

УДК 582.542

М.В.Олонова, член-корреспондент АН Республики Таджикистан Х.Х.Хисориев\*

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КОМПЛЕКСА  
*POA NEMORALIS* L. И *P. RELAXA* OVCZ. В ГИССАРО-ДАРВАЗСКОМ  
ФЛОРИСТИЧЕСКОМ РАЙОНЕ ТАДЖИКИСТАНА***Томский государственный университет, Россия,**\*Институт ботаники, физиологии и генетики растений АН Республики Таджикистан*

Для исследования морфологической структуры комплекса *Poa nemoralis* и *P. relaxa* было сделано семь выборок. В этих выборках была исследована изменчивость основных дискриминаторов. Исследования показали, что крайние, характерные для одного вида, значения каждого из них всегда связаны серией промежуточных. Большая часть исследованных особей не может быть отнесена ни к одному виду, совмещая признаки обоих, и такие особи есть во всех выборках. Исследование корреляций между этими признаками выявило их слабую согласованность. Наибольшая корреляция (0.72) наблюдалась между положением верхнего узла и длиной язычка. Корреляция между положением верхнего узла и опушением оси колоска оказалась довольно низкой (-0.41), и ещё ниже (-0.1) между длиной язычка и характером поверхности оси колоска. Такое ослабление связей между основными дискриминаторами может быть следствием гибридизации.

**Ключевые слова:** *Poa* L. – изменчивость – популяции – Таджикистан.

Секция *Stenopoa* Dum. является одной из наиболее сложных и полиморфных в роде мятлики (*Poa* L.), эволюция в которой, как считается, шла в основном по пути ксероморфогенеза. Её виды, приспособленные к самым разнообразным условиям, от гумидных широколиственных лесов до степей и сухих каменистых склонов, легко вступают в гибридизационные отношения, образуя сложные полиморфные комплексы, члены которых с трудом поддаются определению [1]. Такие комплексы отмечались не только в европейской части [2,3], но и на Дальнем Востоке России [4], на обширной территории Китая [5], в Сибири [6]. П.Н.Овчинников и А.П.Чукавина [7], В.К.Пазий [8] также неоднократно отмечали наличие таких комплексов, образованных видами секции *Stenopoa* на территории Республики Таджикистан. В частности, эти авторы обращали внимание на совместное произрастание особей, сочетающих признаки мезоморфного *P. nemoralis* L. и ксероморфного *P. relaxa* Ovcz. и высказывали предположения о гибридной природе этих форм. При этом В.К.Пазий [8] отмечала, что в Средней Азии наблюдается зависимость между условиями существования, длиной язычка и опушением оси колоска: теневые формы имеют язычок короткий, 0.2-0.5 мм, в виде ободка и более или менее волосистую ось колоска, а на сухих каменистых склонах язычок достигает почти 1 мм и ось колоска относительно шероховатая. При этом не указано, шла ли речь о разных ценопопу-

**Адрес для корреспонденции:** Хисориев Хикмат. 734017, Республика Таджикистан, г. Душанбе, ул. Каримова, 27, Институт ботаники, физиологии и генетики АН РТ. E-mail: hhikmat@mail.ru

ляциях одной популяции, о совершенно разных, удаленных друг от друга популяциях, или вообще о разных видах. Известно, что *P. nemoralis* произрастает в более или менее затенённых местообитаниях, имеет очень короткий язычок, у верхних листьев обычно не превышающий 0.5 мм, почти гладкий стебель, верхний узел выше его середины и опушённую ось колоска, в то время как *P. relaxa* обитает на сухих открытых склонах, имеет язычок, достигающий 2 мм (1.5 мм по проктологу), шероховатый стебель, верхний узел, расположенный в нижней его трети и голую ось колоска (табл.). Эти виды различаются не только экологически, но и, предположительно, относятся к разным эволюционным ветвям. Длина язычка и характер поверхности оси колоска являются признаками, маркирующими эти ветви. Большинство форм, занимающих промежуточное положение между *P. nemoralis* и *P. relaxa*, согласно Флоре Таджикской ССР [7], должны быть отнесены к мезоксероморфному *P. nemoraliformis* Roshev., описанному из Индии по материалам Бора (табл.). Этот вид характеризуется расплывчатостью морфологических границ, и по формальным признакам к нему действительно могут быть причислены многие особи исследованной популяции, которые не соответствуют морфотипам *P. nemoralis* и *P. relaxa*.

Таблица

Диагностические признаки *P. nemoralis*, *P. relaxa* и *P. nemoraliformis* [2, 7]

Признак	<i>P. nemoralis</i>	<i>P. nemoraliformis</i>	<i>P. relaxa</i>
Характер дерновины	Рыхлокустовая	Рыхлая	Крупная, слегка распадающаяся
Высота стебля (см)	35-100	35-50 (80)	30-60
Характер поверхности стеблей	Гладкая	Более или менее шероховатая	Шероховатая
Длина язычка (мм)	Отсутствует или менее 0.5-0.8	1-1.5(2)	1-1.5(2)
Листовые пластинки	Плоские, слабые	Линейные, плоские	Узколинейные, плоские или свернутые
Форма и длина метелки (см)	Слабая, рыхлая, с разбросанными веточками, более или менее широкая, 10-18 (20)	Раскидистая, рыхлая, малоколосковая	Сжатая, продолговатая, до 7-15
Число веточек в нижнем ярусе метелки	-	-	2
Длина колоска (мм)	4-6.5	4-6	До 6-6.5
Количество цветков в колоске	(2) 3-5	3-4	3-5 (6)
Форма колосковых чешуй	Узко-ланцетные, острые	Ланцетные, немного неравные	Продолговато-ланцетные или ланцетно-эллиптические
Ось колоска	Волосистая	Голая или покрытая мелкими бугорками	Голая или покрытая мелкими бугорками -
Каллус нижней цветковой чешуи	С пучком длинных волосков	Пучок волосков слабо развит, иногда почти отсутствует	Пучок слабо развит, легко опадающий
Положение верхнего узла	На середине стебля и выше	-	В нижней трети

Полевые наблюдения, сделанные авторами во время экспедиции 2012 г. в Раштском, Джиргитальском, Таджикабадском и Варзобском районах Таджикистана, подтвердили не только высокое морфологическое разнообразие и полиморфизм *P. nemoralis* и *P. relaxa*, но и наличие форм, соче-

тающих признаки этих двух видов в местах контакта местообитаний. Это подтверждает высказанные ранее предположения [7-9] о возможности гибридизации между *P. nemoralis* и *P. relaxa*. На огромную роль гибридизации в эволюции мятликов неоднократно указывали Н.Н.Цвелев [1,2], Н.С.Пробатова [10] и многие другие исследователи. Для выяснения таксономической структуры комплекса *P. nemoralis* *P. relaxa* необходимо выявление структуры морфологической, которая предусматривает исследование изменчивости морфологических признаков и частоту их состояний в различных ценопопуляциях.

### М а т е р и а л и м е т о д ы

Для проведения детального морфологического исследования на участке совместного произрастания *P. nemoralis* и *P. relaxa* в Раштском районе, в окрестностях села Джафр (39°07' с.ш. и 70°36' в.д., высота приблизительно от 1800 до 1860 м над ур. м.) был заложен трансект. Он начинался в нижней части сухого склона, пересекал узкую долину, густо поросшую кустарником, высокими, до 2 м, травянистыми растениями и ежевикой, с протекающим по её дну ручьём, и продолжался на противоположном берегу до средней части сухого каменистого склона с редкими кустарниками и мелкими деревьями. Вдоль трансекта было сделано семь выборок. За операционную счётную единицу был принят побег со сформировавшейся метёлкой в стадии цветения или плодоношения. Из каждой выборки для дальнейшего исследования случайным образом было отобрано, в зависимости от наличия материала, от 25 до 9 особей, всего 145. При этом мезоморфные существенно преобладали. Положение верхнего узла определялось как разница между длиной стебля и длиной метёлки, делённая на длину стебля от основания до верхнего узла. При этом мезоморфному типу соответствовали значения менее или равные 2, мезоксероморфному – от 2 до 3, и значения от 3 включительно и выше – ксероморфному типу. Статистическая обработка материала выполнялась с помощью программы STATISTICA [11].

Анатомическое исследование поверхности стебля производилось при помощи светового микроскопа Биолам и растрового электронного микроскопа Philips SEM 515 (Голландия). Для уменьшения влияния заряда препараты обрабатывали серебром методом термического напыления в вакууме. Образцы исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 25 кВ. Изучение строения стеблевой эпидермы проводили при увеличении в 100 и в 600 раз.

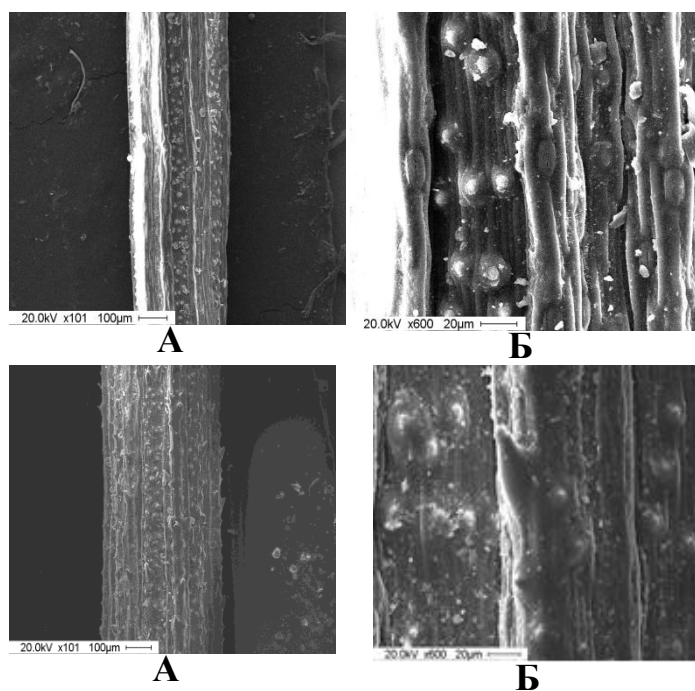
### Р е з у л ь т а т ы и с с л е д о в а н и я и и х о б с у ж д е н и е

Формально *P. nemoralis* и *P. relaxa* хорошо различаются морфологически по положению верхнего узла, характеру поверхности стеблей, длине язычка и характеру поверхности оси колоска (табл.). Первые два признака при этом являются адаптивными и до некоторой степени определяются условиями существования.

Исследование поверхности листа, как на световом, так и на сканирующем электронном микроскопе, показало, что хотя ксероморфные особи в целом и отличались большей шероховатостью стеблевой эпидермы, обусловленной наличием шипиков, среди мезоморфных растений наряду с почти гладкими также встречались особи с довольно сильно шероховатым стеблем, усаженным длинны-

ми и густыми шипиками (рис. 1). Поэтому характер поверхности стебля не может считаться надёжным дискриминатором.

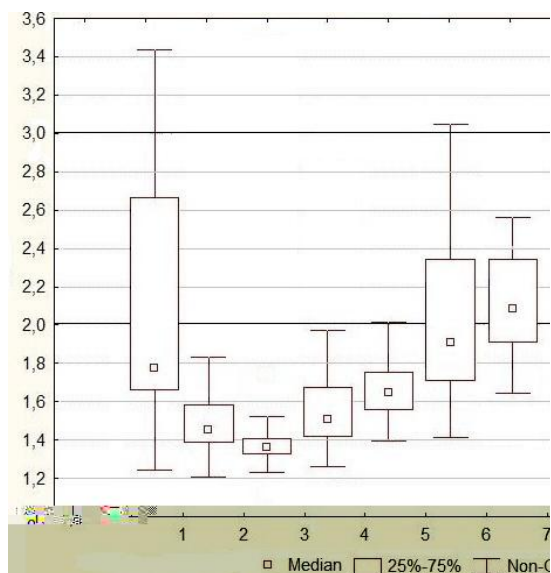
Положение верхнего узла позволяет не только разграничивать *P. nemoralis* и *P. relaxa*, но является важным показателем степени ксероморфности у видов в секции *Stenopoa* в целом [2]. В выборках, сделанных вдоль трансекта, этот признак проявляет разную изменчивость. Как видно на графике (рис. 2), наименьшей изменчивостью отличались представители третьей, наиболее мезоморфной выборки, расположенной на дне долины, у ручья. У представителей этой выборки наблюдалось в среднем и самое высокое положение узла. На графике видно, что амплитуда изменчивости этого признака в выборках 2, 3, 4 и 5 также не выходит за пределы, принятые для *P. nemoralis*. В выборках 1 и 6, хотя средние значения и лежат в пределах *P. nemoralis*, амплитуда изменчивости так широка, что не только охватывает область мезоксероморфных видов, но и выходит за её пределы. Тем не менее в каждой из этих выборок только по одной особи попадают в ксероморфную группу поэтому их принадлежность к *P. relaxa* весьма сомнительна. Седьмая выборка в среднем самая ксероморфная и самая малочисленная. Несмотря на то, что среднее значение положения верхнего узла в этой выборке лежит в мезоксероморфной области, она включает немало и мезоморфных, и эта выборка, как и 1 и 6, также по положению верхнего узла занимает промежуточное положение между *P. nemoralis* и *P. relaxa*. Таким образом, по признаку положения узла только 2, 3, 4 и 5 выборки могли бы быть отнесены к *P. nemoralis*, а остальные носят промежуточный характер.



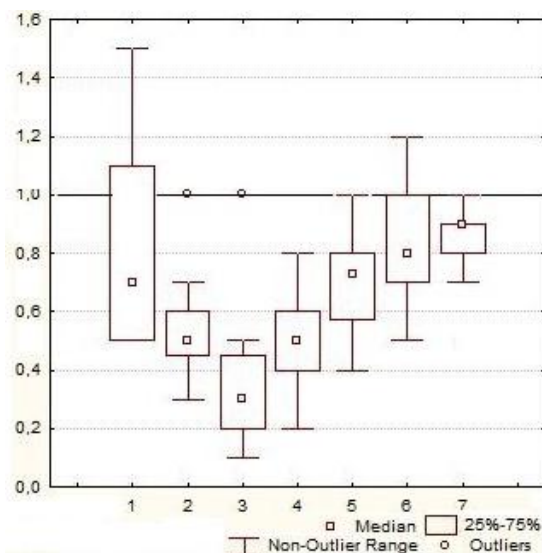
**Рис. 1.** Анатомическое строение стеблевой эпидермы мезоморфных образцов комплекса *P. nemoralis* x *P. relaxa* из выборки, взятой в окрестностях села Джафр. А – увеличение  $\times 101$ , Б –  $\times 600$ .

Длина язычка также является одним из признаков, различающих *P. nemoralis* и *P. relaxa*. Так же, как и положение верхнего узла, она изменяется в выборках по-разному (рис. 3), но средние значения у всех выборок лежат в пределах, характерных для *P. nemoralis*. В выборках 2, 3, 4, 5 и даже 7 длина язычка не выходит за пределы, характерные для этого вида, и только выборки 1 и 6 являются

переходными между *P. nemoralis* и *P. relaxa*. При этом длина язычка у ряда особей этих популяций заходит в пределы изменчивости, определённые для *P. relaxa*. Сравнение графиков изменчивости положения узла и длины язычка говорит о несомненной связи между ними. 2D график (рис.4) демонстрирует высокую сопряженность этих признаков. При этом видно, что часть образцов (из выборок 1 и 6) выходит за пределы изменчивости, установленные как для *P. nemoralis*, так и для *P. relaxa*, представляя собой переходную группу, как бы промежуточную между этими видами.



**Рис. 2.** Изменчивость положения верхнего узла (ось ординат) в выборках 1-7 (ось абсцисс) *Poa nemoralis* x *P. relaxa*. I – мезоморфные, II – мезоксероморфные, III – ксероморфные.



**Рис. 3.** Изменчивость длины язычка (ось ординат) в выборках 1-7 (ось абсцисс) *Poa nemoralis* x *P. relaxa*.

И, наконец, третьим важным дискриминатором *P. nemoralis* и *P. relaxa* является характер оси колоска – она опушённая у *P. nemoralis* и его дериватов и голая у *P. relaxa*. Ни в одной выборке этот признак не является постоянным. Даже в третьей, наиболее отвечающей всем характеристикам *P. nemoralis*, заметно его варьирование (рис. 5). В целом же в наиболее мезофильных выборках однозначно преобладают особи с опушённой осью колоска, а у мезоксерофильных соотношение меняется при движении вдоль трансекта: в наиболее сухой части преобладают особи с голой осью, далее с повышением гумидности условий возрастает доля особей с опушённой осью колоска. Удивительно, что эта тенденция не прослеживается в начале трансекта, на относительно сухом склоне, где преобладают особи с опушённой осью колоска.

Помимо изменчивости по основным признакам, огромное большинство образцов (68.28%) имеет голый каллус нижней цветковой чешуи, что допустимо для *P. relaxa*, но совершенно не характерно для *P. nemoralis*. При этом среди особей, по остальным признакам относимым к *P. nemoralis*, их более половины (61.18%).

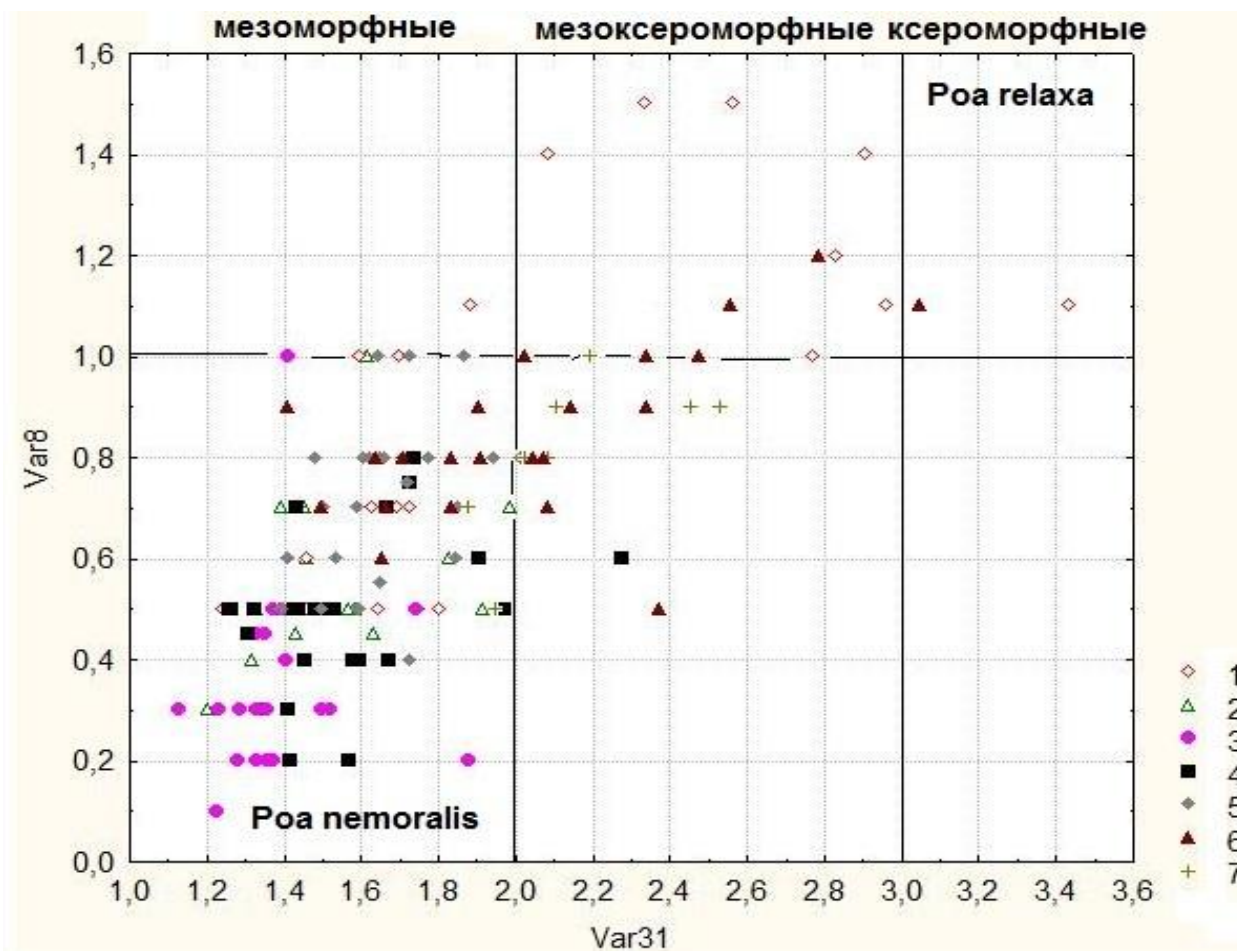


Рис. 4. Зависимость между положением узла на стебле (V31) и длиной язычка (V8) 1-7 - №№ выборки *Poa nemoralis* x *P. relaxa*.

Таким образом, исследования изменчивости основных дискриминаторов, принятых в литературе, показали, что ни один из них не является дискриминатором, четко, без переходов, морфологически разделяющим выборки.

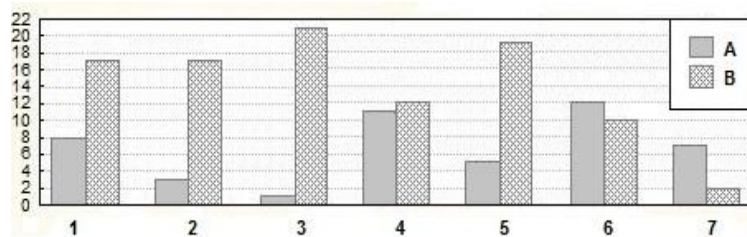


Рис. 5. Изменчивость характера поверхности оси колоска в различных выборках *Poa nemoralis* x *P. relaxa*. 1-7 – выборки. А – ось колоска голая, В – опушённая.

Мезоморфные выборки 2, 3 4 и 5, с уменьшением гумидности условий произрастания, постепенно сменяются мезоксероморфными. Так же постепенно изменяется и соотношение других состояний признаков, причём не всегда согласованно: в мезоксероморфной выборке 1 преобладают особи с опушённой осью колоска, что характерно для мезоморфного *P. nemoralis*. В связи с этим возникает вопрос о степени взаимосвязанности основных диагностических признаков в исследуемой совокупности. Самая высокая корреляция (0.72) наблюдалась между положением узла на стебле и длиной

язычка. Корреляция между длиной язычка и характером поверхности оси колоска, главными признаками, маркирующими две основные филетические ветви секции, оказалась неожиданно низкой – всего -0.31. Также довольно низкой (-0.41) оказалась корреляция между положением верхнего узла и характером поверхности оси колоска. Все это может свидетельствовать об ослаблении характерных для видов взаимосвязей между признаками, что могло явиться следствием гибридизации. Действительно, большая часть особей исследованной совокупности не может быть отнесена ни к *P. nemoralis*, ни к *P. relaxa*, и такие особи содержатся во всех выборках.

Таким образом, проведенное исследование изменчивости и сопряженности морфологических признаков позволяет предполагать гибридную природу исследованной совокупности выборок. Их таксономическая принадлежность – предмет следующего исследования.

Поступило 15.08.2012 г.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Цвелев Н.Н. – Новости сист. высших раст., 1974, т. 11, с. 24-41.
2. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976, 788 с.
3. Edmondson J.R. – Flora Europaea. – Cambridge, 1980, v.5, с. 159-167.
4. Пробатова Н.С. – Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Л., 1985, т. 1, с. 89-382.
5. Zhu G.H., Liu L., Soreng R.J., Oloнова M. – Flora of China. Beijing – St.-Louis, 2006, v. 22, pp.257-309.
6. Олонова М.В. – Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Тр. Гербария им. В.В.Сапожникова. – Барнаул, 2001, вып. 7, с. 13-33.
7. Овчинников П.Н., Чукавина А.П. – Флора Таджикской ССР. – М.-Л., 1957, т. 1, с. 135-189.
8. Пазий В.К. – Ботан. мат. Герб. Ин-та бот. АН УзбССР, 1962, вып. 18, с. 18-42.
9. Овчинников П.Н. – Изв. Таджбазы АН СССР, 1933, т. 1, № 1, с. 7-28.
10. Пробатова Н.С. – Комаровские чтения, 2007, вып. 55, с. 9-103.
11. StatSoft Inc., STATISTICA (data analysis software system), version 7, 2006. www.statsoft.com

М.В.Олонова, Х.Х.Хисориев\*

*Тағирёбии аломатҳои морфологии комплекси *Poa nemoralis* L. и *P. relaxa* Ovcz.*

*дар ноҳияи флористикии Ҳисору-Дарвози Тоҷикистон*

*Университети давлатии Томск, Россия,*

*\*Институти ботаника, физиология ва генетикаи растани*

*Академияи илмҳои Чумҳурии Тоҷикистон*

Барои гузаронидани тадқиқотҳои морфологии сохтори комплекси *P. nemoralis* ва *P. relaxa* 7 қитъа интихоб гашт. Дар ин қитъаҳо ҳолати тағирёбии дискриминаторҳои асосӣ омӯхта шуданд. Тадқиқотҳои нишон доданд, ки аломатҳои тағирёбии як намуд ба тағирёбиҳои мобайнӣ алоқаманд мебошанд. Қисми зиёди тағиротҳои намунаҳои омӯхташуда ба як намуд хос набуда, балки ба аксари омезиши тағиротҳо дар ҳамаи намунаҳо вомехӯранд. Тадқиқоти алоқамандии (корелясияи) байни ин аломатҳо мувофиқати сусти онҳоро нишон дод. Алоқамандии нисбатан баланд (0.72) дар мақоми ҷойгиршавии гиреҳи болоӣ ва дарозии забон-

ча мушоҳида шуд. Алоқамандии мақоми ҷойгиршавии гиреҳи болоӣ ва тири хушаҳо сусти манфӣ буд (-0.41) аз ин ҳам пастар (-0,1) байни дарозии забонча ва хислати болои тири хуша буд. Чунин пастшавии алоқамандии байни дискриминаторҳои асосӣ мумкин натиҷаи дуррағашавии онҳо бошад.

*Калимаҳои калидӣ: Poa L. – тағйирёбӣ – популясия – Тоҷикистон*

**M.V.Olonova, H.H.Hisoriev\***

**VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF *POA NEMORALIS* L.  
*P. RELAXA* OVCZ. COMPLEX IN HISSARO-DARVAZ FLORISTIC REGION  
OF TAJIKISTAN**

*Tomsk State University,*

*\*Institute of Botany, Plant Physiology and Genetics, Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan*

Seven samplings were made from the complex *Poa nemoralis* *P. relaxa* in order to investigate its the morphological structure. The variability of the main discriminators has been researched in these samplings. The studies have shown that the extreme values, characteristic for every species, were connected by the series of intermediated ones. The most of the studied specimens could not be attributed to any species, because of combining the characters of both putative parents, such a samples to occur in all samplings. The study of correlations between these characters has revealed their poor concordance. The highest correlation (0.72) was observed between the position of the upper node and the ligule length. The correlation between the position of the upper node and rachilla surface was quite low (-0.41), and the lowest (-0.1) was between the ligule length and the rachilla surface. Such a poor concordance between the main discriminators can be caused by hybridization.

**Key words:** *Poa L. – variability – populations – Tajikistan.*