

- Mathiesen L., Malterud K. E., Sund R. B.* Antioxidant activity of fruit exudate and C-methylated dihydrochalcones from *Myrica gale* // *Planta Med.* 1995. Vol. 61. N 6. P. 515—518.
- Metcalfe R. S., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 2. P. 1500 p.
- Moerman D. E.* Medicinal plants of Native America. Vol. 1. Ann Arbor, 1986. 910 p.
- Simpson M. J. A., MacIntosh D. F., Cloughley J. B., Stuart A. E.* Past, present and future utilisation of *Myrica gale* (*Myricaceae*) // *Econ. Bot.* 1996. Vol. 50. N 1. P. 122—129.
- Stuart A. E.* The anti-fungal effect of oil distilled from the leaves of *Myrica gale* // *Planta Medica.* 1998. Vol. 64. N 4. P. 389.
- Sylvestre M., Legault J., Dufour D., Pichette A.* Chemical composition and anticancer activity of leaf essential oil of *Myrica gale* L. // *Phytomedicine.* 2005. Vol. 12. N 4. P. 299—304.
- Wollenweber E., Kohorst G., Mann K., Bell J. M.* Leaf gland flavonoids in *Comptonia peregrina* and *Myrica pennsylvanica* (*Myricaceae*) // *J. Pl. Physiol.* 1985. Vol. 117. P. 423—430.

#### SUMMARY

The anatomical structure of bark, leaves and fruits of *Myrica gale* and *M. tomentosa* have been examined. Both species show very similar anatomical structure, but *M. gale* is different from *M. tomentosa* by occurrence of small glandules and fewer hairs on the leaf epidermis. Our results confirm specific rank of *M. tomentosa*. Diagnostic features for identification of the *M. gale* plant material have been distinguished.

УДК 582.662

Бот. журн., 2009 г., т. 94, № 9

© С. С. Беэр

### МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SALICORNIA* (*CHENOPODIACEAE*) НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ

S.S.BEER. MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF *SALICORNIA*  
(*CHENOPODIACEAE*) ON THE WHITE SEA COAST

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
биологический факультет, кафедра высших растений  
119991 Москва, Ленинские горы, 1, строение 12  
Тел./факс (495) 939-18-27  
Email: salico@yandex.ru  
Поступила 21.11.2007  
Окончательный вариант получен 24.02.2009

Проведено исследование морфологической изменчивости двух видов *Salicornia* с побережья Белого моря — диплоидного *S. europaea* L. и тетраплоидного *S. pojarkovaer*. Изучены отдельные количественные признаки и корреляции между ними; проведен дискриминантный анализ и анализ главных компонент. Характер морфологической изменчивости у двух изученных видов и наличие промежуточных морфотипов свидетельствуют о невозможности четкого деления видов по морфологическим признакам, хотя молекулярные данные говорят об отсутствии близкого родства между ними.

К л ю ч е в ы е с л о в а: изменчивость, таксономия, диплоиды, тетраплоиды, *Salicornia*, Белое море.

Представители рода *Salicornia* L. (*Chenopodiaceae*) широко распространены на южном и юго-западном побережье Белого моря. Характерными чертами солеросов являются галосуккулентность и почти полная редукция листовых пластинок, которая вместе с декуссатным листорасположением придает побегам членистое строение. Метамеры побегов *Salicornia* в описательной таксономической литературе принято называть сегментами или междоузлиями. Последнее название, на наш взгляд, не совсем корректно с морфологической точки зрения, поскольку до сих

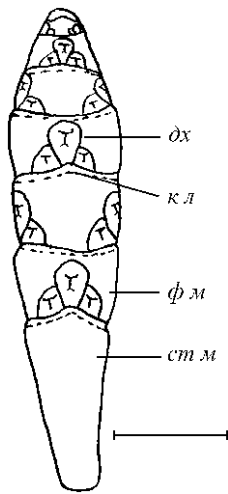


Рис. 1. Терминальная часть побега *Salicornia*.

дх — дихазий, к л — кроющий лист, ст м — стерильный метамер, ф м — фертильный метамер. Масштабная линейка — 5 мм.

пор нет единой точки зрения о морфологии листа *Salicornia*. В области соцветия в пазухах листьев формируются парциальные соцветия, представляющие собой трехцветковые дихазии (рис. 1). Фертильные (несущие пазушные дихазии) метамеры составляют открытые колосья из дихазиев (тирсы), расположенные на верхушке главного стебля и боковых веточек. Под ними располагаются стерильные метамеры, которые не несут соцветий.<sup>1</sup> Цветки имеют простой околоцветник, состоящий из 3—4 листочков, которые почти полностью срастаются друг с другом, оставляя лишь узкую щель, через которую выставляются (1–)2 тычинки и рыльца пестика.

Неудивительно, что благодаря своей специфической морфологии род *Salicornia* представляет большие трудности для систематиков, поскольку набор признаков, которые потенциально могли бы быть использованы для различения видов, очень ограничен. Даже те признаки, которые обычно используют в систематике рода, сильно изменчивы. Кроме того, гербарный материал *Salicornia* некоторые признаки отражает неадекватно.

Долгое время для побережья Белого моря указывали единственный вид солероса — *S. europaea* L. s.l. (= *S. herbacea* (L.) L.) (Ильин, 1936; Флора., 1976). В настоящее время вид *S. europaea* L. ( $2n = 18$ ) рассматривается обычно в узком смысле в составе группы диплоидных солеросов (Ball, 1964; Scott, 1977; Piirainen, 1991, 2001; Цвелёв, 1996). Согласно описанию, приведенному в определительном ключе Н. Н. Цвелёва (1996), для него характерно наличие 3—7 стерильных метамеров в главном стебле и 1—5 стерильных метамера в боковых веточках, длина главного соцветия 1—4.5 см и отношение длины стерильной части побега к длине соцветия превышает 2.5 (обычно 5—20).

С побережья Кандалакшского залива Белого моря (пролива Великая Салма) был описан вид *S. pojarkovae* N. Semen. (Семенова-Тянь-Шанская, 1956), который был принят в основном отечественными авторами (Раменская, Андреева, 1982; Цвелёв, 1996). Согласно описанию Н. З. Семеновой-Тянь-Шанской, у представителей этого вида главный побег имеет 1—2 стерильных метамера и верхушечное соцветие из 12—17(23) метамеров при общей длине 5—7 (10) см. Семенова-Тянь-Шанская отмечает, что вид *S. pojarkovae* близок к западноевропейскому *S. dolichostachya* Moss. ( $2n = 36$ ) и отличается от последнего меньшим числом фертильных и стерильных метамеров. Цвелёв (1996) приводит для *S. pojarkovae* несколько большее число стерильных метамеров (2—3) и добавляет, что отношение длин стерильной и фертильной частей побега не превышает 1.5. Определение числа хромосом у *S. pojarkovae* показало, что вид является тетраплоидом ( $2n = 36$ ) (Зосимович, 1965).

<sup>1</sup> В наиболее широко распространенной трактовке метамер побега состоит из листа, его пазушной почки и нижележащего междоузлия. Соглашаясь с целесообразностью такой трактовки понятия «метамер», мы тем не менее принимаем для описания морфологии *Salicornia* термин «метамер» в морфологически нестрогой форме, которая используется во всей известной нам описательной литературе по этому роду, включая в него междоузлие, лежащее выше, а не ниже узла.

Не все авторы признают целесообразность выделения *S. pojarkovae* N. Semen. в отдельный вид. Так, *M. Piirainen* (1991, 2001) предлагает рассматривать *S. pojarkovae* в качестве подвида *S. dolichostachya* (*S. dolichostachya* subsp. *pojarkovae* (N. Semen.) Piirainen), *W. Ball* и *Y. R. Akeroyd* (1993) и вовсе относят *S. pojarkovae* к синонимам *S. dolichostachya* Moss. Тем не менее авторы подчеркивают принадлежность этого таксона к тетраплоидной группе, четко отделяя его от диплоидного *S. europaea*. *В. Г. Сергиенко* (1980) предложил другую комбинацию: *Salicornia herbacea* subsp. *pojarkovae* (N. Semen.) V. Sergienko, не считая, по-видимому, нужным разграничивать диплоиды и тетраплоиды в ранге видов. *Д. Д. Соколов* и *В. Р. Филин* (1996) для окрестностей Беломорской биостанции МГУ (Кандалакшский залив Белого моря, пролив Великая Салма) приводят *S. europaea* L. s.l. Авторы выражают сомнение в самостоятельности вида *S. pojarkovae*, который был описан именно из этих мест. *В. Э. Скворцов* (2000) пишет, что виды *S. europaea* и *S. pojarkovae* различаются только по количественным признакам и граница между этими видами проведена искусственно. Для Соловецкого архипелага (*Киселева* и др., 2005) также указывается один вид (*S. europaea*), при этом на иллюстрациях приводятся наряду с *S. europaea* s. str. растения, которые можно отнести к *S. pojarkovae*, а также морфологически промежуточные формы.

ТАБЛИЦА 1

Признаки, наиболее часто используемые для деления диплоидных и тетраплоидных солеросов (по данным разных авторов)

Группа	Диплоидные солеросы (в том числе <i>S. europaea</i> )	Тетраплоидные солеросы (в том числе <i>S. pojarkovae</i> )
Длина пыльников, мм	0.3—0.5 (Ball, Brown, 1970) < 0.6 (Scott, 1977) < 0.2 (Johansen, Elven, 1979) 0.2—0.5 (Rothmaler, 1994) 0.2—0.5 (—0.6) (Stace, 1997) 0.25—0.4 (—0.45) (Piirainen, 2001)	(0.5)—0.6—0.9 (Ball, Brown, 1970) > 0.6 (Scott, 1977) 0.2—0.5 (Johansen, Elven, 1979) 0.6—1.0 (Rothmaler, 1994) (0.5—) 0.6—0.9 (Stace, 1997) 0.4—0.5 (Piirainen, 2001)
Число фертильных метамеров	4—6—(8) (Семенова-Тянь-Шанская, 1956) (2)—5—9—(16) (Ball, Brown, 1970) 3—12 (—22) (Johansen, Elven, 1979) 3—13 (—18) (Piirainen, 2001)	12—17(23) (Семенова-Тянь-Шанская, 1956) (7)—12—25—(30) (Ball, Brown, 1970) 5—25 (Johansen, Elven, 1979) 5—25 (Piirainen, 2001)
Длина главного соцветия, см	1—2 (Семенов-Тянь-Шанская, 1956)  1—4 (5) (Rothmaler, 1994) 1—4, 5 (Цвелёв, 1996) 1, 5—4 (—7) (Piirainen, 2001)	5—7 (10) (Семенов-Тянь-Шанская, 1956)  (3—)5—12 (—20) (Rothmaler, 1994) 3—10 (—15) (Цвелёв, 1996) 3—13 (Piirainen, 2001)
Число стерильных метамеров	3—4 (Семенова-Тянь-Шанская, 1956) 3—7 (Цвелёв, 1996) —	1—2 (Семенова-Тянь-Шанская, 1956) 2—3 (Цвелёв, 1996) 0—2 (—4) (Piirainen, 2001)
Отношение длины фертильной части побега к стерильной	≤ 0.4 (Цвелёв, 1996)	≤ 0.67 (Цвелёв, 1996)
Отношение числа фертильных метамеров к числу стерильных	0.25—0.6 (Dalby, 1962)	0.5—0.3 (Dalby, 1962)
Ширина фертильного сегмента, мм	2—4.5 (Ball, Brown, 1970) 2.8—4 (Piirainen, 2001)	3—6 (Ball, Brown, 1970) 3.7—5.1 (Piirainen, 2001)

Таким образом, существует трудность в разделении двух обсуждаемых видов. Решить подобную проблему для западноевропейских видов (в том числе для *S. europaea* и близкого к *S. pojarkovae* вида *S. dolichostachya*), используя статистические методы оценки внутривидовой и межвидовой изменчивости, неоднократно пытались европейские исследователи (Dalby, 1962; Ball, Brown, 1970; Ingrouille, Pearson, 1987; Ingrouille et al., 1990). В табл. 1 приведены признаки, которые часто используются авторами для различения диплоидных и тетраплоидных солеросов.

Данное исследование посвящено изучению внутривидовой и межвидовой изменчивости солеросов, обитающих на севере Европейской России. В наши задачи входила также оценка диагностической значимости часто употребляемых в систематике *Salicornia* признаков и установление корреляций между ними.

### Материал и методика

Материал был собран в июле 2002 г. и в июле — августе 2003 г. из семи популяций на побережье Кандалакшского залива Белого моря в Карелии и Мурманской обл. сосредоточенных вблизи locus classicus *S. pojarkovae*, а также, для сравнения, из одной популяции в окрестностях Архангельска (табл. 2). При сборе материала старались брать образцы через примерно одинаковые расстояния. Растения собирали целиком, фиксировали и хранили в 70°-м спирте. Измерения проводили, таким образом, на спиртовом материале. Всего было изучено 242 образца.

Собранные образцы определяли, используя ключи, приводимые Цвелёвым (1996), Семеновой-Тянь-Шанской (1956), и данные по длине пыльников, приведенные М. Piirainen (2001). Кроме того, мы сравнивали наши образцы с типовыми (изображение типового образца *S. europaea* доступно на Интернет-Сайте [www.nhm.ac.uk/botany/linnean](http://www.nhm.ac.uk/botany/linnean); типовой образец *S. pojarkovae* изучен в гербарии LE).

Количественные признаки для статистического анализа выбрали, основываясь на литературных данных и собственных сложившихся в ходе полевых сборов представлениях о морфологической изменчивости признаков у *Salicornia*. Всего мы включили в анализ десять признаков: 1) Длина пыльника. Измеряли с точностью до 0.1 мм зрелые, но еще не вскрывшиеся пыльники, по 3—5 пыльников с растениям, и подсчитывали среднее значение. 2) Длина главного соцветия. Измеряли длину соцветия (терминального колоса из дихазиев) от основания нижнего фертильного метамера главной оси. 3) Длина бокового колоса из дихазиев. Измеряли длину колоса из дихазиев самой длинной неразветвленной оси второго порядка. 4) Толщина главного стебля. Измеряли наибольшую ширину фертильного метамера в области главного соцветия. Как правило, наибольшей шириной обладает первый или второй снизу фертильный метамер. 5) Число сформированных фертильных метамеров в главном соцветии. Несмотря на то что число метамеров соцветия, очевидно, должно быть скоррелировано с его длиной, эти признаки учитывали отдельно, так как оба они традиционно используются в определительных ключах. Длина соцветия может зависеть не только от числа метамеров, но и от их длины. 6) Число стерильных метамеров в главном стебле, без учета гипокотыля. 7) Порядок ветвления вегетативных осей. 8) Длина стерильной части главного побега. Измеряли расстояние от корневой шейки до первого фертильного метамера главного побега (побега первого порядка). 9) Отношение длины главного соцветия

ТАБЛИЦА 2  
Данные об исследованных популяциях

Номер популяции	Место и дата сбора	ФИО коллекторов	Описание местообитания	Количество изученных образцов
1	Мурманская обл., Кандалакшский р-н. Кандалакшский гос. заповедник, окрестности ж.-д. ст. Пояконда, о-в Городецкий на Белом море. 15 июля 2003 г.	Соколов Д. Д.	Литораль	30
2	Карелия, Лоухский р-н, окрестности ж.-д. ст. Пояконда, ББС МГУ (п-ов Киндо, пролив Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря), губа Лапшагинская. 16 июля 2002 г.	Панкова С. С.,* Соколов Д. Д.	Илистая литораль	30
3	Карелия, Лоухский р-н, окрестности, ББС МГУ, между Черными шелями и Ермолинской губой, 23 августа 2003 г.	Панкова С. С.	Июисто-песчаная литораль	32
4	Карелия, Лоухский р-н, окрестности ж.-д. ст. Пояконда, о-в Монастырский на Белом море. 20 августа 2003 г.	Панкова С. С.	То же	30
5	Карелия, Лоухский р-н, окрестности ББС МГУ, губа Кислая Белого моря. 22 августа 2003 г.	Панкова С. С.	Песчаная литораль	30
6	Мурманская обл., Кандалакшский р-н, окрестности ж.-д. ст. Пояконда, Кандалакшский гос. заповедник, о-в Великий на белом море, п-ов Еремеевский. 17 июля 2003 г.	Соколов Д. Д., Абрамова Л. И., Волкова П. А., Ремизова М. В.	То же	30
7	Карелия, Лоухский р-н. окрестности д. Черная Река, губа Грязная Белого моря. 17 июля 2002 г.	Панкова С. С.	Илистая литораль	30
8	Архангельская обл., Приморский р-н, пос. Пертоменск. Побережье Белого моря, песчаная коса. 17 августа 2003 г.	Захарова Е. А.	То же	30

Примечание. \*Панкова С. С. = Беэр С. С.

(фертильной части главного побега) к длине стерильной части главного побега.  
10) Высота растения. Измеряли расстояние от корней шейки до верхушки главного соцветия.

Математическую обработку полученных количественных признаков проводили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0. Для анализа применяли как одномерные, так и многомерные методы. Для каждого признака вычислены значения выборочного среднего и его ошибки, минимальные и максимальные значения. Сравнение средних значений каждого признака проводили в рамках дисперсионного анализа по методу Тьюки для выборок неравного размера. Для того чтобы получить картины разброса наших образцов по совокупности всех количественных признаков и определить признаки, наиболее важные для различения полученных групп, использовали пошаговый алгоритм дискриминантного анализа (с параметрами  $F$  to enter = 4.0,  $F$  to remove = 3.9) по методу канонических переменных и факторный анализ с экстракцией факторов по методу главных компонент (Афифи, Эйзен, 1982). Для установления корреляций между признаками с помощью дискриминантного анализа получали общую и объединенную межгрупповую матрицы корреляций, которые затем сравнивали между собой.

## Результаты и обсуждение

Результаты определения наших образцов свидетельствуют о том, что *S. pojarkovae* (см. таблицу-вклейку *a-в*) и *S. europaea* (см. таблицу-вклейку, *е-ж*) обычно формируют смешанные популяции (табл. 3), в которых преобладает *S. pojarkovae*. Популяция № 4 состоит только из *S. pojarkovae*. Возможно, это связано с тем, что популяция обитает на небольшом острове, хотя другая «островная» популяция № 1 тоже является смешанной.

Далеко не все собранные образцы удалось однозначно определить, используя указанные выше ключи. Такие растения мы будем ниже условно называть промежуточными морфотипами, поскольку некоторые признаки этих растений сочетали характеристики *S. europaea*, которые иногда мозаично сочетались (*г, д*). В отдельных случаях доля таких образцов, доходила до 50—60 % (табл. 3).

На рис. 2 приведен результат дискриминантного анализа, проведенного по 10 количественным признакам, — двумерная диаграмма разброса, построенная в осях первой и второй канонических переменных. Из рис. 2 видно, что образцы, определенные как *S. pojarkovae* и *S. europaea*, образуют две обособленные группы, а образцы, которые не удалось однозначно отнести ни к одному из двух видов, заполняют хиатус между ними. Вклад признаков в разделение групп оценивался по порядку их включения в анализ с помощью критерия Фишера. Оказалось, что наибольшее разделение групп прошло по признаку длины пыльников ( $F = 49.2$ ), затем в порядке убывания значимости следовали признаки: число фертильных метамеров ( $F = 17.9$ ), число стерильных метамеров ( $F = 11.4$ ), длина стерильной части побега ( $F = 9.7$ ) и высота растения ( $F = 5.6$ ). Признаками, существенно не повлиявшими на разделение образцов, оказались: длина главного и бокового соцветий, толщина стебля, порядок ветвления и отношение длин фертильной и стерильной частей побега. Наибольшие стандартизованные коэффициенты для первой канонической переменной имеют признаки: число фертильных метамеров ( $-0.86$ ) и длина пыльника ( $-0.70$ ). Наибольшие стандартизованные коэффициенты для второй канонической переменной — длина стерильной части побега ( $-2.4$ ) и число стерильных метамеров ( $1.57$ ) (табл. 4).

Результаты анализа главных компонент в виде двумерной диаграммы рассеяния, построенной в осях первого и второго факторов, представлены на рис. 3. В отличие от дискриминантного анализа анализ главных компонент не имеет целью максимально возможно разделить анализируемые группы, поэтому более объективно отражает реальный разброс образцов. Образцы *S. pojarkovae* и *S. europaea*

ТАБЛИЦА 3

Соотношение *Salicornia europaea*, *S. pojarkovae* и промежуточных морфотипов в исследованных популяциях

Номер популяции	Доля <i>S. europaea</i> , %	Доля <i>S. pojarkovae</i> , %	Доля промежуточных морфотипов, %
1	10	50	40
2	—	63	37
3	31	48	21
4	—	100	—
5	10	77	13
6	—	57	43
7	—	37	63
8	7	43	50

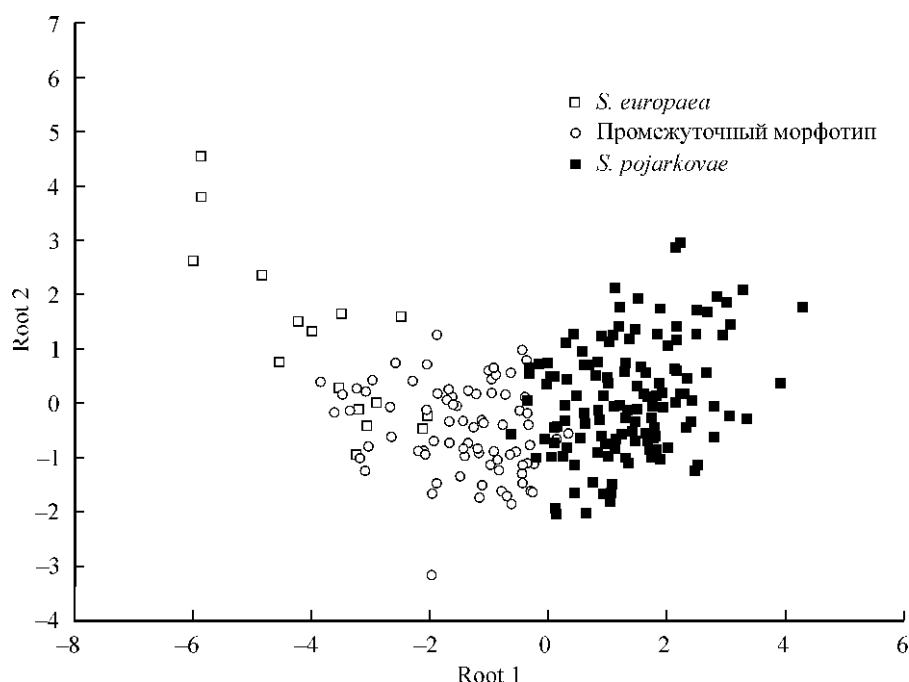


Рис. 2. Результат пошагового дискриминантного анализа исследованных образцов. График построен в осях первой и второй канонических переменных.

по-прежнему практически не перекрываются, а промежуточные образцы довольно сильно перекрываются с *S. europaea* и в меньшей степени с *S. pojarkovae*. Чтобы показать признаки, имеющие наибольшее значение для разделения групп, приведем значения максимальных факторных нагрузок ( $> 0.70$ ) для первых трех факторов (они объясняют 84 % межгрупповой изменчивости данных) (табл. 5). Для фактора 1: максимальные факторные нагрузки имеют признаки: отношение длин фертильной и стерильной частей побегов (0.92), длина главного соцветия (0.90) и число фертильных метамеров (0.88), т. е. признаки, связанные с размерами фертильной части побега. Для фактора 2: максимальные факторные нагрузки имеют признаки: высота растения (-0.93) и длина стерильной части побега (-0.75) — признаки, характеризующие развитие вегетативной части растения. Для фактора 3: максимальную факторную нагрузку имеет признак — порядок ветвления (0.74).

ТАБЛИЦА 4

Значения стандартизованных коэффициентов для первой и второй канонических переменных и процент объясненной дисперсии, полученные методом дискриминантного анализа

	Root 1	Root 2
Число стерильных метамеров	0.43	1.57
Длина пыльника	-0.70	-0.22
Число фертильных метамеров	-0.86	-0.21
Длина стерильной части	0.08	-2.4
Высота растения	0.33	1.49
% объясненной дисперсии	25.1	14.2

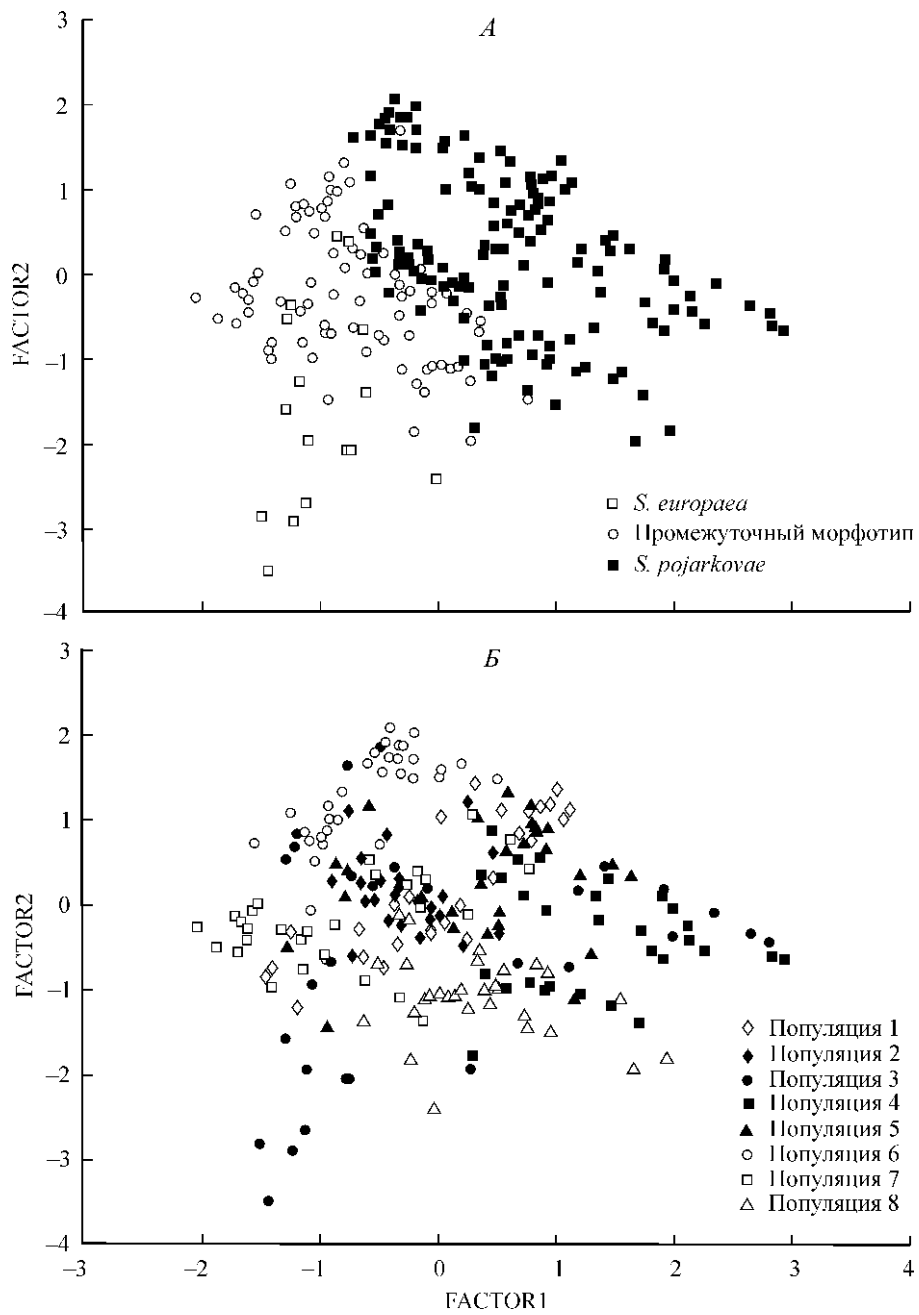


Рис. 3. Результаты факторного анализа с экстракцией факторов по методу главных компонент. Графики построены в осях первого и второго факторов. А — показана видовая принадлежность образцов (*S. pojarkovae*, *E. europaee* или промежуточный морфотип); Б — те же результаты анализа, но показана принадлежность образцов к 8 исследованным популяциям.



ТАБЛИЦА 5

Значения факторных нагрузок для первых трех факторов и процент объясненной дисперсии, полученные методом анализа главных компонент

	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Длина пыльника	0.19	0.58	-0.53
Длина главного соцветия	0.90	-0.36	-0.07
Длина бокового соцветия	0.75	-0.48	-0.15
Толщина стебля	0.79	0.03	0.057
Число фертильных метамеров	0.88	-0.36	-0.03
Число стерильных метамеров	-0.65	-0.67	-0.20
Порядок ветвления	0.01	-0.49	0.74
Длина стерильной части	-0.60	-0.75	-0.24
Длина фертильности/длина стерильности	0.92	0.12	0.01
Высота растения	0.13	-0.93	-0.26
% объясненной дисперсии	44.4	29.4	10.2

На рис. 3, б построена двумерная диаграмма разброса образцов для 8 популяций. Прежде всего, видно, что выборки из разных популяций большей частью «перемешаны», несколько обособлена только популяция 6 (с о-ва Великий Кандалакшского заповедника). Большинство популяций смешанные (популяции 1, 3, 5, 7, 8), т. е. представлены двумя видами и промежуточными формами. Наиболее неоднородна популяция 3 (из окрестностей Биологической станции МГУ). Популяции 2, 4 и 6 образованы преимущественно *S. pojarkovae*. Популяция 8 (Архангельская обл.), специально включенная для сравнения с популяциями Кандалакшского залива, не обособлена от последних и тоже является смешанной, что позволяет распространить выводы о характере популяций на всем побережье Белого моря.

Для 10 использованных признаков определены среднее значение и его ошибка пределы изменчивости каждого признака для двух видов и промежуточного морфотипа, а также достоверность различия средних значений у этих трех групп по методу Тьюки (табл. 6). Оказалось, что по признакам длины пыльников, числу стерильных метамеров и по длине стерильной части главного побега все три группы достоверно отличаются друг от друга. Подчеркнем, что эти различия наблюдаются в пределах непрерывного ряда значений признаков, о чем свидетельствует перекрывание диапазонов их изменчивости. Таким образом, достоверность различий возможна благодаря широкому размаху варьирования признаков в сочетании с большим объемом выборки. По порядку ветвления побегов группы не различаются, но видно, что среди *S. europaea* не было образцов с неветвящимися побегами (что часто встречается у *S. pojarkovae*). По 6 признакам промежуточный морфотип не отличается от *S. europaea*, причем среди них такие признаки, как длина и толщина главного соцветия, число стерильных метамеров и соотношение длин фертильной и стерильной частей побега. Комплекс этих признаков определяет габитус растения, на который в первую очередь обращает внимание исследователь. Таким образом, растения промежуточного морфотипа имеют габитус, либо приближенный к *S. europaea*, либо промежуточный. Только по признаку высоты растения промежуточные морфотипы не отличаются от *S. pojarkovae*, но отличаются от *S. europaea*. Виды *S. europaea* и *S. pojarkovae* достоверно различаются по 8 признакам, нет достоверных различий только по длине бокового соцветия и порядку ветвления побегов.

Что касается признака длины пыльников, которому в литературе нередко придается большое значение в различении диплоидных и тетраплоидных солеросов,

ТАБЛИЦА 6

Статистические характеристики изученных признаков для выборок *S. europaea*, *S. pojarkovae* и промежуточного морфотипа

Признак	<i>S. europaea</i> , n = 18	Промежуточный морфотип, n = 81	<i>S. pojarkovae</i> , n = 143	Достоверность различий <i>S. europaea</i> и <i>S. pojarkovae</i>	Достоверность различий <i>S. europaea</i> и промежуточного морфотипа	Достоверность различий <i>S. pojarkovae</i> и промежуточного морфотипа
Длина пыльника, мм	<b>0.39 ± 0.623</b> (0.28—0.5)	<b>0.53 ± 0.113</b> (0.30—0.78)	<b>0.63 ± 0.099</b> (0.40—0.88)	+++	+++	+++
Длина главного соцветия, см	<b>2.3 ± 0.68</b> (1.2—3.6)	<b>2.0 ± 0.95</b> (0.5—4.5)	<b>3.6 ± 1.45</b> (1.1—7.6)	++	—	+++
Длина бокового соцветия, см	<b>1.7 ± 0.86</b> (0.5—2.9)	<b>1.2 ± 0.69</b> (0.3—0.6)	<b>2.0 ± 1.05</b> (0.3—4.9)	—	—	+++
Толщина стебля, см	<b>0.3 ± 0.09</b> (0.2—0.5)	<b>0.3 ± 0.08</b> (0.2—0.6)	<b>0.4 ± 0.09</b> (0.3—0.6)	++	—	+++
Число фертильных метамеров	<b>7.7 ± 1.91</b> (5—13)	<b>7.8 ± 2.75</b> (3—14)	<b>11.8 ± 3.62</b> (5—22)	++	—	+++
Число стерильных метамеров	<b>3.9 ± 1.26</b> (2—7)	<b>2.6 ± 0.87</b> (1—6)	<b>1.5 ± 0.51</b> (1—3)	+++	+++	+++
Порядок ветвления	<b>2.3 ± 0.46</b> (2—3)	<b>2.1 ± 0.35</b> (1—3)	<b>2.0 ± 0.32</b> (1—3)	—	—	—
Длина стерильной части побега	<b>8.0 ± 1.67</b> (4.5—11.0)	<b>6.0 ± 1.31</b> (2.5—9.5)	<b>3.8 ± 1.33</b> (2.0—7.9)	+++	+++	+++
Длина фертильной части/длина стерильной части побега	<b>0.3 ± 0.07</b> (0.17—0.46)	<b>0.4 ± 0.18</b> (0.11—0.80)	<b>1.0 ± 0.53</b> (0.37—2.73)	+++	—	+++
Высота растения, см	<b>10.2 ± 2.16</b> (5.7—13.6)	<b>7.9 ± 1.71</b> (2.3—12.6)	<b>7.5 ± 2.09</b> (3.5—12.4)	+++	++	—

Примечание. n — объем выборки. Жирным шрифтом выделены средние значения и ошибки средних, в скобках указаны минимальные и максимальные значения. Значимость различий средних: «+++» — различия значимы на уровне  $p \leq 0.001$ , «++» — на уровне  $p \leq 0.01$ , «+» — на уровне  $p \leq 0.05$ , «—» — различия незначимы.

то, как говорилось выше, средние значения этого признака у трех групп достоверно различаются, но диапазоны его изменчивости перекрываются у видов *S. europaea* и *S. pojarkovae*. Среди промежуточных морфотипов встречались растения с длинами пыльников, характерными как для *S. europaea*, так и для *S. pojarkovae*. Теперь можно уточнить, что именно мы называем промежуточными морфотипами: 1) растения, габитуально близкие к *S. europaea*, но имеющие пыльники с длиной, характерной для *S. pojarkovae*; 2) габитуально промежуточные между *S. europaea* и *S. pojarkovae* растения с длиной пыльников, характерной для *S. pojarkovae*; 3) в редких случаях мелкие (до 0.4 мм) пыльники встречались в комбинации с «тетраплоидным габитусом» *S. pojarkovae*.

Несмотря на то что у промежуточных морфотипов признаки, определяющие внешний вид растения (длина и ширина главного соцветия, число стерильных метамеров и др.), могут сочетаться с разными длинами пыльников, выявляются некоторые корреляции между рядом признаков. Естественно, среди этих признаков есть такие, корреляции между которыми достаточно очевидны. Например, число стерильных метамеров скоррелировано с высотой растения, длиной стерильной части побега, длина главного соцветия скоррелирована с числом фертильных метамеров

и др. В табл. 7 (а и б) приведены корреляционные матрицы признаков, полученные с помощью дискриминантного анализа, общая для всего массива данных (табл. 7) и объединенная внутригрупповая (табл. 7б). Видно, что по набору признаков хорошо скоррелированных друг с другом (значения корреляций превышают 0.4), эти матрицы практически не отличаются друг от друга, различия состоят только в силе этих корреляций. Из этого можно сделать вывод, что изменчивость признаков носит сходный характер в пределах всех исследованных популяций. Выявляется группа признаков, имеющих скоррелированный характер изменчивости: длина главного соцветия, толщина стебля, отношение длин фертильной и стерильной частей побега, высота растения. Действительно, растения, уверенно относимые к *S. europaea*, при длине главного соцветия 1—3 см и ширине 0.3 см имели обычно не менее 3—4 стерильных метамеров, высоту растения около 10 см. Растения, определенные как *S. pojarkovae*, при длине главного соцветия до 8 см и ширине 0.4—0.5 см имели, как правило, 1—2 стерильных метамера, высоту растения 6—7 см.

На важность наличия корреляций признаков для систематики в симпатрических ситуациях указывает, в частности, А. Г. Еленевский (1980), говоря о достовер-

ТАБЛИЦА 7А

Общая для всего массива данных матрица корреляций, полученная с помощью дискриминантного анализа

	Длина пыльника	Длина главного соцветия	Длина бокового соцветия	Толщина стебля	Число фертильных метамеров	Число стерильных метамеров	Порядок ветвления	Длина стерильной части	Длина фертильности/длина стерильности	Высота растения
Длина пыльника	1.00	0.02	-0.09	0.12	-0.02	-0.37	-0.40	-0.40	0.21	-0.35
Длина главного соцветия	0.02	1.00	<b>0.80</b>	<b>0.60</b>	0.94	-0.34	0.15	-0.26	<b>0.82</b>	<b>0.49</b>
Длина бокового соцветия	-0.08	<b>0.80</b>	1.00	<b>0.59</b>	0.79	-0.13	0.12	-0.6	<b>0.60</b>	<b>0.52</b>
Толщина стебля	0.12	<b>0.60</b>	<b>0.59</b>	1.00	0.61	<u>-0.51</u>	0.01	<u>-0.45</u>	<b>0.61</b>	0.04
Число фертильных метамеров	-0.2	<b>0.94</b>	<b>0.79</b>	<b>0.61</b>	1.00	-0.35	0.16	-0.26	<b>0.75</b>	<b>0.45</b>
Число стерильных метамеров	-0.37	-0.34	-0.13	<u>-0.51</u>	0.35	1.00	0.20	<b>0.94</b>	<u>-0.63</u>	<b>0.54</b>
Порядок ветвления	-0.40	0.15	0.12	0.01	0.16	0.20	1.00	0.20	-0.05	0.29
Длина стерильной части	-0.40	-0.26	-0.06	<u>-0.45</u>	0.26	<b>0.94</b>	0.20	1.00	<u>-0.66</u>	<b>0.68</b>
Длина фертильности/длина стерильности	0.21	<b>0.82</b>	<b>0.60</b>	<b>0.61</b>	<b>0.75</b>	<u>-0.63</u>	-0.05	<u>-0.66</u>	1.00	-0.00
Высота растения	-0.35	<b>0.49</b>	<b>0.52</b>	0.04	<b>0.45</b>	<b>0.54</b>	0.29	<u>-0.68</u>	-0.00	1.00

Примечание. Здесь и в табл. 7б: жирным шрифтом выделены коэффициенты корреляции, значения которых по модулю превышают 0.4. Курсивом показаны коэффициенты корреляции, превышающие это значение в обеих матрицах, подчеркнуты — встречающиеся только в общей матрице.

ТАБЛИЦА 7Б

Объединенная внутригрупповая матрица корреляций,  
полученная с помощью дискриминантного анализа

	Длина пыльника	Длина главного соцветия	Длина бокового соцветия	Толщина стебля	Число фертильных метамеров	Число стерильных метамеров	Порядок ветвления	Длина стерильной части	Длина фертильности/длина стерильности	Высота растения
Длина пыльника	1.00	-0.32	-0.28	-0.17	-0.38	0.06	-0.36	-0.03	-0.17	-0.23
Длина главного соцветия	-0.32	1.00	<b>0.77</b>	<b>0.48</b>	<b>0.91</b>	-0.01	0.26	0.11	<b>0.74</b>	<b>0.72</b>
Длина бокового соцветия	-0.28	<b>0.77</b>	1.00	<b>0.53</b>	<b>0.77</b>	0.08	0.16	0.19	<b>0.53</b>	<b>0.63</b>
Толщина стебля	-0.17	<b>0.48</b>	<b>0.53</b>	1.00	<b>0.49</b>	-0.32	0.09	-0.21	<b>0.46</b>	0.17
Число фертильных метамеров	-0.38	<b>0.91</b>	<b>0.77</b>	<b>0.49</b>	1.00	-0.01	0.28	0.13	<b>0.63</b>	<b>0.69</b>
Число стерильных метамеров	0.06	-0.01	0.08	-0.32	-0.01	1.00	0.10	<b>0.88</b>	-0.38	<b>0.51</b>
Порядок ветвления	-0.36	0.26	0.16	0.09	0.28	0.10	1.00	0.11	0.06	0.24
Длина стерильной части	-0.03	0.11	0.19	-0.21	0.13	<b>0.88</b>	0.11	1.00	<b>-0.44</b>	<b>0.71</b>
Длина фертильности/длина стерильности	-0.17	<b>0.74</b>	<b>0.53</b>	<b>0.46</b>	<b>-0.63</b>	-0.38	0.06	<b>-0.44</b>	1.00	0.18
Высота растения	-0.23	<b>0.72</b>	<b>0.63</b>	0.17	<b>-0.69</b>	<b>-0.51</b>	0.24	<b>0.71</b>	0.18	1.00

ности разграничения видов даже по двум коррелятивно связанным признакам. На наличие скоррелированных признаков у представителей рода *Salicornia* уже обращали внимание (Ingrouille, 1990). По крайней мере, на территории Англии, где *S. europaea* произрастает вместе с *S. dolichostachya*. ( $2n = 36$ ), почти всегда удастся четко идентифицировать диплоиды и тетраплоиды по этому набору признаков (Ball, Brown, 1970). Самым важным признаком эти авторы считали длину пыльника, а остальные признаки были с ним связаны. К сожалению, в указанной статье оставлены без внимания те несколько образцов, которые на приведенной диаграмме дискриминантного анализа лежат между диплоидным и тетраплоидным видом.

Насколько мы можем судить исходя из изученной литературы, подавляющее большинство авторов не видят серьезных затруднений в разграничении диплоидных и тетраплоидных видов *Salicornia* по морфологическим признакам. Результаты нашего исследования беломорских популяций говорят скорее в пользу невозможности их четкого различения из-за существования значительного числа промежуточных морфотипов. По-видимому, такая картина характерна не только для узколокальных популяций Кандалакшского залива, но и для всего побережья Белого моря, поскольку, как мы видели, архангельская популяция по составу сходна с Кандалакшскими. М. Piigainen (устн. сообщ.), проводя подобные нашим морфолого-статистические исследования для солеросов в Финляндии, также отмечает

существование проблемы «промежуточных форм» между диплоидными и тетраплоидными видами, но пока не дает ей разрешения.

Полученные результаты говорят о том, что, опираясь только на морфологию (имеются в виду известные в настоящее время и часто употребляемые морфологические признаки), не прибегая более ни к каким методам исследования, в частности к определению числа хромосом, надежно различить виды *S. europaea* и *S. pojarkovae* невозможно. В связи с этим возникает вопрос о правомерности выделения диплоидного и тетраплоидного цитотипов в отдельные виды. В систематике рода *Salicornia* такой подход к рассмотрению разных цитотипов в качестве отдельных видов сложился исторически. Существуют многочисленные свидетельства существования репродуктивной изоляции между диплоидами, у которых преобладает клейстогамия, и тетраплоидами, которые являются хазмогамными (Dalby, 1962; Piirainen, 2001). Несмотря на то что род *Salicornia* долго и активно изучается в Европе, до сих пор не известны гибриды между диплоидами и тетраплоидами, хотя теоретически не исключается, что они существуют (Dalby, 1962). В пользу возможной гибридной природы наших промежуточных морфотипов говорит комбинация «габитуальных признаков», характерных для *S. europaea* или *S. pojarkovae* с длинами пыльников, характерными для другого вида, а также наличие «промежуточных» форм. Наконец, согласно результатам исследования последовательностей ETS ядерной ДНК, в которые были включены образцы *S. europaea* и *S. pojarkovae* из популяций, описываемых в настоящей статье, представители диплоидной и тетраплоидной групп формируют обособленные клады (Kadereit et al., 2007). К сожалению, промежуточные морфотипы не были включены в упомянутое исследование. Кроме того, результаты данного молекулярно-филогенетического исследования нельзя считать непосредственным руководством для принятия таксономических решений, поскольку в силу того, что диверсификация рода солерос происходила очень недавно, его представители накопили очень немного значимых для анализа нуклеотидных замен.

По имеющимся данным, род *Salicornia* возник в пределах рода *Sarcocornia* по геохронологическим меркам совсем недавно, в середине миоцена — начале плейстоцена (9.4—1.4 млн лет назад) (Kadereit et al., 2006). Учитывая молодость этого таксона, можно предполагать, что многие сложности в его систематике объясняются незавершенностью процесса видообразования. Существуют хорошо различимые крайние формы с нечеткими переходами, намечены корреляции между морфологическими признаками. Очевидна необходимость расширенных кариологических и молекулярных исследований для решения вопроса о целесообразности рассмотрения видов *S. europaea* и *S. pojarkovae* в качестве самостоятельных таксонов.

### Благодарности

Выражаю глубокую благодарность Т. Е. Краминой, М. Г. Пименову, Н. С. Ростовской, Д. Д. Соколову и О. В. Юрцевой за ценные замечания и советы, Л. И. Абрамовой, Т. А. Бек, А. Д. Виталь, П. А. Волковой, Е. А. Захаровой, М. В. Ремизовой за помощь в сборе материала, А. С. Корякину за содействие в работе на территории Кандалакшского заповедника, С. Р. Майорову за помощь в сканировании образцов, Н. Freitag и G. Kadereit а предоставленный литературный материал и M. Piirainen за полезное обсуждение.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афифи А., Эйзен С.* Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М., 1982. 488 с.
- Еленевский А. Г.* О внутривидовой изменчивости и таксономии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. Вып. 6. С. 87—99.
- Зосимович В. П.* Жизненные формы, полиплоидия и эволюция видов семейств центросеменных // Цитология и генетика. Киев, 1965. С. 5—38.
- Ильин М. М.* Семейство Маревые — *Chenopodiaceae* // Флора СССР. Т. 6. М.; Л., 1936. С. 2—354.
- Киселева К. В., Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Черенков А. Е.* Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. М., 2005. 175 с.
- Раменская М. Л., Андреева В. Н.* Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.
- Семенова-Тянь-Шанская Н. З.* Семейство Маревые — *Chenopodiaceae* // Флора Мурманской области. Вып. 3. М.; Л., 1956. С. 2—450.
- Сергиенко В. Г.* Критические заметки о некоторых видах полуострова Канин // Новости систематики высших растений. Л., 1980. Т. 17. С. 240—246.
- Скворцов В. Э.* Атлас определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России. М., 2000. 587 с.
- Соколов Д. Д., Филин В. Р.* Определитель сосудистых растений окрестностей ББС МГУ. М., 1996. 170 с.
- Флора северо-востока европейской части СССР* // Под. ред. А. И. Толмачева. Л., 1976. Т. 2. 316 с.
- Цвелёв Н. Н.* Заметки о маревых (*Chenopodiaceae*) Восточной Европы // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 1. С. 78—85.
- Цвелёв Н. Н.* Род Солерос — *Salicornia* // Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб., 1996. С. 2—450.
- Ball P. W.* *Salicornia* // Flora Europaea. Vol. 1. Cambridge, 1964. 464 p.
- Ball P. W., Brown K. G.* A biosystematic and ecological study of *Salicornia* in the Dee Estuary // *Watsonia*. 1970. Vol. 8. P. 27—40.
- Ball P. W., Akeroyd J. R.* *Salicornia* // Flora Europaea. Vol. 1. Ed. 2. Cambridge, 1993. P. 121—123.
- Dalby D. H.* Chromosome number, morphology and breeding behaviour in British *Salicorniae* // *Watsonia*. 1962. Vol. 5. N 3. P. 150—162.
- Ingrouille M. J., Pearson J.* The pattern of morphological variation in the *Salicornia europaea* L. aggregate (*Chenopodiaceae*) // *Watsonia*. 1987. Vol. 16. P. 269—281.
- Ingrouille M. J., Pearson J., Havill D. C.* The pattern of morphological variation in the *Salicornia dolichostachya* Moss group from different sites in southern England // *Acta Bot. Neerl.* 1990. Vol. 39. N 3. P. 263—273.
- Kadereit G., Mucina L., Freitag H.* Phylogeny of *Salicornioideae* (*Chenopodiaceae*): diversification, biogeography and evolutionary trends in leaf and flower morphology // *Taxon*. 2006. Vol. 55. P. 617—642.
- Kadereit G., Ball P., Beer S.* et al. A taxonomic nightmare comes true: phylogeny and biogeography of glasswort (*Salicornia* L., *Chenopodiaceae*) // *Taxon*. 2007. Vol. 56 (4) (in press).
- Piirainen M.* *Salicornia* (*Chenopodiaceae*) in northern Europe: Typification and taxonomic notes // *Ann. Bot. Fennici*. 1991. Vol. 28. P. 81—85.
- Piirainen M.* *Salicornia* // *Flora Nordica*. Stockholm, 2001. Vol. 2. 430 p.
- Rothmaler W.* *Exkursionsflora von Deutschland*. Jena, 1994. Vol. 3. 816 p.
- Scott A. J.* Reinstatement and revision of *Salicorniaceae* J. Agardh (*Caryophyllales*) // *Bot. Journ Linn. Soc. (London)*. 1977. Vol. 75. P. 357—374.
- Stace C.* *New flora of the British Isles*. Cambridge, 1997. 1130 p.

## SUMMARY

According to the taxonomic literature, diploid and tetraploid species of the genus *Salicornia* (*Chenopodiaceae*) have quite clear morphologic distinctions. The results of  $\mu\text{rck}$  investigation of morphological variability in two *Salicornia* species from the White Sea coast (NW Russia) — diploid *S. europaea* and tetraploid *S. pojarkovae* — highlight difficulties with distinguishing these species due to presence of intermediate forms. These difficulties make it doubtful to consider diploid and tetraploid cytotypes as different species. The presence of hybrids in *Salicornia* is still not proved. Probably, because of its relatively recent origin, the processes of speciation are not yet accomplished in *Salicornia*. Presence of well-distinguishable extreme forms along with intermediate forms between them and, at the same time, correlations between some morphological characters can be partly explained by the youth of the taxon.

К см. , с.

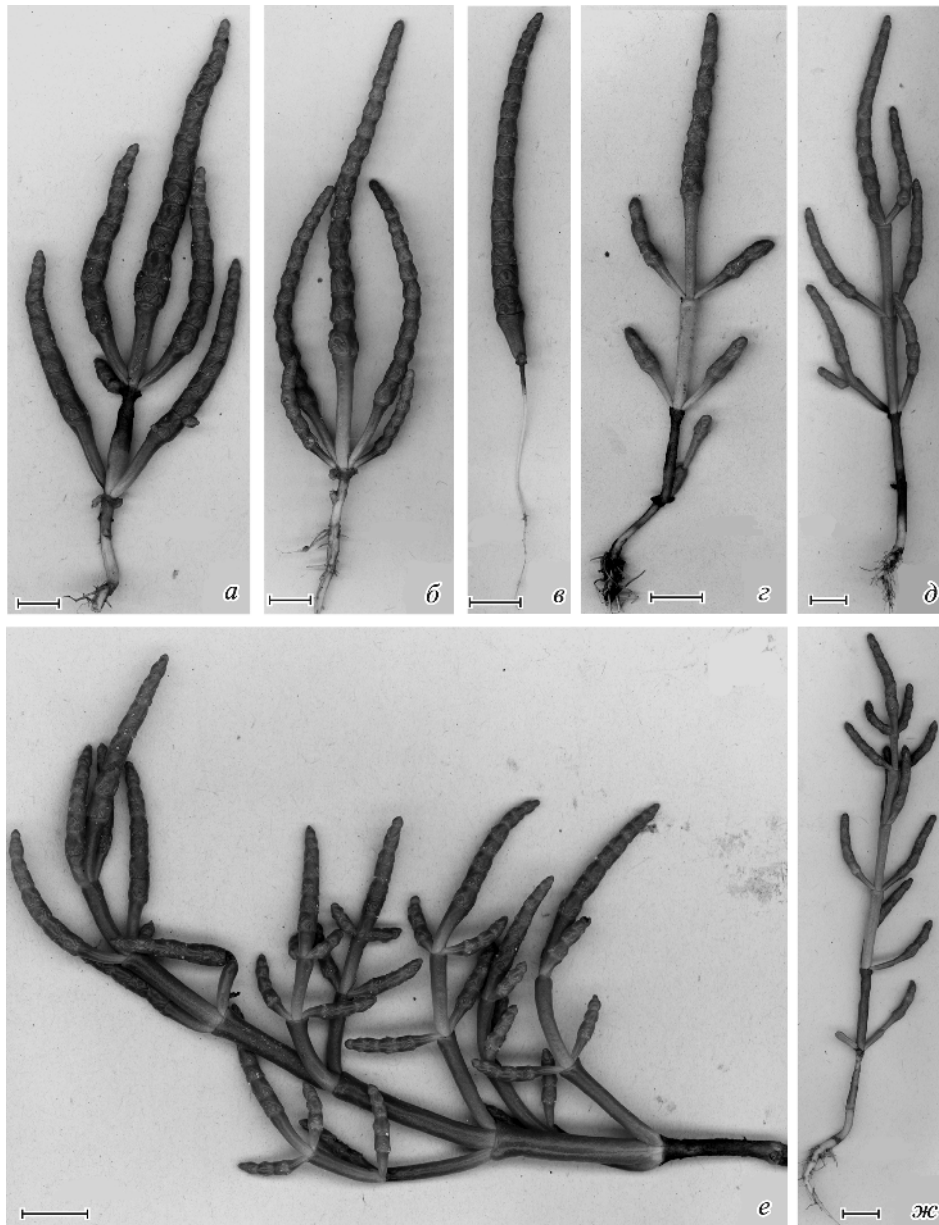


Таблица. Представители рода *Salicornia* с Белого моря.  
*a—в* — *S. pojarkovae* N. Sem.; *г, д* — промежуточный морфотип; *е, ж* — *E. europae* L. s. str. Масштабная линейка — 1 см.