями.

Всё это убедительно доказывает влияние полового типа, присущего данному виду растений, и половой структуры его популяций на интенсивность и характер микроэволюционных процессов. Совокупность особей в популяциях *S. tesquicola* представляет собой потомство женских особей, опылённых обоеполюми растениями, и неоднородное потомство обоеполюх особей, возникшее частично (возможно, большей частью) от самоопыления, а частично путём перекрёстного скрещивания. Очевидно, такие разнокачественные по происхождению особи должны быть разнокачественны и фенотипически. В частности, в потомстве обоеполюх растений от самоопыления должна быть высока частота гомозиготного состояния многих локусов, в том числе и их рецессивных аллелей, что неизбежно будет выражаться во внешнем проявлении разнообразных альтернативных дискретных отклонений. Такое предположение полностью соответствует наблюдаемой у этого вида картине изменчивости.

Доказательством зависимости фенетического полиморфизма *S. tesquicola* от половой структуры популяций могут служить следующие две отмеченные закономерности.

1. Среди всех видов шалфея степной зоны России *S. tesquicola* отличается наибольшей долей женских особей в популяциях (Демьянова, Надольская, 1982; Демьянова и др., 1984; Демьянова и Пономарёв, 1979). У 4 других исследованных видов – *Salvia nutans* L., *S. stepposa* Shost., *S. aethiopsis* L. и *S. austriaca* Jacq. – доля женских особей не превышала 30 %, а чаще всего была значительно меньше. Это полностью коррелирует с проявлением фенетической изменчивости: как по информации, имеющейся в литературе, так и по неопубликованным данным собственных полевых наблюдений шалфей остепнённый является несравненно более полиморфным, чем все другие перечисленные виды.

2. Проявление фенетической изменчивости неодинаково у обоеполюх и женских особей шалфея остепнённого. Хорошим базисом для объяснения этого служат опыты Г. Линнерта по изучению наследования половых форм в потомстве женских и обоеполюх растений *Salvia nemorosa*: доля женских особей в потомстве, полученном от женских растений, составила 92 %, а из семян обоеполюх родителей – только 20 % (Демьянова, Пономарёв, 1979). Благодаря высокой степени родства шалфеев дубравного и остепнённого можно принять допущение о том, что у второго вида наследование пола осуществляется по тому же механизму, что у первого. Следовательно, все имеющиеся в популяции обоеполюе индивидуумы будут складываться из:

- потомства женских особей (незначительная часть, не более 10 %);
- потомства обоеполюх особей от перекрёстного скрещивания;
- потомства обоеполюх особей от самоопыления (его доля может быть равна предыдущей или даже превышать её).

В свою очередь, совокупность женских особей в популяции более однородна и в основной массе представлена потомками женских же растений, лишь небольшая доля может происходить от обоеполюх особей. Таким образом, женские растения в популяции являются производными от перекрёстного опыления в значительно большей мере, чем обоеполюе, отсюда следует их высокая гетерозиготность и меньшая вероятность обнаружения рецессивных аллелей в гомозиготном состоянии. Следовательно, и доля отклоняющихся особей в этой группе должна быть меньше, чем среди обоеполюх растений.

Для проверки этого предположения при исследовании фенетического полиморфизма шалфея остепнённого по гербарным образцам определялся пол каждой особи, у которой сохранились репродуктивные структуры цветка, а затем – общее число и доля особей обоих полов, обладающих фенетическими отклонениями и не имеющих их. Эти величины отражены в Таблице 4.

Таблица 4. Зависимость фенетического полиморфизма особей *S. tesquicola* от их половой формы.

	Пол особи		
	$\Sigma = 1553$ особи	обоеполюх	женских
Фенетические отклонения	есть	405 (26,08 %)	327 (21,06 %)
	нет	409 (26,34 %)	412 (26,53 %)

Данные таблицы соответствуют высказанному предположению: три группы особей (обоеполюе, обладающие фенетическими отклонениями, обоеполюе без отклонений и женские без отклонений) практически равны между собой, а число женских растений с наличием фенотипических отклонений заметно меньше. Тем не менее, доля женских особей *S. tesquicola*, обладающих теми или иными фенами, оказалась неожиданно высокой (44,25 % от общего числа женских растений). Эта величина значительно превышает долю женских особей в потомстве обоеполюх, которые могут отчасти происходить в результате самоопыления. Наблюдаемое явление может быть связано, во-первых, с тем, что не все обнаруженные фены могут быть обусловлены рецессивными аллелями генов. Во-вторых, аллели, встречающиеся в популяциях с высокой частотой, могут часто оказываться в гомозиготном состоянии и в случае строго перекрёстного опыления и, следовательно, проявляться фенотипически даже при рецессивном механизме наследования.

Таким образом, строгой зависимости между половой принадлежностью и фенетической изменчивостью особей шалфея остепнённого не наблюдается. Это же показала статистическая проверка значимости выявленных различий на основе тетракорического показателя связи Пирсона (Лакин, 1990) с использованием критерия достоверности  $\chi^2$ . Фактическое значение критерия  $\chi^2 = 4,49$  меньше порогового значения  $\chi^2 = 10,83$  для уровня значимости  $\alpha = 0,1$  % и числа степеней свободы  $k = 1$ . Следовательно, высокий фенетический полиморфизм этого вида нельзя объяснить только фенотипическими проявлениями отклонений за счёт преимущественного самоопыления обоеполюх особей. Однако остаётся несомненной связь половой структуры популяций вида, прежде всего доли женских растений, и выраженности внутривидовой фенетической изменчивости. Эта связь может быть обусловлена упомянутой выше неоднородностью особей в потомстве женскодвудомных видов растений, особенно характеризующихся большой долей женских особей в популяциях. Подобная разнокачественность, вероятно, увеличивает скорость процессов микроэволюции в популяциях, способствуя возрастанию их генотипического, и, как следствие – фенотипического разнообразия.

## Литература

1. Байкова Е. В. Биоморфология шалфеев при интродукции в Западной Сибири. – Новосибирск: «Diamant Co.», 1996. – 118 с.
2. Демьянова Е. И. Половая структура популяций гинодиэцичных и двудомных растений // Популяционная экология растений (Материалы конференции) К 85-летию со дня рождения А. А. Уранова 27 января – 1 февраля 1986 г. – М.: Наука, 1987. – С. 6 – 10.
3. Демьянова Е. И., Мухлынина Э. Н., Козина Т. А. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений Хомутовской степи // Экология опыления растений. Межвузовский сборник научных трудов. Вып. 8. – Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 1984. – С. 15 – 25.
4. Демьянова Е. И., Надольская Е. И. К изучению полового полиморфизма растений целинной степи заповедника Аскания-Нова // Экология опыления растений. Межвузовский сборник научных трудов. Вып. 7. – Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 1982. – С. – 70 – 79.
5. Демьянова Е. И., Пономарёв А. Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья. – Ботанический журнал, 1979, т. 64, № 7. – С. 1017 – 1024.
6. Зефирова Б. М. Род *Salvia* L. – Шалфей // Вульф Е. В. Флора Крыма. – М.: Колос, 1966. – Т. 3, вып. 2. – С. 155 – 181.
7. Зозулин Г. М., Пашков Г. Д. Ботанико-географическое районирование степной части бассейна р. Дон в пределах Ростовской и Волгоградской областей // Известия СКНЦ ВШ. Естественные науки. – 1974. – № 3. – С. 38 – 41.
8. Карасёва Т. А. Фенетическое разнообразие *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed. в Ростовской области // Труды Международного биотехнологического центра МГУ: «Биотехнология – охране окружающей среды». – М.: Культура и спорт, 2004. – С. 65 – 70.
9. Клоков М. В. Род *Salvia* L. – Шавлія, Шалфей // Флора УРСР. Т. 9. Губоцвіті – Бігнонієві. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1960. – С. 194 – 248.
10. Кондратюк Е. Н., Бурда Р. И., Остапко В. М. Конспект флоры юго-востока Украины: Сосудистые растения. – Киев: Наукова думка, 1985. – 272 с.
11. Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. – 4-ое изд., перераб. и доп. – М.: Высш. школа, 1990. – 352 с.
12. Милютин Л. И. Исследования популяций листовниц методами фенетики. // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 255 – 260.
13. Остапко В. М. Формова різноманітність *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed. у Донбасі // Інтродукція та акліматизація рослин на Україні. Вып.11. – Київ, 1977. – С. 22 – 26.
14. Остапко В. М. Фенетико-популяційні дослідження як основа охорони фітогенетичного фонду (на прикладі представників флори Південного Сходу України) // Укр. ботан. журн. – 1994. – Т. 51, № 1. – С. 39 – 48.
15. Победимова Е. Г. Род 1285. Шалфей – *Salvia* L. // Флора СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 21. – С. 244 – 363.
16. Пономарёв А. Н., Демьянова Е. И. Типы и способы опыления // Жизнь растений. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения. – М.: Просвещение, 1980. – С. 55 – 56.
17. Ростова Н. С. Значение признаков-маркеров и количественных показателей в исследовании структуры природных популяций // Фенетика популяций. Материалы III Всесоюзного совещания (Саратов, 7 – 8 февраля 1985 г.). – М.: Изд-во АН СССР, 1985. – С. 37 – 38.
18. Тер-Хачатурова С. Я. Род Шалфей – *Salvia* L. // Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 7. Umbelliferae – Scrophulariaceae – Л.: Наука, 1967. – С. 380 – 397.
19. Хохлов С. С., Зайцева М. И. Исследование гинодиэции и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства губоцветных // Апомиксис и цитозембриология растений. Вып. 3. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1975. – С. 3 – 16.

20. Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. – 781 с.
21. Чернявский А. В. Критико-систематичний огляд роду *Salvia* L. у флори УРСР // Укр. ботан. журн. – 1985, Т. 42, № 5. – С. 24 – 27.
22. Чернявский А. В. Род 24. Шалфей (Шавлія) – *Salvia* L. // Доброчаева Д. Н., Котов М. И., Прокудин Ю. Н. Определитель высших растений Украины. – Киев: Наукова думка, 1987. – С. 307 – 309.
23. Чернявський А. В., Терентьева Н. Г. Вивчення видів роду *Salvia* L. флори України за допомогою дискримінантного аналізу // Укр. ботан. журн. – 1987. – Т. 44, № 5. – С. 63 – 66.
24. Яблоков А. В. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. – М.: Наука, 1980. – 132 с.
25. Яблоков А. В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 3 – 14.
26. Hedge I. C. Studies in East Mediterranean species of *Salvia*: IV // Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh. – 1961, Vol. XXIII, № 3. – P. 559 – 567.
27. Hedge I. C. *Salvia* L. // Flora Europaea. Vol. 3. Diapensiaceae to Myoporaceae. – Cambridge: Univ. press, 1972. – P. 188 – 192.
28. Soó R. Species et combinations novae florum Europae praecipue Hungariae III // Acta Botanica. – 1965, T. XI, F. 1 – 2. – 247 – 251.
29. Sun M., Ganders F. R. Female frequencies in gynodioecious populations correlated with selfing rates of hermaphrodites. – American Journal of Botany. – 1986, Vol. 73, № 11. – P. 645 – 648.