

ЛЮДМИЛА АЛЕКСАНДРОВНА СЕРГИЕНКО

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет
saltmarsh@mail.ru

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В РОДЕ ГОНКЕНИЯ СЕМЕЙСТВА ГВОЗДИЧНЫХ (*HONCKENYA* ERCH. СЕМЕЙСТВА *CARYOPHYLLACEAE*)

Виды рода Гонкения находятся в стадии активного видообразования из-за нестабильных условий существования на приморской полосе. На основании изучения морфологических признаков растений и строения поверхности семян приводится новая трактовка объема рода *Honckenia* Erch.

Ключевые слова: приморская полоса, галофиты, поверхность семян, видообразование

ВВЕДЕНИЕ

Флора Арктики является наиболее молодой из современных зональных флор, поэтому вопрос о времени ее становления (вероятно, конец плиоцена) может быть разрешен более или менее достоверно [8], [9], [10]. Значительно сложнее вопрос о времени и месте происхождения отдельных элементов, слагающих эту флору. Нет никакого сомнения в том, что их возраст различен. Многие весьма характерные арктические виды возникли в горах задолго до становления арктической флоры и вошли в ее состав уже вполне сформировавшись. Немало других видов Арктики имеют гибридное происхождение, но они могли возникнуть как до становления арктической флоры, так и во время этого процесса или даже после него, в течение плейстоцена. Галофитный флористический комплекс, к которому относится облигатный псаммогалофит *Honckenia* Erch., является одним из компонентов, слагающих арктическую флору, он распространен на песчаных и илистых осушках, периодически затапливаемых во время прилива по всему арктическому побережью. Именно на

приморской полосе многие виды находятся в процессе активного видообразования.

Первый вид рода *Honckenia* Ehrh. был описан К. Линнеем в 1753 году под названием *Arenaria peploides* L. с побережья Северной Европы. Позднее он был перенесен в род *Minuartia* Hiern. с бинарным названием *M. peploides* (L.) Hiern. Й. Матфельд разделил этот вид на 3 подвида: subsp. *robusta* (Fernald) Mattf., subsp. *major* (Hook.) Mattf. и subsp. *latifolia* Mattf. [14]. В последнем подвиде он выделил 2 разновидности: var. *typica* (Will.) Mattf. и var. *diffusa* (Hornem.) Mattf. Другой вид рода – *Honckenia oblongifolia* Torr. Et Gray – описан в 1838 году с тихоокеанского побережья Северной Америки. Растения, определяемые как *H. oblongifolia*, ряд авторов рассматривают в качестве подвида циркумполярного вида *H. peploides* (L.) Ehrh. [3], [13], [1].

Е. Г. Победимова на основании различий в размерах растений, длине междоузлий, окраске и количестве семян в коробочке разделяет род *Honckenia* на 5 видов (табл. 1): *H. diffusa* (Hornem.) A. Löve, *H. oblongifolia*, *H. maritima* (Rafin.) Rafin., *H. peploides* и *H. frigida* Pobed. [3]. Во «Флоре Ев-

ропы» [12] для северо-западного побережья Европы указывается *H. peplodes*, а для арктического побережья и Исландии приводится его разновидность – *var. diffusa* (Hornem.) Ostenf. [5].

Е. Гультен считает род *Honckenya* монотипным, состоящим из одного полиморфного вида *H. peplodes* с 3 подвидами: *subsp. peplodes*, *subsp. diffusa* (Hornem.) Hult. и *subsp. major* (Hook.) Hult. [13]. В. В. Петровский в «Арктической флоре СССР» в трактовке рода *Honckenya* следует Гультену [1].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для установления более четкого объема рода *Honckenya* Erch. кроме личной коллекции (120 гербарных листов) нами были изучены гербарные образцы (250 гербарных листов) из коллекции Ботанического института РАН им. В. Л. Комарова из приморских районов Российской Арктики, Дальнего Востока и зарубежных стран, а также немонтированные сборы сотрудников лаборатории растительности Крайнего Севера (270 гербарных листов). Были сделаны препараты строения поверхности семян для сканирующего микроскопа (50 постоянных препаратов), 70 микрофотографий поверхности семени. Помимо морфометрического анализа признаков ряда органов (длина междоузлий, форма и размер пластинки листа, толщина стенок плода-коробочки, форма, цвет и типы поверхности семян), с помощью сканирующего микроскопа JSM-35 были

изучены наиболее консервативные и устойчивые признаки генеративной сферы – строение поверхности семян.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Среди изученных образцов рода *Honckenya* нами выделены 2 группы, различающиеся по размеру, форме и цвету семян. У растений первой группы семена округло-овальные, (2,3)2,5–3,8(4,2) мм длиной, красновато-коричневые, с удлинненным носиком; ширина семени в нижней части меньше его длины. К данной группе относятся образцы с арктического побережья от Кольского полуострова до Чукотского, а также с побережий Камчатки, Сахалина, Курильских островов, севера Японии. В пределах этой группы наблюдаются вариации по размеру и цвету семян: образцы с Тазовского полуострова, из северных районов Камчатки, устья р. Анадырь, о. Б. Раутан имеют семена до 3,8 мм длиной и более темную окраску. Еще более крупные семена, до 4,2 мм длиной, округло-эллиптические, интенсивно-красновато-коричневые имеют растения с залива Св. Лаврентия, из южных районов Камчатки, о. Сахалин и Курил (о. Шиадокан). Мелкие, 2,3–2,8 мм длиной, округло-овальные, светло-красновато-коричневые семена имеют растения с юго-восточного побережья Чукотского моря (окрестности п. Нутепельмен, оз. Аччен) и с побережья Охотского моря (устье р. Тахтамы). На побережье Берингова пролива данная группа представлена всеми тремя вариациями.

Таблица 1

Точка зрения монографов рода *Honckenya* Erch. на объем таксона

Е. Г. Победимова [3]		Е. Хультен [13]		«Панарктическая флора» [4]	
<i>H. diffusa</i> (Hornem.) A. Löve	северное побережье Северной Америки, Гренландия, Шпицберген, Исландия, север Европы, северное побережье Азии до устья Енисея	<i>Honckenya peplodes</i> subsp. <i>peplodes</i>	атлантическое побережье Европы от Португалии до Северной Норвегии, Великобритания и Фарерские острова, побережье Балтийского моря	<i>Honckenya peplodes</i> (L.) Ehrh/ subsp. <i>peplodes</i>	атлантическое побережье Европы от Португалии до Северной Норвегии, Великобритания и Фарерские острова, побережье Балтийского моря
<i>H. oblongifolia</i> Torr. et Gray	побережья Берингова и Охотского морей, полуостров Камчатка, Сахалин, север Японии, тихоокеанское побережье Северной Америки	<i>Honckenya peplodes</i> subsp. <i>major</i> (Hook.) Hult.	острова и побережья Тихого океана	<i>Honckenya peplodes</i> (L.) Ehrh. subsp. <i>major</i> (Hook.) Hultén = <i>Honckenya oblongifolia</i> Torr. et A.Gray	амфиацифический вид (вне арктических побережий европейской Арктики)
<i>H. peplodes</i> Ehch.	побережья Северного и Балтийского морей, атлантическое побережье Европы, Великобритания и Фарерские острова	<i>Honckenya peplodes</i> subsp. <i>diffusa</i> (Hornem.) Hult.	циркумполярно по всей Арктике	<i>Honckenya peplodes</i> (L.) Ehrh subsp. <i>robusta</i> (Fernald) Hultén	внеарктические побережья северо-восточной Северной Америки
<i>H. maritima</i> (Rafin.) Rafin.	атлантическое побережье Северной Америки от Новой Англии до Нью-Джерси			<i>Honckenya peplodes</i> (L.) Ehrh. subsp. <i>diffusa</i> (Hornem.) Hultén ex V. V. Petrovsky	циркумполярно по всей Арктике
<i>H. frigida</i> Pobed.	побережья моря Лаптевых, Восточно-Сибирского, Чукотского и Берингова морей				

У растений второй группы семена округло-широкояйцевидные, крупные, 3,8–4,8 мм длиной, темно-красно-коричневые, с коротким носиком; ширина семени в нижней части примерно равна его длине. К этой группе принадлежат растения, произрастающие по побережьям Балтийского моря (окрестности г. Риги), Финского залива (окрестности п. Янтарное, г. Усть-Нарва, г. Пярну) и на южном побережье Белого моря (Княжая губа и окрестности п. Кандалакша).

Для циркумполярной арктобореальной *H. diffusa* характерны семена, относящиеся к первой группе (довольно мелкие, красно-коричневые); более крупные семена, до 3,8–4,2 мм длиной, встречаются лишь у некоторых экземпляров из восточной части ареала. Для *H. peplodes*, произрастающей на атлантическом побережье Европы от Португалии до Северной Норвегии, на побережье Великобритании, Фарерских островах и на побережье Балтийского моря, характерны семена, относящиеся ко второй группе (крупные, темно-красно-коричневые).

Нами также изучалась микроструктура поверхности семян растений рода *Honckenia*, в результате чего были выделены 2 типа микроструктуры (табл. 2). Первый тип характеризуется высокими, плотно расположенными бугорками неправильной, отчасти трапецевидной формы, большей частью линейно ориентированными к носу семени, разделенными узкими, крутыми, «каньонообразными» бороздками. Изредка встречаются растения с семенами, имеющими более широкие и неясно очерченные бороздки (рис. 1, 2). Семена с микроструктурой первого типа имеют растения с побережья Кольского полуострова, из устья р. Бель (Ямало-Ненецкий автономный округ), с Тазовского полуострова, из губы Буор-хая, с Чукотского полуострова (окрестности п. Апапельхино, Нутепельмен, Уэлен и Лаврентия, оз. Аччен), с побережья Охотского моря, из северных и южных районов Камчатки, а также с Сахалина.



Рис. 1. Первый тип микроструктуры поверхности семени: Микроструктура поверхности семени *Honckenia diffusa* (Hornem.) A. Löve. По образцу: Кемский уезд Княжая губа, остров в заливе, 9 VII 1917, М. Быков. Сканирующий микроскоп JSM-35, x200

Таблица 2
Морфологическая характеристика видов *Honckenia oblongifolia* Torr. et Gray и *Honckenia peplodes* s. l.

Признаки	<i>Honckenia oblongifolia</i> Torr. et Gray	<i>Honckenia peplodes</i> s. l.
длина междоузлий	1–3(4,5) см длиной	0,7–2,5 см длиной
форма и размер пластинки листа	15–20 мм длиной; 6–10(15) мм шириной	(7)10–15(25) мм длиной, 6–10 мм шириной, расположенные крест-накрест и сученные
типы поверхности семян	высокие, плотно расположенные бугорки неправильной, отчасти трапецевидной формы, большей частью линейно ориентированные к носу семени, разделенные узкими, крутыми, «каньонообразными» бороздками	выпуклые округлые бугорки, линейно ориентированные к носу семени; иногда наблюдается чередование выпуклых и округлых бугорков с длинными и менее высокими. Бороздки между бугорками очень широкие и слабо очерченные
коробочка	конусовидная, с тонкими просвечивающими стенками	шаровидная, с толстыми непросвечивающими стенками
форма, цвет и число семян	6–12, округло-овальные, красновато-коричневые	5–10, округло-широкояйцевидные, темно-красно-коричневые
2n	68; 68–70 (4x?)	48; 64–70 68 (4x?)
распространение	амфиопафический вид	циркумполярный вид

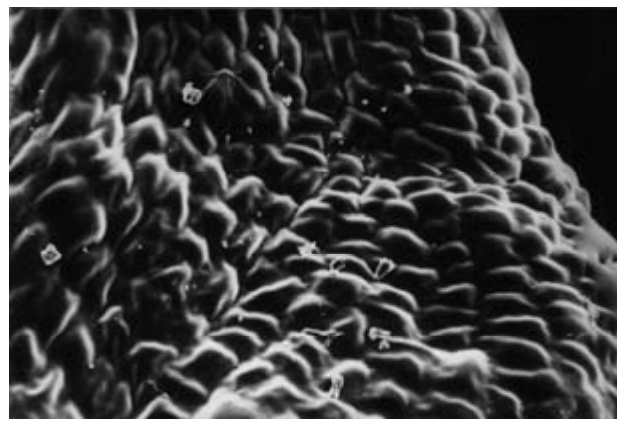


Рис. 2. Первый тип микроструктуры поверхности семени: Микроструктура поверхности семени *Honckenia diffusa* (Hornem.) A. Löve. По образцу: Сахалин, in littore Korsakov, № 476, авг. 1901, leg. Paurie. Сканирующий микроскоп JSM-35, x200

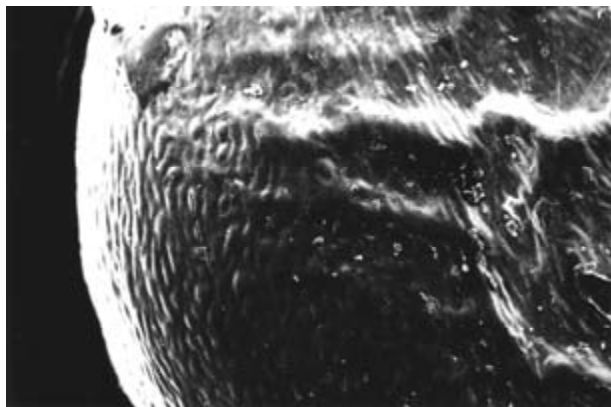


Рис. 3. Второй тип микроструктуры поверхности семени: Микроструктура поверхности семени *Honckenya peploides* (L.) Ehrh. По образцу: ст. Дюны, побережье Финского залива, на песке, 8 IX 1912, Ю. Д. Цинзерлинг. Сканирующий микроскоп JSM-35, x54

Второй тип микроструктуры характеризуется выпуклыми округлыми бугорками, линейно ориентированными к носику семени; иногда наблюдается чередование выпуклых и округлых бугорков с длинными и менее высокими. Бороздки между бугорками очень широкие и слабо очерченные (рис. 3). Семена с микроструктурой второго типа имеют растения с атлантического побережья Западной Европы, побережья Балтийского моря и южного побережья Белого моря. Для *H. diffusa* характерна микроструктура поверхности семени первого типа, для *H. peploides* – второго типа.

В качестве *H. oblongifolia* были описаны образцы с тихоокеанского побережья Северной Америки (залив Фука), отличающиеся от *H. peploides* высокими, 15–40 см, стеблями, крупными продолговато-эллиптическими листьями, ланцетовидно-яйцевидными чашелистиками (у *H. peploides* они большей частью яйцевидные). *H. diffusa* (Hornem.) A. Löve, описанная из Гренландии, является, по мнению А. Лёве, арктическим циркумполярным видом, отличающимся от *H. peploides* более крупными размерами всего растения, широкоэллиптическими листьями, междоузлиями до 3 см длиной и ланцетовидно-яйцевидными чашелистиками. На протяжении всего ареала *H. oblongifolia*, особенно на побережьях Камчатки, Сахалина и Шиадокотана, в популяциях этого вида встречаются экземпляры, неотличимые от типичных представителей *H. diffusa* как по внешнему облику, форме и цвету семян, так и по микроструктуре поверхности семян (наблюдаются вариации в пределах первого типа по форме и величине бугорков и по размерам, ширине и ориентированности бороздок). Более крупные размеры некоторых растений, по-видимому, связаны с благоприятными условиями их произрастания. На сходство растений с арктического и тихоокеанского побережий указывали авторы при первоописании *H. oblongifolia*.

H. frigida описана Победимовой с побережья Берингова пролива (окрестности п. Уэлен). По мнению автора, она отличается от *H. diffusa* об-

ратнойцевидными или обратноланцетными мелкими, 10–12 мм длиной, 3–5 мм шириной, листьями (у *H. diffusa* листья продолговато-эллиптические, до 22 мм длиной, 3–10 мм шириной), более короткими, 4–6 мм длиной (а не 5–10 мм, как у *H. diffusa*), цветоножками, более мелкими, 3 мм длиной, и более многочисленными, до 20 (а не 8–12), семенами. Победимова отмечает, однако, что у растений *H. frigida* на окраинах ее западночукотско-американского ареала наблюдаются отклонения от типа как по форме листьев, так и по цвету и размерам семян [3]. При изучении гербарных экземпляров, этикетированных как *H. frigida*, нами на протяжении всего ареала распространения *H. frigida* выявлены многочисленные отклонения изученных растений от типовых образцов. Микроструктура поверхности семян растений, относимых к *H. frigida*, варьирует в пределах первого типа.

На основании просмотра обширного гербарного материала по роду *Honckenya* Erch. нами были сделаны выводы в отношении видового состава рода *Honckenya*, отличающиеся от трактовки рода Победимовой [3] и Петровским [1] (см.: [5], [6]).

Приводим синонимику принимаемых видов.

1. *Honckenya oblongifolia* Torr. et Gray, 1838, Fl. North Amer. 1:176; Побед. 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20:151; Череп. 1981, Сосуд. раст. СССР: 163. – *Arenaria peploides* var. *diffusa* Hornem. 1821, Dansk. Oecon. Plantel. ed. 3, 1:501; Fern. 1909, Rhodora, 11:114. – *Minuartia peploides* subsp. *latifolia* var. *diffusa* (Hornem.) Mattf. 1922, Feddes Repert. (Beih.), 15:10. – *Honckenya peploides* subsp. *diffusa* (Hornem.) Hult. 1937, Fl. Aleut. Isl.: 173 (sine basionymo); Петровский, 1971, в Аркт. фл. СССР, 6:71; Юрцев и др. 1979, Бюлл. Моск. общ. исп. прир. отд. биол., 84, 5, 2:75. – *H. peploides* subsp. *major* (Hook.) Hult. 1937, 1. c.: 171; Петровский, 1971, цит. соч.: 74. – *H. diffusa* (Hornem.) A. Löve, 1950, Bot. Not. (Lund), 1: 39; Кузен. 1956, во Фл. Мурм. обл. 3:56; Побед. 1960, цит. соч.: 148; Череп. 1981, цит. соч.: 163. – *H. frigida* Pobed. 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20:155.

Растение (7)10–30(35) см высотой. Листья плотные, мясистые, продолговато-эллиптические, иногда широколанцетные, 15–20 мм длиной, 6–10(15) мм шириной. Междоузлия 1–3(4,5) см длиной. Цветки на цветоножках 5–20 мм длиной. Коробочка конусовидная, реже шаровидная, с тонкими просвечивающими стенками. 6–12 семян, округло-овальные, красновато-коричневые, иногда (юго-восток Чукотского полуострова) светло-красновато-коричневые, (2,3)2,5–3,8(4,2) мм длиной, с удлинненным носиком; ширина семени в нижней части меньше его длины. Микроструктура поверхности семени первого типа (у растений с Чукотского полуострова наблюдается варьирование в размерах бугорков и бороздок). Описан с тихоокеанского побережья Северной Америки (залив Фука). Тип в Нью-Йорке (NY). Псаммоэв-

галофит, произрастающий на песчаных почвах с удовлетворительным дренажем. Затопление морскими водами выносит непродолжительное время. Как показали наши исследования, определяющим фактором, влияющим на распространение вида по территории приморской полосы, является способность вида выдерживать постоянное засыпание перевеваемым песком. Вместе с *Leymus vilosissimus*, *Mertensia maritima* первым поселяется на песчаных дюнах, но никогда не образует сомкнутых сообществ. Произрастает на побережьях Исландии, Шпицбергена, северном побережье Западной Европы с прилежащими островами, западном и восточном побережьях Белого моря, северном и тихоокеанском побережьях Азии и Северной Америки.

2. *Honckenia peploides* (L.) Ehrh. 1788, Beitr. Naturk. 2 : 180; Побед. 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20 : 158; Halliday, 1964, in Fl. Europ. 1 : 132; Лашенкова, 1976, во Фл. Сев.-Вост. евр. ч. СССР, 2 : 220; Череп. 1981, Сосуд. раст. СССР : 163. – *Arenaria peploides* L. 1753, Sp. Pl. : 423; Fern. 1909, Rhodora, 11 : 113. – *Ammodenia peploides* Rupr. 1846, Beitr. Pflz. Russ. Reichs. 2 : 25; Горшк. 1936, во Фл. СССР, 6 : 517. – *Minuartia peploides* subsp. *latifolia* var. *typica* (Will.) Mattf. 1922, Feddes Repert. (Beih.), 15 : 10.

Растение 7–25 см высотой, с плотными суккулентными листьями, широкоэллиптическими, иногда почти округлыми, (7)10–15(25) мм длиной, 6–10 мм шириной, довольно часто (в южных частях ареала и на побережье Балтийского моря) крест-накрест расположенными и скученными. Междоузлия короткие, 0,7–2,5 мм длиной. Цветки на цветоножках 3–7 мм длиной. Коробочка шаровидная, с толстыми непросвечивающими стенками, с 5–12 округло-широкояйцевидными семенами, темно-красно-коричневыми, 3,8–4,8 мм длиной, с коротким носиком; ширина семени в нижней части примерно равна его длине. Микро-

структура поверхности семени второго типа. Описан с побережий Северной Европы, тип в Лондоне (LINN). Псаммоэгаллофит, произрастает на песчаных, песчано-галечных берегах морей.

Распространен на атлантическом побережье Европы от Португалии до Северной Норвегии, на побережьях Великобритании и Фарерских островов, побережье Балтийского моря, южном побережье Белого моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на основании изучения гербарного материала мы пришли к выводу об отсутствии различий между *H. oblongifolia*, *H. diffusa* и *H. frigida* по всем признакам. Видовые признаки *H. diffusa* находятся в пределах варьирования *H. oblongifolia* и встречаются по всему арктическому циркумполярному ареалу *H. diffusa*. Мы не считаем возможным различать эти виды в качестве самостоятельных и *H. frigida* и *H. diffusa* включаем в синонимы к *H. oblongifolia*. Приоритетным является более раннее название *H. oblongifolia*. Циркумполярный арктобореальный вид *H. oblongifolia* представляет собой, по-видимому, первичную предковую форму, из которой во время бореальных трансгрессий моря и связанных с этим изменений климата выделились географические формы, принятые Е. Г. Победимовой как виды *H. diffusa* и *H. frigida* [3]. Растения, произрастающие по берегам Атлантического и Тихого океанов, сходны по форме листьев, количеству семян в коробочке и их размерам, по цвету и структуре поверхности семени и представляют собой, очевидно, конвергентные формы, возникшие в результате одинаковых условий существования.

Необходимо подчеркнуть внешнее габитуальное сходство некоторых экземпляров *H. peploides* и *H. oblongifolia* при различии в форме, цвете и структуре поверхности семени.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арктическая флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1971. Т. 6.
2. Камелин Р. В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Азбука, 2004. 228 с.
3. Победимова Е. Г. Обзор рода *Honckenia* Erch. // Ботанические материалы Гербария Ботанического института АН СССР. Т. 20. М.; Л., 1960. С. 125–138.
4. Проект Панарктическая флора [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.binran.ru/projects/paf/index.htm>.
5. Сергиенко Л. А. Заметки об арктических приморских видах рода *Honckenia* Ehrh. (*Caryophyllaceae*) // Новости систематики высших растений. Т. 22. Л.: Наука, 1985. С. 88–94.
6. Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 225 с.
7. Скворцов А. К. Становление современного понимания вида // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л.: Наука, 1967. С. 16–18.
8. Толмачев А. И. Автохтонное ядро арктической флоры и ее связи с высокогорными флорами Северной и Центральной Азии // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. 6. С. 55–65.
9. Цвелев Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 407 с.
10. Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–104.
11. Flora Europaea. Vol. 1–2. Cambridge: Univ. Press, 1964–1968.
12. Halliday G. Flora Europea. Vol. 1. 1964. P. 132.
13. Hulten E. Flora of Alaska and neighboring territories. Stanford, 1968. 1008 p.
14. Mattfeld J. Feddes Repertorium. Vol. 15. Vien, 1922. P. 10.