

ямок, прерывающихся первичными промежутками, между которыми располагается еще от 3 до 7 промежутков, именуемых вторичными, третичными и четвертичными [2].

В статье отражены результаты анализа изменчивости числа ямок на первом и втором первичных промежутках как левого, так и правого надкрылий (группы ЛН1, ЛН2, ПН1, ПН2), поскольку число ямок на первом и втором первичных промежутках на левом и правом надкрыльях у жужелицы *C. hortensis* различно вследствие флуктуирующей асимметрии билатеральных морфологических структур. Выборки имаго *C. hortensis* сравнивали с помощью показателя сходства популяций r и критерия идентичности I по формулам, предложенным Л. А. Животовским. Если величина I превышала табличное значение χ^2 с заданным уровнем значимости и величина r достоверно отличалась от 1 (между выборками есть различия), то вычисляли выборочную ошибку S_r [3].

Анализ межгодовых отличий 1997–1999 гг. показал, что в большей степени изменчивости подвержены относительные индексы A/B , C/D , C/A как у самок, так и у самцов ельника кисличного и сосняка мшистого, чем показатели A , B , C и D [4]. Увеличение объемов выборок из ельника кисличного и добавление в анализ данных 2013 г. подтвердило, что более изменчивы относительные индексы A/B , C/D , C/A (HDS Тьюки, $P < 0,05$ и $P \ll 0,001$; учитывалась частота межгодовых парных различий), чем показатели A , B , C и D . В наибольшей степени по морфометрическим промерам и показателям отличались как самцы, так и самки и ельника кисличного, и сосняка мшистого полевых сборов 2013 г. Вероятно, кормовая база 2013 г. и условия зимовки способствовали этому.

Первоначально [4] материал исследован на предмет выявления изменчивости возможных межгодовых отличий выборок по числу ямок на первом и втором первичных промежутках левого и правого надкрылий на базе полевых сборов 1997–1999 гг. из ельника кисличного и сосняка мшистого. Межгодовые отличия для выборок и самцов и самок по числу ямок на первом и втором первичных промежутках как левого, так и правого надкрылий не обнаружены.

Повторное исследование с использованием полевых сборов 2013 г. выявило достоверные отличия у самок по числу ямок на втором первичном промежутке левого надкрылья (группа ЛН2: $r = 0,978 \pm 0,007$, $I = 24,16$, $0,01 < P < 0,05$) от данных 1997–1999 гг. Дальнейший анализ показал, что существуют достоверные отличия по числу ямок на втором первичном промежутке левого надкрылья выборок самок 1998 г. ($r = 0,976 \pm 0,010$, $I = 18,46$, $0,01 < P < 0,05$) и 1999 г. ($r = 0,967 \pm 0,011$, $I = 27,54$, $0,01 < P < 0,05$) от выборки самок 2013 г. По остальным группам достоверные отличия отсутствовали. У самцов не было обнаружено достоверных отличий ни по одной из групп.

Таким образом, выявленные отличия могут свидетельствовать об изменении генофонда популяции исследованного вида в указанном отрезке времени.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Минец Р. Л. Видовой состав и некоторые аспекты популяционной структуры жужелиц рода *Carabus* крупных массивов низинных болот Беларуси // Вестн. БГУ. Сер. 2, Химия. Биология. География. 2000. № 2. С. 55–56.
2. Шиленков В. Г. Жужелицы рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) Южной Сибири. Иркутск, 1996. С. 14.
3. Животовский Л. А. Показатель сходства популяции по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. XL, № 4. С. 587–602.
4. Минец М. Л. Изменчивость фенетических и морфологических характеристик популяций жужелицы *Carabus hortensis* L. (Coleoptera, Carabidae) на территории Беларуси // Вестн. БГУ. Сер. 2, Химия. Биология. География. 2003. № 3. С. 53–58.

Поступила в редакцию 10.04.2014.

Маргарита Леонидовна Минец – старший преподаватель кафедры общей экологии и методики преподавания биологии.
Яна Николаевна Путрова – студентка 5-го курса биологического факультета.

УДК 582.584.1

Т. А. САУТКИНА, М. А. ДЖУС, В. И. ДРУГАКОВ

К ИЗУЧЕНИЮ РОДА *Puccinellia* PARL. – БЕСКИЛЬНИЦА (*GRAMINEAE*) ВО ФЛОРЕ БЕЛАРУСИ

Род *Puccinellia* Parl. (сем. *Gramineae*) представлен рядом заносных видов. Видовой состав рода во флоре Беларуси требует уточнения. Поскольку морфологические признаки, которые приводятся в различных дихотомических ключах по роду *Puccinellia*, крайне ограничены, а в ряде случаев малоинформативны, требуется поиск новых таксономически значимых признаков, такими могут быть признаки анатомические.

Приведены результаты анатомического изучения листьев репродуктивных побегов 6 видов рода *Puccinellia*, выявленных во флоре Беларуси. Установлены различия по форме поперечного среза листа, строению верхней и нижней сторон листовой пластинки, особенностям обкладки сосудисто-волокнистых пучков, форме абаксиальных и адаксиальных тяжей склеренхимы. Признаки рассматриваются как таксономически значимые и могут быть использованы при составлении дихотомического ключа для определения видов рода, выявленных на территории республики.

Ключевые слова: инвазивные виды; анатомические признаки; сосудисто-волокнистые пучки; абаксиальный тяж склеренхимы; адаксиальный тяж склеренхимы; обкладка сосудисто-волокнистого пучка; склеренхима; паренхима.

Saltmarsh-grasses (*Puccinellia* Parl., *Gramineae*) are represented in Belarus by several alien species. Their exact number in Belarusian flora requires further studying. Since morphological characters given in various identification keys for *Puccinellia* species are extremely limited, and in some cases are not very informative the search for new taxonomically significant characters is required. Among them anatomical characters seems to be helpful.

The results of the anatomical study of culms leaves of 6 species of *Puccinellia* found in the flora of Belarus are given. The differences in the shape of the transverse sections of the leaves, in the structure of the upper and lower sides of the lamina, in the features of the fibrovascular bundles sheath, and in the form of the abaxial and adaxial sclerenchyma strands were pointed out. These characters are regarded as taxonomically significant and can be used for the compiling of a keys for identification of the species found in Belarus.

Key words: invasive species; anatomical features; fibrovascular bundles; abaxial sclerenchyma strand; adaxial sclerenchyma strand; fibrovascular bundle sheath; sclerenchyma; parenchyma.

Среди инвазивных видов растений на территории Беларуси род Бескильница (*Puccinellia* Parl.) заслуживает особого внимания по целому ряду причин. До настоящего времени видовой состав рода во флоре Беларуси требует уточнения, о чем свидетельствует ряд работ белорусских ученых [1, 2, 3, 4]. Эта проблема характерна не только для нашей республики, но и для ряда других государств, на что указывает известный агронолог Н. Н. Цвелев: «Обработки бескильниц для ряда стран еще далеки от совершенства ... Бескильницы нуждаются в более глубоком дополнительном изучении» [5, с. 150].

В последние 50–70 лет виды рода *Puccinellia* стали активно распространяться по территории республики, а также государств ближнего и дальнего зарубежья, формируя вторичные ареалы. В связи с основной экологической особенностью рода, а именно приуроченностью к более или менее засоленным местообитаниям, применение солевых противогололедных смесей в городах, а также открытое хранение минеральных удобрений, особенно хлористого калия, могут обусловить не только расширение вторичного ареала уже выявленных видов, но и появление на территории Беларуси новых видов бескильниц. Из-за отсутствия доступной справочной литературы идентифицировать появляющиеся заносные виды часто не представляется возможным. Более того, даже при наличии необходимой литературы определение бескильниц затруднено, так как таксономически значимые морфологические признаки, которые приводятся в различных дихотомических ключах по роду *Puccinellia*, крайне ограничены, а в ряде случаев малоинформативны. Мы полагаем, что дополнительным источником таксономически значимой информации для рода может служить анатомическое строение листа. Анатомия листа используется как характерный признак узколистных овсяниц (*Festuca* L.) [6, 7], а также ряда других цветковых растений [8, 9, 10]. Описания анатомического строения листа имеются и для некоторых видов бескильниц, но они крайне лаконичны, а приведенные схемы поперечного разреза листьев выполнены неудачно или вообще отсутствуют [5, 11]. Данных по анатомическому строению листьев *Puccinellia nuttaliana* (Schult.) Hitchc. и *P. hauptiana* (Kretz.) Kitag. нет.

Материалы и методы исследования

Материалом для исследования послужили собственные гербарные сборы, а также гербарные материалы Гербария БГУ (MSKU). В целях выявления анатомических признаков, которые можно было бы использовать при идентификации видов, изучено анатомическое строение листьев репродуктивных побегов у 6 видов рода *Puccinellia*: *P. bilykiana* Klok., *P. distans* (Jacq.) Parl., *P. fominii* Bilyk., *P. gigantea* (Grossh.) Grossh., *P. hauptiana* и *P. nuttaliana*. Для получения сравнимых результатов поперечные срезы делались с предварительно размоченного в воде второго листа от основания соцветия. Окраска срезов производилась 0,5 % водным раствором флороглюцина в соляной кислоте. Время экспозиции определялось визуально по появлению интенсивной окраски оболочек клеток склеренхимы и ксилемы. Окрашенные препараты после удаления красителя заключались в глицерин или дистиллированную воду и просматривались под микроскопом Zeiss Axistar. Общий вид поперечных срезов фотографировали при увеличении 10×10 , срезы в области срединного ребра (срединной жилки) – при увеличении 10×40 .

Результаты исследования и их обсуждение

Наши исследования показали, что общий вид поперечных срезов листа у изученных таксонов различен. Срезы отличаются не только формой, но и особенностями строения нижней и верхней сторон листа. У растений с более мягкими и менее свернутыми листьями она широкотреугольная (*P. distans*) или подковообразная (*P. fominii*, *P. hauptiana*) (рис. 1). У растений с узкими сильно свернутыми листьями форма среза округлая (*P. bilykiana*) или почти спиральная (*P. nuttaliana*). Нижняя сторона листа у большинства изученных видов гладкая, и только у *P. gigantea* на нижнем эпидермисе имеются мелкие сосочковидные выросты. Верхняя сторона листа гладкая у *P. bilykiana* и *P. nuttaliana*, у остальных видов она с хорошо выраженными выступами (ребрами) и ложбинками (рис. 1, а, в). Количество ребер, очертание их верхушки, наличие трихом, положение и форма срединного ребра, на наш взгляд, можно

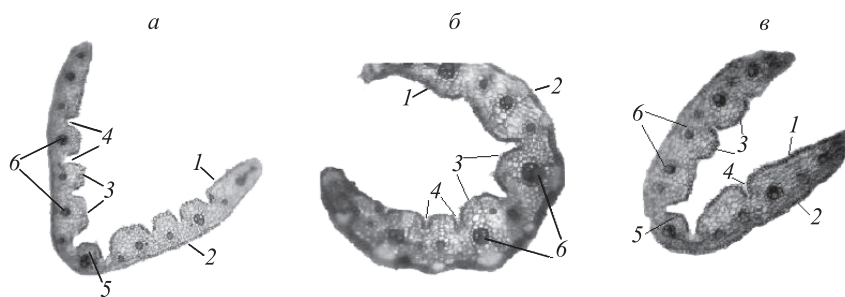


Рис. 1. Поперечный разрез через листовую пластинку листа репродуктивного побега:
 а – *Puccinellia distans*; б – *P. fominii*; в – *P.auptiana*:
 1 – верхняя сторона листа; 2 – нижняя сторона листа; 3 – ребра; 4 – ложбинки;
 5 – срединное ребро; 6 – сосудисто-волокнистые пучки

рассматривать как видоспецифичные признаки. У *P. fominii* (рис. 1, б) срединное ребро не выражено, центральное место занимает достаточно глубокая ложбинка.

К верхнему эпидермису примыкают моторные клетки, которые чаще всего расположены в ложбинках по обе стороны от срединного ребра и представлены более крупными паренхимными клетками, чем клетки хлоренхимы (хлоренхима – диффузного типа).

В хлоренхиме расположены закрытые коллатеральные сосудисто-волокнистые пучки. Обычно они находятся против ребер, но изредка встречаются и против ложбинок (*P. distans*, *P. fominii*). Число сосудисто-волокнистых пучков варьирует. Пучки различаются по размерам, наблюдается чередование крупных пучков с более мелкими, но установить закономерности их чередования нам не удалось.

Однако наиболее характерные и информативные анатомические особенности были выявлены для всех видов в области центрального ребра, включающего сосудисто-волокнистый пучок и примыкающие к нему адаксиальный и абаксиальный тяж склеренхимы (рис. 2, 3). Согласно данным литературы, которые приводятся не для конкретных видов, а для рода в целом [11], каждый пучок у бескильниц окружен двойной обкладкой. Внутренняя обкладка состоит из одного ряда склеренхимы, полностью окружающей пучок, наружную образует один ряд крупных клеток основной паренхимы.

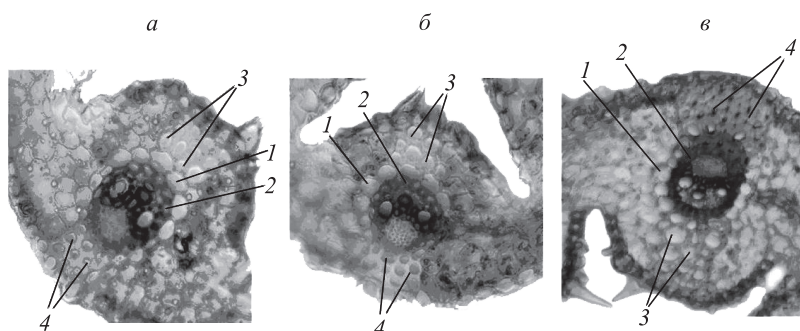


Рис. 2. Поперечный разрез через срединное ребро листа:
 а – *Puccinellia distans*; б – *P.auptiana*; в – *P. fominii*:
 1 – паренхимная обкладка; 2 – склеренхимная обкладка;
 3 – адаксиальный тяж склеренхимы; 4 – абаксиальный тяж склеренхимы

Наши исследования показали, что двойная обкладка присуща не всем изученным нами видам. Она характерна для *P. distans*, *P. fominii*, *P.auptiana* (см. рис. 2) и *P. gigantea* (рис. 3, а). Каждый пучок у названных видов полностью окружен однорядной склеренхимной обкладкой, снаружи от нее находится паренхимная обкладка из крупных клеток основной паренхимы. Она доходит до флоэмной части пучка или до абаксиального тяжа склеренхимы. У некоторых видов диаметр клеток паренхимной обкладки постепенно уменьшается в направлении от ксилемной части пучка к флоэмной (*P. distans*, *P. fominii*), у других клетки остаются приблизительно одинаковыми (*P. gigantea*, *P.auptiana*). У *P. bilykiana* и *P. nuttaliana* паренхимная обкладка не выявлена, что резко отличает их от других видов. Сосудисто-волокнистые пучки у этих видов окружены только однорядной склеренхимной обкладкой (рис. 3, б, в).

Важным признаком фестукоидных злаков является форма и строение склеренхимных балок (по классификации Меткафа) или, как их называют, абаксиальных и адаксиальных тяжей склеренхимы, которые идут от сосудисто-волокнистых пучков к нижнему и верхнему эпидермису.

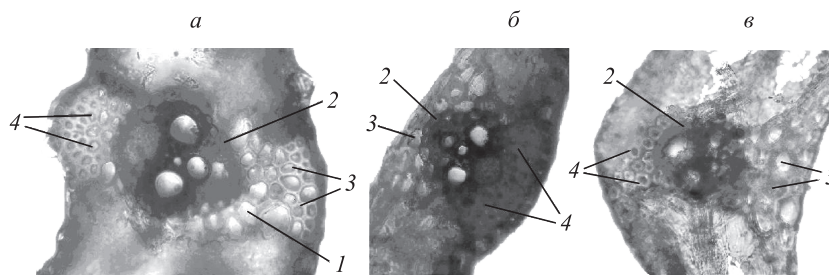


Рис. 3. Поперечный разрез через срединное ребро листа:
 а – *Puccinellia gigantea*; б – *P. nuttaliana*; в – *P. bilykiana*:
 1 – паренхимная обкладка; 2 – склеренхимная обкладка;
 3 – адаксиальный тяж склеренхимы; 4 – абаксиальный тяж склеренхимы

Согласно полученным данным, форма абаксиальных, а также адаксиальных тяжей, количество клеток в них, толщина клеточной стенки склеренхимы, диаметр полости клеток у разных видов различаются (см. рис. 2, 3). Так, у *P. distans* и *P. hauptiana* (рис. 2, а, б) оба тяжа склеренхимы цилиндрические или прямоугольные, но клеточная стенка у абаксиальных тяжей толще, чем у адаксиальных, поэтому просвет полости больше у клеток адаксиальной склеренхимы. Подобные различия отмечены и для склеренхимных тяжей *P. fominii* (рис. 2, в) и *P. gigantea* (см. рис. 3, а). У этих видов склеренхимные тяжи развиты сильнее, причем оболочки клеток абаксиальных тяжей настолько сильно утолщены, что полость клеток щелевидная, едва заметная. В то же время клетки адаксиальных тяжей имеют хорошо заметные округлые полости.

Своеобразное строение характерно для склеренхимных тяжей *P. nuttaliana* и *P. bilykiana* (см. рис. 3, б, в). У *P. nuttaliana* адаксиальный тяж представлен одним рядом крупных горизонтально вытянутых клеток склеренхимы, значительно слабее окрашенных, чем клетки абаксиального тяжа. Абаксиальный тяж мощно развитый, округло-треугольный, состоит из четырех вертикальных рядов мелких толстостенных клеток склеренхимы.

У *P. bilykiana* прямой абаксиальный тяж представлен мелкими толстостенными клетками склеренхимы, расположенными несколькими вертикальными рядами. Адаксиальный тяж по форме резко отличается от аналогичных образований прочих бескильниц. Он имеет широкую трапециевидную форму и образован крупными толстостенными клетками, диаметр которых значительно больше диаметра клеток абаксиальной склеренхимы.

Таким образом, анатомическое изучение листьев репродуктивных побегов шести видов бескильниц, выявленных во флоре Беларуси, показало наличие существенных различий в их строении, особенно касающихся строения обкладок сосудисто-волокнистых пучков и адаксиальных и абаксиальных тяжей склеренхимы. Мы полагаем, что эти признаки хорошо выражены, достаточно консервативны и могут быть использованы как таксономические при составлении дихотомического ключа для идентификации видов рода *Puccinellia* в Беларуси, на данный момент достоверно подтвержденных гербарными сборами.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Проскоряков Е. И. Бескильница – *Atropis* Rupr. Флора БССР : в 5 т. М., 1949. Т. 1. С. 215.
2. Томин М. П. *Puccinellia* Parl. – Бескильница. Определитель растений Белоруссии. Минск, 1967. С. 757.
3. Сауткина Т. А. *Puccinellia* Parl. – Бескильница. Определитель высших растений Беларуси. Минск, 1999. С. 408.
4. Третьяков Д. И. *Puccinellia* Parl. – Бескильница // Флора Беларуси. Сосудистые растения : в 6 т. Минск, 2013. Т. 2. С. 299–302.
5. Цвелев Н. Н. О роде Бескильница (*Puccinellia* Parl., *Poaceae*) в Восточной Европе и на Кавказе // Ботаника (Исследования). Минск, 2011. Вып. 40. С. 148–173.
6. Цвелев Н. Н. *Festuca* L. – Овсяница // Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. С. 96–100.
7. Беднарская И. А., Третьяков Д. И. *Festuca* L. – Овсяница // Флора Беларуси. Сосудистые растения : в 6 т. Минск, 2013. Т. 2. С. 262–280.
8. Кикнадзе Г. С. Таблицы для определения родов зонтичных (*Umbelliferae* Moris.) СССР по листьям и черешкам. Новосибирск, 1962.
9. Лунина Г. Ф. Новые данные об изменчивости некоторых признаков анатомического строения черешка у представителей сем. *Umbelliferae* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 1. С. 82–88.
10. Никитин В. В. Применение анатомических признаков листа в систематике восточноевропейских и кавказских представителей рода *Viola* (*Violaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. С. 49–62.
11. Прокудин Ю. Н., Вовк А. Г., Петрова О. А., Ермоленко Е. Д., Верниченко Ю. В. *Puccinellia* Parl. – Бескильница // Злаки Украины. Киев, 1977. С. 362–367.

Поступила в редакцию 17.03.2014.

Тамара Александровна Сауткина – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники.

Максим Анатольевич Джус – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники.

Валерий Игоревич Дружаков – студент 5-го курса биологического факультета.