

ЛЮДМИЛА АЛЕКСАНДРОВНА СЕРГИЕНКО

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и физиологии растений эколого-биологического факультета ПетрГУ

*saltmarsh@mail.ru*

## О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В РОДЕ БЕСКИЛЬНИЦА СЕМЕЙСТВА МЯТЛИКОВЫХ (*Puccinellia* Parl. СЕМЕЙСТВА *POACEAE*)

Виды рода бескильница находятся в стадии активного видообразования из-за нестабильных условий существования на приморской полосе. На основании изучения морфологических признаков растений и строения эпидермиса верхней стороны листовой пластинки приводится новая трактовка объема вида бескильница ползучая – *Puccinellia phryganodes* s. l.

Ключевые слова: приморская полоса, галофиты, эпидермис листовой пластинки, видообразование

Видообразование – это процесс глубокого и всестороннего приспособления одной или нескольких популяций предкового вида к новой среде или образу жизни, связанный с изменением положения вида в биогеоценозе [2]. Первым ответом вида на изменение внешней среды, точнее, на изменение соотношений между организмом и внешней средой является более или менее быстрое вскрытие его резервов изменчивости [5]. Основной путь видообразования на приморской полосе Арктики обусловлен разделением одного предкового вида на несколько независимо эволюционирующих видов. Стратегия существования растений в условиях высоких широт – избегание стрессовых воздействий в пространстве и во времени, появление новых морфофизиологических признаков, расширяющих экологические возможности видов [6]. Дивергентному видообразованию предшествует возникновение изолированных популяций внутри предкового вида. Приморские виды, сформировавшиеся и существующие в изменчивых условиях (соленость воды и почвы, при-

ливо-отливные явления, разный механический состав почвы), являются более эврибионтными, чем виды плакорных местообитаний. Поэтому они обладают более широкими параметрами действия регуляторных механизмов, что проявляется в их большей пластичности и большей вариабельности морфологических показателей видовых признаков. Первичные сукцессии приморских растительных сообществ возникают на лишенной растительности и не имеющей фитоценотической среды поверхности и являют собой основополагающую часть общего процесса динамики растительности приморской полосы.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для установления более четкого объема арктического циркумполярного вида *Puccinellia phryganodes* s. l. кроме личной коллекции (240 гербарных листов) нами были изучены гербарные образцы (670 гербарных листов) из коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, а также немонтированные сборы со-

трудников лаборатории растительности Крайнего Севера (350 гербарных листов), сделаны препараты эпидермиса верхней стороны листовой пластинки (180 постоянных препаратов), 90 микрофотографий эпидермиса верхней стороны листовой пластинки. Помимо анализа морфометрических признаков (характеристика побегов, размеры листьев, метелки, колоска, цветковых чешуй, размеров и форм колосковых и цветковых чешуй, пыльников) были изучены наиболее устойчивые признаки – строение эпидермиса стороны листовой пластинки стеблевых листьев.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В нестабильных условиях существования возросшие адаптивные изменения такого вида-доминанта флористического галофитного комплекса Арктики, как бескильница – *Puccinellia* Parl. (сем. *Poaceae*), многими авторами обработок этого таксона для различных сводок принимались как устойчивые признаки, и в этих группах ими выделялись новые виды и подвиды [1], [5], [7] (табл. 1).

Таблица 1

Точки зрения монографов вида *Puccinellia phryganodes* s. l. на объем таксона

Н. Н. Цвелев [1]	Н. Н. Цвелев [5]	Панарктическая флора [7]
<i>Puccinellia phryganodes</i> subsp. <i>phryganodes</i>	<i>Puccinellia phryganodes</i> subsp. <i>phryganodes</i>	<i>Puccinellia phryganodes</i> (Trin.) Scribn. & Merr. subsp. <i>phryganodes</i>
		<i>Puccinellia phryganodes</i> (Trin.) Scribn. & Merr. subsp. <i>neoarctica</i> (Á. Löve & D. Löve) Elven comb. nov.
<i>Puccinellia geniculata</i> (Krecz.) Tzvel.	<i>Puccinellia phryganodes</i> subsp. <i>geniculata</i> (Krecz.) Tzvel.	<i>Puccinellia geniculata</i> (V. I. Krecz.) T. J. Sorensen
<i>Puccinellia phryganodes</i> subsp. <i>vilfoidea</i> (Anderss.) Tzvel. comb. nova	<i>P. phryganodes</i> subsp. <i>vilfoidea</i> (Anderss.) Tzvel.	<i>Puccinellia phryganodes</i> (Trin.) Scribn. & Merr. subsp. <i>vilfoidea</i> (Andersson) Tzvelev
<i>P. phryganodes</i> subsp. <i>asiatica</i> (Hadač. et A. Löve) Tzvel. comb. nova	<i>Puccinellia phryganodes</i> subsp. <i>sibirica</i> (Hadač. et A. Löve) Tzvel. (errore «asiatica»)	<i>Puccinellia phryganodes</i> (Trin.) Scribn. & Merr. subsp. <i>sibirica</i> (Hadač & Á. Löve) Elven comb. nov.

В работе Н. Н. Цвелева «Злаки СССР» *P. phryganodes* s. l. представлена 4 подвидами: subsp. *geniculata* (Krecz.) Tzvel. – южные районы Дальневосточной Арктики и Аляска, subsp. *phryganodes* – Камчатка, Сахалин, побережье

Охотского моря, северо-восток Америки, subsp. *sibirica* (Hadač. et Love) Tzvel. (errore «asiatica») – Европейская Арктика, Колеский п-ов, арктическое побережье Западной и Восточной Сибири, северные районы Дальневосточной Арктики, Скандинавия, и subsp. *vilfoidea* (Anderss.) Tzvel. – Новая Земля, Шпицберген [5].

После изучения морфологических признаков растений, относимых различными авторами к *Puccinellia phryganodes* s. l., мы считаем, что растения, относимые к *P. phryganodes* subsp. *geniculata* и *P. phryganodes* subsp. *sibirica*, как по общему облику, строению цветка, так и по структуре эпидермы находятся в пределах варьирования типового арктического подвида *P. phryganodes* subsp. *phryganodes*. Мы принимаем только 2 подвида одного вида *Puccinellia phryganodes*: *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. subsp. *phryganodes* и *Puccinellia phryganodes* subsp. *vilfoidea* (Anderss.) Tzvel. Морфологическая характеристика подвидов *P. phryganodes* subsp. *phryganodes* и *P. phryganodes* subsp. *vilfoidea* приводится в табл. 2. На наш взгляд, современные подвиды рода *Puccinellia* Parl. сформировались во время миграции предковой формы типа *P. phryganodes* subsp. *geniculata* на восток и на запад от Берингова пролива по северным побережьям Евразии и Америки [3].

Наши данные также показали, что *P. phryganodes* subsp. *phryganodes*, *P. phryganodes* subsp. *geniculata* и *P. phryganodes* subsp. *sibirica* имеют одинаковое строение эпидермальной ткани: она немного неправильно ячеистая, клетки с хорошо выраженными обильными сосочками. Характеристика эпидермиса верхней стороны листовой пластинки исследованных образцов приведена в табл. 3. Наличие экземпляров с немного вздутыми, булавовидными клетками с редкими сосочками на побережье Берингова пролива, на о. Айон и о. Врангеля указывает на то, что группа *P. phryganodes* s. l. находится в стадии активного видообразования. Морфологическая характеристика признаков строения эпидермиса приведена в табл. 3. На рис. 1 представлены образцы с побережья Чукотского моря, а на рис. 2 – со Шпицбергена. Изучение строения эпидермы типового материала *P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. и *P. geniculata* Turcz. ex V. Krecz. не показало отличий между ними.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, мы пришли к выводу, что исследования только морфологических признаков растений, относимых к *Puccinellia phryganodes* s. l. (размеры колосковых чешуй, нижних цветковых чешуй и пыльников, общего габитуса растений), недостаточно для обоснованного выделения новых видов и подвидов [3]. Анализ внутривидового полиморфизма *Puccinellia phryganodes* s. l. выявил многочисленные случаи континуальной вариативности признаков – географической и экологической изменчивости. На примере *Puccinellia phryganodes* s. l. полностью подтверждают-

ся такие положения политипической концепции [2], [4], [6], как: 1) отличия между подвидами и популяциями слагаются из очень большого числа мелких изменений, 2) большая часть локальной и географической изменчивости тесно связана со средой, а на приморской полосе быстрые морфологические изменения возникают на основе различных вариаций эдафических условий существования сообществ, в частности, из-за особенностей водного и солевого режима почв.

Принятие политипической концепции вида и использование устойчивых морфологических признаков в роде *Puccinellia* (строение эпидермальной ткани верхней поверхности листовой пластинки) позволяют нам дать четкие обоснования для утверждения новых объемов видов в этих группах и объяснить, что внутри вида существует множество биотипов и экотипов, приспособленных к значительному разнообразию условий приморской полосы Арктики и Голарктики.

Работа выполнена по гранту «Развитие научного потенциала высшей школы» № 2.1.1/3832 «Морфологические и физиологические аспекты видообразования и формирования адаптационных стратегий видов в прибрежных экосистемах приливных морей Голарктики и Арктики».

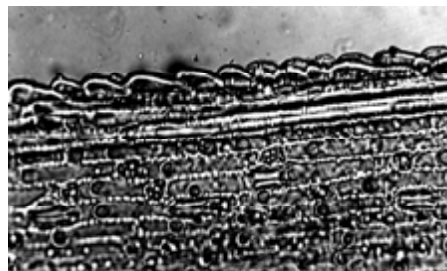


Рис. 1. Эпидермис верхней стороны листовой пластинки *Puccinellia phryganodes* subsp. *phryganodes*.

По образцу: побережье Чукотского моря, устье р. Энурмино, илистый берег, № 606, 23.VII.1976, Л. А. Сергиенко, x200.

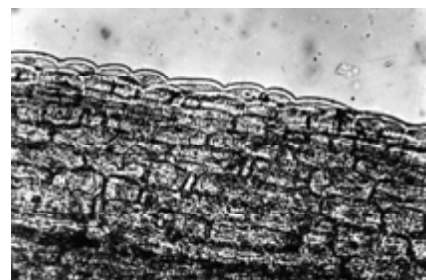


Рис. 2. Эпидермис верхней стороны листовой пластинки *Puccinellia phryganodes* subsp. *vilfoidea* (Anderss.) Tzvel

По образцу: Insulae Spetsbergenses: Walter Thymens Strait, VII.1864, A. I. Malmgren, x200.

Таблица 2

Морфологическая характеристика подвидов *Puccinellia phryganodes* s. l.

Признаки	<i>Puccinellia phryganodes</i> ssp. <i>phryganodes</i>	<i>Puccinellia phryganodes</i> ssp. <i>vilfoidea</i>
Характеристика побегов	Растение 8–30 см выс., с длинными ползучими побегами. Побеги стелющиеся и укореняющиеся в узлах	Растение 3–12 см выс., с длинными ползучими побегами. Растения часто имеют многочисленные вегетативные побеги при отсутствии генеративных побегов
Листья	Листья вдоль сложенные, до 2 мм шир.	Листья вдоль сложенные, до 2,3 мм шир.
Метелки	Метелки 3–8 см дл., с гладкими веточками, вначале прижатыми, позже отклоненными	Метелки 2–4 см, с малоцветковыми гладкими веточками
Колоски	Колоски с 2–6 цветками; ножки колосков не очень толстые. Цветки 6–8 мм дл.	Колоски с 2–4 цветками; ножки колосков толстые. Цветки 4–6 мм дл.
Колосковые чешуи	Колосковые чешуи тонкие, уплощенные, с 3 ясными жилками, верхняя 2–3 мм дл.	Колосковые чешуи жесткие, плотные, с 3 неясно выраженными жилками, заметными только при основании, верхняя 1,5–2 мм дл.
Нижние цветковые чешуи	Голые, 3–4 мм дл., с пленчатой беловатой каймой по краю, с ясно выраженными жилками	Голые, 2,5–3 мм дл., без пленчатой беловатой каймы по краю, с неясно выраженными жилками
Верхние цветковые чешуи	Киль верхних цветковых чешуй с многочисленными мельчайшими сосочками	Киль верхних цветковых чешуй гладкий
Эпидермальная ткань верхней поверхности листовой пластинки	Правильно ячеистая, с хорошо выраженными обильными сосочками. Иногда у образцов с побережья Берингова пролива, о. Айон, о. Врангеля эпидерма неправильно ячеистая, немного вздутые клетки с редкими сосочками	Правильно ячеистая, без бугорков и сосочков, редко с немногочисленными сосочками; иногда эпидермальные клетки вздутые (булавовидные или имеют несколько неправильную форму, приближающуюся к ромбовидной)
Пыльники	2–2,2 мм дл., от ярко-розовых до темно-фиолетовых, продолговатые	1,5–1,8 мм дл., фиолетовые, продолговатые
2n	14	28
Распространение	Арктическое побережье России, Камчатка, Сахалин, побережье Охотского моря, Аляска	Шпицберген, п-ов Канин (северная часть), о. Колгуев, о. Новая Земля

Таблица 3

Характеристика эпидермиса верхней стороны листовой пластинки растений, относящихся к *Puccinellia phryganodes* s. l

п/п	Характеристика	Где встречаются растения с таким строением эпидермиса
1	Эпидермис верхней стороны листовой пластинки правильно ячеистый с многочисленными сосочками	Западное побережье Гренландии, побережья Берингова пролива, Охотского моря, Аляска
2	Эпидермис верхней стороны листовой пластинки неправильно ячеистый с немногими, но ясно выраженными сосочками	Побережье Чукотского моря, Берингов пролив
3	Эпидермис верхней стороны листовой пластинки неправильно ячеистый с несколько вздутыми клетками и немногочисленными сосочками и бугорками	Таймыр, Новосибирские о-ва, о. Врангеля, Берингов пролив
4	Эпидермис верхней стороны листовой пластинки правильно ячеистый с более мелкими, чем у первого варианта, клетками, с многочисленными, хорошо выраженными сосочками	Камчатка, побережье Охотского моря
5	Эпидермис верхней стороны листовой пластинки правильно ячеистый с довольно ровными клетками и очень редкими сосочками	Новая Земля, п-ов Канин
6	Эпидермис верхней стороны листовой пластинки неправильно ячеистый с немного ромбовидными клетками, большей частью без сосочков	Западное побережье Гренландии, Шпицберген, низовья Лены

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арктическая флора СССР: В 10 т. Л.: Наука, 1967. Т. 2.
2. Камелин Р. В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Азбука, 2004. 228 с.
3. Сергиенко Л. А. Флора и растительность побережий Арктики и сопредельных территорий. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. 225 с.
4. Скворцов А. К. Становление современного понимания вида // Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л.: Наука, 1967. С. 16–18.
5. Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
6. Цвелев Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 407 с.
7. <http://www.binran.ru/projects/paf/index.htm> // Проект «Панарктическая флора».