

Строение стеблевой эпидермы *Poa relaxa* Ovcz. (Poaceae) и возможность использования её признаков в систематике

Steam epidermis of *Poa relaxa* Ovcz. (Poaceae) and its features usage in systematics

© М.В. Олонова¹, Н.С. Мезина¹,
Х.Х. Хисориев²

¹Томский государственный университет,
Томск, olonova@list.ru;

²Институт ботаники, физиологии растений
и генетики Таджикской академии наук,
Душанбе, hhisoriev@mail.ru

M.V. Olonova¹, N.S. Mesina¹,
H.H. Hisoriev²

¹Tomsk State University, Tomsk,
olonova@list.ru;

²Institution for botany, plant physiology
and genetics, Tadjhik Academy of
Science, Dushanbe, hhisoriev@mail.ru

Микроскопическое исследование стеблевой эпидермы *Poa relaxa* Ovcz. показало, что хотя ксероморфные особи в целом и отличаются большей шероховатостью эпидермы, обусловленной наличием шипиков и остроконечных кремневых бугорков, различия между ксероморфными и мезоморфными особями носят скорее количественный характер. Среди относительно мезоморфных растений, наряду с почти гладкими, встречались особи со стеблем, усаженным длинными и густыми шипиками. Поэтому характер поверхности стебля не может считаться надежным дискриминатором.

К л ю ч е в ы е с л о в а : эпидерма, признаки, *Poa relaxa* Ovcz.

Poa realaxa Ovcz. – преимущественно среднеазиатский монотипный вид, описанный П.Н. Овчинниковым в 1933 г. из Таджикистана, с Зеравшанского хребта. П.Н. Овчинников и А.П. Чукавина (Овчинников, 1933; Овчинников, Чукавина, 1957), В.К. Пазий (1962) неоднократно отмечали сложность и высокую изменчивость этого вида, а также наличие многочисленных переходных форм, с одной стороны, между этим видом и более мезоморфным *P. nemoralis* L., с другой – с более ксероморфным *P. stepposa* (Kryl.) Roshev. При этом большая диагностическая роль отводилась такому признаку, как характер поверхности стебля под метёлкой. В систематике видов секции *Stenopoa* Dum., к которой принадлежит *P. realaxa*, этому признаку вообще уделяется большое внимание. Гладкие, слабшероховатые, шероховатые или острошероховатые стебли различали при диагностике мятликов секции П.Н. Крылов (1928), Р.Ю. Рожевиц (1934), Н.Н. Цвелев (1968, 1976), J.R. Edmondson (1980) и др. Специальному исследованию этого признака и его диагностической ценности у разных видов секции были посвящены статьи G.H. Serbanescu (1968 и др.), Н. Koba и Т. Tateoka (1991) и М.В. Олоновой (2002).

При диагностике *P. relaxa* немалое внимание уделяется также особенностям строения стеблевой эпидермы. Так, описанный В.П. Дробовым

(1941) *P. urgutina* Drob. отличается от *P. realaxa* голым каллусом нижней цветковой чешуи и гладким стеблем. Признаки, характеризующие поверхность стебля, используются и при разграничении *P. relaxa* и близкородственных *P. nemoralis* и *P. stepposa*. По степени ксероморфности они образуют ряд *P. nemoralis* – *P. realaxa* – *P. stepposa*, хотя диапазон экологической (по увлажнению) и морфологической изменчивости последнего вида довольно широкий и *P. realaxa* полностью в него укладывается.

Как известно, у мятликов секции *Stenopoa* прослеживается зависимость между степенью ксероморфности и шероховатостью стебля: мезоморфные *P. nemoralis* и *P. palustris* L. в целом имеют более гладкие стебли, чем ксероморфные *P. stepposa* и *P. reverdattoi* Roshev. Стебель последнего обычно бывает густо покрыт длинными загнутыми шипиками, что делает его острошероховатым на ощупь. Вместе с тем ряд вполне мезоморфных видов секции, особенно из гор Южного Китая, таких как группа видов рода *P. faberi* Rendle, также отличается острошероховатыми частями растения: и стебли, и листья, и веточки метёлки густо покрыты длинными тонкими шипиками. Шероховатая форма, известная как var. *rigidula* Mert. et Koch, присутствует и у *P. nemoralis* (Крылов, 1928).

В целом же большинство авторов (Рожевиц, 1932, 1950; Дробов, 1941; Овчинников, Чукавина, 1957) отмечают у *P. nemoralis* стебли голые и гладкие, а у *P. realaxa* – шероховатые. А.П. Гамаюнова (1956) пишет, что у *P. nemoralis* стебли гладкие, у *P. realaxa* – слегка шероховатые, а у *P. stepposa* – шероховатые.

Как известно, большинство злаков имеет своеобразное, дифференцированное строение листовой эпидермы: область над жилками существенно отличается по строению от области между жилками и обычно их характеризуют отдельно (Ellis, 1979). Такая же структура прослеживается и в строении эпидермы стеблей. Значительно реже отмечается недифференцированное строение эпидермы. Оно имеет место, когда склеренхимная обкладка размещается не только при пучках, а образует сплошной слой под эпидермой (Clifford, Watson, 1977; Ellis, 1979), что характерно для злаков аридных или семиаридных областей. В строении эпидермы листа злаков выделяется несколько типов клеток. Наиболее специализированные – замыкающие клетки устьиц – расположены в области между жилками и сопровождаются побочными клетками. Обычны также длинные и короткие покровные клетки и различного вида трихомы – шипики и волоски, которых бывает особенно много в области над жилками (Metkalfе, 1960). Короткие клетки в целом изодиаметричны. Среди них принято различать кремневые бугорки и кремневые клетки. Именно кремневые бугорки (crown cells) и особенно шипики (pricles) придают шероховатость листьям и стеблям злаков. От их числа и длины в конечном счёте зависит и степень шероховатости стебля и листьев.

Исследование гербарного материала (LE, TK, TAD) и наблюдения в природе показали, что степень шероховатости стебля, определяемая на ощупь, во-первых, очень сильно варьирует, а во-вторых, устанавливается довольно субъективно. Для того чтобы дать более или менее объективную оценку этому признаку как дискриминатору, нами было проведено сравнительно-анатомическое исследование стеблевой эпидермы *P. relaxa*.

Анатомическое исследование поверхности стебля производилось при помощи светового микроскопа «Биолам» и растрового электронного микроскопа «Philips SEM 515» (Голландия). Для исследования на световом микроскопе вырезали участок стебля около 1.5 см дл. на расстоянии 1.5 см от метёлки у 3–5 растений из популяции и готовили препараты по общепринятой методике (Барыкина и др., 2004). Для исследования на электронном микроскопе вырезали участок стебля около 5 мм дл. на расстоянии 2 см от метёлки и приклеивали двойным скотчем на металлический столик. 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. Исследование строения эпидермы проводили при увеличении в 100 и в 600 раз.

Материалы для исследования были собраны во время экспедиции 2012 г. в Раштском, Джиргитальском, Таджикибадском и Варзобском районах Республики Таджикистан. Образцы *P. relaxa* отбирались в разных условиях – от относительно затенённых скал до открытых каменистых склонов. Были также выбраны 2 участка (в окр. кишлаков Дара на хр. Петра I и Джафр на Каратегинском хр.), где в контрастных условиях (дно ущелья и сухой каменистый склон) произрастали *P. relaxa* и *P. nemoralis*, образуя предположительно гибридогенные популяции. Проведено сравнение строения эпидермы у этих образцов.

Исследование на световом микроскопе показало, что стеблевая эпидерма *P. relaxa*, как и листовая, имеет неоднородное строение в области над жилками (рёбрами) и между ними. Устьица, как и у листьев, располагаются между жилками и чередуются с длинными покровными клетками. Над жилками располагаются окремнелые бугорки или шипики. Поверхность стеблевых рёбер довольно разнообразна и варьирует от почти гладкой, со слабо выпуклыми окремнелыми бугорками, до густо усеянной острыми шипиками. Между этими крайними состояниями наблюдаются многочисленные промежуточные формы: с окремнелыми бугорками разной формы и длины, с редко и неравномерно расположенными шипиками, с шипиками на отдельных рёбрах.

И бугорки, и шипики сильно различаются не только по числу на единицу площади, но и по форме. Особенно хорошо эти детали видны под электронным микроскопом, который позволяет увидеть всю картину разом. Окремнелые бугорки у исследованных образцов варьировали от слабо выступающих и куполовидных (рис. 1) до сильно выпуклых,

приближающихся по длине к шипикам или имеющих короткое заострение на верхушке. Нормально развитые остроконечные и загнутые шипики встречались не у всех образцов и располагались главным образом по рёбрам стебля. Они также различались по толщине и длине, среди них попадались и округлые в сечении, и сплюснутые с боков (рис. 1, 2).

Сопоставление строения эпидермы (в первую очередь принимались во внимание признаки, придающие стеблям шероховатость) с условиями произрастания не выявило прямой зависимости между числом и степенью развития шипиков и условиями увлажнения. Хотя в целом особи с шипиками и крупными выпуклыми окремелыми бугорками были собраны на сухих открытых участках, встречались и исключения, когда особи с острыми шипиками были собраны в относительно гумидных условиях, среди тенистых скал.

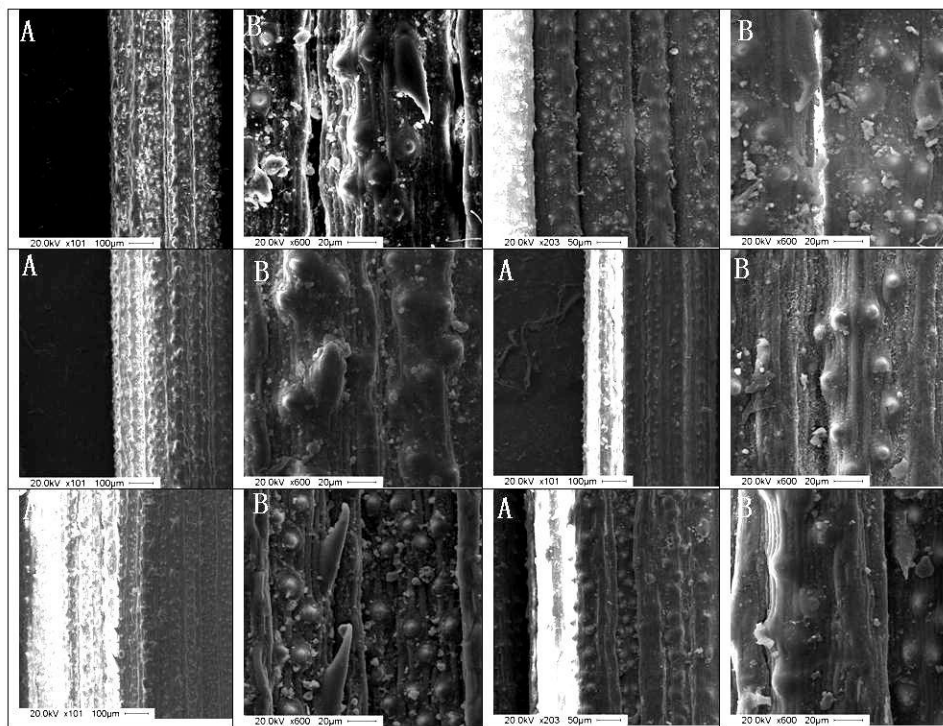


Рис. 1. Стеблевая эпидерма *Poa relaxa* из разных популяций (А – $\times 101$; В – $\times 600$)

Figure 1. Stem epidermis of *Poa relaxa* from the different populations (А – $\times 101$; В – $\times 600$)

Для того чтобы проверить, насколько строение стеблевой эпидермы *P. relaxa* зависит от условий произрастания, были исследованы также особи близкого к нему вида *P. nemoralis* из предположительно гибридных популяций, произрастающих в контрастных условиях – относительно гумидных на дне ущелья по берегу ручья и близлежащих сухих каменистых склонах.

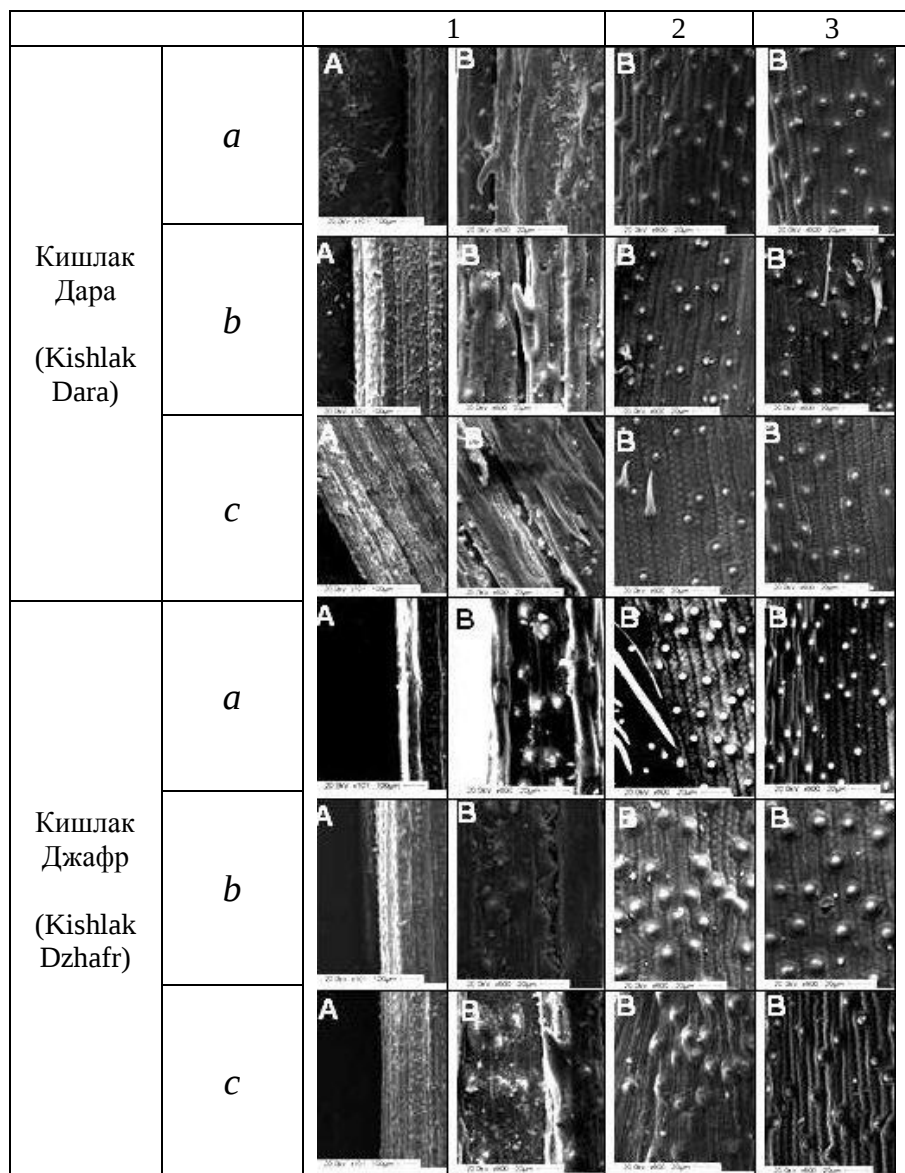


Рис. 2. Эпидерма *P. relaxa* и *P. nemoralis* из гибридных популяций, произрастающих в контрастных условиях:
1 – стебель; 2 – нижняя цветковая чешуя; 3 – верхняя цветковая чешуя; *a* – *Poa nemoralis*; *b* – промежуточный тип; *c* – самый ксероморфный тип (*Poa relaxa*) (A – $\times 100$; B – $\times 600$)

Figure 2. Epidermis of *P. relaxa* and *P. nemoralis* of the hybrid populations growing in contrast conditions:
1 – stem; 2 – lemma; 3 – palea; *a* – *Poa nemoralis*; *b* – intermediate type; *c* – most xeromorphic type (*Poa relaxa*) (A – $\times 100$; B – $\times 600$)

Исследования, проведенные в популяции, произрастающей возле кишлака Дара, показали, что различия между самой мезофильной формой, морфологически относящейся к *P. nemoralis*, и наиболее ксерофильной формой *P. relaxa*, произраставшей на открытом каменистом участке среди скал, носили скорее количественный характер (рис. 2), хотя шипики наиболее ксероморфной формы отличались по форме. В целом же у обеих крайних и у промежуточной форм шипики были обнаружены, но у мезофильных образцов они располагались более редко и в целом были более тонкими, чем у наиболее ксерофильной формы.

В популяции из окрестностей кишлака Джафр шипики встречались значительно реже, особенно у мезоморфных особей. В основном они наблюдались на препаратах, которые просматривались на световом микроскопе, поскольку эти препараты охватывали значительно большую площадь. При этом окремнелые бугорки были большей частью остроконечные с конической периклиальной стенкой, сосредоточенные главным образом на рёбрах стебля (над крупными жилками). Окремнелые бугорки мезофильных и ксерофильных особей этой популяции не различались ни по размерам, ни по форме, но у ксерофильных шипики были расположены значительно гуще.

Эпидерма нижних и верхних цветковых чешуй *P. relaxa* и *P. nemoralis*, как и у большинства исследованных ранее видов секции (Олонова, 2003), состоит из удлинённых клеток с сильно извилистыми стенками, чередующихся с окремнелыми бугорками. Окремнелые бугорки однотипного строения, с куполовидной периклиальной и толстыми извилистыми антиклинальными стенками. Обычно при основании цветковых чешуй бугорки располагаются более густо, к верхушке они делаются более редкими; иногда в нижней части чешуек возле кия они переходят в короткие волоски. Длина клеток также увеличивается к верхушке. В целом же признаки цветковых чешуй мало изменчивы. Исследование эпидермы нижних и верхних цветковых чешуй в обеих гибридных популяциях не выявило различий ни между популяциями, ни тем более внутри их, несмотря на сильные различия в условиях произрастания. Различия между строением стенок длинных клеток у мезофильных и ксерофильных видов обычно хорошо просматриваются на листовой эпидерме, а у цветковых чешуй, как и у всех репродуктивных органов, эти признаки более детерминированы генетически и меньше зависят от влияния условий среды.

Исследование поверхности стебля как на световом, так и на сканирующем электронном микроскопе показало, что хотя ксероморфные особи в целом и отличаются большей шероховатостью стеблевой эпидермы, обусловленной наличием шипиков и остроконечных окремнелых бугорков, различия между ксероморфными и мезоморфными особями носят скорее количественный характер и, будучи обусловленными генетически, варьируют в пределах определенной нормы реакции. Вместе с тем и среди мезоморфных растений, наряду с почти гладкими, встречались особи с довольно сильно шероховатым

стеблем, усаженным длинными и густыми шипиками. Поэтому характер поверхности стебля не может считаться надёжным дискриминатором.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность д-ру Х.Х. Хисориеву, директору Института ботаники, физиологии и генетики растений АН Республики Таджикистан за всестороннюю поддержку и помощь в организации экспедиционных исследований, д-ру В.А. Черемушкиной (ЦСБС, Новосибирск) за помощь и полезные советы, А.А. Кузнецову за помощь в организации исследований и А.В. Козловой – за подготовку препаратов для исследования с помощью СЭМ и визуализацию результатов. Исследования выполнены в рамках гранта РФФИ (№ 13-04-01715) и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-5584.2012.4).

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
- Дробов В.П. *Poa* L. – Мятлик // Флора Узбекистана: В 6 т. Ташкент, 1941. Т. 1. С. 234–245.
- Гамаюнова А.П. Род мятлик – *Poa* L. // Флора Казахстана: В 9 т. Алма-Ата, 1956. Т. 1. С. 221–238.
- Крылов П.Н. Флора Западной Сибири: В 12 т. Томск, 1928. Т. 2. С. 137–385.
- Овчинников П.Н. Материалы к познанию мятликов Таджикистана // Изв. Тадж. базы АН СССР. 1933. Т. 1, № 1. С. 7–28.
- Овчинников П.Н., Чукавина А.П. *Poa* L. // Флора Таджикской ССР: В 5 т. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 1. С. 135–189.
- Олонова М.В. О возможности использования анатомических признаков для разграничения двух близких видов мятликов – *Poa botryoides* и *P. attenuata* // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 14–18 октября 2002 г.). СПб., 2002. С. 80–81.
- Олонова М.В. Морфолого-анатомические признаки сибирских видов рода *Poa* (Poaceae) // Бот. журн. 2003. Т. 88, № 11. С. 86–95.
- Пазий В.К. Заметки о некоторых мятликах Средней Азии // Бот. материалы Герб. Ин-та бот. АН УзССР. 1962. Вып. 18. С. 18–42.
- Рожевиц Р.Ю. Мятлик – *Poa* L. // Флора Туркмении: В 4 т. Л., 1932. Т. 1. С. 139–146.
- Рожевиц Р.Ю. Мятлик – *Poa* L. // Флора СССР: В 30 т. Л., 1934. Т. 2. С. 366–426.
- Рожевиц Р.Ю. Мятлик – *Poa* L. // Флора Киргизской ССР: В 11 т. Фрунзе, 1950. Т. 1. С. 121–136.
- Цвелев Н.Н. Злаки // Растения Центральной Азии: В 16 т. Л., 1968. Вып. 4. 246 с.
- Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- Clifford H.T., Watson L. Identifying grasses. Data, methods and illustrating. Brisbane, 1977. 146 p.
- Edmondson J.R. *Poa* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 159–167.
- Ellis R.P. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view // Bothalia. 1979. Vol. 12. P. 641–671.
- Koba H., Tateoka T. A taxonomic study of the *Poa sphondylodes* – *viridula* aggregate (Poaceae) in Southwestern and Central Japan // Bull. Natn. Sci. Mus., Tokio. Ser. B. 1991. Vol. 17, № 1. P. 35–48.
- Metkalfe C.R. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. Oxford: Clarendon Press, 1960. 731 p.

Serbanescu G.H. *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev. si relatiile ei taxonomice cu *Poa sterilis* M. B. // Studi si cercetari de Biologie. Ser. Botanica. 1968. Vol. 20, № 2. P. 113–122.

SUMMARY

Microscopic examination of the stem epidermis of *Poa relaxa* Ovcz. has shown, that in spite of xeromorphic isamples being in general, more rough due to the presence of pricles and sharp crown cells, the differences between xeromorphic and mesomorphic individuals are rather quantitative. The relatively mesomorphic plants along with almost smooth, as there are individuals with a stem, seated long and thick spines. Therefore the nature of the surface of the stem cannot be considered a reliable discriminator. The samples with quite dense and sharp pricles have been found side by side with almost smooth ones.

K e y w o r d s : epidermis, features, *Poa relaxa* Ovcz.