



УДК 582.542(571.1)

К изучению карликовых ксероморфных мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* Dumort. на территории Республики Алтай

М. В. Олонова^{1*}, А. Е. Селезнева², Р. С. Романец¹

¹ Томский государственный университет, пр. Ленина, 36, г. Томск, 634050, Россия. *E-mail: olonova@list.ru

² Пуцинский государственный естественно-научный институт, пр. Науки, 3, г. Пуцино, Московская обл., 142290, Россия. E-mail: alexandra_seleznyeva@mail.ru

* автор для переписки

Ключевые слова: анатомия растений, систематика, экология, *Poa attenuata*, *Poa botryoides*, Poaceae.

Аннотация. Представлены результаты полевого эксперимента по исследованию модификационной изменчивости карликовых высокогорных мятликов секции *Stenopoa*. Известно, что в Республике Алтай с нижнего до верхнего горного пояса на сухих остепненных участках обитает *Poa botryoides* – степной ксероморфный вид преимущественно южносибирского распространения. В высокогорьях он замещается близким видом, еще более ксероморфным карликовым *P. attenuata*, имеющим сибирско-центральноазиатское высокогорное распространение. В ходе эксперимента карликовые растения из Курайской степи (Республика Алтай), морфологически относимые к *P. attenuata*, были перенесены в гумидные условия г. Томска. Сформировавшиеся в новых условиях побеги оказались почти вдвое выше ростом, имели более широкие листья и метелки и полностью соответствовали морфологическому типу *P. botryoides*. Эксперимент показал, что в Курайской степи, возле границы степного и альпийского поясов, этот вид приобрел крайне ксероморфный облик, характерный для *P. attenuata*, под влиянием специфических условий и в результате широкой модификационной изменчивости, и занимает промежуточное положение между ксероморфными и крайне ксероморфными видами эволюционного ряда *P. stepposa* – *P. botryoides* – *P. attenuata*. Поскольку некоторые горные популяции *P. botryoides* по высоте и другим лабильным морфологическим признакам мало отличаются от *P. attenuata*, присущего исключительно верхнему горному поясу, необходим поиск более объективных признаков, позволяющих определить их действительную таксономическую принадлежность. Пока эти критерии не найдены, следует проявлять большую осторожность при определении видовой принадлежности карликовых растений этого рода и уделять больше внимания эколого-географическим характеристикам обоих видов. По-видимому, в большинстве случаев растения равнин и среднего горного пояса (ниже условной границы леса), близкие по габитусу к *P. attenuata*, представляют собой карликовую форму *P. botryoides*. Для ответа на вопрос о нахождении *P. attenuata* на Алтае проводятся специальные исследования.

Contribution to the study of dwarf xeromorphic species of *Poa* L. sect. *Stenopoa* Dumort. in the Republic of Altai

M. V. Olonova¹, A. E. Selezniova², R. S. Romanets¹

¹ Tomsk State University, Pr. Lenina, 36, Tomsk, 634050, Russian Federation

² Pushchino State Natural Sciences Institute, Pr. Nauki, 3, Pushchino, Moscow Region, 142290, Russian Federation

Keywords: ecology, plant anatomy, *Poa attenuata*, *Poa botryoides*, Poaceae, systematics.

Summary. The results of a field experiment devoted to the study of modification variability of dwarf alpine *Poa* section *Stenopoa* are presented. It is known that the steppe xeromorphic species predominantly of the southern Siberian distribution, *Poa botryoides*, occurs in dry steppe areas of the Altai Mountains from the lower to the upper belt. In the highlands it is replaced by a close species, even more xeromorphic dwarf *P. attenuata* of Siberian-Central Asian alpine distribution. During the experiment, dwarf plants from the Kurai steppe (Republic of Altai), morphologically similar to *P. attenuata*, were transferred to the humid conditions of Tomsk. The shoots formed under the new conditions turned out to be almost twice as tall, had wider leaves and panicles, and completely corresponded to the morphological type of *P. botryoides*. The experiment showed that in the Kurai steppe, near the border of the steppe and alpine belts, under the influence of specific conditions and as a result of wide modification variability, *P. botryoides* acquired an extremely xeromorphic appearance characteristic for *P. attenuata*, and occupied an intermediate position between xeromorphic and extremely xeromorphic species of evolutionary series *P. stepposa* – *P. botryoides* – *P. attenuata*. Since some mountain populations of *P. botryoides* in height and other labile morphological characters are very similar to *P. attenuata*, which is inherent exclusively in the alpine belt, it is necessary to search for more objective characters that allow to determine their true taxonomic affiliation. Until these criteria are found, great care should be taken when identifying the dwarf plants of this group and more attention should be paid to the ecological and geographical characteristics of both species. Apparently, in most cases, the *Stenopoa* bluegrasses of plains and the middle mountain belt (below the timberline), which look like *P. attenuata*, are the dwarf form of *P. botryoides*. To answer the question about the location of *P. attenuata* in Altai, the special studies are being conducted.

Введение

Секция *Stenopoa* Dum. является одной из наиболее крупных в роде *Poa* L. (мятлик). Мятлики этой секции являются доминантами и эдификаторами луговых и степных растительных сообществ, поэтому и определение видовых границ представителей этой группы, и установление числа видов имеют большое практическое значение. Тем не менее, несмотря на широкое распространение, важную фитоценотическую роль и внимание со стороны ботаников, до сих пор нет ясного представления об объеме и статусе многих таксонов этой секции. Наиболее трудной в систематическом отношении является группа высокогорных ксероморфных мятликов.

Основным вектором эволюционных изменений в секции *Stenopoa* был ксероморфогенез (Serebryakova, 1965; Tzvelev, 1972), который явился ответом на изменения климата в плейстоцене. На морфологическом уровне внутри секции хорошо прослеживаются 4 стадии адаптации. Для разграничения видов мятликов секции *Stenopoa*, относящихся к одному филуму, но стоящих на разных ступенях эволюционного развития, Н. Н. Цвелев (Tzvelev, 1976) в ключе для определения мятликов использовал признак «положение верхнего узла на стебле», отражающий степень ксерофилизации. В соответствии с этим признаком виды секции *Stenopoa* распределялись по четырем ступеням: на территории Алтая в I группу вошли мезоморфные растения, верхний узел которых находится в верхней половине стебля (*Poa nemoralis* L., *P. palustris* L., *P. intricata* Wein. и др.), во II группу – ксеро-

мезоморфные растения, верхний узел которых расположен между серединой и нижней третью стебля (*P. ursulensis* Trin., *P. krylovii* Reverd.); к III группе отнесены ксероморфные виды, верхний узел которых лежит в верхней половине нижней трети стебля (*P. stepposa* (Kryl.) Roshev., *P. botryoides* Trin., *P. reverdattoi* Roshev. и др.), и, наконец, к IV группе – крайне ксероморфные виды, верхний узел которых расположен в пределах нижней 1/6 стебля, практически при основании (*P. attenuata* Trin., *P. dahurica* Trin., *P. albertii* Regel и др.). Помимо этого основного признака, в качестве дополнительных дискриминаторов для разграничения эволюционно-морфологических групп во внимание принимаются длина веточек метелки и соотношение между длиной метелки и ее наиболее длинной веточки, соотношение между длиной пластинки и влагалища верхнего узла, общее число междоузлий (рис. 1). В процессе эволюции приобретенные адаптации со временем закрепились генетически, что привело к возникновению новых видов с разными нормами реакции и различающимися амплитудами модификационной изменчивости.

Тем не менее, ряд вопросов, касающихся взаимоотношений ксероморфных мятликов группы, до сих пор остается нерешенным. Так, представители III группы обитают преимущественно в горных степях и на равнинах, в альпийском (гольцовом) поясе замещаясь карликовыми мятликами IV группы. Степной вид *P. botryoides* в гольцовом поясе Алтая замещается высокогорно-степным *P. attenuata*. Согласно представлениям Т. И. Серебряковой (Serebryakova, 1965), эволюция в ряде *Stepposae*, включающем в Сибири

среди прочих видов *P. stepposa*, *P. botryoides* и *P. attenuata*, шла по пути ксероморфогенеза. Адаптации выражались, в частности, в сокращении числа узлов на стебле, и алтайские виды этого ряда по степени ксероморфности образуют последовательность *P. stepposa* – *P. botryoides* – *P. attenuata*. Поскольку *P. attenuata* является терминальным видом этого ряда, можно предположить, что он произошел от мятликов рода *P. versicolor* Bess., куда входит и *P. botryoides*, как ответ на изменения климата в плейстоцене. Вместе с тем, карликовые растения, определяемые на основании морфологических признаков, как *P. attenuata*, являются обычным компонентом горных степей Алтая и Хакасии. От близкого вида *P. botryoides*, относящегося к III эволюционно-морфологической группе, они отличаются положением верхнего узла почти при основании стебля, более короткими веточками по отношению к общей длине метелки, более короткими и узкими листовыми пластинками и карликовым ростом. Высота растений обычно не превышает

20 см. Все эти признаки-дискриминаторы адаптивные, обусловлены приспособлением к аридному климату. В связи с этим возникает несколько вопросов о происхождении и родстве этих карликовых растений. 1. Являются ли они «сниженными альпийцами» в понимании В. В. Ревердатто (Reverdatto, 1934), как многие виды хакасских степей, или их карликовая форма возникла независимо под влиянием условий произрастания? 2. Если они имеют независимое происхождение, то насколько устойчивы у них приобретенные ксероморфные черты, являются ли они результатом необратимого эволюционного события или отражают просто широкую модификационную изменчивость популяций *P. botryoides* и должны быть отнесены к этому виду, а пределы изменчивости *P. botryoides*, указываемые в определительных ключах, должны быть расширены? Как в таком случае различать *P. botryoides* и *P. attenuata*? Для решения первого вопроса требуются широкомасштабные филогеографические исследования, и пока они не



Рис. 1. Эволюционно-морфологические группы мятликов секции *Stenopoa*. Черным кружком обозначено положение верхнего узла (рисунок М. В. Олоновой).

закончены, усилия были сосредоточены на решении второго вопроса. Известно, что, согласно классической обработке злаков СССР (Tzvelev, 1976), *P. botryoides* и *P. attenuata* хорошо различаются морфологически (согласно политипической концепции, принятой в «Злаках СССР», они там рассматриваются как *P. attenuata* subsp. *attenuata* и *P. attenuata* subsp. *botryoides* (Trin. ex Griseb.) Tzvel.): высота растений типового подвита не превышает 20 см, в то время как высота subsp. *botryoides* колеблется от 20 до 35 см. Вместе с тем, *P. botryoides* и *P. attenuata* произрастают в разных горных поясах: *P. botryoides* рассматривается как равнинный и низкогорный вид (Tzvelev, 1976; etc.), а *P. attenuata* – исключительно высокогорный (Grubov, 1982; Nautiyal, Gaur, 2017; Olonova et al., 2017). При этом оба нередко являются доминантами и содоминантами разных сообществ: *P. botryoides* – кистевидномятликовых и мелкодерновинно-злаковых степей лесостепного и степного поясов гор, а *P. attenuata* – мелкозлаковых криоксерофильных степей (Namzalov, 1994; Korolyuk, Makunina, 2009). В этой связи выявление происхождения и видовой принадлежности этих карликовых мятликов приобретает особое значение.

Материалы и методы

Для выявления пределов изменчивости *P. botryoides* был проведен эксперимент по исследованию устойчивости основных морфологических признаков, отличающих этот вид от *P. attenuata*.

Для исследования изменчивости ксероморфных признаков карликовых мятликов секции *Stenopoa* в аридных условиях Курайской степи (Юго-Восточный Алтай), расположенной на высоте около 1600 м над ур. м., в конце лета была выбрана популяция, морфологически относящаяся к *P. attenuata*. Двадцать пять дерновинок были выкопаны, помещены в контейнеры с землей, взятой в естественных условиях их произрастания, перевезены в Томск, и на зиму подсохшие растения были оставлены в темном отапливаемом помещении без полива. В конце апреля контейнеры были вынесены на свет и регулярно поливались. Через 4–6 дней из 19 дерновинок появились зеленые побеги, и с наступлением теплых дней в начале мая контейнеры были перенесены на балкон, выходящий на северную сторону. В течение лета они выращивались на балконе при регулярном поливе. Одно из растений при этом погибло, остальные зацвели.

Для оценки влияния условий произрастания на проявление признаков карликовости у ксероморфных мятликов секции *Stenopoa*, а также для поиска консервативных признаков, не подверженных влиянию среды, было проведено морфометрическое исследование двух массивов данных, характеризующих выборку из Курайской степи. В первый массив вошли побеги, выращенные в условиях Томска, а во второй – сформировавшиеся и выросшие в естественных условиях.

Были проведены измерения общих размеров растения, его частей и вегетативных органов с помощью линейки со шкалой деления 1 мм, а признаков колоска и цветка – с помощью окуляр-микрометра с точностью до 0,01 мм. Всего было учтено 19 признаков (табл.). Кроме того, были учтены качественные признаки – характер поверхности оси колоска, характер поверхности каллуса нижней цветковой чешуи, характер поверхности между жилками нижней цветковой чешуи.

Статистическая обработка полученных данных проводилась с помощью пакета STATISTICA 10 (Statsoft inc.). Проверка распределения на нормальность и сравнение средних в случае нормального распределения проводилось с помощью критерия Шапиро–Уилка. В случае ненормального распределения (V7, V14, V21) сравнение средних проводилась с помощью теста Манна–Уитни.

Поскольку число состояний каждого качественного признака не превышало двух и сравнивалось только два массива данных, для сравнения средних применялся критерий Стьюдента (Grjibovski, 2008).

При обозначении доверительных интервалов в обычном формате трудно сделать сравнения по строкам и столбцам. Чтобы устранить эту проблему, в соответствии с рекомендациями Zeger и Johnson (2009), в таблице были указаны средние значения переменных с 95% доверительными интервалами. Верхние и нижние границы указаны в виде подстрочных индексов.

Для поиска константных признаков, не подверженных влиянию экологических условий, были также проведены предварительные исследования анатомической структуры обеих выборок. Исследовалась эпидерма листовой пластинки и стебля под метелкой.

Особенности строения эпидермы используются в систематике как злаков в целом, так и отдельных родов (Namaganda, Lye, 2008; Ortuñez, 2010; Nobis, 2013). Большое значение придается

признакам анатомической структуры стебля и в систематике мятликов секции *Stenopoa* (Rozhevitz, 1934; Probatova, 2006; Soreng, 2007). Так, Р. Ю. Рожевиц (Rozhevitz, 1934) и Г. Н. Serbanescu (1968) использовали признаки характера стеблевой эпидермы под метелкой для разграничения близких ксероморфных видов родства *P. versicolor*. Тем не менее, поскольку эпидерма

непосредственно соприкасается с окружающей средой и призвана защищать нижележащие ткани от вредных воздействий, она в первую очередь реагирует на ее изменения. Адаптации эпидермы к аридным условиям существования были выявлены и исследованы Е. А. Мирославовым (Miroslavov, 1974). Им было, в частности, установлено, что у более ксероморфных видов

Таблица

Сравнение средних значений морфологических признаков V1–V19 ксероморфных мятликов секции *Stenopoa*, выращенных в условиях Томска (M1) и в естественных условиях Курайской степи (M2)

| V | Признак | M1 | SD | M2 | SD | t df=41 | Уровень значимости p |
|----|--|-------------------|------|-------------------|------|------------|-------------------------|
| 1 | Высота растения | 37,52 39,59 41,67 | 4,17 | 17,42 18,30 19,17 | 2,12 | 21,97 | 0,0026 |
| 2 | Длина от основания до верхнего узла | 4,90 5,59 6,28 | 1,39 | 1,19 1,34 1,49 | 0,36 | 14,70 | < 10 ⁻⁷ |
| 3 | Длина от верхнего узла до метёлки | 27,95 29,59 31,24 | 3,31 | 14,34 15,12 15,90 | 1,89 | 18,19 | < 10 ⁻⁷ |
| 4 | Длина второго междоузлия | 3,94 4,37 4,79 | 0,86 | 1,19 1,34 1,49 | 0,36 | 15,95 | < 10 ⁻⁷ |
| 5 | Длина влагалища верхнего листа | 9,29 9,84 10,39 | 1,11 | 3,93 4,18 4,44 | 0,61 | 21,43 | < 10 ⁻⁷ |
| 6 | Длина листовой пластинки верхнего листа | 7,66 8,26 7,66 | 1,20 | 1,99 2,12 2,24 | 0,31 | 24,61 | < 10 ⁻⁷ |
| 7 | Ширина листовой пластинки | 1,10 1,27 1,44 | 0,35 | 0,66 0,72 0,79 | 0,15 | 7,03 | < 10 ⁻⁷ |
| 8 | Длина метелки | 5,12 5,52 5,92 | 0,81 | 2,39 2,57 2,75 | 0,45 | 15,29 | < 10 ⁻⁷ |
| 9 | Число веточек в нижнем ярусе | 3,21 3,83 4,45 | 1,25 | 1,92 2,08 2,25 | 0,40 | 6,59 | < 10 ⁻⁷ |
| 10 | Длина наиболее длинной веточки | 1,74 2,01 2,27 | 0,53 | 0,94 1,06 1,17 | 0,27 | 7,73 | < 10 ⁻⁷ |
| 11 | Число колосков на наиболее длинной веточке | 3,09 3,72 4,36 | 1,27 | 3,24 3,72 4,20 | 1,17 | 0,01 | 0,10 |
| 12 | Число цветков в колоске | 1,74 1,94 2,15 | 0,42 | 1,74 1,88 2,02 | 0,33 | 0,57 | 0,58 |
| 13 | Длина колоска | 3,87 4,13 4,39 | 0,53 | 3,11 3,27 3,43 | 0,38 | 6,21 | < 10 ⁻⁷ |
| 14 | Длина большей колосковой чешуи | 3,45 3,61 3,76 | 0,31 | 2,88 2,99 3,09 | 0,25 | 7,257 | < 10 ⁻⁷ |
| 15 | Ширина большей колосковой чешуи | 0,68 0,72 0,76 | 0,07 | 0,66 0,69 0,73 | 0,08 | 1,14 | 0,26 |
| 16 | Длина меньшей колосковой чешуи | 3,09 3,26 3,42 | 0,34 | 2,60 2,71 2,81 | 0,26 | 6,03 | < 10 ⁻⁷ |
| 17 | Ширина меньшей колосковой чешуи | 0,49 0,54 0,58 | 0,10 | 0,52 0,57 0,62 | 0,13 | 0,96 | 0,34 |
| 18 | Длина нижней цветковой чешуи | 3,22 3,37 3,53 | 0,32 | 2,99 3,12 3,24 | 0,31 | 2,67 | 0,01 |
| 19 | Ширина нижней цветковой чешуи | 0,63 0,69 0,75 | 0,12 | 0,70 0,73 0,76 | 0,07 | 1,38 | 0,18 |

Примеч.: Выделены признаки, по которым были обнаружены достоверные различия. Ширина колосковых и цветковых чешуй измерялась в сложенном состоянии. SD – стандартное отклонение.

увеличиваются толщина и извилистость клеточных стенок, а сами клетки становятся более мелкими. Таким образом, анатомическая структура эпидермы листа и стебля под метелкой, с одной стороны, тоже зависит от среды, а с другой, наследственно закрепившись, может являться индикатором эволюционных изменений.

Для исследования абаксиальной эпидермы было отобрано по 15 хорошо развитых особей из каждой выборки, исследовались пластинки вторых сверху стеблевых листьев. Отобранные листья вымачивались в течение 10–15 мин в 20%-м растворе NaOH, затем промывались водой и помещались на предметное стекло абаксиальной стороной вверх. В средней трети пластинки верхнего стеблевого листа абаксиальная эпидерма вместе с мезофиллом аккуратно соскабливалась при помощи бритвы, после чего этот участок вырезался и переворачивался абаксиальной стороной вверх. Полученные препараты помещались в глицерин. Затем препараты просматривались при помощи микроскопа Zeiss Lab A1, оснащенного камерой Axio Cam ERc5s. Просматривалось по пять полей зрения, учитывалась толщина и извилистость стенок длинных клеток в пространстве между жилками; в каждом поле зрения определялось число шипиков на 1 мм², затем определялось среднее значение. Подсчеты производились при увеличении 10 × 20, а измерения – при 10 × 40, непосредственно во время наблюдений.

Исследование поверхности стебля мятликов производилось при помощи сканирующего микроскопа Mini-SEM SNE-4500 M (Корея). Образцы исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 25 кВ. Исследование строения эпидермы проводили при увеличении в 100 и в 600 раз.

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования изменчивости морфологических признаков показали несомненные различия между побегими, сформировавшимися в естественных аридных условиях Курайской степи и в условиях выращивания в г. Томске (рис. 2). Новые побеги, выросшие из зимующих почек в относительно гумидных условиях Томска, значительно обогнали в росте прошлогодние побеги, в целом они вдвое превышали прошлогодние, их листовые пластинки были длиннее и шире, и по своим морфологическим признакам они соответствовали *P. botryoides*, а не *P. attenuata*.

Статистическая обработка полученных в ходе эксперимента данных не выявила достоверной разницы только по четырем признакам: числу цветков в колоске, числу колосков на наиболее длинной веточке метелки и ширине колосковых чешуй. Все остальные показатели существенно различались (табл.). Как и ожидалось, качественные признаки оказались значительно более константными. По всем трем не наблюдалось достоверных различий, а характер опушения каллуса нижней цветковой чешуи, обычно очень неустойчивый в популяциях ксероморфных *Stenopoa* (Olonova, 2016), у всех исследованных образцов был представлен только одним состоянием.

Исследования морфологических признаков подтвердили, что изменение условий существования данной популяции в наибольшей мере затрагивают вегетативные органы, меньше влияют на признаки цветка и практически не касаются таких ключевых признаков, как характер поверхности каллуса нижней цветковой чешуи, характер поверхности оси колоска и характер поверхности нижней цветковой чешуи между жилками.

Анатомические исследования тоже выявили различия между томскими и алтайскими побегами.

Визуальная оценка признаков абаксиальной эпидермы листовых пластинок показала, что у растений, выращенных в гумидных условиях, основные клетки эпидермы имели более тонкие и совершенно прямые стенки, характерные для мезоморфных видов (рис. 3), в то время как на препаратах листовых пластинок этих же растений, но выросших в природных условиях, клеточные стенки более толстые и извилистые; отмечалось наличие окремнелых бугорков, что полностью подтверждает заключения Е. А. Мирославова (Miroslavov, 1974). Также при визуальном осмотре были замечены различия, касающиеся длины и ширины устьиц. Для алтайских образцов характерны длинные, более узкие устьица с относительно узкими замыкающими клетками, в то время как у томских наблюдались более широкие, короткие устьица и с более широкими замыкающими клетками. Кроме того, отмечались различия в количестве устьиц на 100 мм²: у алтайских их было в среднем около 6–9 на 100 мм², а у томских – 10–13 на 100 мм².

Предварительные исследования строения стеблевой эпидермы также обнаружили некоторые различия: у растений, выросших в естественных условиях Курайской степи, были хорошо выражены и шипики, и окремнелые бугорки,

в то время как у растений, выращенных на балконе, шипиков было значительно меньше. Тем не менее, вопрос устойчивости анатомических признаков требует специального изучения на более обширном материале.



Рис. 2. Карликовые *Stenopoa* из Курайской степи. Высокие зеленые побеги – растения, выращенные в Томске, низкие желтые – прошлогодние, из естественных условий обитания (фото М. В. Олоновой).

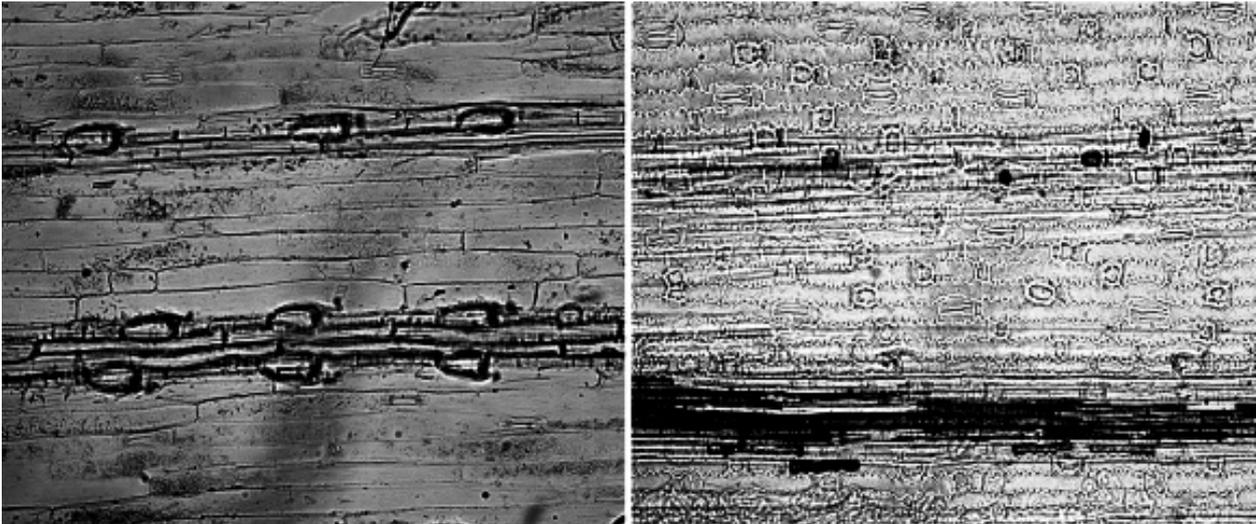


Рис. 3. Анатомическая структура листовой эпидермы мезоморфных растений видов р. *Poa*, выращенных в г. Томске (слева), и ксероморфных, из естественных условий обитания (справа) (фото Р. С. Романец).

Таким образом, проведенное исследование показало, что в данном случае карликовость растений не является генетически закрепленной, а находится в пределах широкой модификационной изменчивости, и эти карликовые образцы должны быть отнесены к *P. botryoides*.

Проведенные предварительные исследования показали, что *P. botryoides* отличается широкой амплитудой модификационной изменчивости и разные его популяции в соответствии с морфологическими критериями могут быть отнесены и к III, и к IV эволюционно-морфологическим группам, а сам этот вид занимает промежуточное положение между ксероморфными и крайне ксероморфными видами этого эволюционного ряда. Некоторые среднегорные популяции *P. botryoides* по высоте и другим лабильным морфологическим признакам мало отличаются от *P. attenuata*, присущего исключительно верхнему горному поясу, поэтому необходим поиск более объективных признаков, позволяющих

определить их действительную таксономическую принадлежность. Пока эти критерии не найдены, следует проявлять большую осторожность при определении видовой принадлежности карликовых растений этого родства и уделять больше внимания эколого-географическим характеристикам обоих видов. По-видимому, в большинстве случаев растения равнин и среднего горного пояса, (ниже условной границы леса), близкие по габитусу к *P. attenuata*, представляют собой карликовую форму *P. botryoides*.

Благодарности

Авторы благодарят проф. кафедры ботаники ТГУ А. Л. Эбеля за помощь в организации полевых исследований, и анонимного рецензента за замечания и ценные советы. Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 19-04-00973 и Фонда Менделеева Томского государственного университета.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Grjibovski A. M.** 2008. Choosing a statistical test for hypothesis testing. *Human Ecology* 11: 48–57 [In Russian]. (Гржибовский А. М. Выбор статистического критерия для проверки гипотез // Экология человека, 2008. Т. 11. С. 48–57).
- Grubov V. I.** 2001. *Key to the vascular plants of Mongolia (with an atlas)*. Vol. 1. Science Publishers Inc., Enfield, 817 pp.
- Korolyuk A. Yu., Makunina N. I.** 2009. True steppes of the Altai-Sayan mountain area (order *Stipetalia krylovii* Kononov, Glagoleva et Mironova 1985). *Rastitelnyi mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 2, 4: 43–53 [In Russian]. (Королюк А. Ю., Макунина Н. И. Настоящие степи Алтае-Саянской горной области (порядок *Stipetalia krylovii* Kononov, Glagoleva et Mironova 1985) // Растительный мир Азиатской России, 2009. Т. 2, № 4. С. 43–53).

Louis T. A., Zeger S. L. 2009. Effective Communication of Standard Errors and Confidence Intervals. *Biostatistics* 10(1): 1–2. DOI: 10.1093/biostatistics/kxn014

Miroslavov E. A. 1974. *Structure and function of epidermis of angiosperms*. Nauka, Leningrad, 184 pp. [In Russian]. (**Мирславов Е. А.** Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 184 с.).

Namaganda M., Lye K. A. 2008. A taxonomic comparison between tropical African and related European broad-leaved species of *Festuca* L. (Poaceae). *S. Afr. J. Bot.* 74(2): 295–305.

Namzalov B. B. 1994. *Steppes of South Siberia*. BNZ SO RAN, Novosibirsk, Ulan-Ude, 309 pp. [In Russian]. (**Намзалов Б. Б.** Степи Южной Сибири. Новосибирск – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 1994. 309 с.).

Nautiyal D. C., Gaur R. D. 2017. *Poa* L. species in Uttarakhand, India and keys for their identification. *Taiwania* 62(1): 219–224. DOI: 10.6165/tai.2017.62.75

Nobis M. 2013. Taxonomic revision of the *Stipa lipskyi* group (Poaceae: *Stipa* section *Smirnovia*) in the Pamir Alai and Tian-Shan Mountains. *Plant Systematics and Evolution* 299: 1307–1354. DOI: 10.1007/s00606-013-0799-5

Olonova M. V. 2016. *Genus Poa L. (Poaceae) in the flora of Siberia*. Tomsk State Univ. Publ., Tomsk, 360 pp. [In Russian]. (**Олонова М. В.** Род *Poa* L. (Poaceae) во флоре Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2016. 360 с.).

Olonova M. V., Chen Y-Sh., Miede S., Rajbhandari K. R., Barkworth M. 2017. Taxonomic notes on the dwarf bluegrasses (*Poa* L., Poaceae) of section *Stenopoa* in Pan Himalayas. *Taiwania* 62(3): 219–224. DOI: 10.6165/tai.2017.62.219

Ortúñez E., Fuente de la V. 2010. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Plant Systematics and Evolution* 284: 201–218.

Probatova N. S. 2006. *Poa* L. In: *Flora of the Russian Far East: Addenda and corrigenda to “Vascular plants of the Soviet Far East”*. Vol. 1–8 (1985–1996). Dalnauka, Vladivostok, 352–367 pp. [In Russian]. (**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). Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 352–367).

Reverdatto V. V. 1934. Glacial relics in the flora of the Khakas steppes. *Proceedings of Tomsk University* 86: 1–8. [In Russian]. (**Реведавто В. В.** Ледниковые реликты во флоре Хакасских степей // Труды Томского ун-та, 1934. Т. 86. С. 1–8).

Rozhevitz R. Yu. 1934. Fam. Graminea. In: *Flora SSSR [Flora of the USSR]*. Vol. 2. Nauka, Leningrad, 1–623 pp. [In Russian]. (**Рожевиц Р. Ю.** Злаки // Флора СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1934. 1–623 с.).

Serbanescu G. H. 1968. *Poa stepposa* (Krylov) Roshev. si relatiile ei taxonomice cu *Poa sterilis* M. B. *Studi si cercetari de Biologie. Ser. Botanica* 20(2): 113–122.

Serebryakova T. I. 1965. Shoot formation and living forms of some bluegrasses (*Poa* L.) in accordance with their evolution. *Bot. Zhurn. (Moscow & Leningrad)* 50(11): 1536–1556 [In Russian]. (**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).

Soreng R. J. 2007. *Poa* L. – The Bluegrass. In: *Flora of North America north of Mexico*. Vol. 24. Oxford University Press, New York Oxford, 486–601 pp.

StatSoft Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 10. URL: <http://www.statsoft.com> (Accessed 05 March 2019).

Tzvelev N. N. 1972. Notulae systematicae de generis *Poa* L. speciebus partis Europaeae URSS. *Novosti sistematiki vysshikh rasteniy [Novit. Syst. Pl. Vasc.]* 9: 47–54 [In Russian]. (**Цвелев Н. Н.** К систематике мятликов (*Poa* L.) европейской части СССР // Новости сист. высш. раст., 1972. Т. 9. С. 47–54).

Tzvelev N. N. 1976. *Zlaki SSSR*. Nauka, Leningrad, 788 pp. [In Russian]. (**Цвелев Н. Н.** Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.).