

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 видеообразования 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, видеообразование

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 видеообразования на приморской полосе Арктики обусловлен разделением одного предкового вида на несколько независимо эволюционирующих видов. Стратегия существования растений в условиях высоких широт – избежание стрессовых воздействий в пространстве и во времени, появление новых морфофизиологических признаков, расширяющих экологические возможности видов [6]. Дивергентному видеообразованию 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 являются 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 пластиинки (180 постоянных препаратов), 90 микрофотографий эпидермиса верхней стороны листовой пластиинки. 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 пластиинки 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 обработка 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 phryganoides* s. l. на объем таксона

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

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

Охотского моря, северо-восток Америки, subsp. *sibirica* (Hadač et Love) Tzvel. (errore «*asiatica*») – Европейская Арктика, Кольский 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 phryganoides* s. l., мы считаем, что растения, относимые к *P. phryganoides* subsp. *geniculata* и *P. phryganoides* subsp. *sibirica*, как по общему облику, строению цветка, так и по структуре эпидермы находятся в пределах варьирования типового арктического подвида *P. phryganoides* subsp. *phryganoides*. Мы принимаем только 2 подвида одного вида *Puccinellia phryganoides*: *Puccinellia phryganoides* (Trin.) Scribn. et Merr. subsp. *phryganoides* и *Puccinellia phryganoides* subsp. *vilfoidea* (Anderss.) Tzvel. Морфологическая характеристика подвидов *P. phryganoides* subsp. *phryganoides* и *P. phryganoides* subsp. *vilfoidea* приводится в табл. 2. На наш взгляд, современные подвиды рода *Puccinellia* Parl. сформировались во время миграции предковой формы типа *P. phryganoides* subsp. *geniculata* на восток и на запад от Берингова пролива по северным побережьям Евразии и Америки [3].

Наши данные также показали, что *P. phryganoides* subsp. *phryganoides*, *P. phryganoides* subsp. *Geniculata* и *P. phryganoides* subsp. *sibirica* имеют одинаковое строение эпидермальной ткани: она немного неправильно ячеистая, клетки с хорошо выраженным обильными сосочками. Характеристика эпидермиса верхней стороны листовой пластиинки 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. phryganoides* s. l. находится в стадии активного видеообразования. 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. phryganoides* (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 phryganoides* 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 phryganoides* s. l. выявил многочисленные случаи континуальной вариабельности признаков – географической и экологической изменчивости. На примере *Puccinellia phryganoides* 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 видеообразования и формирования адаптационных стратегий видов в прибрежных экосистемах приливных морей Голарктики и Арктики».

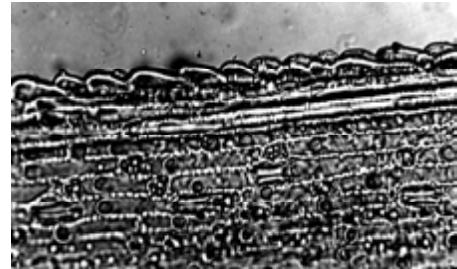


Рис. 1. Эпидермис верхней стороны листовой пластинки *Puccinellia phryganodes* subsp. *Phryganodes*.

По образцу: побережье Чукотского моря, устье р. Энурмино, илистый берег, № 606, 23.VII.1976, Л. А. Сергиенко, х200.

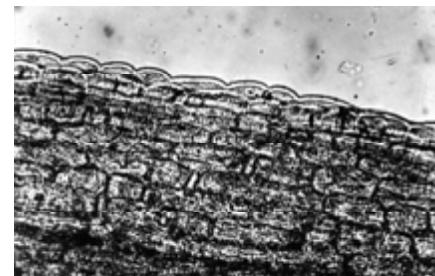


Рис. 2. Эпидермис верхней стороны листовой пластинки *Puccinellia phryganodes* subsp. *vilfoidea* (Anders.) Tzvel

По образцу: Insulae Spetsbergenses: Walter Thymens Strait, VII.1864, A. I. Malmgren, х200.

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 выраженнымми 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 пластиинки	Правильно ячеистая, с хорошо выраженнымми обильными сосочками. Иногда у образцов с побережья Берингова пролива, о. Айон, о. Врангеля эпидерма неправильно ячеистая, немного вздутие клетки с редкими сосочками	Правильно ячеистая, без бугорков и сосочек, 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 *Ruccinellia phryganodes* s. l

п/п	Характеристика	Где встречаются растения с таким строением эпидермиса
1	Эпидермис верхней стороны листовой пластинки правиль но 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 правиль но ячеистый с более мелкими, чем у первого варианта, клетками, с многочисленными, хорошо выраженными сосочками	Камчатка, побережье Охотского моря
5	Эпидермис верхней стороны листовой пластинки правиль но 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 сосочеков	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. Цвелеев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
6. Цвелеев 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».