

Журнал "Вестник ВООП" — попытка объединить труд начинающих исследователей и ученых-биологов. Он рассчитан на широкую научную аудиторию, но в основном на школьников, студентов и молодых ученых. Основная цель издания этого журнала — поддержка начинающих биологов на пути их становления как ученых.

Журнал принимает оригинальные научные статьи по экологии, зоологии, ботанике и смежным дисциплинам, которые публикуются в рубрике "Научные работы". Возраст авторов статей не лимитируется ни "сверху", ни "снизу". Работы, не удовлетворяющие требованиям научной статьи, публикуются отдельно в рубрике "Учебно-исследовательские работы". Публикуемые в этой рубрике работы служат для поддержки развития исследователей в выбранном ими направлении.

Всю информацию по поводу журнала просим Вас направлять по адресу:
117292 Москва, ул. Вавилова д. 57. Дарвиновский музей. Биологический кружок «ВООП».

Контактные телефоны:

163-37-95 (Екатерина Преображенская)

E-mail: voopmail@mtu-net.ru

Учредитель — Биологический кружок ВООП

Над номером работали:

Е.С. Преображенская, Н.С. Лазарева (редакторы)

И.С. Попов (верстка, дизайн)

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОСОК ИЗ ГРУППЫ *CAREX SALINA* WAHL. (CYPERACEAE) НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ

Е.П. Альтиулер, А.Б. Шипунов

ВВЕДЕНИЕ

Сложность систематики осок, относящихся к секции *Phacocystis* (рис. 1) связана с межвидовой гибридизацией, поэтому отдельные растения с трудом поддаются определению (Егорова, 1976; Егорова, 1999; Duman, Kryszczuk, 1958; Haines, 2000). *Carex salina*, по мнению многих авторов, является видом гибридного происхождения (стабилизированным гибридом) от *C. subspathacea* X *C. paleacea* (Haines, 2000; Standley, 1990; Cayouette, Morisset, 1985). Эта гипотеза основывается на таких признаках, как хромосомные числа, изоморфные аллельные ферменты (allozyme), промежуточная морфология, характер распространения. Последние авторы предполагают также гибридную природу *C. recta* (*C. paleacea* Ч *C. aquatilis*). Существует иное мнение, что *C. salina* – продукт от скрещивания *C. recta* X *C. subspathacea* (Егорова, 1976).

Хотя большинство гибридов, представленных в секции *Phacocystis* и в других секциях, скорее всего, являются спорадическими гибридами первого поколения, которые либо стерильны, либо имеют пониженную фертильность, некоторые гибриды из секции *Phacocystis* становятся стабилизированными и широко распространенными. Они морфологически отличимы от гибридов первого поколения и дают жизнеспособные семена (Haines, 2000; Standley, 1990). Предполагаемые природные гибриды часто описываются на основе промежуточной морфологии. Репродуктивная изоляция среди видов осок внутри одной секции или, в некоторых случаях, среди родственных секций, вызывается, по мнению некоторых исследователей, скорее экологическими и фенологическими различиями, чем генными или хромосомными (Whitkus, 1988). Стабилизированные гибриды сохраняют способность размножаться вегетативно и занимают различные экологические ниши. Подобная гибридизация чаще происходит в северных районах, в частности, из-за нарушения фенологической изоляции (Whitkus, 1988).

ЦЕЛЬ РАБОТЫ

Цель данной работы состоит в выделении и описании подгрупп осок группы *C. salina*, реально отличимых «в поле» по указанным в определителях морфологическим признакам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В 2000, 2002 гг. на побережье Белого моря (губа Чупа, губа Кив, Кемь-Лудские о-ва и о-ва Керетского архипелага) мы проводили измерения морфологических признаков (рис. 1) осок пяти указанных видов (экземпляров *C. paleacea* было найдено крайне мало, всего 7, к тому же все они отчетливо отличались от всех остальных видов (Егорова, 1999), поэтому эти

данные были исключены из рассмотрения). В 2003 г. собирались образцы из популяций этих осок, растущих на островах Кив-губы Белого моря. Был исследован 31 остров, причем всего на 5-и островах были встречены осоки секции *Phacocystis* (*C. aquatilis*). Всего было измерено 671 растение из 28 популяций по следующим 11 диагностическим признакам (табл. 1).

Некоторые из этих и других признаков, использованных в 2000 г., позднее были отброшены. Это касается коррелирующих друг с другом, трудно измеримых, неадекватно оцениваемых признаков, а также признаков, нагрузки которых на значения главных компонент были незначительными. Среди таких признаков было количество женских, мужских и обоеполюх колосков, длина мешочка, ширина носика мешочка и ширина максимального листа на вегетативном побеге, измеренная в основании. Измерения проводились линейкой с ценой деления 1 мм.

Обработка материалов проводилась в пакете STATISTICA 5.5 (Statsoft, Inc., 1999), а также в среде R 1.8.1 (R Development Core Team). Применялся анализ главных компонент, кластерный, дискриминантный, корреляционный анализ и таксономический анализ Смирнова, а также использовались описательные статистики (Шмидт, 1984; Mathsoft, Inc., 1999).

Многомерные данные не поддерживают отсутствующие данные, которые при анализе пропускались. Наиболее часто отсутствовал вегетативный побег.

Табл. 1. Измеряемые признаки осок.

Признаки
1. длина вегетативного побега
2. длина генеративного побега
3. ширина нижнего прицветного листа в основании
4. длина нижнего пестичного колоска
5. длина верхнего тычиночного колоска
6. длина его ножки
7. длина прицветной чешуи пестичного колоска
8. длина ее ости
9. наличие жилок на мешочке
10. наличие вогнутости на боковой поверхности семянки
11. желобчатость прицветного листа

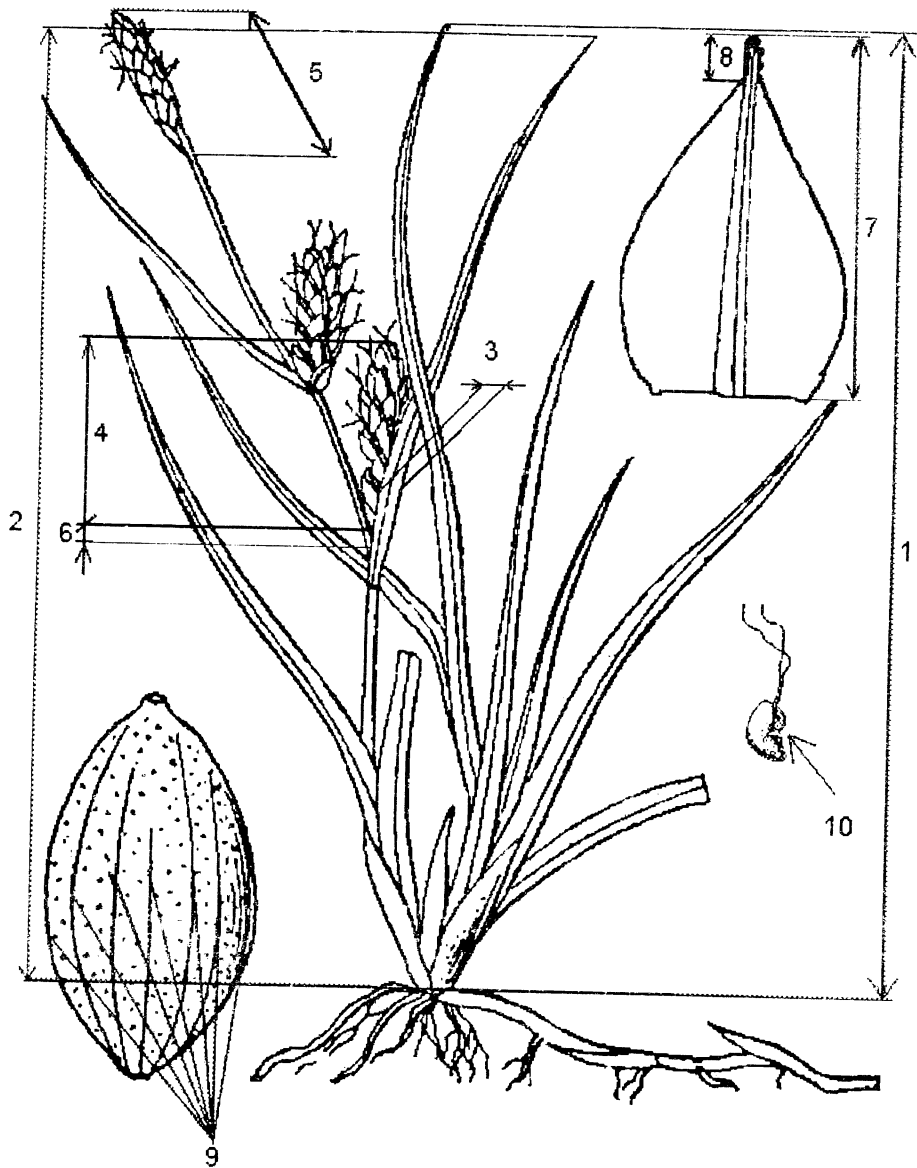


Рис. 1. Измеряемые признаки осоки.

Табл. 2. Матрица классификации данных 2000 года на 3 группы — *C. recta* (I), *C. salina* (II), *C. subspathaceus* (III) (строки — наблюдаемая классификация, столбцы — предполагаемая классификация).

Группы	Процент корректности	I	II	III
I	87,5	21	2	1
II	72	3	18	4
III	92	0	2	23
Для всех	83,78	24	22	28

Табл. 3. Матрица классификации данных 2000 года на 2 группы — *C. recta* (I), «*C. salina-subspathaceus*» (II).

Группы	Процент корректности	I	II
I	83,33	20	4
II	94	3	47
Для всех	90,54	23	51

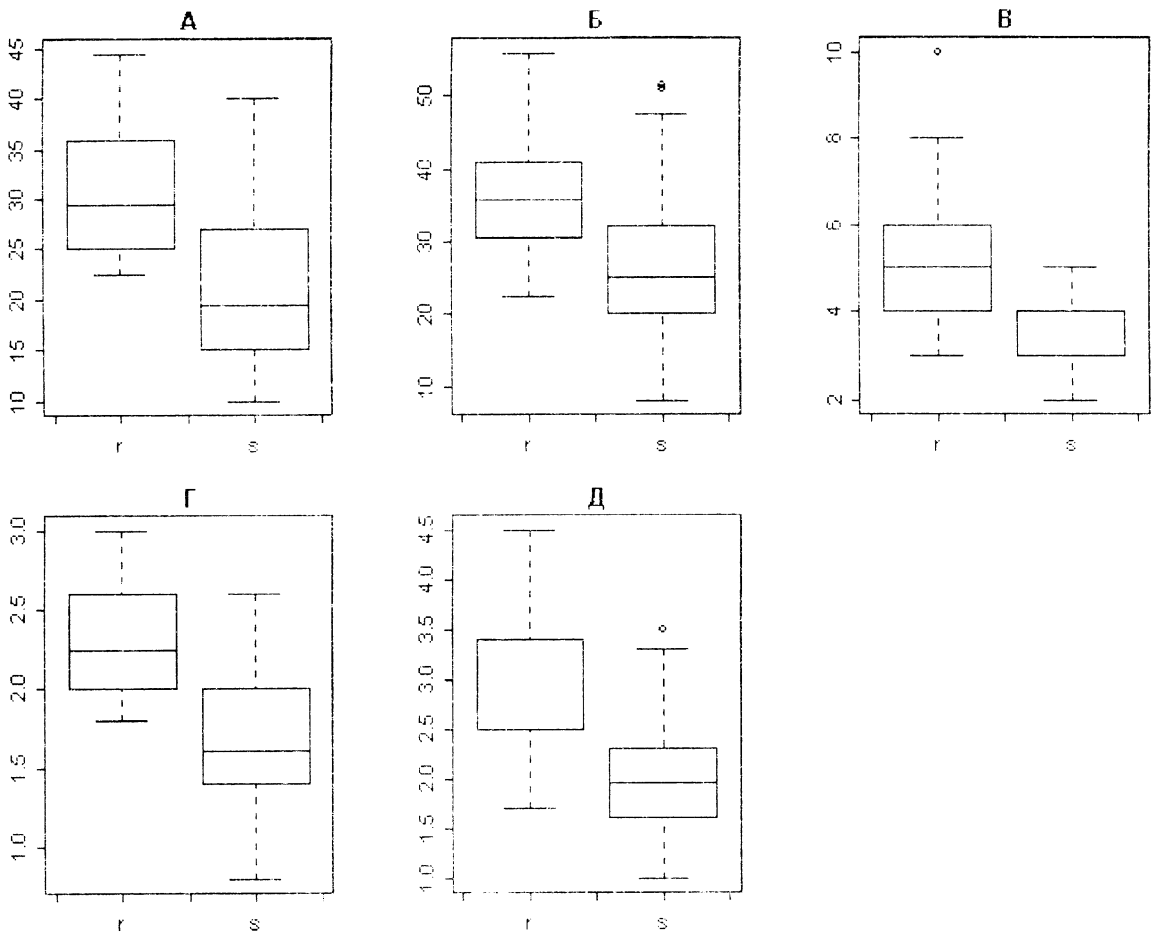


Рис. 2. Диаграмма размаха по непрерывным признакам для *C. recta* и *C. salina* s. 1.: (А) — дл. генеративного побега, (Б) — дл. вегетативного побега, (В) — дл. прицветной чешуи пестичного колоска, (Г) — дл. верхнего мужского колоска, (Д) — дл. нижнего женского колоска.

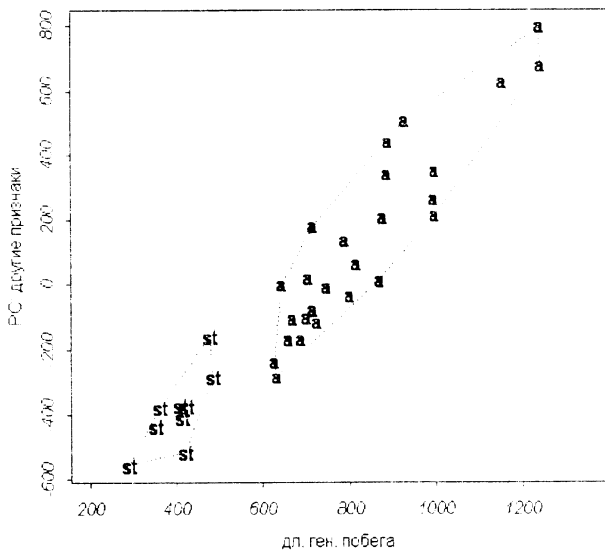


Рис. 3. Разделение *C. aquatilis* subsp. *aquatilis* и *C. aquatilis* subsp. *stans* («a» = *C. a.* subsp. *aquatilis*; «st» = *C. a.* subsp. *stans*).

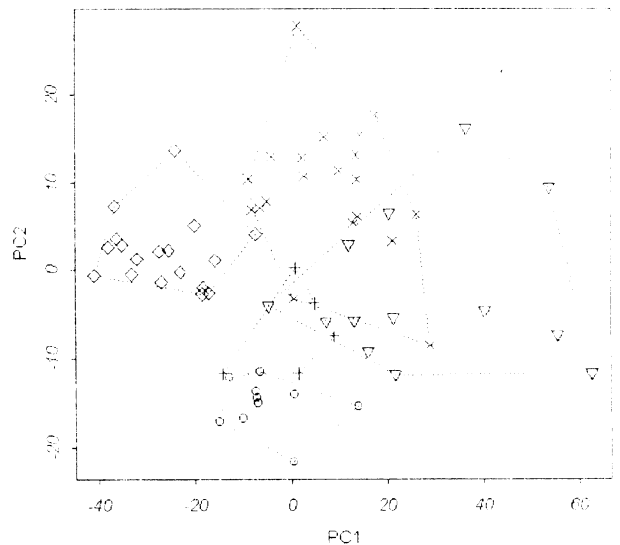


Рис.4. Разделение данных 2003 года на популяции (разные символы соответствуют разным популяциям).

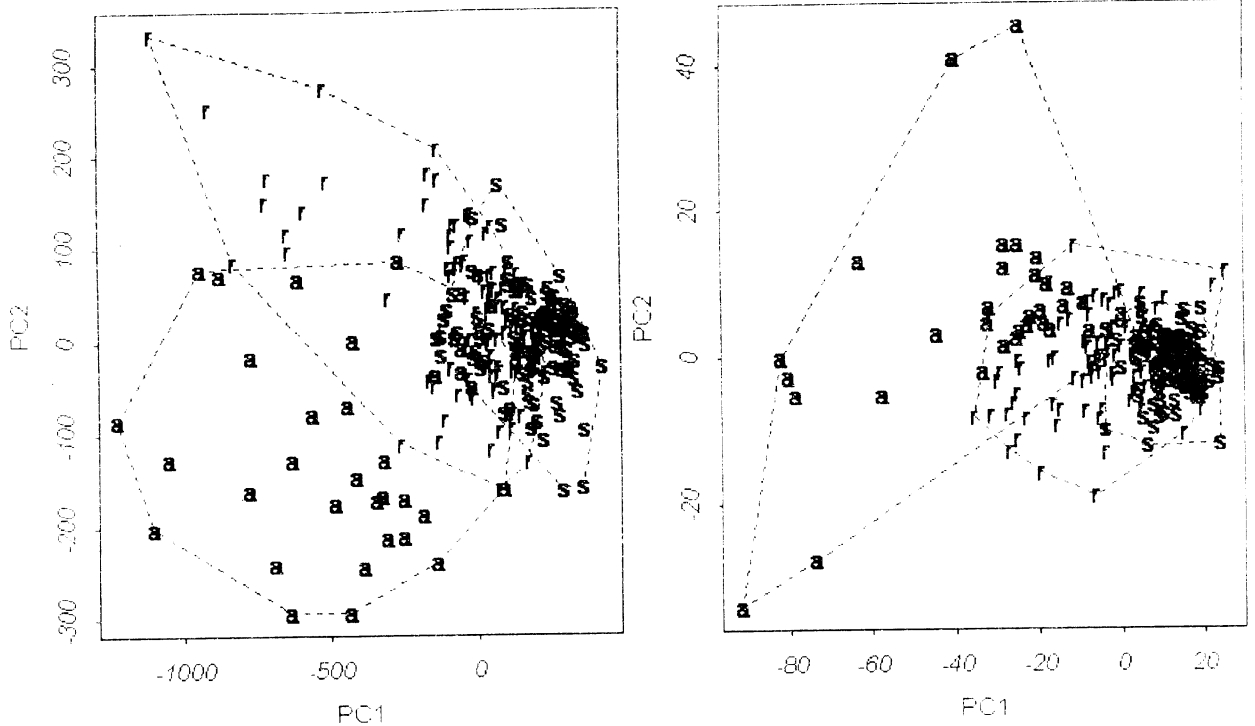


Рис. 5. Разделение данных 2002 года на виды («а» — *S. aquatilis*; «r» — *S. recta*; «s» — *S. salina* s.l.): (а) по всем признакам, (б) по всем признакам, кроме длин побегов.

Сначала был проведен предварительный анализ. В ходе него измеренные образцы 2000 года (75 особей) были разбиты на виды в соответствии с ключом (Егорова, 1999). При применении дискриминантного анализа к этим данным получена классификация, которая существенно отличается от исходной, учитывая малый объем выборки (см табл. 2). Была произведена попытка «образовать» из трех плохо различимых видов (*S. salina*, *S. recta*, *S. subspathacea*) различные группы — *S. recta* и *S. «salina-subspathacea»* («вид», к которому отнесены предполагаемые представители *S. salina*, и *S. subspathacea*) или *S. «salina-recta»* и *S. subspathacea*. Затем было проведено сравнение процентов корректности классификации, полученных при помощи дискриминантного анализа. Наиболее корректным является выделение — *S. recta*, *S. «salina-subspathacea»*, поскольку в этом случае наблюдается наибольший общий процент корректности — 90,54 (табл. 2 и 3). Для разных видов составлены диаграммы размаха (box & whiskers plot) по непрерывным признакам (рис. 2).

Затем был проведен анализ данных 2002 года. В ходе него данные были обработаны при помощи анализа главных компонент (рис. 5, а). В построенном на осях главных компонент графике обозначения соответствуют видам осок. При этом наибольшие нагрузки на главные компоненты несут такие признаки, как длина генеративного и вегетативного побега. Однако эти признаки могут сильно коррелировать со внешними условиями или просто отличаться большой внутривидовой изменчивостью. Поэтому, если исключить из рассмотрения эти признаки, то получается другой график (рис. 5, б).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Из обработки материалов стало ясно, что:

- *S. paleacea*, несмотря на гибридизацию, четко отличается от остальных осок группы длинными остями;
- *S. aquatilis* присутствует в виде двух подвидов: *S. aquatilis* subsp. *aquatilis* и *S. aquatilis* subsp. *stans* (рис. 3);
- наиболее корректным для остальных осок из группы *S. salina* является выделение двух видов: *S. recta* и *S. salina* s. l. (incl. *S. subspathacea*).

Для определения видовой принадлежности последних, на основе описательных статистик, был составлен следующий ключ:

1. Наибольший генеративный побег длиннее 23,5 см; высота вегетативного побега вместе с наибольшим листом превышает 30,5 см; верхний мужской колосок более 1,8 см дл.; нижний женский колосок более 2,4 см дл.; кроющие чешуи 5-6 мм дл., остистые *S. recta*
2. Размеры побегов и колосков меньше приведенных в тезе, кроющие чешуи 3-4 мм дл., остистые или без ости *S. salina* s.l. (incl. *S. subspathacea*)

Результаты обработки показали, что разные популяции отличаются друг от друга отчетливее, чем виды, причем существенно лучше популяции различаются, если убрать из рассмотрения такие признаки, как длины побегов (рис. 4, 5). Благодаря настолько сильно выраженным отличиям, межпопуляционные взаимоотношения осок секции *Phacocystis* могут рассматриваться как пример микроэволюции в условиях изоляции. Такая изоляция имеет место среди популяций осок, произрастающих на разных островах.

И образцы из популяций *Achillea*, и образцы из популяций *Euphrasia* сильно смешиваются – разные популяции почти неразличимы. Это особенно показательно на примере тех популяций, которые произрастают там же, где соответствующие популяции осок – осоки разделяются лучше (рис. 4, 7). Скорее всего, это связано с тем, что широкая норма реакции (дисперсия признаков) перекрывает имеющиеся у этих групп межпопуляционные различия. Зато отдельные популяции каждой из групп осок различимы; возможно это объясняется небольшой величиной выборки, но не исключено, что межпопуляционные различия действительно выше у осок, чем у других изменчивых видов.

ВЫВОДЫ

- Разные популяции отличаются друг от друга отчетливее, чем виды (рис. 4, 5);
- Некоторые виды способны произрастать совместно, при этом различия между особями меньше, чем при раздельном произрастании (чаще всего это происходит с парами *C. aquatilis* – *C. recta* и *C. recta* – *C. salina* s.l.);
- Чем ближе расположены популяции, тем меньше между ними морфологические отличия;
- Найденные определительные признаки позволяют адекватно различать *C. recta* и *C. salina* s.l.;
- *C. paleacea* четко отличается от всех остальных рассматриваемых осок (рис. 6);
- Благодаря сильно выраженным межпопуляционным отличиям, признаки осок секции *Phacocystis* могут выступать в качестве «маркеров микроэволюции» в условиях изоляции;
- Такие признаки, как длина генеративного и вегетативного побегов осок плохо позволяют разграничивать отдельные популяции.

Работа проводилась при содействии Кандалакшского государственного заповедника.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность содействовавшим нам в работе Глаголеву С., Квашенко А., Суховой Д., Волковой П., Бунтману П, Чава В., Исаченко А., Вабищевич А., Гарушянц С., Мотылевой М., Римской-Корсаковой Н.

ЛИТЕРАТУРА

- Егорова Т. В. Осоки** (*Carex* L.) России и сопредельных государств. Спб., 1999. С. 426-430.
- Егорова Т. В.** Флора европейской части СССР. Спб., 1976. С. 197.
- Шмидт В. М.** Математические методы в ботанике. Спб., 1984. 288 с.
- Blackstock N., Ashton P. A.** A re-assessment of the putative *Carex flava* agg. (Cyperaceae) hybrids at Malham Tarn (v.c. 64): A morphometric analysis // *Watsonia*. 2001. Vol. 23. P. 505-516.
- Cayouette J., Morisset P.** Chromosome studies on natural hybrids between maritime species of *Carex* (sections *Phacocystis* and *Cryptocarpae*) in northeastern North America, and their taxonomic implications // *Can. Journ. Bot.* 1985. Vol. 63. P. 1957-1982.
- Duman M. G., Kryszczuk S. D.** Introgressive hybridization in the *Carex stans-bigelowii* complex // *Bull. Torr. Bot. Club.* 1958. Vol. 85. P. 359-362.
- Haines A.** Identification and taxonomy of two difficult maritime hybrids with *Carex paleacea* // *Botanical Notes*. 2000. N. 4. [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.woodlotalt.com/publications/publications.htm>.
- Pykala J., Toinoven H.** Taxonomy of the *Carex flava* complex (Cyperaceae) in Finland // *Nord. J. Bot.* 1994. Vol. 14. P. 173-191.
- R Development Core Team.** R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.R-project.org>.

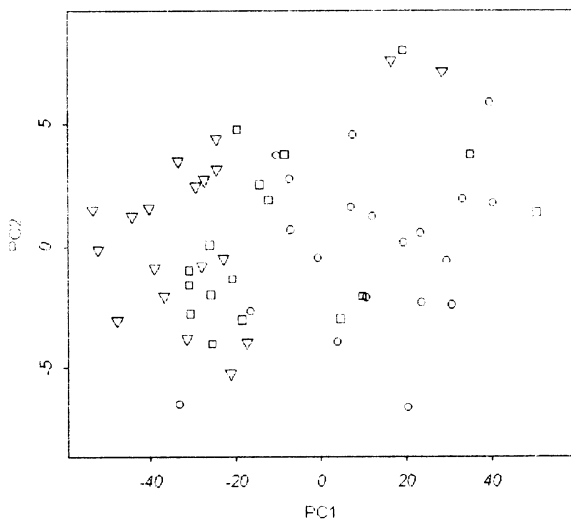


Рис. 7. Разделение *Euphrasia* на популяции (разные символы соответствуют разным популяциям).

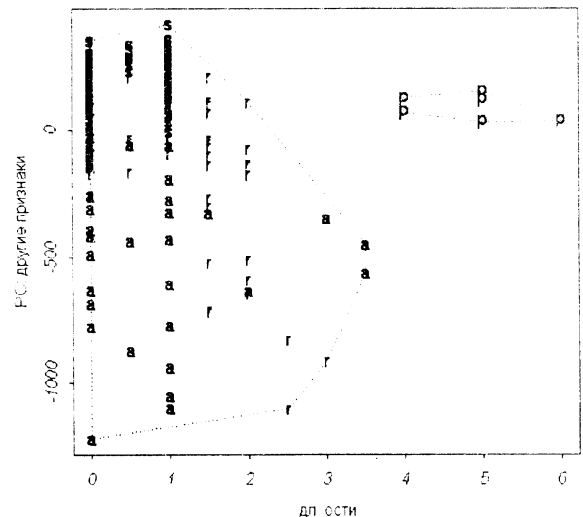


Рис. 6. Разделение *C. paleacea* и других видов («р» = *C. paleacea*).

Standley L. Allozyme evidence for the hybrid origin of the maritime species *Carex salina* and *Carex recta* (Cyperaceae) in Eastern North America // *Syst. Bot.* 1990. Vol. 15. P. 182-191.

Saukel J., Langer R. Die *Achillea millefolium*-Gruppe (Asteraceae) in Mitteleuropa // *Phyton.* 1992. Vol. 31. P. 185-207.

Schmid B. Notes on the nomenclature and taxonomy of the *Carex flava* group in Europe // *Watsonia.* 1983. Vol. 14. P. 309-319.

S-PLUS 2000 Guide to Statistics // Data Analysis Products Division MathSoft, Inc. 1999. Vol. 2. Seattle, Washington.

STATISTICA for Windows [Computer program manual] // StatSoft, Inc. 1999. Tulsa, OK.

StatSoft, Inc. (2001). Электронный учебник по статистике. Москва, StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>.

Swann E. L. Norfolk *Euphrasia* // *Watsonia.* 1983. Vol. 9. P. 345-356.

Whitkus R. Experimental hybridizations among chromosome races of *Carex pachystachya* and related species *C. macloviana* and *C. preslii* (Cyperaceae) // *Syst. Bot.* 1988. Vol. 13. P. 146-153.

Yeo P. F. A taxonomic revision of *Euphrasia* in Europe // *Bot. Journ. Linn. Soc.* 1978. Vol. 77. P. 223-334.