Вал. Н. Тихомиров **Val. Tikhomirov**

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ HIEROCHLOË REPENS (HOST) P. BEAUV. S. L. (POACEAE) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

MORPHOLOGICAL DIVERSITY IN THE HIEROCHLOË REPENS (HOST) P. BEAUV. S. L. (POACEAE) IN THE EASTERN EUROPE

Белорусский государственный университет
220030, Республика Беларусь, Минск, пр. Независимости, 4
Tikhomirov_V_N@list.ru

Проведен анализ морфологических признаков, традиционно используемых при разграничении *Hierochloë repens* (Host) P. Beauv. s. str. и *H. stepporum* P. A. Smirn. Показано, что они не могут быть использованы в качестве диагностических. Компонентный анализ, учитывающий 11 признаков, показал, что все анализируемые образцы образуют единое облако рассеяния. Это подтверждает точку зрения о том, что нет оснований для выделения *H. stepporum* в качестве самостоятельного вида или внутривидового таксона.

Ключевые слова: *Hierochloë repens, H. stepporum*, изменчивость.

Hierochloë R. Br. — зубровка — относительно небольшой, но довольно сложный в систематическом отношении род трибы *Phalarideae* (*Poaceae*). Сложность связана главным образом с особенностями биологии целой группы видов. Так, на территории Европы известны как хорошо обособленные диплоидные виды зубровок, так и полиплоиды различных уровней плоидности (Weimarck, 1967, 1971, 1973, 1975 и др.), большинство из которых традиционно рассматривается в рамках комплекса *H. odorata* (L.) Wahlenb. s. l. Довольно близок к видам этого комплекса, но все же занимает относительно изолированное положение широко распространенный в Восточной Европе вид *H. repens* (Host) P. Beauv. s. l.

Несмотря на относительную обособленность *H. repens* s. l., объем этой группы в настоящее время остается дискуссионным. Это связано прежде всего с тем, что виды описывались независимо с территорий Центральной и Восточной Европы. Если синонимизация с *H. repens* описанных из Центральной Европы *H. orientalis* Fries et Heuff., *H. vinealis* Schur и *H. odorata* subsp. *pannonica* Chrtek et Jirásek в настоящее время ни у кого не вызывает сомнений, то таксономическое положение описанной из Восточной Европы *H. stepporum* P. A. Smirn. остается дискуссионным.

П. А. Смирнов, описывая *H. stepporum*, указывает для этого вида абсолютно голое влагалищно-пластиночное сочленение листьев стерильных побегов. В то же время он отмечает, что «отождествить наше растение с *H. orientalis* Fries et Heuffel = *H. vinealis* Schur [*H. repens* в современном понимании], образцы которого из Трансильвании я видел в Гербарии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), нельзя, так как они имеют у листьев бородатое влагалищно-пластиночное сочленение, а пластинки слегка опушенные» (Смирнов, 1958: 82). Смирнов указывает довольно широкое распространение описываемого им вида: «Rossia meridionalis et media stepposa ab limitibus occidentalibus usque ad Kasachstaniam occidentalem et in Caucaso septentrionali».

G. Weimarck (1971) в монографической обработке рода для Северного полушария отмечает, что *H. stepporum* очень близок к *H. repens*, но таксономический статус этого вида для него не совсем ясен ввиду незначительности доступного материала. В качестве отличительных признаков *H. stepporum* он указывает более длинные ости на нижних цветковых чешуях мужских цветков и более оттопыренные волоски на нижних цветковых чешуях обоеполых цветков. При этом для *H. repens* указывается очень широкий ареал: Юго-Восточная Европа и юго-западные регионы азиатской части России. Распространение *H. stepporum* в тексте не рассматривается, но на карте распространения *H. repens* для *H. stepporum* указана только одна (!) точка (Weimarck, 1971: 156, fig. 19).

В более поздней обработке рода во флоре «Flora Europaea» Weimarck (1980) однозначно признает *H. stepporum* в качестве самостоятельного вида. При этом в качестве диагностического признака для него указываются более оттопыренные волоски на нижних цветковых чешуях обоеполых цветков, а также более рыхлые соцветия с не более чем 120 колосками. Для *H. repens* при этом приводятся данные о (80)120–160(300) колосках, собранных в более плотное соцветие. Стоит отметить, что это несколько противоречит данным Смирнова, который для описываемого им вида указывает до 160 колосков в довольно плотном соцветии. Распространение *H. repens* также указывается широко: восточные регионы Центральной Европы и Восточная Европа, тогда как для *H. stepporum* указывается распространение в восточном и (со знаком вопроса) центральном регионах России.

Неопределенность в разграничении этих видов и неясность их распространения породили значительную путаницу в современной

флористической литературе. Так, если в 1976 г. Н. Н. Цвелёв отмечает, что он не смог обнаружить существенных различий между *H. repens* и *H. stepporum* (Цвелёв, 1976), то позднее (Цвелёв, 2000) для территории Северо-Западной России он указывает в качестве заносного растения только *H. stepporum*, который, согласно приведенной синонимике, рассматривает в качестве самостоятельного вида, отличного от *H. repens*. В последнем издании «Флоры...» П. Ф. Маевского (Алексеев, 2006) для центральных регионов России указывается *H. repens*, а *H. stepporum* рассматривается в качестве его синонима. L. Rutkowski (2006) для равнинных регионов Польши приводит как *H. repens*, так и *H. stepporum*. Такая неясность систематического положения *H. stepporum* побудила нас более детально рассмотреть характер варьирования основных морфологических признаков, используемых в этой группе при разграничении видов, и возможность их применения в качестве диагностических.

Материал и методика

Материалом для работы послужили все доступные гербарные коллекции по *H. repens* s. l., хранящиеся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (MSK) и Белорусского государственного университета (MSKU). Всего было проанализировано более 1000 листов. Для проведения детального морфологического анализа этой группы из всего имеющегося материала нами было отобрано 50 гербарных листов с местонахождениями, более или менее равномерно расположенными по линии Южный Урал — Молдавия. В качестве маркера для *H. repens* был использован автентичный гербарный образец «*Holcus repens* Host. Ex Hungaria. D. Dr. Host», использованный при описании вида. В качестве маркера *H. stepporum* был использован изотип: «Волгоградская обл., Сиротинский р-н, верховья р. Голубой, по днищу лога Тепленького близ хут. Голубинского, 16 V 1938, П. Смирнов» (LE).

Для каждого растения учитывались следующие параметры: высота растения (см, H); число колосков в соцветии (шт., N_{sp}); число узлов в соцветии (шт., N_n); длина верхнего стеблевого листа (мм, L_f) и его ширина (мм, W_f); длина язычка верхнего стеблевого листа (мм, L_l); длина нижней цветковой чешуи второго (мужского) цветка в колоске (мм, L_{gl}); длина ости на нижней цветковой чешуе второго цвет-

ка (мм, L_a); длина волосков по краю (мм, L_{h1}) и по спинке (мм, L_{h2}) нижней цветковой чешуи второго цветка; угол отхождения волосков на нижних цветковых чешуях обоеполых цветков (градусы, A). Для каждого образца отмечался также характер опушения влагалищно-пластиночного сочленения листьев вегетативных побегов.

Промеры колосков выполнялись следующим образом. С каждого анализируемого растения бралось по 3 колоска, они препарировались и фотографировались с помощью стереомикроскопа. Далее изображения обрабатывались с помощью программы tpsDig 2.04 (Rolf, 2004). Показатели L_{h1}, L_{h2} и A измерялись в трехкратной повторности для каждого колоска, полученные данные затем усреднялись, после чего происходило усреднение данных по морфологическим показателям колосков для отдельных растений.

Статистический анализ полученных данных (метод главных компонент (PCA) без вращения) проводился в пакете SPSS for Windows (16.0). Применение этого метода было обусловлено тем, что PCA — один из наиболее адекватных методов редукции данных, широко применяемый при классификации групп объектов на основании одновременного анализа большого числа признаков (Айвазян и др., 1989; Jolliffe, 2002). Метод позволяет учитывать эффект существенной многомерности данных, дает возможность лаконичного или более простого объяснения многомерных структур. Полученные при проведении PCA главные компоненты получают при этом содержательную интерпретацию и позволяют достаточно просто и точно описать наблюдаемые исходные данные, структуру и характер взаимосвязей между ними. Рассматривая изучаемые объекты в пространстве выделенных главных компонент, можно выяснить степень сходства между ними. Если при этом формируется несколько самостоятельных облаков рассеяния, то данный факт является надежным доказательством неоднородности изучаемой выборки и возможности ее разделения на несколько групп. Все это обусловило очень широкое применение PCA в ботанических исследованиях. Так, к примеру, проведенный нами анализ публикаций такого уважаемого журнала, как Botanical Journal of the Linnean Society, за последние 10 лет показал, что PCA или его модификации применялись более чем в 80% статей, посвященных изменчивости морфологических признаков близкородственных таксонов.

Результаты и обсуждение

Тщательный анализ всего доступного нам гербарного материала *H. repens* s. l. (Центральная и Восточная Европа, Сибирь, Казахстан) показал, что все признаки, используемые до этого при разграничении *H. repens* s. str. и *H. stepporum*, варьируют в широких пределах. В то же время не было выявлено каких-либо закономерностей (связанных с географическим распространением или условиями произрастания) ни по одному из этих признаков.

Анализ характера опушения влагалищно-пластиночного сочленения листьев вегетативных побегов показал, что примерно две трети анализируемых образцов имели опушенное, а остальные — голое сочленение. В географическом распределении образцов с голым и опушенным влагалищно-пластиночным сочленением не было выявлено никакой закономерности. Зачастую на одном и том же гербарном листе часть растений была с голым, а часть — с опушенным сочленением. Дополнительный анализ живых растений *H. repens* s. l., культивируемых в ботаническом саду Белорусского государственного университета (Минск), показал, что наличие или отсутствие опушения на сочленении вегетативных листьев в первую очередь зависит от возраста листа. При формировании листьев, когда они еще молодые, скручены в трубку и влагалищно-пластиночное сочленение развито слабо, оно хорошо опушено короткими щетинковидными волосками. В дальнейшем, по мере роста листа и сопровождающего этот процесс сильного увеличения размеров сочленения волоски постепенно отмирают и осыпаются. У полностью сформированного листа вегетативного побега влагалищно-пластиночное сочленение становится голым. Таким образом, этот признак не может быть использован как диагностический при разграничении *H. repens* и *H. stepporum*, как это было сделано Смирновым (1958).

Такие признаки, как число колосков в соцветии и степень оттопыренности волосков на нижних цветковых чешуях обоеполых цветков, также не показали никакой географической закономерности в варьировании. Как наибольшее, так и наименьшее количество колосков в соцветии было отмечено у образцов из Молдавии. Наиболее оттопыренные волоски на обоеполых цветках (угол отхождения 40–48°) были отмечены на образцах из Молдавии, окрестностей Полтавы, Харькова и Воронежской области. В то же время наиболее прижатые волоски (угол отхождения 26–28°) оказались у образцов из

окрестностей Ульяновска, Бугуруслана, Ростова-на-Дону, Харькова, Николаева и Молдавии. Варьирование длины остей мужских цветков также не имело никакой географической закономерности. Кроме того, автентик *H. repens* имел ости, в целом более развитые по сравнению с изотипом *H. stepporum*. Таким образом, признаки, которые использовал Weimarck для разграничения *H. repens* и *H. stepporum*, также не могут быть использованы в качестве диагностических.

Для комплексного анализа изменчивости морфологических признаков и дополнительной проверки видовой самостоятельности *H. repens* и *H. stepporum* нами был использован компонентный анализ (PCA), проведенный с использованием случайно отобранных 50 гербарных листов, включая автентики обоих видов. В ходе проведенного анализа были выделены 4 главные компоненты с собственными значениями выше единицы, которые описывали более 67% общей дисперсии признаков (22.2, 18.6, 15.7 и 10.5% соответственно). Содержательная интерпретация может быть получена для первых трех главных компонент.

Максимальные положительные нагрузки на первую главную компоненту имеют признаки, характеризующие опушение колосков, степень развитости ости и язычка верхнего стеблевого листа. С первой главной компонентой отрицательно связано число узлов в соцветии (табл.). Содержательная трактовка первой главной компоненты зат-

Таблица

Результаты анализа главных компонент анализируемых признаков *Hierochloë repens* (Host) P. Beauv. s. l.

Признак	Главная компонента			
	1	2	3	4
H	–0.033	0.584	0.375	0.340
N_{sp}	–0.357	0.315	–0.350	0.592
N_n	–0.669	0.234	0.051	0.417
L_f	0.122	0.819	0.266	–0.166
W_f	–0.239	0.566	0.084	–0.506
L_l	0.636	0.235	0.338	–0.003
L_{gl}	–0.285	0.069	0.719	–0.048
L_a	0.611	–0.153	0.499	0.262
L_{h1}	0.703	0.260	–0.161	0.365
L_{h2}	0.654	0.266	–0.530	–0.070
A	–0.120	0.577	–0.445	–0.160

Примечание. Расшифровку обозначений признаков (H–A) см. с. 32–33.

руднена. Вероятно, ее можно интерпретировать как комплекс согласованно изменяющихся видоспецифичных признаков.

Вторая главная компонента включает в себя долю общей изменчивости, главным образом обусловленной такими признаками, как длина и ширина верхнего стеблевого листа, высота растения. Поэтому она может быть интерпретирована как вегетативная мощность растения, вероятно, зависящая от степени благоприятности экологических условий местообитания. Стоит отметить, что высокую положительную нагрузку на вторую главную компоненту имеет и такой признак, как угол отхождения волосков на нижних цветковых чешуях обоеполых цветков. Это говорит о том, что данный признак связан в первую очередь со степенью развитости растения: у более высоких растений с более крупными листьями волоски на нижних цветковых чешуях обоеполых цветков более оттопыренные, в то время как у более мелких растений они прижаты.

Максимальную положительную нагрузку на третью главную компоненту имеет такой признак, как длина второго мужского цветка. Кроме того, несколько меньшую положительную связь со значением этой компоненты имеют такие признаки, как длина ости, длина язычка листа и высота растения. Отрицательную нагрузку на значение третьей главной компоненты имеют длина волосков по спинке нижней цветковой чешуи, угол отхождения волосков на нижних цветковых чешуях обоеполых цветков и число колосков. Третью компоненту можно интерпретировать как степень развитости отдельного колоска в соцветии. С помощью этой компоненты может быть описана следующая закономерность: чем больше колосков в соцветии, тем они мельче, но при этом более опушены.

Анализ распределения особей *H. repens* s. l. в пространстве выделенных первой и второй, а также первой и третьей главных компонент (рис.) показывает, что анализируемые образцы формируют единое облако рассеяния, в котором не могут быть выделены отдельные обособленные группы. Это говорит о том, что нет оснований для выделения из *H. repens* s. l. в Восточной Европе отдельных таксонов как видового, так и внутривидового ранга. Это подтверждается и анализом положения автентиков *H. repens* s. str. и *H. stepporum* в пространстве выделенных главных компонент. Как видно из рисунка, точки, маркирующие положение автентиков *H. repens* s. str. и *H. stepporum*, расположены почти в центре общего облака рассеяния довольно близко друг к другу, что говорит об их морфологическом сходстве.

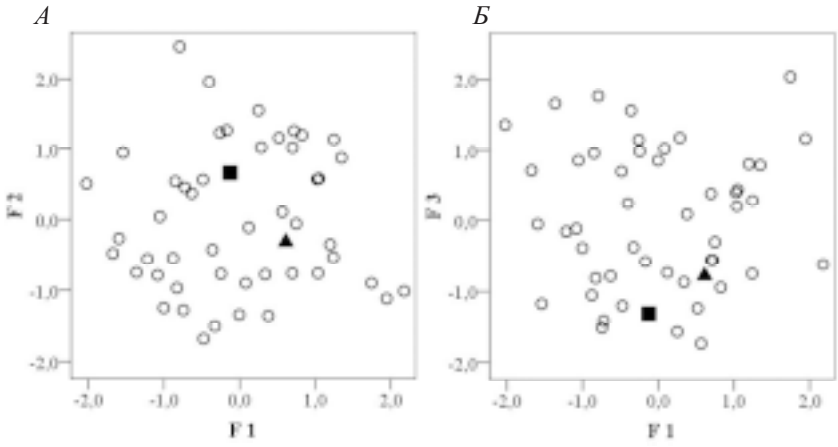


Рис. Распределение особей *Hierochloë repens* (Host.) P. Beauv. s. l. в пространстве выделенных главных компонент (F1–F3):
А — в пространстве 1-й и 2-й главных компонент; *Б* — в пространстве 1-й и 3-й главных компонент. ■ — маркер *H. repens*; ▲ — маркер *H. stepporum* P. A. Smirn.

Таким образом, проведенная нами работа показала, что *H. repens* s. str. и *H. stepporum* не могут быть отграничены друг от друга ни по одному из используемых признаков. Характер опушения влагалищно-пластиночного сочленения листьев вегетативных побегов зависит в первую очередь от возраста листа; изменчивость таких признаков, как число колосков в соцветии, длина остей и степень оттопыренности волосков на нижних цветковых чешуях обоеполых цветков, не имеет никакой географической закономерности. Проведенный компонентный анализ показал, что все анализируемые образцы образуют единое облако рассеяния в пространстве выделенных главных компонент. Это подтверждает точку зрения о том, что нет оснований для выделения *H. stepporum* в качестве самостоятельного вида или внутривидового таксона.

Ниже приводим синонимику и краткое описание *H. repens*.

Hierochloë repens (Host) P. Beauv. 1812, Ess. Agrostogr. 62: 164–165. — *Holcus repens* Host, 1805, Icon. Descr. Gram. Austriac. 3: 3, tab. 3. — Lectotypus (Weimarck, 1971: 154): «*Holcus Repens* Host» (W — Herb. Host № 2386).

= *H. orientalis* Fries et Heuff. 1858, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 8: 224; iid. 1858, Oesterr. Bot. Zeitschr. 8, 1: 28. — Тип не обозначен.

= *H. vinealis* Schur, 1859, Oesterr. Bot. Zeitschr. 9: 12. — Тип не обозначен.

= *H. stepporum* P. A. Smirn. 1958, Бюл. Моск. о-ва исп. прир., отд. биол. 63, 5: 81. — Holotypus: «Верховья р. Голубой, основания северного степного склона в логу Тепленьком бл. х. Голубинского, 16 V 1938, П. А. Смирнов» (MW № 000612!; isotypus — LE!).

= *H. odorata* (L.) Wahlenb. subsp. *pannonica* Chrtek et V. Jirásek, 1964, Preslia, 36, 3: 247. — Holotypus: «Transsilvania, Torda, in vineis et inter segetes; Fl. Exs. Austro-Hung. № 3994, G. et. J. Wolff» (PRC; isotypus — LE!).

Многолетнее корневищное растение с длинными подземными побегами. Репродуктивные побеги, включая соцветие, (12)40–70 (90) см выс., голые, гладкие. Листья относительно широкие, (4)9–12 (15) мм шир., часто слегка серовато- или желтовато-зеленые, с обеих сторон голые. Влагалища листьев как вегетативных, так и репродуктивных побегов голые и лишь в области влагалищно-пластиночного сочленения в молодом состоянии с бородкой коротких шипиковидных волосков. Соцветие с (50)120–160(350) колосками; ножки колосков часто с несколькими короткими шипиковидными волосками. Волоски на каллусе нижнего тычиночного цветка 1.5–2.5(3.2) мм дл. Нижние цветковые чешуи мужских цветков (3.1)3.3–3.8(4.4) мм дл., на спинке в верхней трети с заметными шипиками, иногда с редкими волосками до 0.3 мм дл., ниже голые, без ости или чаще с остью 0.2–0.5(0.8) мм дл.

На сухих лугах, песках, в поймах рек, лесных полянах, разреженных лесах, степях, у дорог, заносное на ж.-д. путях. — Вост. Европа[1]: Ц. (Лад.-Ильм.: заносное на ж.-д. путях; юг Верх.-Днепр., на севере — заносное на ж.-д. путях; юг Верх.-Волж.; юг Волж.-Кам.; Волж.-Дон.), З., В. — Общ. распр.: юго-восток Ср. Европы, Кавказ (Предкавказье), юг Зап. Сибири, север Ср. Азии.

Литература

Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности. М., 1989. 607 с. — Алексеев Ю. Е. Сем. *Gramineae* Juss. [*Poaceae* (R. Br.) Barnh.] — злаки // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европей-

[1] Общее распространение дается в соответствии с районированием, принятым во «Флоре Восточной Европы» (2004).

ской части России. 10-е изд. М., 2006. С. 63–120. — Смирнов П. А. О *Hierochloë odorata* авторов среднерусской флоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63, № 5. С. 77–82. — Флора Восточной Европы / Под. ред. Н. Н. Цвелёва. Т. 11. М.; СПб., 2004. 536 с. — Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с. — Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с. — Jolliffe I. T. Principal component analysis. 2nd ed. New York, 2002. 487 p. (Springer Series in Statistics). — Rohlf F. J. tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.0 / Dep. of Ecology and Evolution / State Univ. of New York at Stony Brook. 2004. — Rutkowski L. Klucz do oznaczania roślin naczyniowych Polski niżowej. Warszawa, 2006. 814 s. — Weimarck G. Apomixis and sexuality in *Hierochloë australis* and is Swedish *H. odorata* on different polyploid levels // Bot. Not. 1967. T. 120. P. 209–235. — Weimarck G. Variation and taxonomy of *Hierochloë* (*Gramineae*) in the Northern Hemisphere // Bot. Not. 1971. T. 124. P. 129–175. — Weimarck G. Male meiosis in some amphimictic and apomictic *Hierochloë* (*Gramineae*) // Bot. Not. 1973. T. 126. P. 7–36. — Weimarck G. Karyotypes of eight taxa of *Hierochloë* (*Gramineae*) // Hereditas. 1975. T. 810, N 1. P. 19–22. — Weimarck G. *Hierochloë* R. Br. // Flora Europaea. Vol. 5. Cambridge, 1980. P. 288–289.

Summary

Analysis of morphological characters traditionally used for division of *Hierochloë repens* (Host) P. Beauv. s. str. and *H. stepporum* P. A. Smirn. has been carried out. The characters are shown not to be used as diagnostic. Principal component analysis using 11 characters has shown that all the analysed specimens form a single swarm. This gives an evidence that there is no reason to distinguish *H. stepporum* as an independent species or infraspecific taxon.

Keywords: *Hierochloë repens, H. stepporum*, variability.