

УДК 582.542.1:581.4(470.51/.54)

## Морфологическое исследование гибридогенного комплекса *Poa palustris* × *nemoralis* (Poaceae) на Среднем Урале

### Morphological study of hybridogenous complex *Poa palustris* × *nemoralis* (Poaceae) in Middle Ural

М. В. Олонова, Н. С. Мезина, В. Д. Шипоша

M. V. Olonova, N. S. Mezina, V. D. Shiposha

Биологический институт, Национальный исследовательский Томский государственный университет,  
пр-т Ленина, 36, г. Томск, 634050, Россия. E-mail: olonova@list.ru, n.s.mezina@gmail.com, lera.forester@mail.ru  
Biological Institute, Tomsk State University, Lenina str., 36, Tomsk, 634050, Russia

**Ключевые слова:** систематика, популяции, *Poa* L., Сибирь.

**Key words:** systematics, populations, *Poa* L., Siberia.

**Аннотация.** Исследование проявления 25 морфологических признаков в пяти среднеуральских популяциях *Poa palustris* L. и *P. nemoralis* L. выявило высокую степень их изменчивости, как внутрипопуляционной, так и межпопуляционной и большое число особей, сочетающих признаки обоих видов. Это позволяет предполагать гибридную природу всех исследованных популяций и образование надвидовой структуры – сложного гибридогенного комплекса. Статистический анализ подтвердил отличие среднеуральских популяций *P. palustris* × *nemoralis* от западносибирских.

**Summary.** A study of 25 morphological characters in five populations of *Poa palustris* L. and *P. nemoralis* L. from Middle Ural revealed a high degree of their both intra- and inter-population variability, a lot of samples to combine the characters of both species. This allows us to suggest the hybrid nature of the studied populations and the formation of supraspecific structure – complicated hybridogenous complex. Statistical analysis confirmed the difference between Middle Ural and Siberian populations of *P. palustris* × *nemoralis*.

#### Введение

Секция *Stenopoa* Dum. – одна из наиболее значительных в роде мятлик, поскольку, с одной стороны, она является одной из самых многовидовых в роде *Poa*, а с другой – многие ее виды

играют важную роль в сложении растительных сообществ, являясь их доминантами и эдификаторами, поэтому исследование входящих в нее видов имеют важное практическое значение. Вместе с тем, благодаря склонности к гибридизации и апомиксису, присущей многим злакам, виды этой секции нередко образуют гибридогенные комплексы сложной структуры.

Лесной вид *Poa nemoralis* L. и луговой *P. palustris* L. – наиболее широко распространенные, и, предположительно, наиболее древние виды мятликов секции *Stenopoa* (Tzvelev, 1972). Типичные представители этих видов хорошо различаются и морфологически: у первого из них ось колоска опушена, и язычок не превышает 1 мм, в то время как у второго – ось колоска голая, а язычок длинный, у нормально развитых растений обычно свыше 2 мм. Оба вида отличаются очень высоким полиморфизмом, обусловленным переходом к апомиксису. У них отмечаются наиболее высокие и разнообразные по сравнению с другими видами секции хромосомные числа. В этом отношении они уступают только *P. glauca* Vahl (Probatova, 2007). Смещение границ ареалов *P. palustris* и *P. nemoralis*, имевшее место в плейстоцене, обусловило широкие возможности для гибридизации между этими видами и приве-

ло к массовому образованию гибридных популяций между ними на территории северо-востока Европы и Сибири (Tzvelev, 1974). Исследования сибирских материалов показали, что подавляющее большинство популяций *P. palustris* и *P. nemoralis* (особенно последнего вида), включает как особи, которые морфологически могут быть с уверенностью отнесены к одному из этих видов, так и сочетающие признаки обоих видов. Исследование массового гербарного материала показало, что в Сибири значительная часть особей сочетает признаки *P. palustris* и *P. nemoralis* – короткий язычок и голую ось колоска, или, реже, длинный язычок и опушенную ось колоска (Oloпова, 1993, 2001). Обширные сибирские материалы, где особи сочетают 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. Цвелев (Tzvelev, 2009) недавно описал как *P. orientalis* Tzvel. – отдельный вид, возможно гибридного (*P. palustris* × *nemoralis*) происхождения.

На территории Урала специального исследования мятликов до сих пор не проводилось, хотя уральская часть ареала и представляет особый интерес, как пограничная территория между Североевропейско-Уральской и Таежно-Сибирской подпровинциями Североевропейско-Уралосибирской провинции Евросибирской подобласти Циркумбореальной области Голарктического флористического царства (Kamelin, 2005). П. Л. Горчаковский отмечает, что Урал является своеобразной границей распространения европейских и азиатских видов (Manual of vascular..., 1994), а С. А. Овеснов, основываясь на высоком уровне видового и отчасти родового эндемизма и своеобразии набора видов, даже предложил выделить Урал и Предуралье в отдельную Уральскую провинцию Циркумбореальной области Голарктического царства (Ovesnov, 1998).

Предварительный просмотр гербарных материалов с Урала выявил образцы, в которых сочетались признаки как *P. palustris*, так и *P. nemoralis*. Для того, чтобы выявить наличие гибридогенных комплексов на Урале и их морфологическую структуру, было предпринято популяционное исследование *P. palustris* и *P. nemoralis*. Целью настоящей работы было исследование морфологической однородности популяций *P. palustris* и *P. nemoralis*, выявление возможных закономерностей варьирования и сопряженности морфологических признаков в

предположительно гибридогенных популяциях, а также возможных различий между уральской и западно-сибирской группами популяций этих видов.

### Материалы и методы

В работе были использованы коллекции гербариев LE, MW, NS, NSK, SSBG и ТК (Holmgren et al., 2010), а также материалы, собранные авторами во время экспедиций в районы Среднего Урала и Западной Сибири. Для исследования было отобрано 5 популяций предположительно *P. palustris* и *P. nemoralis* из окрестностей уральских городов Екатеринбурга, Березовска и Старопышминска. Сравнение проводилось с семью популяциями *P. palustris*, *P. nemoralis* и предположительно гибридных из Томской и Новосибирской областей Западной Сибири (табл. 1). Исследования проводились с использованием классического сравнительно-морфологического метода. За операционную единицу (ОЕ) принималась одна нормально развитая особь в фазе цветения или плодоношения. Изучалась популяционная изменчивость 21 морфологического признака, которые обычно используются для характеристики видов секции *Stenopoa* (V1 – общая высота растения, V2 – длина от основания до верхнего узла, V3 – длина от верхнего узла до основания метелки, V4 – длина второго сверху междоузлия, V5 – длина влагалища верхнего листа, V6 – длина пластинки верхнего листа, V7 – ширина пластинки верхнего листа, V8 – длина язычка верхнего листа, V9 – длина метелки, V10 – ширина метелки, V11 – число веточек в нижнем ярусе метелки, V12 – длина наибольшей веточки метелки, V13 – число колосков на наибольшей веточке метелки, V14 – число цветков в колоске, V15 – длина колоска, V16 – длина верхней колосковой чешуи, V17 – ширина верхней колосковой чешуи, V18 – длина нижней колосковой чешуи, V19 – ширина нижней колосковой чешуи, V20 – длина нижней цветковой чешуи, V21 – ширина нижней цветковой чешуи, V22 – характер поверхности оси колоска, V23 – опушение каллуса нижней цветковой чешуи, V24 – окраска узлов, V25 – характер поверхности стебля под узлами). Количественные признаки (V1 – V21) были обработаны методами главных компонент, факторного и дискриминантного анализов, реализованными в программе STATISTICA 7 (StatSoft Inc., 2012). Качественные признаки (V22 – V25) анализировались по отдельности. Длина язычка

анализировалась дважды: как количественный признак (V8) в ходе многомерного анализа, и – отдельно – как качественный, поскольку как качественный он часто используется в определительных ключах. При определении мятлик

секции *Stenopoa* на территории России обычно различают 4 состояния этого признака: 1 – равный или менее 1 мм; 2 – более 1 мм, но менее 1,5 мм; 3 – равный или более 1,5 мм, но менее 2; 4 – равный или более 2 мм.

Таблица 1

Исследованные природные гибридогенные популяции *Poa palustris* × *nemoralis* на территории Среднего Урала и Западной Сибири

№ популяции	Местонахождение	Местообитание	Размер выборки (ОЕ)
1	Урал, Свердловская обл., окр. Старопышминска	Опушка соснового леса	28
2	Урал, Свердловская обл., окр. Екатеринбург, карьер.	Сосновый лесок, на камнях	21
3	Урал, Свердловская обл., Екатеринбург, район ж/д складов	Разнотравно-злаковое сообщество	36
4	Урал, Свердловская обл., между Берёзовском и Старопышминском	Опушка соснового леса	25
5	Урал, Свердловская обл., окрестности Березовска (Свердловская обл.)	Сосновый лес	27
6	Западная Сибирь, Томская обл., южные окр. пос. Богашово	Смешанный разнотравный лес	26
7	Западная Сибирь, Томская обл., окр. пос. Лоскутово	Опушка лесопосадок	26
8	Западная Сибирь, Томская обл., 5 км к северу от пос. Богашово	Заросли ивы по берегу ручья	28
9	Западная Сибирь, Томская обл., 12 км к северо-востоку от пос. Богашово	Сосновые лесопосадки	26
10	Западная Сибирь, Томская обл., окр. пос. Аникино	Смешанный разнотравный лес	26
11	Западная Сибирь, Томская обл., 7 км к югу от пос. Аникино	Заросли ивы по берегу реки	26
12	Западная Сибирь, Новосибирская обл., окр. пос. Которово	Разнотравно-злаковый луг по берегу ручья	64

### Результаты и их обсуждение

Исследование показало, что среди уральского материала преобладают особи, сочетающие признаки *P. palustris* и *P. nemoralis*. Среди исследованного материала количество таких «промежуточных» особей составляет 54,05 %, причем с разной частотой они были обнаружены во всех популяциях (рис. 1). Это позволяет предположить гибридную природу изученных популяций. Самое большое число «промежуточных» особей зарегистрировано в популяции 1, где они численно преобладают. В популяциях 2, 4 и 5 были обнаружены морфотипы и обоих родительских видов, и «промежуточные» формы. При этом во всех из них число особей с признаками *P. palustris* существенно превышало *P. nemoralis*,

что вполне объяснимо бореальным характером флоры.

Исследование основных качественных признаков, по которым различаются *P. palustris* и *P. nemoralis* – длина язычка и опушение оси колоска – показало их изменчивость во всех исследованных популяциях, что позволяет предполагать гибридную природу этих популяций. Во всех из них встречались особи, как с голой осью колоска, так и с опушенной (рис. 2), причем в популяциях 3 – 5 особи с опушенной осью колоска, характерной для *P. nemoralis*, преобладали.

Длина язычка также существенно варьировала во всех пяти исследованных популяциях (рис. 3), причем в трех из них – 2, 4 и 5 были обнаружены особи с очень коротким (равным 1 мм и менее), характерным для *P. nemoralis*, язычком.

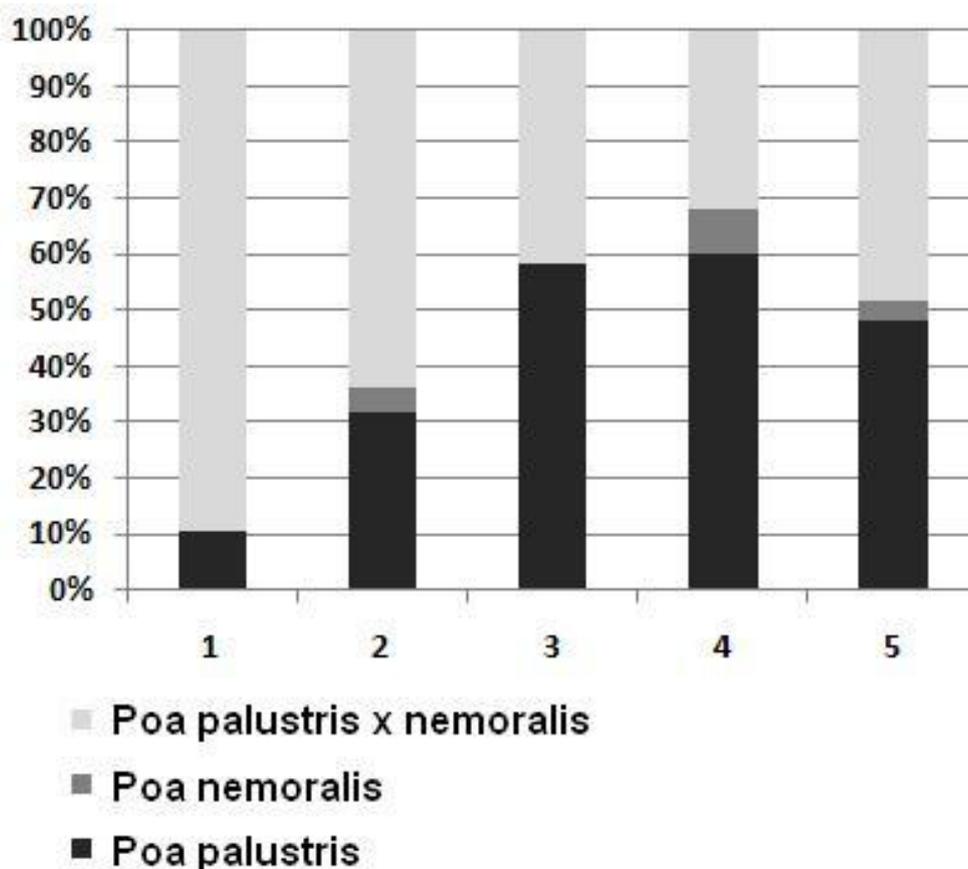


Рис. 1. Частоты встречаемости морфологических типов *Poa palustris* и *P. nemoralis* в уральских популяциях. 1–5 – №№ популяций (см. табл. 1).

Доля особей с язычком, равным или превышающим 2 мм, характерным для *P. palustris*, была существенно выше во всех популяциях. Значительное число особей имело язычок длиннее 1 мм, но короче полутора. Детальное исследование изменчивости длины язычка в популяциях показало, что абсолютная длина язычка до некоторой степени зависит от мощности всего растения, и даже в чистых популяциях *P. palustris* у слабо развитых, мелких и угнетенных особей язычок нередко бывает короче 2 мм. В данном случае большее значение имеет форма язычка, одной из характеристик которой может служить соотношение между длиной язычка и шириной основания листа. Этот признак использовал в своей обработке мятликов для англоязычной версии «Флоры Китая» R. J. Soreng (Zhu et al., 2006), и он представляется более показательным, чем просто длина язычка.

Поскольку оба признака, по которым различают *P. palustris* и *P. nemoralis*, показали существенное варьирование в популяциях, представляет интерес проследить возможные закономерности комбинаций состояний этих признаков, из которых один бинарный, а второй представлен

по меньшей мере тремя состояниями. Поскольку у слабо развитых особей *P. palustris* длина язычка может не превышать полутора мм, и в ключах указывается изменчивость длины язычка по меньшей мере от 1,5 до 3,5 мм (Edmondson, 1980; Krylov, 1928; Tzvelev, 1976), особи с язычком более 1,5 мм и более 2 мм мы объединяем в одну группу. Таким образом, в потомстве *P. palustris* и *P. nemoralis* возможно 6 комбинаций состояний родительских признаков, причем только 2 из них соответствуют описанным видам. Учет распределения комбинаций показал, что в исследованных популяциях с разной частотой встречались все 6 возможных морфотипов. При этом среди пяти исследованных не было обнаружено ни одной популяции, где бы встречались все 6 морфотипов. По 5 морфотипов было зарегистрировано в популяциях № 2, 3 и 5, в первой популяции – 4 морфотипа и в четвертой популяции – 3 морфотипа.

Среди всех морфотипов наиболее редким оказалась вариант «язычок короче или равен 1 мм, ось колоска голая». Он встретился всего один раз в популяции 3. Чаще всего (59 случаев) встречался морфотип, соответствующий *P. palustris*.

При этом, как видно на графике (рис. 1), в популяциях он распределяется крайне неравномерно, от 10 % в популяции 1, почти до 60 % в популяциях 3 и 4. Практически столько же особей с опушенной осью колоска и длинным (более 1,5 мм) язычком (58 случаев). В популяциях они тоже распределились по-разному: в первой и во второй они преобладают (соответственно, 78,57 и 57,14 %), в четвертой и третьей их доля снижа-

ется, соответственно, до 32,00 и 30,56 %, а в пятой популяции падает до 18,52 %. Морфотипы с «промежуточной» длиной язычка – от одного до полутора мм, как с опушенной, так и с голой осью колоска, представлены во всех популяциях довольно слабо: в первой, второй и третьей их количество колеблется от 1 до 2, в пятой было отмечено по 4 того и другого типа, а в четвертой популяции они отсутствовали вообще.

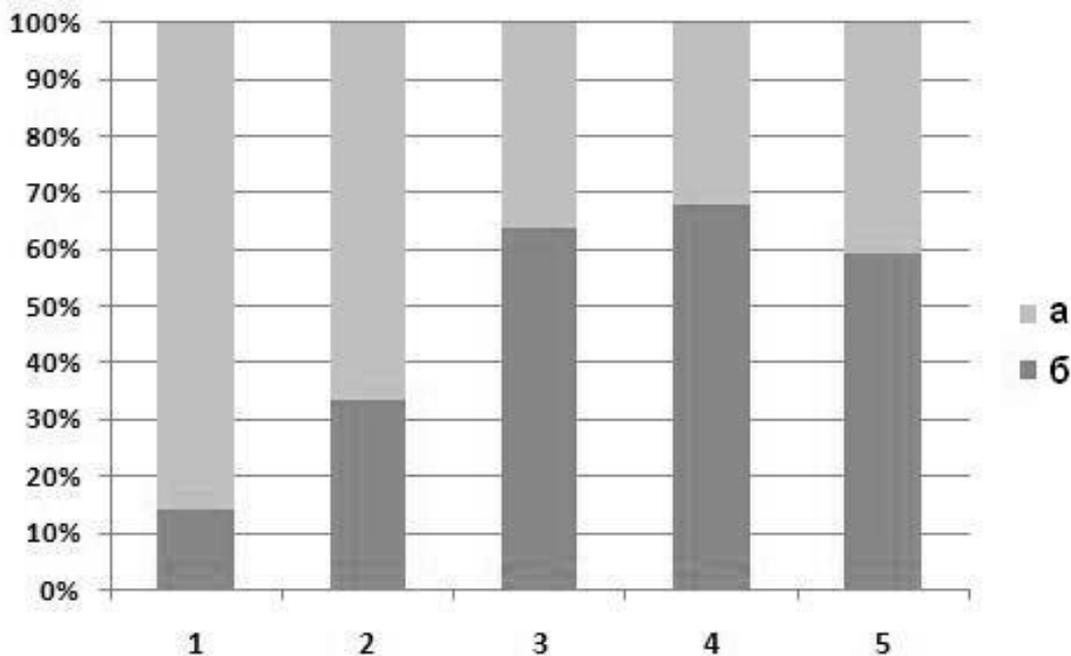


Рис. 2. Изменчивость характера поверхности оси колоска в уральских популяциях *Poa palustris* и *P. nemoralis*: а – ось колоска опушенная; б – ось колоска голая. 1–5 – №№ популяций (см. табл. 1).

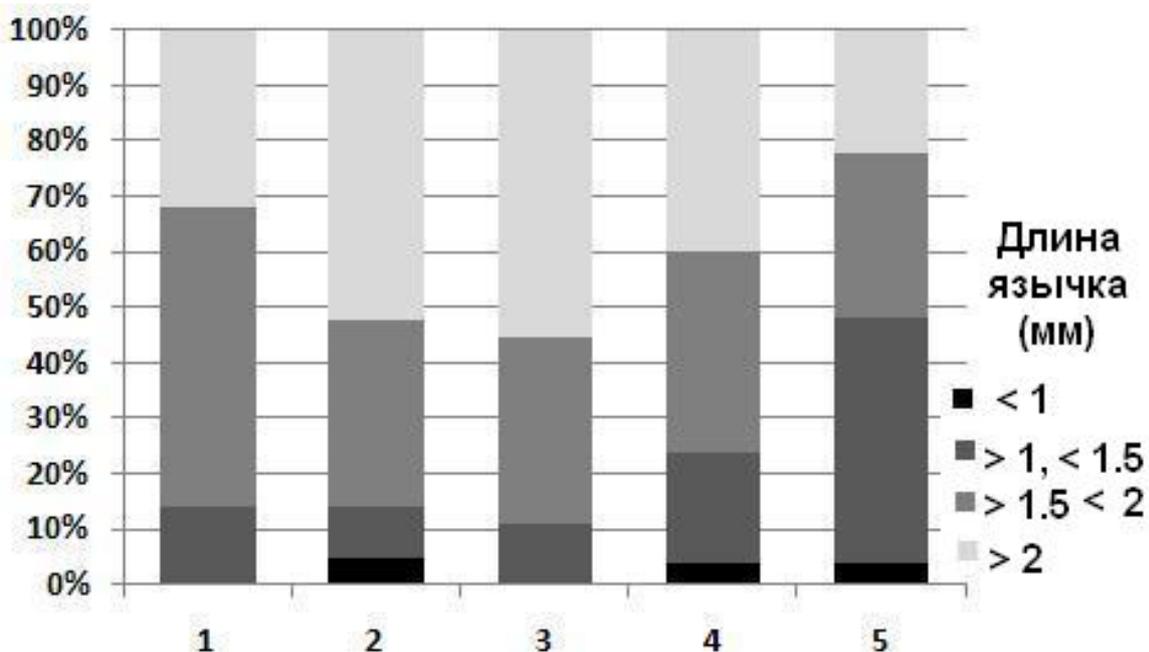


Рис. 3. Изменчивость длины язычка в уральских популяциях *Poa palustris* и *P. nemoralis*. 1–5 – №№ популяций (см. табл. 1).

В секции *Stenopoa* обычно большое внимание уделяется такому признаку, как наличие или отсутствие пучка волосков на каллусе нижней цветковой чешуи. Исследование изменчивости этого признака в среднеуральских популяциях *P. palustris* и *P. nemoralis* выявило его высокую стабильность: только в одной, третьей, популяции было обнаружено 2 образца с голым каллусом. У остальных ста тридцати пяти растений пучок было нормально развит.

При предварительном просмотре материала было обнаружено, что часть особей имеет темно-окрашенные, почти черные, узлы, а часть –

обычного зеленого цвета. Поверхность под узлами у некоторых особей была покрыта шипиками, иногда довольно длинными. Поскольку именно качественные признаки чаще всего являются маркерами генетических линий и указывают на близкое родство организмов, в популяциях была исследована их изменчивость. Исследование не выявило закономерностей в распределении этих морф. Все они в разной мере представлены во всех популяциях (рис. 4, 5), и только первая заметно отличалась от остальных абсолютным преобладанием особей с темно окрашенными узлами.

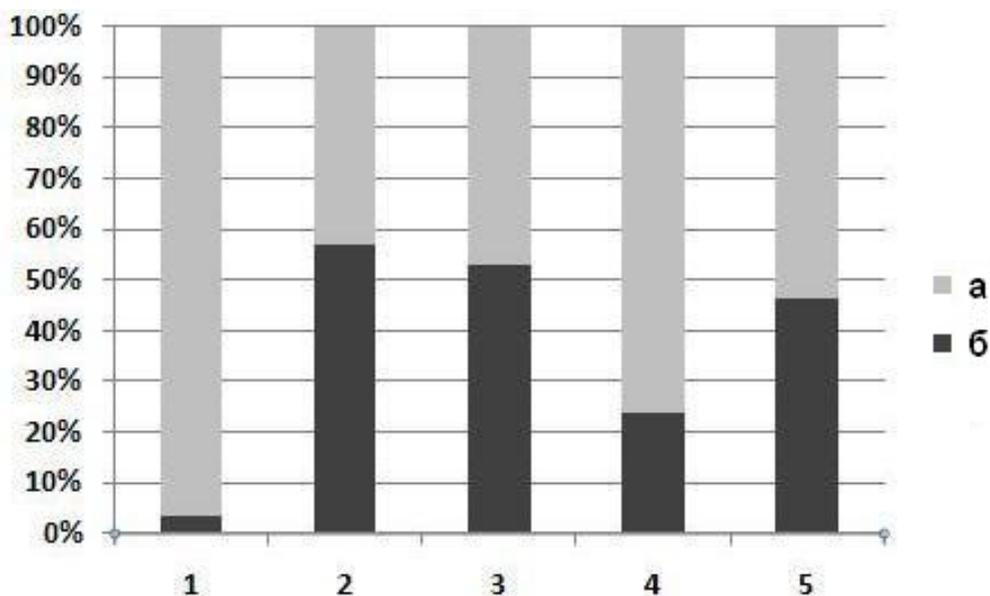


Рис. 4. Изменчивость окраски узлов в уральских популяциях *Poa palustris* и *P. nemoralis*: а – темно окрашенные; б – зеленые. 1–5 – №№ популяций (см. табл. 1).

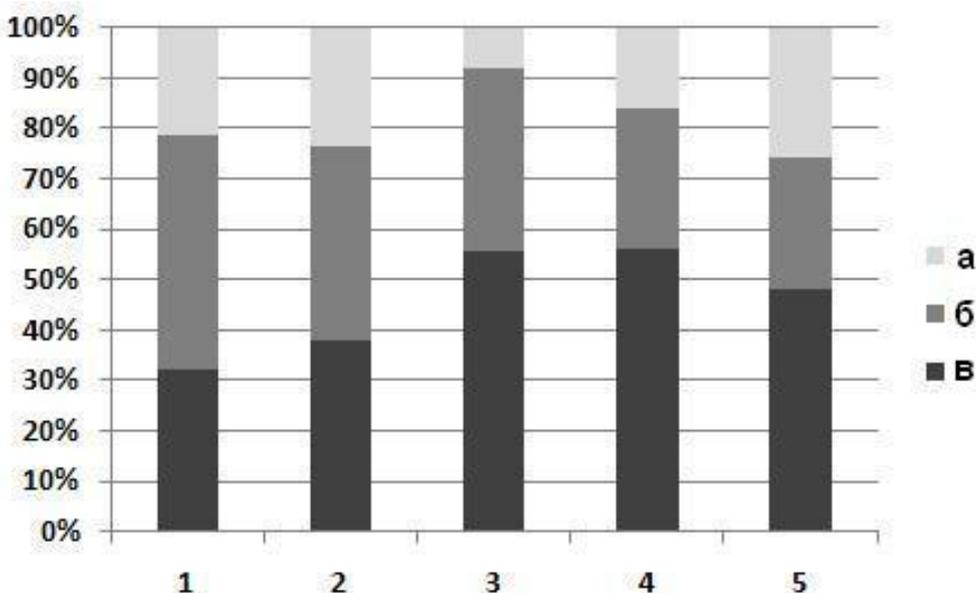


Рис. 5. Изменчивость характера поверхности стебля под узлами в уральских популяциях *Poa palustris* и *P. nemoralis*: а – с густыми и (или) длинными шипиками; б – с короткими и редкими шипиками; в – голые. 1–5 – №№ популяций (см. табл. 1).

Для того, чтобы получить более полную картину морфологического сходства и различия, данные были обработаны методом главных компонент (МГК) и дискриминантного (канонического) анализа. В координатах I и II ГК все данные представляют собой единый массив, что обусловлено существенным перекрыванием полей всех пяти популяций, включенных в анализ (рис. 6). Тем не менее, заметна частичная изоляция и больший разброс объектов, принадлежащих первой и второй популяциям. Это может свидетельствовать об их большей дифференциации и высокой изменчивости. При этом первая и вторая популяции изолированы друг от друга, а области рассеяния объектов популяций 3, 4 и 5, практически перекрываясь, служат связующим звеном между первой и второй. График рассеяния показывает, что все 5 популяций практически не различаются по I ГК, за исключением, может быть, только пятой популяции, область которой несколько смещена вправо вдоль оси абсцисс.

Полученный разброс объектов был в основном обусловлен такими признаками, как V9, V12, V1, V3, V4, (коэффициенты корреляции с ГК I, соответственно, равны 0,88, 0,87, -0,82, -0,68, -0,67) и V18, V20, V17 (коэффициенты корреляции с ГК II, соответственно, равны 0,76, 0,75, 0,65). При этом ГК I, отражает, главным образом, вегетативные признаки, а ГК II – признаки цветка и колоска.

Для изучения взаимоотношений объектов с перекрывающейся у близких видов изменчивостью используется дискриминантный анализ. Он позволяет сгруппировать множество объектов, характеризующихся набором скоррелированных входных характеристик, в несколько групп. В результате такой дискриминации в одной группе оказываются объекты, наиболее близкие по своим морфологическим признакам, тогда как межгрупповые отличия устанавливаются максимальными (Leonov, 1990). Максимальный вес при этом получают признаки с наибольшей меж-

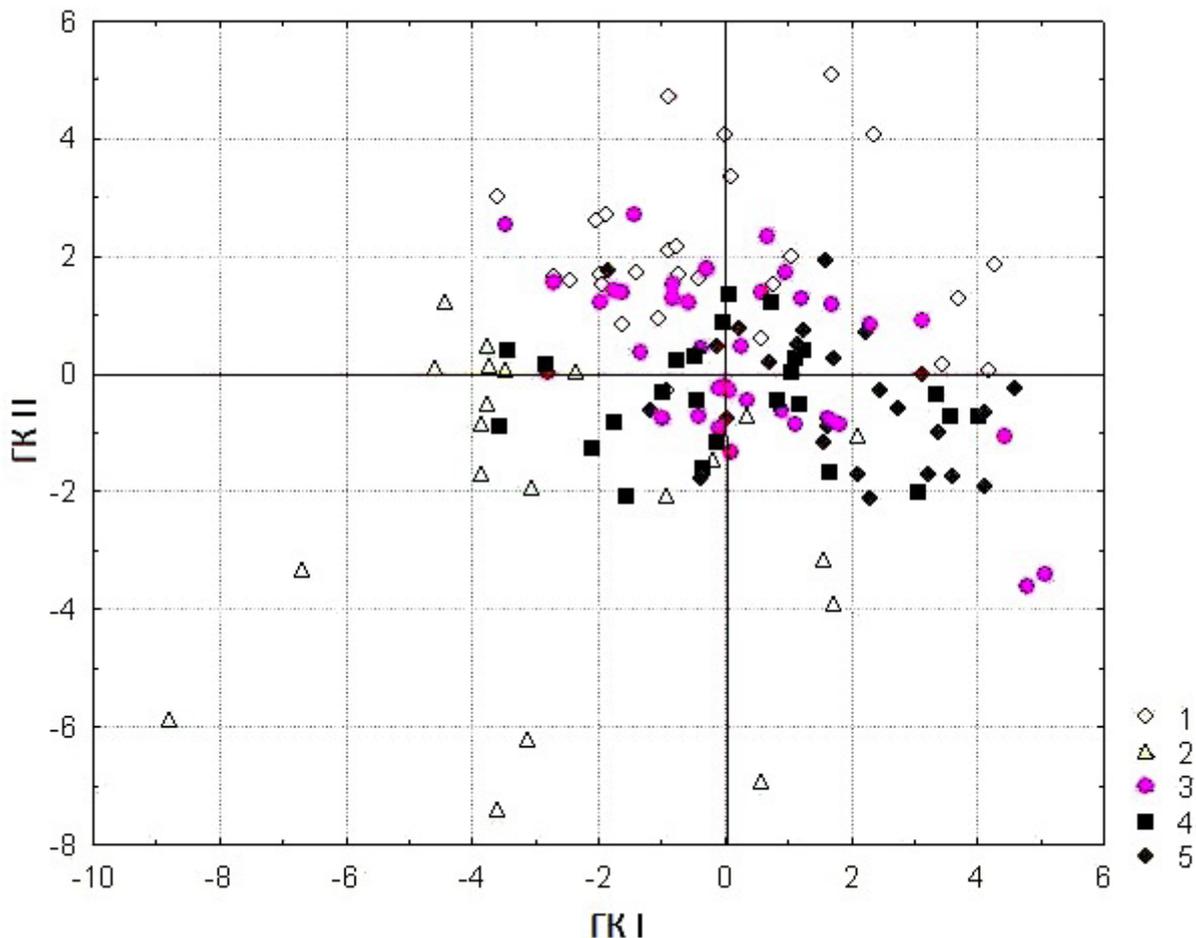


Рис. 6. Проекция объектов уральских популяций *P. palustris* × *nemoralis* ( $n = 137$ ) в осях I (23,26 % изменчивости) и II (15,06 %) главных компонент. 1–5 – №№ популяций (см. табл. 1).

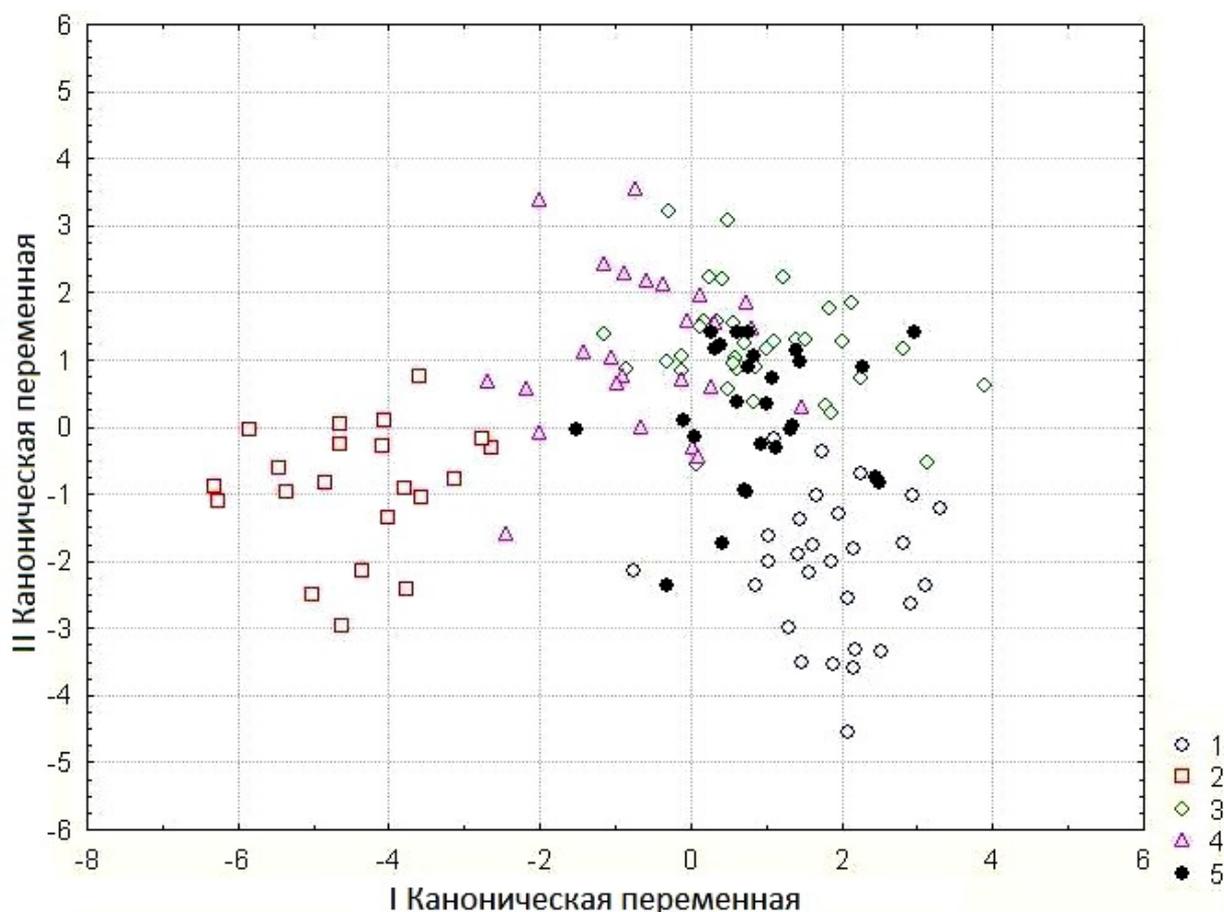


Рис. 7. Проекция объектов уральских популяций *Poa palustris* × *nemoralis* ( $n = 137$ ) в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа. 1–5 – №№ популяций (см. табл. 1).

групповой дисперсией и минимальной внутригрупповой.

Проведенный дискриминантный анализ подтвердил высокую морфологическую изоляцию второй и первой популяций, а также некоторую обособленность популяций 3 и 4 (табл. 2). Полученное распределение объектов в координатах I и II канонических переменных было обусловлено главным образом вегетативными признаками V9, V6, V4 по I канонической переменной (стандартизированные коэффициенты, соответственно, равны  $-0,80$ ,  $0,75$ ,  $-0,70$ ), и генеративными V13, и V19 – по второй (стандартизированные коэффициенты, соответственно, равны  $0,76$ , и  $-0,68$ ). На графике (рис. 7) заметна некоторая закономерность в распределении объектов популяций 3, 4 и 5. Четвертая популяция обнаруживает некоторую близость ко второй популяции, в то время как третья – к первой, отличаясь от нее по второй канонической оси; пятая популяция связывает третью и четвертую, являясь как бы промежуточной между ними, но все же находясь

ближе к третьей, отличаясь от четвертой по первой канонической оси, обусловленной главным образом признаками общего габитуса. Различия между третьей и четвертой популяциями наблюдаются в основном по первой канонической оси, также как и между первой и второй, но у последней пары различия более глубокие.

Полученное распределение нельзя объяснить только пространственной разобщенностью популяций, хотя первая и вторая популяции действительно наиболее удалены друг от друга географически. Наиболее близкими географически являются популяции 2 и 4, но, судя по графику, они различаются и по первой, и по второй каноническим переменным. Наиболее близка ко второй популяция 4, которая географически располагается между популяциями 1 и 5.

Многомерные анализы подтвердили морфологическую разнородность среднеуральских гибридогенных популяций *Poa palustris* × *nemoralis*. Поскольку Средний Урал и Западная Сибирь, хотя и расположены в пределах одной Североев-

Таблица 2

Результат дискриминантного анализа уральских популяций *Poa palustris* × *nemoralis*

Группы	Соответствие, %	1	2	3	4	5
1	96,43	27	0	0	0	1
2	100,00	0	21	0	0	0
3	88,89	1	0	32	3	0
4	88,00	0	0	1	22	2
5	74,07	2	0	4	1	20
Общая	89,05	30	21	37	26	23

Примечание. В колонках предварительная классификация (№№ популяций), в рядах – наблюдаемая (результат переклассификации).

ропейско-Уралосибирской провинции, относятся к разным подпровинциям, это может отразиться и на морфологической структуре гибридогенных популяций. Для выявления возможных различий между сибирской и среднеуральской группами популяций *P. palustris* × *nemoralis* был проведен их сравнительно-морфологический анализ, в который помимо пяти уральских популяций было включено 7 западно-сибирских (табл. 1).

Проведенный анализ по МГК показал, что все включенные в анализ популяции представляют собой единый массив, который при внимательном рассмотрении подразделяется на несколько перекрывающихся друг друга полей (рис. 8). При этом сибирские популяции сосредоточены главным образом в верхней части массива, а уральские – в нижней. Такое распределение объектов было обусловлено главным образом, такими признаками, как длина метелки, общая высота растения, длина наиболее длинной веточки метелки с одной стороны, и длина нижней колосковой чешуи, длина нижней цветковой чешуи, длина верхней колосковой чешуи с другой (табл. 3).

Для проверки гипотезы о морфологическом различии сибирской и уральской групп популяций был предпринят дискриминантный анализ. Для этого уральские и сибирские популяции были объединены, и для сравнения в анализ была включена «чистая» популяция *P. nemoralis* из Краснодарского края. Проведенный анализ подтвердил морфологические различия между уральской и сибирской группами гибридогенных популяций *P. palustris* × *nemoralis* и их отличия от «чистой» *P. nemoralis* на высоком уровне (рис. 9). Общее соответствие предварительной и наблюдаемой классификации оказалось 98,24 %, уральской группы популяций – 99,55 %, сибирской – 96,62 %, и 100 % эталонной популяции *P. nemoralis* из Краснодарского края. Главными признаками, которые внесли наибольший вклад в такое распределение, оказались ширина нижней цветковой чешуи, число цветков в колоске, длина листовая пластинка верхнего листа по первой канонической переменной, и длина верхнего междоузлия, расстояние от основания до верхнего узла и длина язычка верхнего листа.

Таблица 3

Коэффициенты корреляции значений морфологических признаков с I и II главными компонентами при анализе уральских и сибирских популяций *Poa palustris* и *P. nemoralis* по МГК (n = 359)

Признаки	ГК I	ГК II
V1	-0,79	
V5	-0,69	
V6	-0,65	
V7	-0,66	
V9	-0,85	
V10	-0,72	
V12	-0,75	
V16		0,61
V18		0,72
V20		0,69
V21		0,65
Доля общей изменчивости	31,58 %	17,29 %

Примечание. Значения коэффициентов, составляющие менее 0.6, не указаны. Значения признаков V1 – V23 указаны в тексте.

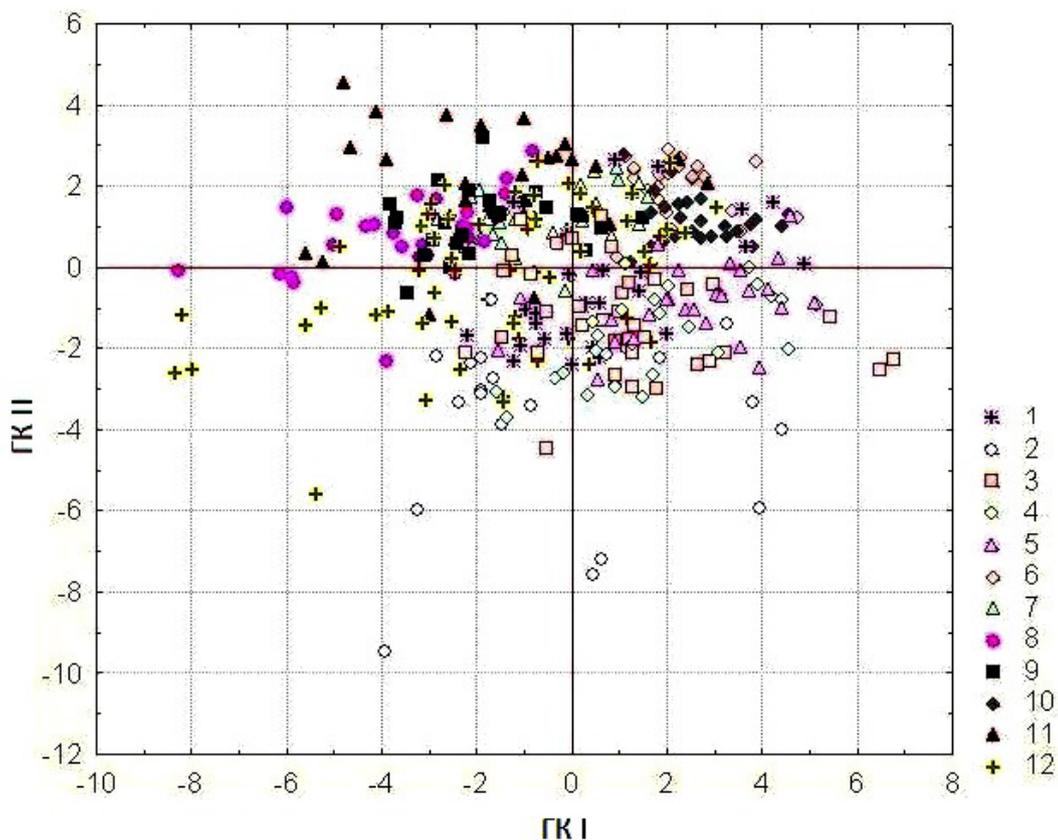


Рис. 8. Проекция объектов уральских и сибирских популяций *Poa palustris* и *P. nemoralis* в осях I (ось абсцисс) и II (ось ординат) главных компонент. 1–12 – №№ популяций (см. табл. 1).

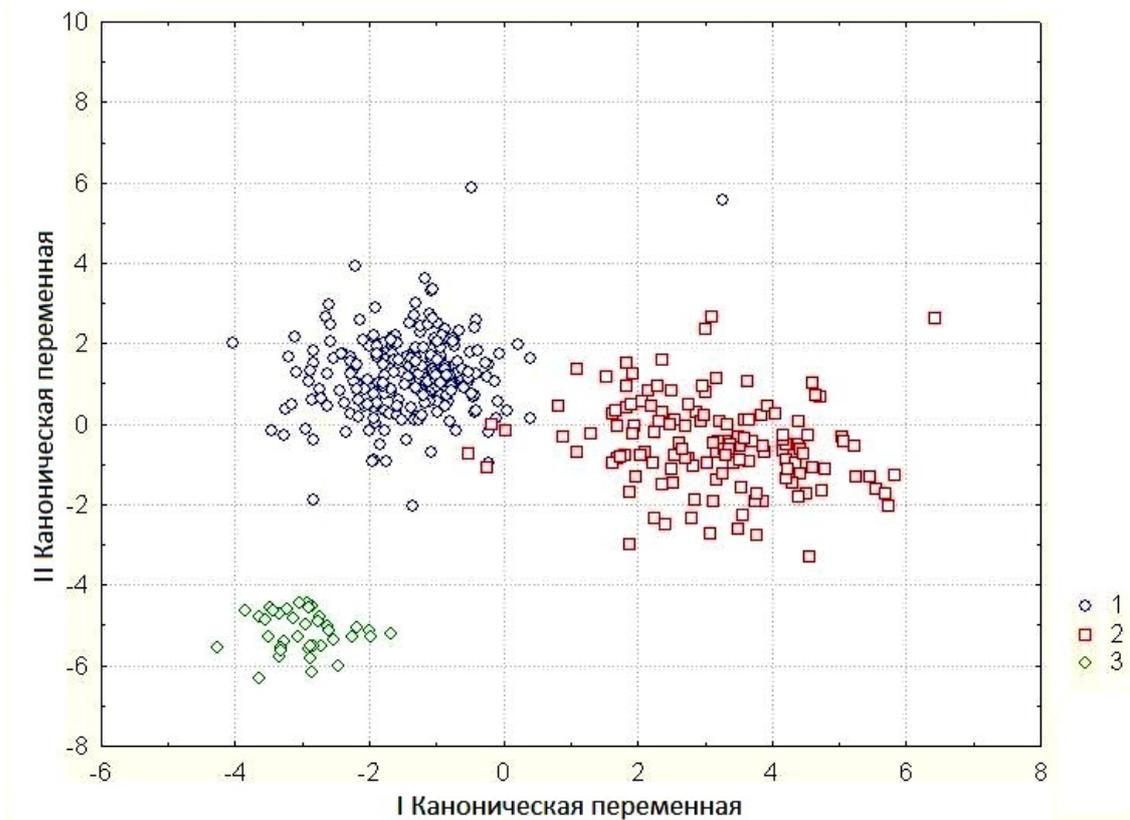


Рис. 9. Проекция объектов сибирских и уральских популяций *P. palustris* × *nemoralis* и эталонной популяции *P. nemoralis* из Краснодарского края в осях I и II канонических переменных, полученных в результате дискриминантного анализа: 1 – сибирские; 2 – уральские; 3 – из Краснодарского края.

Исследование распределения качественных признаков в популяциях и сравнительно-морфологическое изучение популяций *P. palustris* и *P. nemoralis* позволили выявить высокую степень как внутривидовой, так и межвидовой изменчивости основных морфологических признаков в этих популяциях. Все 5 исследованных популяций содержали помимо особей, относящихся к *P. palustris* и (или) *P. nemoralis*, образцы, сочетающие признаки этих предположительно родительских видов. Проведенный анализ позволяет предполагать гибридную природу всех исследованных популяций и широкое развитие этих процессов на территории Урала, так же как на северо-востоке европейской части России и в Сибири, где имеет место образование надвидовых структур – сложных гибридогенных комплексов. Как МГК, так и дискриминантный анализ подтверждают отличия уральских гибри-

догенных популяций *P. palustris* × *nemoralis* от сибирских, и, возможно, от европейских.

Для подтверждения высказанной гипотезы требуется ее проверка альтернативными методами. Наиболее подходящими для этой цели представляются такие виды молекулярно-генетического анализа как ISSR и AFLP.

#### Благодарности

Авторы благодарят кураторов ALTB, LE, MW, NS, NSK и ТК за предоставленную возможность работы с коллекциями, д. б. н. Н. Н. Лашинского (мл.) за организацию полевых исследований в Новосибирской области.

Исследования были проведены при финансовой поддержке грантов РФФИ (№ 13-04 01715А, 12-04-90723-моб\_ст и 15-34-20513-мол\_а\_вед) и научным фондом Д. И. Менделеева Томского государственного университета.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Edmondson R. J.** Poa L. // Flora Europaea. – Cambridge, 1980. – Vol. 5. – P. 159–167.
- 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. – URL: <http://sweetgum.nybg.org/ih>. accessed 12 July 2010.
- Kamelin R. V.** Plants world. Flora // Russian encyclopedia. – Moscow: BRE, 2005. – P. 84–88 [In Russian]. (**Камелин Р. В.** Растительный мир. Флора // Российская энциклопедия, – М.: Изд-во БРЭ, 2005. – С. 84–88).
- Krylov P. N.** Flora of West Siberia. – Tomsk, 1928. – Vol. 2. – P. 137–385 [In Russian]. (**Крылов П. Н.** Флора Западной Сибири. – Томск, 1928. – Т. 2. – С. 137–385).
- Leonov V. P.** Processing of experimental data using programmed microcalculator (Applied statistic on BZ-34, MK-54, MK-61). – Tomsk: Editio Tomsk State University, 1990. – 376 p. [In Russian]. (**Леонов В. П.** Обработка экспериментальных данных на программируемых микрокалькуляторах (Прикладная статистика на БЗ-34, МК-54, МК-61). – Томск: Изд-во Том. ун-та, 1990. – 376 с.).
- Manual of vascular plants of Middle Ural / Gorchakovskiy P. L., Shurova E. A., Knyazev M. S. et al. – Moscow: Nauka, 1994. – 525 p. [In Russian]. (Определитель сосудистых растений Среднего Урала / Горчаковский П. Л., Шурова Е. А., Князев М. С. и др. – М.: Наука, 1994. – 525 с.).
- Olonova M. V.** Chorological study of taxonomical structure of bluegrasses (*Poa* L.) of section *Stenopoa* in Siberia. Bot. Zhurn., 1993. – Vol. 78, № 9. – P. 50–59 [In Russian]. (**Олонова М. В.** Хорологическое изучение таксономической структуры мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* Dum. в Сибири. – Т. 78, № 9. – Бот. журн, 1993. – С. 50–59).
- Olonova M. V.** Population research of hybridogenous complexes *Poa palustris* L. – *P. nemoralis* L. – *P. urssulensis* Trin on the South of West Siberia // Botanical research of Siberia and Kazakhstan [Botanicheskiye issledovaniya Sibiri i Kazakhstana]. – Barnaul, 2001. – Iss. 7. – P. 13–33 [In Russian]. (**Олонова М. В.** Популяционное исследование гибридогенных комплексов *Poa palustris* L. – *P. nemoralis* L. – *P. urssulensis* Trin. на юге Западной Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. – Барнаул, 2001. – Вып. 7. – С. 13–33).
- Ovesnov S. A.** Flora of Perm oblast and its analysis. Thesis ... SciD. – St. Petersburg, 1998. – 620 p. [In Russian] (**Овеснов С. А.** Флора Пермской области и ее анализ: Дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 1998. – 620 с.).
- Probatova N. S.** Chromosome numbers in Poaceae and their importance for taxonomy, phylogeny, phytogeography (the Russian Far East) // V. L. Komarov Memorial Lectures [Komarovskiy chteniya]. – Vladivostok, 2007. – Iss. 55. – P. 9–103 [In Russian]. (**Пробатова Н. С.** Хромосомные числа в семействе Poaceae и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. – Владивосток, 2007. – Вып. 55. – С. 9–103).
- StatSoft Inc., STATISTICA (data analysis software system). 2006. Version 7. – URL: [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com). Дата обращения 10.10.2015.
- Tzvelev N. N.** On the importance of hybridization processes in the evolution of grasses (Poaceae) // The history of flora and vegetation of Eurasia. – Leningrad, 1972. – P. 5–16 [In Russian]. (**Цвелев Н. Н.** О значении гибриди-

---

ционных процессов в эволюции злаков (Poaceae) // История флоры и растительности Евразии. – Л., 1972. – С. 5–16).

**Tzvelev N. N.** On the genus bluegrass (*Poa* L.) in the USSR. // *Novosti sist. vyssh. rast.*, 1974. – Vol. 11. – P. 24–41 [In Russian]. (**Цвелев Н. Н.** О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // *Новости сист. высш. раст.*, 1974. – Т. 11. – С. 24–41).

**Tzvelev N. N.** Grasses of USSR. – Leningrad: Nauka, 1976. – 788 p. [In Russian]. (**Цвелев Н. Н.** Злаки СССР. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.).

**Tzvelev N. N.** On species of the genus *Poa* L., section *Stenopoa* Dumort. (Poaceae) in the Eastern Europe // *Novosti sist. vyssh. rast.*, 2009. – Vol. 41 – P. 18–53 [In Russian]. (**Цвелев Н. Н.** О видах секции *Stenopoa* Dumort. рода мятлик (*Poa* L., Poaceae) в Восточной Европе // *Новости сист. высш. раст.*, 2009. – Т. 41. – С. 18–53).

**Zhu G. H., Liu L., Soreng R. J., Oloнова M.** *Poa* L. // *Flora of China.* – Beijing: Science Press & St.-Louis: MBG Press, 2006. – Vol. 22. – P. 257–309.