

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Пешикова Г. А. Род *Melica* L. // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 2. С. 216—219.
- Пробатова Н. С. Злаки (*Poaceae*) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89—382.
- Прокудин Ю. Н. Род *Melica* L. // Злаки Украины. Киев, 1977. С. 389—399.
- Смирнов П. А. Флора Приокско-террасного государственного заповедника // Тр. Приокско-террасного заповедника. М., 1958. 246 с.
- Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Цвелёв Н. Н. О некоторых редких и критических видах Березовых островов // Новости систематики высших растений. Т. 19. Л., 1991. С. 158—166.
- Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.
- Heggstrom C.-A. Finns tuvslok, *Melica picta*, I Sverige? // Svensk Bot. Tidskr., 1985. Bd 79. N 1. P. 43—47.
- Hempel W. Die infragenerische Gliederung der Gattung *Melica* L. // Haussknechtia, 2004. Bd 10. S. 169—198.
- Kujala V., Hamet-Ahti L. *Melica picta* C. Koch found in an island of Vehkalahti, southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1966. Vol. 3. P. 96—99.
- Wu Zhenlan, Phillips S. M. Tribe *Meliceae* // Flora of China. Vol. 22. P. 212—223.

S U M M A R Y

Seven species of the section *Melica* of the genus *Melica* are represented in the flora of Russia. One new species *M. smirnovii* Tzvel. is described. Far Eastern species *M. grandiflora* Koidz. and *M. komarovii* Luczn. are treated as separate ones.

УДК 582.542

Бот. журн., 2012 г., т. 97, № 2

© М. В. Олонова

СИСТЕМА СЕКЦИИ *STENOPOA* РОДА *POA* (*POACEAE*)

M. V. OLONOVA. SYSTEM OF THE GENUS *POA* SECTION *STENOPOA* (*POACEAE*)

Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
E-mail: olonova@green.tsu.ru
Поступила 27.06.2011

Представлена возможная схема эволюции и родственных отношений секции *Stenopoa* Dumort. (*Poa* L., *Poaceae*), основанная на классических — морфологическом и эколого-географическом подходах. Почти все виды секции могут быть представлены в виде 15 агрегатов, которые объединяют близкородственные, морфологически сходные виды. Агрегаты различаются по структуре и имеют разное происхождение: одни из них представляют собой последовательность эволюционных ступеней, в то время как другие имеют гибридное происхождение. Гибридизация играет преобладающую роль в видообразовании *Stenopoa*. В секции реализуется 3 пути эволюции: генетические изменения в пределах той же экологической группы, представленные, в частности, образованием различных карпиологических рас, ксероморфогенез и криоморфогенез, причем второй из них выражен наиболее значительно. Все эти предположения нуждаются в проверке альтернативными, молекулярно-генетическими методами.

Ключевые слова: агрегаты, эволюция, род *Poa*, секция *Stenopoa*.

Секция *Stenopoa* Dumort. — одна из наиболее крупных секций рода *Poa* L. мятлик, — представленная главным образом во внетропической Евразии. В ее составе было описано более 200 видов, из которых, однако, не все получили признание. В процессе эволюции многочисленные виды секции освоили самые разнообразнейшие

местообитания и экологические ниши от равнинных лугов, лесов и степей до альпийских лугов и гольцов верхнего горного пояса, образовав различные экологические расы. Видам этой секции присущи и полиплоидия, и гибридизация, и апомиксис, и образование разного рода гибридных комплексов; была отмечена даже вегетативная пролиферация. Это свидетельствует о том, что в пределах секции реализуются самые разнообразные модели видообразования и микроэволюции, что позволяет рассматривать ее в качестве примера при изучении эволюционных процессов у злаков в целом.

В настоящее время для реконструкции филогенеза и построения филогенетических схем широко используются методы молекулярно-генетического анализа, основанные на прямом исследовании генома различных организмов. Значение этих методов для выявления родственных отношений и филогенеза трудно переоценить, особенно при исследовании морфологически сходных групп, тем не менее нельзя недооценивать и данные классической систематики — особенно на начальных этапах исследования (Lammers, 1999; Антонов, 2000; Шнеер, 2005, и др.). Более того, специалисты, занимающиеся геносистематикой, подчеркивают, что корректное проведение такого рода исследований невозможно без хорошего знания изучаемой группы, ее видового состава, изменчивости, распространения, экологических предпочтений (Фризен, 2007). Здесь уместно вспомнить высказывание Л. П. Татаринова: «Генотипические методы при кажущейся большей „тонкости” ... не могут подменить фенотипические, поскольку предметом классификации и непосредственной точкой приложения естественного отбора являются фенотипы, коррелированные, конечно, с генотипами, но не отображающие их непосредственно» (Татаринов, 1984: 7). Очевидно, что филогенетическим реконструкциям, базирующимся на молекулярно-генетической основе, должна предшествовать эволюционная гипотеза, основанная на методах классической систематики: анатомо-морфологических, эколого-географических, популяционных, кариологических исследованиях. Не претендуя на полноту и законченность исследования, изучение на морфолого-географическом уровне помогает сделать некоторые предварительные предположения о родственных связях и возможном ходе филогенеза в данной систематической группе, которые в дальнейшем могут и должны быть проверены с помощью альтернативных (молекулярно-генетических) методов.

Данная работа представляет собой попытку выявления взаимоотношений между видами и построения вероятной схемы филогенеза мятликов секции *Stenopoa* на основании методов классической систематики. Одна из задач исследования — выявление наиболее проблемных мест в системе с тем, чтобы в дальнейшем исследовать их с помощью молекулярно-генетических методов.

Надо отметить, что род мятлик к настоящему времени относительно неплохо изучен в молекулярно-генетическом отношении и продолжает изучаться; тем не менее многочисленные работы R. Soreng (Soreng, 1990; Soreng, et al., 1990; Soreng, Davis, 2000), L. Gillespie (Gillespie et al., 1997; Gillespie, Boles, 2001; Gillespie, Soreng, 2005; Gillespie et al., 2007), А. В. Родионова и Н. Н. Носова (Родионов и др., 2006, 2007, 2010; Носов, Родионов, 2008, и др.) посвящены филогении рода в целом, а детальное исследование S. Stoneberg-Holt (Stoneberg-Holt et al., 2004, 2005 и др.) касается главным образом *P. pratensis* L. Специального молекулярно-генетического исследования секции *Stenopoa* не проводилось, но детальные исследования, проведенные Н. Н. Цвелёвым на протяжении многих лет (Цвелёв, 1964, 1968, 1974, 1976 и др.), создали прочную основу для предположений филогенетического характера.

Исследование морфологической структуры и популяционной изменчивости многих видов секции *Stenopoa* показало, что, по-видимому, благодаря гибридиза-

ции очень многие виды секции связаны между собой многочисленными промежуточными популяциями и границы между ними размыты. При этом одни виды более или менее тесно связаны между собой, другие — значительно обособлены, но из-за недостатка материала в настоящее время трудно установить действительный статус многих видов, которые нередко были описаны по единственному гербарному экземпляру, в той или иной степени уклоняющемуся от типа. Тем не менее большинство признанных к настоящему времени видов секции укладывается по меньшей мере в 15 предположительно близкородственных групп (агрегатов). Эти агрегаты объединяют как слабо обособленные морфологически близкородственные виды (чей более низкий статус достоверно не подтвержден), так и виды, образованные в результате интрогрессивной гибридизации, явно морфологически тяготеющие к одному из родителей. Поскольку агрегат не является таксономической категорией, на его наименование не распространяется правило приоритета, поэтому именовать его можно не по названию первого описанного вида данного родства (что обычно очень сложно установить без специального исследования), а по названию самого характерного вида, входящего в данный агрегат. Вместе с тем, поскольку агрегат объединяет предположительно близкородственные виды, эта категория очень удобна для филогенетических построений, поскольку делает схему менее громоздкой и при уточнении родственных связей позволяет перемещать сегрегаты без специальных номенклатурных комбинаций.

Материал и методика

В работе были использованы коллекции, любезно предоставленные для изучения гербариями: ALTB, AT, BG, C, HAL, K, KW, L, LE, LD, MHA, MO, MW, NS, NSK, PE, TK, UPS, US и VLAD, XJA, XJBI, XJNU,¹ коллекции д-ра R. J. Soreng, проф. G. Miehe и д-ра S. Miehe из Монголии и Западного Китая, коллекции д-ра R. J. Soreng, собранные им в Китае, а также личные сборы автора. Кроме того, использовалась всесторонняя информация по видам *Stenopoa*, представленная д-ром R. Soreng в базе данных CATALOGUE OF NEW WORLD GRASSES (Poa), размещенная в Интернете.

Исследования проводились с использованием классических морфолого-географических методов на видовом и популяционном уровнях.

Результаты и обсуждение

Как известно, сложность филогенетических реконструкций злаков, и в частности мятликов, состоит в том, что строение их органов, как вегетативных, так и репродуктивных, чрезвычайно однообразно; невелико и число признаков, используемых в систематике, и число состояний этих признаков. В качестве диагностических признаков секции в основном используются такие адаптивные признаки, как общая высота растения, положение верхнего узла (признак, введенный в практику Н. Н. Цвелёвым), соотношения между частями листа, размеры и форма метелки, колосковых и цветковых чешуй, и неадаптивные: длина язычка, опушение оси колоска, каллуса и поверхности нижней цветковой чешуи. Обыкновенно неадаптивные признаки используются как маркеры эволюционных линий, но хорошо извест-

¹Holmgren et al., on-line.

но, что опушение может контролироваться несколькими генами, и одинаковое состояние такого признака у двух видов не может безоговорочно трактоваться как результат одного и того же эволюционного события. У разных сравниваемых видов оно может быть унаследованным от одного и того же предка, может возникнуть независимо в результате одинаковых и даже разных мутаций, быть привнесенным в результате гибридизации с каким-то видом, принадлежащим совершенно другой филетической линии, или даже с разными видами, принадлежащими разным ветвям. Это обстоятельство сильно затрудняет осмысление и реконструкцию возможного хода филогенеза.

Анализ хромосомных чисел *Stenopoa* (Цвелёв, 1976; Пробатова, 1985, 2007а, б; Пробатова и др., 2007; Soreng, CATALOGUE, on-line, и др.) показывает, что большинство видов типовой подсекции при удивительном морфологическом разнообразии в своем подавляющем большинстве являются тетраплоидами и гексаплоидами (табл. 1). Н. С. Пробатова (2007а) отмечает, что эволюция секции проходила на оптимальном тетраплоидно-гексаплоидном уровне, который позволяет видам легко вступать в гибридационные отношения. О широком развитии гибридизации в секции писали П. Н. Овчинников (1955), В. К. Пазий (1962), Н. Н. Цвелёв (1976, 2009), Н. С. Пробатова (1985), R. Soreng (1990), и многие другие систематики. Н. С. Пробатова (2006) даже описала особую секцию — *Poastena* Probat., — объединяющую виды, образовавшиеся в результате межсекционной гибридизации между *Stenopoa* и *Poa* L.

ТАБЛИЦА 1
Хромосомные числа мятликов секции *Stenopoa*

Ступень эволюции	Эволюционные ряды				
IV	<i>Poa attenuata</i> 2n = 28; 42				<i>Poa glauca</i> 2n = 42; 48—50; 56; 62; 65; 63; 70; 72; 78
III	<i>Poa sterilis</i> 2n = 28; 42; 35 <i>Poa skvortzovii</i> 2n = 28; 35; 42		<i>Poa stepposa</i> 2n = 42 <i>Poa relaxa</i> 2n = 28; 42 <i>Poa ochotensis</i> 2n = 28; 42; 49		
II	<i>Poa sichotensis</i> 2n = 42; 49—50; 56; 70 <i>Poa arsenjevii</i> 2n = 56	<i>Poa urssulensis</i> 2n = 28; 42		<i>Poa sphondylodes</i> 2n = 28	
I	<i>Poa nemoralis</i> 2n = 28; 35; 42; 48; 50; 56; 63—64		<i>Poa palustris</i> 2n = 28; 30; 32; 35; 42; 56; 84		<i>Poa compressa</i> 2n = 35; 42; 49; 50; 84

ТАБЛИЦА 2
Морфологические изменения видов *Stenopoa* в процессе ксероморфогенеза

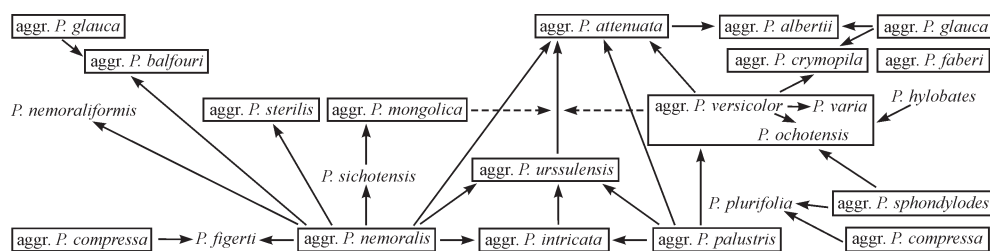
Признак	Степень эволюции (ксероморфогенеза)			
	I	II	III	IV
Положение верхнего узла	На половине стебля или выше	Между половиной и нижней третью	Между 1/3 и 1/6	Ниже 1/6
Число узлов	5—6	3—5	2—4	2—3
Соотношение между длинами пластинки и влагалища верхнего листа	Пластинки длиннее влагалищ	Пластинки равны влагалищам или немного короче	Пластинки в 1.5—2 раза короче влагалищ	Пластинки вдвое и более короче влагалищ
Длина метелки, см	10—20	6—10	4—8	1.5—4
Соотношение между длиной наиболее длинной веточки и длиной метелки	1/2—2/3	1/3—1/2	1/4—1/3	1/5—1/3

Вместе с тем заметно, что наибольшее число хромосомных рас отмечается у наиболее мезофильных видов *P. palustris* L. и *P. nemoralis* L., а также у *P. glauca* Vahl.

В эволюции секции прослеживается три вектора — генетические изменения в пределах своей экологической группы, выражающиеся в образовании различных кариологических рас, ксерофилизация и криофилизация. При этом ксерофилизация проявляется наиболее ярко (Серебрякова, 1965; Цвелёв, 1972, и др.), и по степени ксероморфности все виды можно условно разделить на 4 группы, каждая из которых представляет собой новую ступень эволюции. Маркером является положение верхнего узла на солоmine; в качестве дополнительных признаков используются длина листовых пластинок и соотношение между длинами пластинки и влагалища верхнего листа, ширина пластинки, длина веточек метелки и соотношение между длиной метелки и длиной ее наиболее длинной веточки (табл. 2).

В секции *Stenopoa* хорошо заметны 2 основных филума, берущие начало от наиболее древних и слабо специализированных мезоморфных видов I ступени (верхний узел выше середины стебля или, по крайней мере, на середине) — лугового *P. palustris* и лесного *P. nemoralis* (см. рисунок). Эти виды помимо различной экологической приуроченности хорошо различаются по двум качественным признакам: у первого из них голая ось колоска и длинный, свыше 2 мм, язычок, в то время как у второго ось колоска опушена, а язычок не превышает 1 мм. Эти признаки служат основными маркерами вышеупомянутых филумов. Дальнейшая эволюция шла по пути специализации *P. palustris* и *P. nemoralis* и потомков от их скрещивания к ксероморфным условиям.

Являясь наиболее древними по происхождению, *P. palustris* и *P. nemoralis* тем не менее в настоящее время отличаются очень высоким полиморфизмом, одной из причин которого является переход к апомиксису. У них отмечаются и наиболее высокие и разнообразные хромосомные числа (табл. 1). Все это свидетельствует о том, что, несмотря на свою относительную древность, эти виды не законсервировались, не остановились в своем развитии, как например *P. remota* Forsell. Их эволюция продолжается в мезофильных условиях, а сами они уже не столь примитивны, как их предки, давшие, вероятно, начало большинству видов секции. Полиморфизм этих видов нашел отражение в систематике: оба этих вида представлены многочисленными в разной степени обособленными расами. Некоторые из них



Вероятные взаимоотношения между основными группами видов мятликов секции *Stenopoa*.

описаны в ранге видов, но в силу недостаточной морфологической обособленности или слабой изученности рассматриваются в рамках агрегатов *aggr. P. nemoralis* и *aggr. P. palustris* (Цвелёв, 2009; Олонова, 2010).

Aggr. *P. nemoralis*. Являясь одним из наиболее древних по происхождению, *P. nemoralis* отличается очень высоким полиморфизмом, обусловленным переходом к апомиксису. У него отмечаются наиболее высокие и разнообразные хромосомные числа, в этом отношении он уступает только *P. glauca*. П. Н. Овчинников, А. П. Чукавина (1957) и В. К. Пазий (1962) отмечали в Центральной Азии гибридизацию *P. nemoralis* с *P. relaxa* Ovcz., но не описали отдельных таксонов. Исследование гербарного материала вполне позволяет согласиться с тем, что такая гибридизация имела место, но это явление требует более тщательного исследования. Отмечаются также гибриды, а скорее всего, гибридогенные популяции между *P. nemoralis* и *P. compressa* L., описанные как *P. figertii* Grh. (Gerhardt, 1892). Представляет интерес также недавно описанный Н. Н. Цвелёвым (2009) *P. austrouralensis* Tzvel., который, по мнению автора, уклоняется к видам секции *Homalopoa* Dumort и, возможно, происходит от древней гибридизации *P. nemoralis* с одним из видов этой секции. Н. Н. Цвелёв (2009) также указывает на возможную связь *P. nemoralis* с ксероморфным эндемичным *P. sterilis* Bieb., результатом которой предположительно явился *P. biebersteinii* E. Rojark. Значительно лучше изучены и представлены в гербарных коллекциях результаты взаимоотношений *P. nemoralis* с *P. palustris* и аркто-высокогорным *P. glauca*. Они образуют гибридогенные комплексы сложного состава, и большинство видов, выделенных из *P. nemoralis*, включая *P. subpolaris* Kuwaev, имеют предположительно гибридное происхождение. Поскольку морфологически такие гибридогенные виды связаны с обоими родительскими видами, а также ввиду их сложности, *P. nemoralis* × *P. palustris* и *P. nemoralis* × *P. glauca* рассматриваются как отдельные агрегаты.

Aggr. *P. palustris*. Центральный вид этого агрегата также является очень полиморфным (Олонова, 2010), представлен несколькими кариологическими расами и имеет сложную внутривидовую структуру. Помимо *P. palustris*, агрегат включает несколько близких видов, в том числе *P. volhynensis* Klok., недавно описанный Н. Н. Цвелёвым (2009), *P. klokovii* Tzvel., а также, возможно, *P. flaccidula* Boiss. et Reuter, тип которого пока не удалось увидеть. Представляет интерес и новая разновидность *P. palustris* — var. *halophila* Tzvel. (2009), статус которой может быть повышен в результате дальнейшего изучения. *Poa palustris* гибридизирует с *P. nemoralis*, образуя гибридный комплекс, который ввиду его сложности рассматривается здесь в качестве отдельного агрегата.

Массовая гибридизация между *P. palustris* и *P. nemoralis*, имевшая место предположительно в плейстоцене (Цвелёв, 1972), привела к образованию целого ряда форм, часть из которых — *aggr. P. intricata* Wein — осталась на I ступени, а часть, приспосабливаясь к усиливающейся сухости климата, продвинулась на II ступень

(см. рисунок) и рассматривается как aggr. *P. urssulensis* Trin. Помимо этого агрегата на этой ступени находятся и несколько более ксероморфные, чем типовые, популяции *P. palustris* и *P. nemoralis*. На практике их обычно относят либо к этим видам, либо к соответствующим более ксероморфным видам III эволюционной группы.

По-видимому, на II ступени, среди дериватов *P. nemoralis*, следует разместить и дальневосточный *P. sichotensis* Probat. Его представители очень схожи с *P. mongolica* (Rendle) Keng ex Shan Chen. и наиболее типичными дальневосточными представителями *P. skvortzovii* Probat., которые относятся к одному агрегату и являются продолжением эволюционного ряда *P. nemoralis* (см. рисунок). Удлиненное крепкое верхнее междоузлие, характерное для этих видов, обычно и для другого широко распространенного дальневосточного вида, *P. sphondylodes* Trin., который также мог принять участие в образовании *P. sichotensis*.

На этой же ступени размещается своеобразный дальневосточный вид *P. arsenjevii* Probat., который Н. С. Пробатова (2006) сближает с *P. sichotensis* и *P. ussuriensis* Roshev. (секция *Homalopoa*), предполагая его гибридное происхождение.

Aggr. × *P. intricata* (*P. palustris* × *P. nemoralis*). Н. Н. Цвелёв (1974) отмечает, что смещение границ ареалов *P. palustris* и *P. nemoralis*, имевшее место в плейстоцене, обусловило широкие возможности для гибридизации между этими видами. Вследствие этого на территории северо-востока Европы и Сибири огромное число популяций как *P. palustris*, так и *P. nemoralis*, имеет явно гибридогенный характер. Исследования массового гербарного материала и наблюдения в природе показали, что в Сибири подавляющее большинство популяций *P. nemoralis* включает особи, которые морфологически должны быть с уверенностью отнесены к *P. palustris*, а также сочетающие признаки обоих видов (Олонова, 2001). У значительной части особей наблюдается комбинация признаков и *P. palustris*, и *P. nemoralis*: короткий язычок и голая ось колоска, или длинный язычок и опушенная ось колоска и поэтому не могут быть отнесены ни к первому, ни ко второму виду (Олонова, 1992, 1993). Обширные сибирские материалы, сочетающие опушенную ось колоска с относительно коротким (0.6—1.2 мм) язычком, которые, несмотря на несколько более длинный, чем у типа, язычок традиционно относили к *P. nemoralis*. Н. Н. Цвелёв (2009) описывает как отдельный вид — *P. orientalis* Tzvel., возможно, гибридного (*P. palustris* × *P. nemoralis*) происхождения, с чем нельзя не согласиться. Возражение вызывает лишь название — под этим именем в 1884 г. уже был описан мятлик, впрочем, позднее переведенный в род *Eragrostis*.

К этому же агрегату, по-видимому, относится и недавно описанный Н. Н. Цвелёвым (2009) *P. kulikovii* Tzvel. Помимо сибирских и восточноевропейских видов, морфологически к этому комплексу может быть отнесена обширная группа восточно-азиатских видов, таких как *P. acmocalyx* Keng et Liu, *P. pilipes* Keng ex Shan Chen. и близкие к ним виды. К этой же группе можно было бы отнести и дальневосточный *P. selemdzensis* Probat., но наличие у него опушения между киями верхних цветковых чешуй заставляет предполагать участие и какого-то третьего вида, возможно *P. glauca*. Если это предположение подтвердится, этот вид надо будет рассматривать в рамках aggr. *P. balfouri* Parn. Особого исследования требуют мезоморфные *Stenopoa* Японии, которые часто трактуются как *P. sphondylodes*, но морфологически они все же значительно ближе к *P. palustris* и *P. nemoralis*.

Aggr. × *P. balfouri* (*P. nemoralis* × *P. glauca*) будет рассмотрен далее, поскольку находится на более высокой эволюционной ступени.

Aggr. × *P. urssulensis* Trin. представляет собой гибридогенный комплекс очень сложного состава, близкий по происхождению к aggr. × *P. intricata*, но отличающийся от него несколько большей ксероморфностью (Олонова, 2010). Включает

как более ксероморфные дериваты aggr. $\times P. intricata$, так и популяции, возникшие в результате гибридизации более ксероморфных дериватов *P. palustris* и *P. nemoralis*. В пределах этого агрегата помимо *P. urssulensis* s.l. рассматриваются и несколько мелких, слабо обособленных видов предположительно сходного, но, возможно, независимого происхождения — *P. krylovii* Reverd., *P. kanboensis* Ohwi, *P. korzhunensis* Goloskokov. Здесь же, по-видимому, можно поместить *P. ajanensis* Probat. и *P. zhirmunskii* Probat. Впрочем, молекулярно-генетическое изучение этих видов может показать, что густо опушенные между жилками нижние цветковые чешуи получены ими не от *P. glauca*, а от *P. arctica* R. Br., и тогда они должны будут рассматриваться в секции *Poastena*. Поскольку тип *P. tanfiliewii* Roshev., в образовании которого помимо *P. palustris* и *P. nemoralis*, а возможно и одного из них, принял участие и *P. glauca*, имеет ярко выраженные признаки последнего, он рассматривается в рамках гибридогенного aggr. *P. balfouri*.

Виды III эволюционной группы, являющиеся ксероморфными дериватами *P. nemoralis* и *P. palustris*, тесно связаны с видами II и IV ступеней и несколько меньше между собой. Бореальный *P. palustris*, будучи по сравнению с *P. nemoralis* более молодым видом, в процессе ксерофилизации дал начало только одному агрегату — aggr. *P. versicolor* Bess. (Олонова, 2010) или двум более мелким в понимании Н. Н. Цвелёва (2009). Тем не менее этот агрегат, похоже, оказался более лабильным и способным к гибридизации, чем дериваты *P. nemoralis*. Помимо тесных связей с популяциями II ступени он гибридизировал с *P. glauca* с образованием популяций разнообразного морфологического строения, одна часть которых в настоящее время описана как виды (*P. oligophylla* Keng, *P. ianthina* Keng ex Shan Chen, *P. psilolepis* Keng., *P. crymophila* Keng и др.), статус других еще менее ясен, но все они занимают промежуточное положение между aggr. *P. glauca* и aggr. *P. versicolor* и представляют собой отдельный aggr. *P. crymophila*, который будет рассмотрен далее, поскольку занимает более высокое положение на эволюционной лестнице.

На этой же ступени располагается *P. hylobates* Bor — своеобразный вид, образовавшийся, вероятно, в результате гибридизации aggr. *P. versicolor* и *P. asperifolia* Bor (sect. *Homalopoa*) — вида, обладающего очень длинными язычками и узкими колосковыми и цветковыми чешуйками. *Poa hylobates* настолько морфологически отличается от остальных видов aggr. *P. versicolor*, что, скорее всего, не может быть включенным в него. Вместе с тем не исключены родственные связи между ним и криоморфным *P. faberi* Rendle.

Неплохо обособлен от остальных видов и *P. nemoraliformis* Roshev. По степени ксероморфности этот вид располагается на II—III ступенях, но, скорее всего, в эволюции этой группы преобладали криоморфные тенденции.

Aggr. *P. versicolor* — агрегат, центральным видом которого является *P. stepposa* (Kryl.) Roshev., а ядро составляют ксероморфные дериваты *P. palustris* — *P. versicolor*, *P. podolica* (Aschers. et Graebn.) Blocki ex Zapal., *P. polonica* Blocki, *P. erythropoda* Klok., *P. botryoides* Trin., *P. transbaicalica* Roshev., *P. reverdattoi* Roshev., *P. argunensis* Roshev., *P. relaxa*, *P. varia* Keng ex L. Liu, *P. orinosa* Keng, а также недавно описанный *P. saksonovii* Tzvel. Тем не менее отдельные виды этого комплекса, вероятно, произошли в результате интрогрессивной гибридизации, и, поскольку морфологически они значительно уклоняются к *P. stepposa*, согласно Н. Н. Цвелёву (1976, 2009), они рассматриваются в рамках этого комплекса. Это *P. ochotensis* (*P. stepposa* $\times$ *P. sphondylodes*) и *P. varia* (*P. stepposa* $\times$ *P. hylobates*). *Poa relaxa*, судя по внешним морфологическим признакам, в частности по виду метелки и колосков, также, возможно, имеет в своем геноме гены, когда-то полученные от *P. glauca*.

Poa nemoralis, будучи более древним, чем *P. palustris*, в процессе ксероморфогенеза дал начало по меньшей мере двум агрегатам — aggr. *P. sterilis* (Цвелёв, 2009) и aggr. *P. mongolica*.

Aggr. *P. sterilis* помимо центрального вида включает две его разновидности, недавно описанные Н. Н. Цвелёвым (2009), *P. paczoskii* Tzvel. и *P. biebersteinii*. Виды этого агрегата относительно мономорфны и имеют довольно узкое распространение, только центральный вид продвигается в Турцию.

Aggr. *P. mongolica* включает восточноазиатские *P. skvortzovii*, *P. vaginans* Keng, *P. flavida* Keng ex L. Liu, *P. alta* Hitchcock. Большинство входящих в агрегат мелких видов представляют собой в разной степени обособленные ксероморфные дериваты *P. nemoralis*. Первоначально этот агрегат был назван *P. alta* (Олонова, 2010), но более логично было бы дать ему имя наиболее типичного представителя группы, каким является *P. mongolica*. Что касается *P. alta*, по своему габитусу этот вид, несомненно, принадлежит родству *P. mongolica*, но, поскольку ключевые признаки, маркирующие стволы *P. palustris* и *P. nemoralis*, у него очень сильно варьируют, можно предполагать его гибридное происхождение с участием на разных этапах его развития и aggr. *P. palustris*, и aggr. *P. urssulensis*, и (или) aggr. *P. versicolor*. При более детальном исследовании видов этого родства на популяционном уровне может обозначиться 2 комплекса — aggr. *P. mongolica*, образованный ксероморфными дериватами *P. nemoralis* и гибридогенный aggr. *P. alta* (*P. skvortzovii* × aggr. *P. versicolor*).

Дальнейшая специализация к аридным условиям привела к формированию IV, наиболее ксероморфной группы, которая включает aggr. *P. attenuata* Trin., наиболее ксероморфные популяции aggr. *P. glauca*, а также разнообразные и многочисленные в разной степени обособленные популяции и таксоны, возникшие в результате гибридизации этих двух агрегатов, рассматриваемые здесь как гибридогенный aggr. *P. albertii* Regel.

Aggr. *P. attenuata* Trin. представлен едва ли не единственным одноименным видом (Олонова, 2010). Этот вид включает популяции, более или менее сходные по габитусу, но отличающиеся чрезвычайно высокой внутривидовой изменчивостью основных маркирующих признаков — длине язычка и характеру поверхности оси колоска. Помимо этого там чрезвычайно сильно варьируют и степень опушения нижней цветковой чешуи, и характер поверхности каллуса. Нередко внутри популяций встречаются практически все возможные комбинации состояний этих признаков (Олонова, 2005). Очевидно, на этом этапе гибридизация привела к окончательному размыванию границ между двумя основными ветвями, но все же заметно преобладание состояний, присущих линии родства *P. palustris*.

Помимо рассмотренных основных филумов, включающих *P. palustris*, *P. nemoralis* и их предполагаемые дериваты, эволюция в которых шла по пути ксероморфогенеза, в секцию входят агрегаты, которые трудно вывести непосредственно от этих двух видов. Это aggr. *P. glauca*, aggr. *P. sphondylodes*, aggr. *P. faberi* и aggr. *P. compressa*. Все они гибридизируют с видами родства *P. nemoralis* и *P. palustris* с образованием либо гибридогенных видов, либо целых агрегатов, включающих как слабо обособленные виды, так и популяции пока не ясного таксономического ранга.

Aggr. *P. glauca*, эволюция которого шла по пути криоморфогенеза, подробно рассмотрен Н. Н. Цвелёвым (2009). Ранее Н. Н. Цвелёв (1964) высказывал предположение о его гибридном происхождении от горно-степных видов секции *Stenopoa* с участием секции *Abbreviatae* Nannf. ex Tzvel. Б. А. Юрцев (1962) полагал, что этот вид возник в области Берингии от *P. attenuata*-подобного скально-степного предка,

который с криофилизацией несколько утратил ксероморфные черты. При этом Т. И. Серебрякова (1965) замечала, что, хотя предок этого вида и был ксерофильным, он должен был иметь строго экстравагинальное возобновление, которое сохранилось у *P. glauca* до настоящего времени. Несмотря на то что некоторые популяции этого комплекса утратили ксероморфные черты: листья нередко бывают мягкими и даже длинными (*P. altaica* Trin.), длина веточек метелки тоже может достигать половины ее длины (*P. tremuloides* Ovcz., *P. shapshalica* Olon.), этот агрегат находится на очень высокой ступени развития и объединяет высокоспециализированные криофиты.

Как отмечает Н. Н. Цвелёв (2009), до настоящего времени нет полной ясности, как же на самом деле выглядит *P. glauca*. На изображениях *P. glauca* верхний узел действительно значительно выше, чем это принято считать, и выступает из влагалища. Думается, что дело здесь не в неточности изображения, а в том, что подавляющее большинство материала из Скандинавии, а возможно и тип, представляют собой популяции гибридного происхождения между *P. nemoralis* и некой анцестральной формой, приближающейся к гипотетическому скально-степному предку. Эта форма встречается по всему ареалу *P. glauca*, в том числе и в Скандинавии, в ее северной части и в горных районах; морфологически более всего приближаются к ней *P. ganeschinii* Roshev. с Кольского п-ова и алтайский *P. tristis* Trin. К сожалению, изучение типа (*Legi in alpinis Norvegi Valder verser Vang; N 964*) также не вносит ясности, поскольку у него отсутствует нижняя часть, и по нему нельзя составить представления о положении верхнего узла.

Poa glauca обладает очень высоким полиморфизмом и с морфологической, и с кариологической точек зрения уже вследствие своей гибридной природы и, как уже отмечалось выше, легко гибридизирует со многими представителями других произрастающих рядом комплексов — с aggr. *P. versicolor* и aggr. *P. attenuata* — на азиатском континенте и с aggr. *P. nemoralis* в Европе (Palsson, 1986; Portal et Loiseau, 2005).

Aggr. × *P. balfouri* — один из самых сложных в секции. Виды и популяции неясного таксономического ранга, относящиеся к этому комплексу, более мезоморфны, чем у типичных *P. glauca*, и верхний узел у них много выше (Олонова, 1998). Плейстоценовые миграции привели к массовому скрещиванию между *P. nemoralis* и *P. glauca* не только в Скандинавии, но и на территории Средней Европы. Несколько видов этого агрегата отмечается в Центральной Европе. Это *P. balfourii*, *P. jurassica* Chrtek et Jirasek, а также, по-видимому, недавно описанные из Западных Карпат *P. margilicola* Bernatova et Majovsky, *P. sejuncta*, *P. babiogorensis* Bernatova, Majovsky et J. Obuch (Bernatova, Majovsky, 1997; Bernatova et al., 1999). Несколько особняком в этой группе стоит *P. janczewskii* Zapal., который, по мнению Н. Н. Цвелёва (2009), может происходить от гибридизации *P. glauca* с карпатским видом *P. deylii* Chrtek et Jirasek (карпатский эндемичный вид родства *P. malacantha* Kom. — *P. arctica*.) во время плейстоценового оледенения. Если это предположение подтвердится *P. janczewskii* должен будет рассматриваться в рамках секции *Poastena*.

Aggr. × *P. crymophila* включает аркто-высокогорные виды родства *P. stepposa* (aggr. *P. versicolor*) × *P. glauca*, которые образовались в местах контакта родительских видов в субальпийском поясе (Олонова, 2010). Морфологически они очень разнообразны, опушение нижних цветковых чешуй варьирует от совершенно голых (*P. psilolepis*) до полностью опушенных в нижней трети (*P. ianthina*). Особи с опушенными между жилками нижними цветковыми чешуями появляются уже на III ступени видов родства *P. nemoralis*—*P. palustris*, но массовое проявление этого состояния наблюдается только на IV эволюционной ступени. Можно предпо-

ложить, что такое сплошное опушение было получено от aggr. $\times$ *P. crymophila*, поскольку у *P. glauca* опушение между жилками нижней цветковой чешуи — весьма обычное явление. К этому же агрегату, по-видимому, можно отнести *P. jamaliensis* Probat., правда очень короткие для *Stenopoa* пыльники последнего наводят на мысль о гибридизации с видами секции *Abbreviatae*.

Aggr. $\times$ *P. albertii* — пожалуй, самый полиморфный агрегат, поскольку родительские виды, как уже было отмечено, также отличаются повышенным полиморфизмом вследствие своей гибридной природы. Виды этого агрегата в высокогорьях внетропической Азии встречаются, пожалуй, чаще, чем родительские *P. glauca* и *P. attenuata*, и отдельные особи гибридогенных популяций иногда настолько морфологически приближаются к родительским видам, что на основании одной особи бывает очень трудно определить видовую принадлежность.

Несколько обособлены от видов рода *P. nemoralis* и *P. palustris* восточноазиатские aggr. *P. sphondylodes* и aggr. *P. faberi* (см. рисунок). Первый из них относительно мезоморфный, но морфологически довольно сильно отличается от рассмотренных ранее групп. Габитуально он приближается к *P. mongolica*, характерной чертой которого является сильно удлиненное верхнее междоузлие, но хорошо отличается от него длинным, более 4.5 мм, заостренным язычком и своеобразной формой метелки: веточки второго яруса у нее несколько длиннее, чем первого. Вполне возможно, что именно гибридизация с aggr. *P. sphondylodes* придала большинству видов aggr. *P. mongolica* такой своеобразный облик.

Aggr. *P. sphondylodes* включает помимо центрального вида его разновидность *P. sphondylodes* var. *macerrima* Keng, а также *P. kelungensis* Ohwi и *P. grandispica* Keng ex L. Liu. Интереснейший комплекс, образованный собственно *P. sphondylodes* — обычным и хорошо узнаваемым видом восточного Китая, — и многочисленными, в разной степени уклоняющимися от типа, популяциями. Представляется, что морфологические отклонения у одной части — главным образом материковой — обусловлены гибридизацией, а у другой (это в наибольшей мере относится к многочисленным мезоморфным, в разной степени морфологически изолированным популяциям гумидных районов Кореи, Японии и Тайваня) — является следствием изменения генотипа в результате мутаций. Из них только тайваньский *P. kelungensis* обладает более или менее определенным таксономическим статусом, остальные нуждаются в детальном изучении. *Poa grandispica*, вероятно, является полиплоидом; var. *macerrima* по-видимому, произошла в результате интрогрессивной гибридизации *P. sphondylodes* и aggr. *P. versicolor*, а *P. plurifolia* соответственно — aggr. *P. sphondylodes* и *P. compressa*, очень своеобразного вида, относящегося к подсекции *Tichopoa* (Aschers. et Graebn.) Maire.

Aggr. *P. faberi* включает целый ряд слабо обособленных видов, статус которых нуждается в подтверждении. Обычно это очень тонкие растения с узкими, хотя и мягкими листьями и очень узкими колосками и нижними цветковыми чешуйками. Он включает виды, произрастающие главным образом в гумидных горных районах Китая (провинции Сычуань и Юннань, но по высокогорьям продвигается на север по меньшей мере до провинции Ганьсу). Они стоят на достаточно высокой ступени развития, но ниже, чем *P. glauca*. Похоже, что в этой группе, как, отчасти и у aggr. *P. glauca*, имела место особая приспособительная эволюция, не связанная с ксероморфогенезом. Адаптация к существованию в условиях высокогорий там выражалась в сокращении общей высоты растений и числа междоузлий. У наиболее специализированных видов узлы сближены при основании, однако в отличие от видов аридных высокогорий Азии растения там сохраняют мезоморфный или ксеромезоморфный облик: длинные и мягкие листья, метелки с относительно длинными ве-

точками. Причем эти горные виды, похоже, также гибридизируют с видами aggr. *P. glauca*. и aggr. *P. nemoralis*.

Морфологическое исследование особей агрегата из разных участков ареала позволяет предположить гибридное происхождение этой группы — или с участием *P. hylobates*, или непосредственно с *P. asperifolia*.

Aggr. *P. compressa* настолько далеко отстоит от видов родства *P. nemoralis* и *P. palustris*, что относится, как уже было сказано, к другой подсекции. Тем не менее, он, как уже упоминалось, легко гибридизирует и с этими видами, и с *P. sphondylodes*.

В последние годы *P. compressa* проник на территорию Западной Сибири и довольно широко распространился на нарушенных местообитаниях (на насыпях вдоль шоссе и железных дорог, на отвалах горной породы), образовав гибридные популяции, в которых можно проследить весь морфологический переход от одного родительского вида к другому.

Заключение

В эволюции секции *Stenopoa* прослеживается 3 вектора: 1 — генетические изменения в пределах своей экологической группы, чаще всего выражающиеся в образовании различных кариологических рас, 2 — ксерофилизация и 3 — криофилизация, причем ксерофилизация выражена наиболее ярко. Очень большая роль в видообразовании и эволюции секции принадлежит гибридизации, нередко образование межсекционных гибридов с секциями *Poa* (подсекция *Malacanthae* Roshev.), *Homalopoa* и *Abbreviatae*.

Подавляющее большинство описанных к настоящему времени видов секции укладывается по меньшей мере в 15 предположительно близкородственных групп (агрегатов). В секции выделяется два основных филума, берущие начало от *P. nemoralis* и *P. palustris*, эволюция в которых проходит по пути ксероморфогенеза. На высшей ступени эволюции граница между этими филумами стирается в результате гибридизации, развитию которой способствуют стабильные и почти одинаковые хромосомные числа. Агрегаты *P. faberi* и *P. glauca* развивались независимо, и их эволюция проходила по пути криоморфогенеза, тем не менее они тоже вступали в гибридизацию в местах контакта с другими агрегатами секции. Aggr. *P. compressa* занимает обособленное положение, но и в настоящее время легко гибридизирует с *P. nemoralis* и, вероятно, с *P. palustris*. Рассматриваемые здесь агрегаты неодинаковы по происхождению и структуре. Агрегаты *P. nemoralis* — *P. skvortzovii* и *P. palustris* — *P. versicolor* находятся в отношении предок-потомок и образуют эволюционные ряды в понимании В. Л. Комарова. Ядро aggr. *P. glauca* представляет очень полиморфный вид гибридного происхождения. Агрегаты *P. intricata*, *P. urssulensis*, *P. crymophila* и *P. albertii* имеют гибридное происхождение и состоят из стабилизировавшихся в разной мере популяций, отдельные особи которых нередко уклоняются в сторону того или иного родительского вида. Совсем небольшое число видов — *P. pseudonemoralis*, *P. hylobates*, *P. arsenjevii* и *P. sichotensis* — относительно хорошо обособлено и не входит ни в какие агрегаты. На основании проведенных исследований можно предположить, что *P. hylobates* произошел в результате гибридизации aggr. *P. versicolor* и *P. asperifolia*, *P. varia* — от гибридизации aggr. *P. versicolor* с *P. hylobates*, *P. ochotensis* — aggr. *P. versicolor* и *P. sphondylodes*, *P. plurifolia* — от гибридизации *P. compressa* и *P. sphondylodes*. Все высказанные соображения и предположения были сделаны на основании классических

методов исследования. Для того чтобы установить действительное происхождение и структуру вышеназванных агрегатов и взаимоотношения между ними, требуются более детальные исследования с привлечением молекулярно-генетических методов.

Благодарности

Автор благодарит кураторов гербариев BG, BM, C, K, KW, L, LE, LD, MHA, MO, MW, NS, NSK, PE, ALTB, TK, TNS, UPS, US, XJBI и VLAD за предоставленные для работы коллекции. Д-ра R. J. Soreng'a, проф. G. Mische и д-ра S. Mische за предоставленные материалы по Монголии и Западному Китаю; проф. Н. Н. Цвелёва, д-ра R. Soreng'a и д-ра Н. С. Пробатова за ценные советы. Особая благодарность д-ру R. Soreng'у за возможность ознакомиться с типовыми материалами по *Stenopoa*.

Исследования поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 0505-64-266; 1004-00-637) и Академией наук КНР (проект N 2010-T-1Z-25).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов А. С. Основы геносистематики высших растений. М., 2000. 135 с.
- Носов Н. Н., Родионов А. В. Молекулярно-филогенетическое изучение взаимоотношений между представителями рода *Poa* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 12. С. 1919—1936.
- Овчинников П. Н., Чукавина А. П. *Poa* L. // Флора Таджикистана. М.; Л., 1957. Т. 1. С. 135—189.
- Овчинников П. Н. Основные направления видообразования в связи с происхождением типов растительности Средней Азии // Тр. АН Тадж. ССР. 1955. Т. 31. С. 19—33.
- Олонова М. В. Хорологическое изучение таксономической структуры мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* Dum. в Сибири // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 9. С. 50—59.
- Олонова М. В. К изучению мятликов секции *Stenopoa* в Сибири // Сиб. биол. журн. 1992. № 3. С. 51—56.
- Олонова М. В. Морфологическая дифференциация *Poa glauca* Vahl // Бот. журн. 1998. Т. 89, № 9. С. 54—62.
- Олонова М. В. Популяционное исследование гибридных комплексов *Poa palustris* L.—*P. nemoralis* L.—*P. urssulensis* Trin. на юге Западной Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Тр. Гербария им. В. В. Сапожникова. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 13—33.
- Олонова М. В. О варьировании основных признаков у сибирских ксероморфных видов *Poa* секции *Stenopoa* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 7. С. 1034—1045.
- Олонова М. В. Обзор секции *Stenopoa* рода *Poa* (*Poaceae*) на территории Сибири // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 6. С. 869—881.
- Пазий В. К. Заметки о некоторых мятликах Средней Азии // Ботан. мат. Герб. Ин-та бот. АН Узб. ССР. 1962. Вып. 18. С. 18—42.
- Пробатова Н. С. Семейство мятликовые или злаки // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89—382.
- Пробатова Н. С. Род мятлик — *Poa* L. / Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996). Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. С. 352—367.
- Пробатова Н. С. Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. 2007а. Т. 55. С. 9—103.
- Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток, 2007б. 392 с.
- Родионов А. В., Пунина Е. О., Добrorадова М. А. и др. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*): *Aveneae*, *Poeae*, *Phalarideae*, *Phleae*, *Bromeae*, *Triticeae* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 4. С. 615—627.

- Родионов А. В., Ким Е. С., Пунина Е. О. и др. Эволюция хромосомных чисел в трибах *Aveneae* и *Poeae* по данным сравнительного исследования внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных генов 45S рРНК // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 57—71.
- Родионов А. В., Носов Н. Н., Ким Е. С. и др. Происхождение полиплоидных геномов мятликов (*Poa* L.) и феномен потока генов между Северной Пацификой и субантарктическими островами // Генетика. 2010. Т. 46. № 12. С. 1598—1608.
- Серебрякова Т. И. Побегообразование и жизненные формы некоторых мятликов (*Poa* L.) в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 11. С. 1536—1556.
- Татаринов Л. П. Кластический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 3—16.
- Фризен Н. Молекулярные методы, используемые в систематике растений. Барнаул, 2007. 64 с.
- Цвелёв Н. Н. *Poa* L. — мятлик // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 112—162.
- Цвелёв Н. Н. Злаки // Растения Центральной Азии. Л., 1968. Вып. 4. 246 с.
- Цвелёв Н. Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 5—16.
- Цвелёв Н. Н. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Новости систематики высших раст. 1974. Т. 11. С. 24—41.
- Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Цвелёв Н. Н. О видах секции *Stenopoa* Dumort. рода мятлик (*Poa* L., *Poaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. 2009. Т. 41. С. 18—53.
- Шнеер В. С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. I. Выделение и секвенирование ДНК; выравнивание последовательностей // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 1. С. 3—18.
- Юрцев Б. А. О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 3. С. 317—336.
- Bernatova D., Majovsky J. The *Poa glauca* group in the Western Carpathians. I: *Poa margilicola* sp. nova // Biologia, Bratislava. 1997. Vol. 52. N 1. P. 27—31.
- Bernatova D., Majovsky J., Obuch J. The *Poa glauca* group in the Western Carpathians II: *Poa sejuncta* sp. nova and *Poa babiogorensis* sp. nova // Biologia, Bratislava. 1999. Vol. 54. N 1. P. 37—41.
- Gerhardt von. *Poa figerti* (*nemoralis* × *compressa*) n. hybr. m. // Deutsch. Bot. Monatscher. 1892. Vol. 10. P. 152—155.
- Gillespie L. J., Boles D. R. Phylogenetic relationships and infraspecific variation in Canadian Arctic *Poa* based on chloroplast DNA restriction site data // Can. J. Bot. 2001. Vol. 79. P. 679—701.
- Gillespie L. J., Consaul L. L., Aiken S. G. Hybridisation and the origin of the arctic grass *Poa hartzii* (*Poaceae*): evidence from morphology and chloroplast DNA restriction site data // Can. J. Bot. 1997. Vol. 75. P. 1978—1997.
- Gillespie L. J., Soreng R. J. A phylogenetic analysis of the Bluegrass genus *Poa* based on cpDNA restriction site data // Syst. Bot. 2005. Vol. 30. N 1. P. 84—105.
- Gillespie L. J., Archambault A., Soreng R. J. Phylogeny of *Poa* (*Poaceae*) based on trnT-trnF sequence data: major clades and basal relationships // Aliso. 2007. Vol. 23. P. 420—434.
- Holmgren P. K., Holmgren N. H., Barnett L. C. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. On-line. Режим доступа: [http://sweetgum.nybg.org/ih].
- Lammers T. G. Plant systematics today: All our eggs in one basket // Syst. Bot. 1999. Vol. 24. N 3. P. 494—496.
- Palsson J. The *Poa glauca/nemoralis* complex in Iceland and its response to the environment // Symb. Bot. Upsaliensis, 1986. Vol. 27. N 2. P. 169—174.
- Portal R., Loiseau J.-E. *Poa* de France, Belgique et Suisse, 2005. 304 p.
- Soreng R. J. Chloroplast-DNA and biogeography in a reticulating group: study in *Poa* (*Poaceae*) // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 11. P. 1383—1400.
- Soreng R. J. Genus *Poa* L. In: CATALOGUE OF NEW WORLD GRASSES (*Poaceae*). On-line. Режим доступа: http://mobot.mobot.org/W3T/Search/nwgc.html
- Soreng R. J., Davis J. I. Phylogenetic structure in *Poaceae* subfamily *Pooideae* as inferred from molecular and morphological characters: misclassification versus reticulation // Grasses systematics and evolution / Eds S. W. L. Jacobs and J. Everett. 2000. Melbourne. P. 61—74.
- Soreng R. J., Davis J. I., Doyle J. J. A phylogenetic analysis of chloroplast DNA restriction site variation in *Poaceae* subfam. *Pooideae* // Pl. Syst. Evol. 1990. Vol. 172. P. 83—97.
- Stoneberg Holt S. D., Horová L., Bureš P. Indel patterns of the plastid DNA trnL-trnF region within the genus *Poa* (*Poaceae*) // J. Plant Research. 2004. N 117. P. 393—407.
- Stoneberg Holt S. D., Horová L., Bureš P., Janeček J., Černoch V. The trnL-F plastid DNA characters of three *Poa pratensis* (Kentucky bluegrass) varieties // Plant, Soil and Environment. 2005. N 51. P. 94—99.

S U M M A R Y

A putative scheme of the section *Stenopoa* Dumort. (*Poa* L., *Poaceae*) evolution and relationships, based on classic morphological and ecological-geographical approach is presented. Almost all species of the section can be represented as 15 aggregates, each comprising closely related, morphologically resembling species. The aggregates differ in their structure and genesis; some of them represent a sequence of evolution steps, whereas the others are of hybrid origin. The hybridization plays a prevailing role in speciation within *Stenopoa*. Three paths of evolution are implemented in the section. There are genetic alteration within the same ecological group, which is represented particularly by arising the different kariological races; xeromorphogenesis; cryomorphogenesis, the second path being the most prominent. All of these assumptions need testing by alternative, molecular-genetic methods.

УДК 582.542.2

Бот. журн., 2012 г., т. 97, № 2

© В. Г. Папченков,¹ А. П. Лактионов²

НОВЫЙ ВИД *SCHOENOPLECTUS* (*CYPERACEAE*) ИЗ СЕВЕРНОГО ПРИКАСПИЯ

V. G. PAPCHENKOV, A. P. LAKTIONOV. A NEW SPECIES OF *SCHOENOPLECTUS* (*CYPERACEAE*) FROM THE NORTHERN COAST OF THE CASPIAN SEA

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.

E-mail: papch@mail.ru

² Астраханский государственный университет
414056 Астрахань, ул. Татищева, 20а

E-mail: alaktionov@list.ru

Поступила 02.12.2010

Окончательный вариант получен 11.05.2011

Описывается новый вид *Schoenoplectus halophilus* Papch. et Laktionov из Северного Прикаспия. Приводятся его отличия от близкого вида *S. litoralis* (Schrad.) Palla, а также сведения по экологии и географическому распространению.

Ключевые слова: новый вид, *Schoenoplectus*, *Cyperaceae*, Астраханская обл., Прикаспийская низменность.

При изучении флоры водоемов дельты Волги было обнаружено растение, напоминающее *Schoenoplectus litoralis* (Schrad.) Palla (Рожевиц, 1935; Егорова, 1976; Kit Tan, Oteng-Yeboah, 1985), но отличающееся от него рядом характерных признаков. Это растение описывается нами в качестве нового вида.

***Schoenoplectus halophilus* Papch. et Laktionov sp. nov.** Planta 60—80 cm alta. Caulis inferne obtuse triangularis, in parte media superneque acute triangularis, apice in folium florale triangulare abiens. Folium florale niflorescentia paulum longius, inflorescentiae aequale aut inflorescentia brevius. Cormus inferne foliis pallidis squamiformibus folioque superiore lamina angusta, 10—12 cm longa inferne triangularis superne plana. Rhizoma breve, caules arcte congesti. Inflorescentia fasciculiformis vel fasciculiformis parumque ramosae ramulis 1(2) brevibus. Spiculae solitariae breviter pedicellatae (ramulinae interdum geminae), elongato-ovoideae, 1—2.7 cm longae, helvolae. Bractae ovatae vel anguste ovatae, 3.5 × 1.7 mm, ad nervum medium haud raro rubrofuscae vel longitudinaliter rubro-fusco striatae apice emarginatura angusta non profunda. Nervus medius excedens, pallidus, apice in cuspidem 5—7 mm longam laevem vel spinulis 1—2 paucisve brevibus continuatus. Margo angustus membranaceus bractea eciliatus vel ciliis paucis