

М.В. Олонова

Биологический институт Томского государственного университета (г. Томск)

**К ИЗУЧЕНИЮ ПОДСЕКЦИИ *MALACANTHAE* (ROSHEV.) PROBAT.  
РОДА *POA* L. (*POACEAE*)**

**Аннотация.** Подсекция *Malacanthae* (*Poa* L.) на территории Евразии представлена 25 видами. Выделяется 3 современных центра видового разнообразия подсекции *Malacanthae*: европейский, центральноазиатский и тихоокеанский. Последний является наиболее многовидовым и насчитывает 12 видов. Предполагается, что часть видов этого центра – *P. arctica*, *P. lanata*, *P. macrocalyx* Trautv. et Mey. через Берингский мост проникли в Северную Америку. Для удовлетворительного решения вопросов филогении и филогеографии подсекции *Malacanthae* требуется проведение исследований на молекулярном уровне.

**Ключевые слова:** злаки; *Poa* L.; Сибирь; биоразнообразие; биогеография.

Род *Poa* – один из крупнейших и наиболее полиморфных родов злаков, виды которого распространены на всех континентах, но приурочены, в основном, к районам с холодным и умеренным климатом. Многие виды мятлика играют важную фитоценотическую роль и имеют хозяйственное значение, прежде всего как ценнейшие кормовые травы, а также как газонные и декоративные растения. Род традиционно считается трудным для таксономического исследования из-за большого разнообразия и значительного полиморфизма, обусловленного склонностью к гибридизации и апомиксису.

Подсекция *Malacanthae* (Roshev.) Probat., куда входит около 25 преимущественно горных видов (подвидов), является одной из наиболее интересных групп мятликов. Вместе с тем значительный полиморфизм, высокая межпопуляционная и внутривидовая изменчивость делают эту группу одной из наиболее сложных в систематическом отношении.

Изучение этой группы представляет особый интерес, поскольку морфологически она наиболее близка к предполагаемым предкам, и в то же время представлена многими высокополиплоидными видами [1–3]. Несмотря на естественность этой группы, до настоящего времени нет единого мнения об ее таксономическом ранге: в одних системах подсекция *Malacanthae* рассматривается в пределах типовой секции на правах подсекции, в других не выделяется вообще.

В наиболее детально проработанной системе, предложенной в начале века Ашерсоном и Гребнером для европейских видов рода [4], *Poa cenisia* All. и *P. arctica* R.Br., относящиеся в настоящее время к подсекции *Malacanthae*, были помещены в секцию *Cenisia*.

Оригинальную классификацию огромной группы мятликов, произрастающей на территории СССР, предложил Р.Ю. Рожевиц [5]. Он отказался от

секционного деления и объединил все мятлики, отмеченные к тому времени на территории СССР, в 16 рядов. В результате представители подсекции *Malacanthae* вошли в состав трех рядов. Мятлики родства *P. malacantha* Kom. образовали ряд *Malacanthae* Roshev., часть видов подсекции вошли в ряд *Arctica* Roshev., а *P. dschungarica* Roshev., *P. hissarica* Roshev. и *P. lipskyi* Roshev. – в ряд *Dshungaricae* Roshev.

Позднее Н.Н. Цвелев [6] разработал новую систему секционного подразделения *Poa* с учетом признаков, ранее принятых для классификации Дюмортье, Ашерсоном и Гребнером, Хиландером, Наннфельдом и другими зарубежными ботаниками. Эта система была использована им при обработке рода *Poa* для Арктической флоры СССР и в дальнейшем усовершенствовалась [1, 2, 6]. Различая внутри типовой секции 4 подсекции, Н.Н. Цвелев поместил виды родства *P. malacantha* в типовую подсекцию.

Н.С. Пробатова [7] выделила внутри типовой секции подсекцию *Glareosae* (Stapf.) Probat., соответствующую ряду *Malacanthae* Рожевица. Позднее она была названа ею *Malacanthae* [3]. В последней систематической обработке рода, сделанной американскими исследователями L. Gillespie, A. Archambault и R. Soreng [8], ни секция, ни подсекция *Malacanthae* не указываются, тем не менее исследования показывают, что эта группа дифференцирована достаточно хорошо и выделение подсекции *Malacanthae* представляется вполне оправданным [9].

Несмотря на то, что подсекция *Malacanthae* представляется вполне естественной, на побережье Тихого океана Н.С. Пробатовой [3, 10] неоднократно описывались виды, сочетающие признаки как секции *Malacanthae*, так и *Stenopoa*, а в 2006 г. ею была описана гибридогенная секция *Poastena* Probat. [10]. Таким образом, *P. tolmatzchevi* Roshev., *P. almasovii* Holub, *P. trivialiformis* Kom., *P. kamczatensis* Probat., *P. magadanensis* Probat., входившие ранее в подсекцию *Malacanthae*, после описания Н.С. Пробатовой гибридогенной секции *Poastena*, должны теперь рассматриваться в рамках этой новой секции.

Н.Н. Цвелев [6], рассматривавший ранее *Malacanthae* в ранге подсекции, считает ее представителей по признакам генеративной сферы более примитивными по сравнению с видами типовой подсекции и более приближенной к предковому типу. Т.И. Серебрякова [11] указывает и на большую примитивность этих видов в отношении побегообразования, и на большое сходство жизненной формы этих видов с жизненной формой представителей рода *Arctopoa*, который считается одним из возможных предков типовой секции.

Согласно многочисленным литературным данным о распространении видов *Poa*, приведенных в работах Стоянова и Стефанова [12], Hulten [13, 14], Цвелева [1, 2, 6, 15], Meusel с соавт. [16], Edmondson [17] и Пробатовой [18], а также в последней обработке рода для «Флоры Китая» [19], на территории Евразии выделяется 3 современных центра видového разнообразия подсекции (рис. 1). Европейский центр включает карпатский вид *P. deylii* Chrtek et Jiras. и политипический вид *P. cenisia* All., типовой подвид которой распространен в Альпах, subsp. *sardoa* – в Альпах и Пиренеях, а subsp. *contracta* Nyar – в Карпатах, на Балканах и на Крите. Центральноазиатский центр объединяет *P. lipskyi* Roshev., *P. dschungarica* Roshev., *P. hissarica* Roshev. ex Ovcz. и *P. qinghaiensis* Soreng et Zhu.

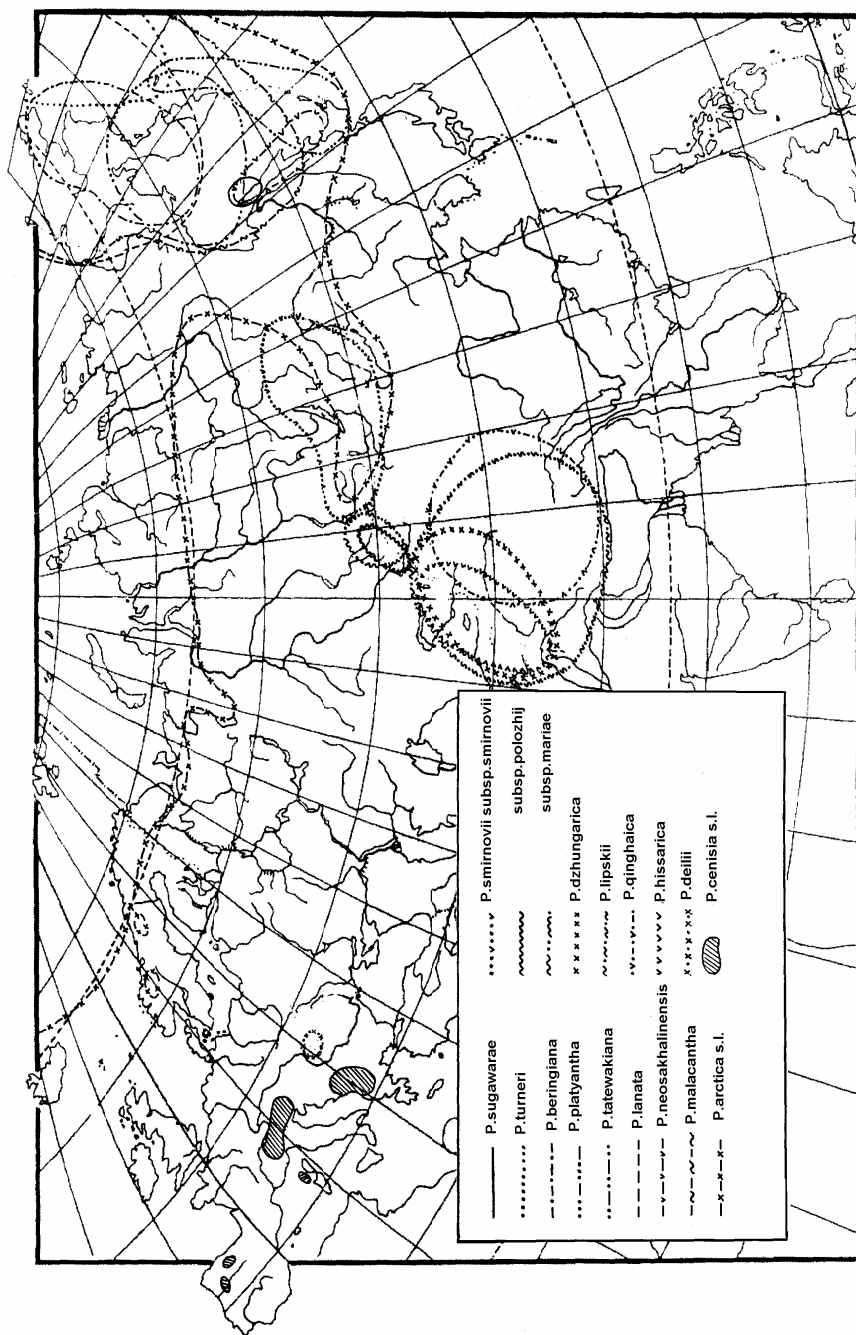


Рис. 1. Распространение видов секции *Malacanthae* на территории Евразии

Третий, и наиболее многовидовой центр, насчитывающий 12 видов, находится на северо-востоке континента, на тихоокеанском побережье Евразии. Часть видов этого центра – *P. arctica*, *P. lanata*, *P. macrocalyx* Trautv. et Mey. – через Берингийский мост проникли в Северную Америку [20].

В Сибири произрастает 6 видов (подвидов) этой подсекции: *P. lanata* Scribn. et Merr., политипический *P. smirnovii* Roshev.: типовой подвид, subsp. *mariae* (Reverd.) Tzvel. и subsp. *polozhij* Reviakina, кроме того, *P. arctica* R.Br. и *P. lindebergii*. Наиболее древним из них, по-видимому, является *P. lanata*. Об этом говорят и морфологическое строение, и ареал, и наличие рас с относительно низкими хромосомными числами  $-2n=42$  [21, 22]. Этот североамерикано-дальневосточный вид тесно связан с видом более позднего происхождения, циркумполярным *P. arctica*.

*Poa arctica*, имеющая более мелкие колоски, считается более эволюционно продвинутой, чем крупноколосковая *P. lanata*. Р.Ю. Рожевиц [23] считал *P. arctica* древнеарктическим и отчасти арктоальпийским элементом, обособившимся в доледниковое время в Северо-Восточной Азии, оттуда проникшим собственно в Арктику и в высокогорные районы Восточной Азии. К началу периода наибольшего оледенения ареал этого вида, по мнению Р.Ю. Рожевица, уже занимал большую часть неоледеневающей области азиатской Арктики, на западе доходя до Таймыра, а на востоке – через северную часть Берингии – в Северную Америку и распространяясь по Охотскому побережью и горам Северо-Восточной Азии до Прибайкалья. В западную часть арктической Сибири и в арктическую Европу этот вид, по мнению Р.Ю. Рожевица, проник уже после максимального оледенения Евразии, так как в противном случае он был бы обнаружен в высокогорьях Средней Европы или хотя бы на Урале. Н.Н. Цвелев [6] считает *P. arctica* высокоарктическим производным крупноколосковых дальневосточных видов родства *P. malacantha* Kom. Тем не менее, несмотря на относительную архаичность облика видов этой группы, не представляется возможным считать какой-либо из этих видов непосредственным предком, давшим начало этой ветви развития.

Другая – южносибирская ветвь секции – представлена *P. smirnovii* s.l., распространенным как в Якутии, так и в горах Южной Сибири. Морфологически этот вид ближе к приморским видам родства *Malacanthae*, однако его тесная связь с *P. arctica* несомненна. Изучение этого вида на популяционном уровне показало достаточно высокую изменчивость, особенно на северо-востоке Якутии, где нередки популяции, переходные к *P. arctica*, с более мелкими колосками, узкими листьями, длинными тонкими корневищами. В последние годы Н.С. Пробатова [10] описала еще один дальневосточный вид этой секции, а R. Soreng – из Центральной Азии [18].

Исследование видов подсекции *Malacanthae* позволяет предположить ее доплейстоценовое гибридное происхождение. Можно было бы предположить, что эта группа произошла в горах Центральной Азии и прилегающих к ним горных массивах южной Сибири, где находится один из центров разнообразия рода *Arctopoa*, одного из предполагаемых родительских родов подсекции. Тем не менее детальные исследования хромосомных чисел дальневосточных мятликов, проведенные Н.С. Пробатовой с соавт. [17, 24 и др.], сви-

детельствуют в пользу пацифического происхождения подсекции. Помимо большого числа видов подсекции, именно на Дальнем Востоке Н.С. Пробатова был обнаружен тетраплоидный *P. sugawarae* Ohwi, что совершенно не характерно для подсекции, для представителей которой характерны высокополиплоидные виды. При этом Н.С. Пробатова [18] отмечает у *P. sugawarae* морфологические признаки, свидетельствующие об обособленном положении этого вида в подсекции и, возможно, о его древности. Центральназиатский центр, вероятно, является вторичным, тем не менее у широко распространенного в Сибири *P. smirnovii* s.l. также были найдены относительно низкохромосомные – гексаплоидные – расы. Возникнув в континентальных горах, этот вид мог достигнуть тихоокеанского побережья и послужить там родоначальником приморской группы относительно примитивных мятликов, морфологически сходных с *P. malacantha*. Относительно низкохромосомные расы этого вида, продвинувшиеся на северо-восток континента, могли, вероятно, дать начало более специализированному и эволюционно продвинутому виду *P. arctica*. Этот вид, в свою очередь, мог послужить родоначальником множества различных хромосомных рас, гибридизировавших между собой и стабилизовавшихся различными путями. В настоящее время известны многочисленные гибриды между *P. arctica* и другими видами секции. Очевидно, что для удовлетворительного решения вопросов филогении и филогеографии требуется проведение исследований на молекулярном уровне.

### Литература

1. Цвелев Н.Н. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Новости сист. высших раст. 1974б. Т. 11. С. 24–41.
2. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
3. Пробатова Н.С. Семейство Мятликовые, или Злаки // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1985. Т. 1. С. 89–382.
4. Ascherson P., Graebner P. Synopsis der Mitteleuropaschen Flora. Leipzig, 1900. B. 2. S. 386–437.
5. Розжевиц Р.Ю. Мятлик – *Poa* L. // Флора СССР. Л., 1934. Т. 2. С. 366–426.
6. Цвелев Н.Н. *Poa* L. – мятлик // Арктическая флора СССР. М.; Л., 1964. Вып. 2. С. 112–162.
7. Пробатова Н.С. К вопросу о системе рода мятлик (*Poa* L.) в связи с изучением его дальневосточных представителей // Комаровские чтения. Владивосток, 1968. Вып. 15–17. С. 117–127.
8. 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.
9. Олонова М.В. Род мятлик (*Poa* L.) во флоре Сибири: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 1999. 32 с.
10. Пробатова Н.С. Род мятлик – *Poa* L. // Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. I–VIII (1985–1996) / Отв. ред. А.Е. Кожевников, Н.С. Пробатова. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 352–367.
11. Серебрякова Т.И. Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. // Проблемы филогении высших растений. М., 1974. С. 116–152.
12. Стоянов Н., Стефанов Б. Флора на България. София: Университетска печатница, 1948. 1362 с.

13. *Hulten E.* Atlas over vaxternas utbredning: Fanerogamen och ormbunksvaxter. Stockholm. 1950. 512 p.
14. *Hulten E.* Atlas of the distribution of the vascular plants in Nowestern Europe. 2 ed. Stockholm, 1971. 515 p.
15. *Цвелев Н.Н.* Злаки // Растения Центральной Азии. Л., 1968. Вып. 4. 246 с.
16. *Meusel H., Jager E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora. Jena, 1965. 583 s. (Text); 285 s. (Karten).
17. *Edmondson J.R.* *Poa* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 159–167.
18. *Пробатова Н.С.* Хромосомные числа в семействе *Poaceae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. 2007. Вып. 55. С. 9–103.
19. *Zhu G.H., Liu L., Soreng R.J., Oloнова М.* *Poa* L. // Flora of China. Beijing; St.-Louis, 2006. Vol. 22. P. 257–309.
20. *Soreng R.J.* Notes on new intraspecific taxa and hybrids in North American *Poa* (*Poaceae*) // Phytologia. 1991. Vol. 71, № 5. P. 390–413.
21. *Петровский В.В., Жукова П.Г.* Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 9. С. 1258–1273.
22. *Юрцев Б.А., Жукова П.Г.* Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 8. С. 1132–1144.
23. *Рожевец П.Ю.* Анализ ареалов некоторых характерных для Арктики злаков // Ареал. М.; Л., 1952. Т. 1. С. 20–25.
24. *Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю., Рудыка Э.Г.* Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток: Дальнаука, 2007. 392 с.

**Olonova Marina V.**

*Biological Institute of Tomsk State University, Tomsk, Russia*

**TOWARDS THE STUDY OF SUBSECTION *MALACANTHAE* (ROSHEV.) PROBAT.,  
GENUS *POA* L. (POACEAE)**

In Eurasia subsection *Malacanthae* (Roshev.) Probat. (*Poa* L.) is represented by 25 species. Three contemporary centers of diversity can be recognized there: European, Central-Asian and Pacifica. The last one is most rich in species and represented by 12 ones. Some species of that center – *P. arctica*, *P. lanata*, *P. macrocalyx* Trautv. et Mey. – are supposed to have passed to N. America via Beringia. For resolving the problems of phylogeny and phylogeography of subsection *Malacanthae* the search on molecular level should be undertaken.

**Key words:** grasses; *Poa* L.; Siberia; biodiversity; biogeography.