

УДК 582.52

## Материалы к изучению высокогорных карликовых мятликов *Poa attenuata* Trin. s.l. секции *Stenopoa* Dumort.

М.В. Олонова\*

Томский государственный университет, Томск, Россия

\*Автор для переписки: [olonova@list.ru](mailto:olonova@list.ru)

**Аннотация.** Представлены результаты популяционно-морфологического исследования тибетской расы *Poa attenuata* Trin. s.l. Исследования изменчивости основных качественных признаков-дискриминаторов (характер поверхности оси колоска, каллуса нижней цветковой чешуи и поверхности нижней цветковой чешуи между жилками) на территории Тибета позволили установить лишь общие тенденции в размещении и преобладании того или иного состояния. Все три признака, включая характер поверхности каллуса нижней цветковой чешуи, проявили изменчивость как в пределах расы, так и внутри популяций. Это ставит под сомнение целесообразность признания видового статуса за *Poa dahurica* Trin. В целом же признаки проявили довольно высокую изменчивость. Полученные данные отражают морфологическое разнообразие, но не дают ответа на вопрос о том, принадлежат сибирская и тибетская раса к одному виду или за время раздельного существования произошли глубокие эволюционные изменения, позволяющие рассматривать их как разные виды.

**Ключевые слова:** популяционная изменчивость, Тибет, *Poa* L., *Stenopoa* Dumort

**Финансовая поддержка:** Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00994).

Эколого-эволюционная группа ксероморфных высокогорных мятликов рода *Poa* L. секции *Stenopoa* Dumort. к которым относят *Poa attenuata* Trin., *P. dahurica* Trin., *P. glauca* Vahl, *P. litvinoviana* Ovcz., *P. koelzii* Bor, *P. lahulensis* Bor, *P. poophagorum* Bor, *P. arnoldii* Melderis, *P. mustangensis* Rajbh., *P. roemeri* Bor, *P. scabriculmis* N.R. Суи и несколько спорных видов, – одна из наиболее таксономически сложных групп рода. Они представлены главным образом карликовыми формами высотой 5–15 см, однако в благоприятных условиях могут достигать 20–25 см. Верхний узел располагается ниже 1/3 стебля, почти при его основании, листовые пластинки узкие, вдоль сложенные, нередко щетиновидные, значительно короче влагалища; метёлка узкая, сжатая, с короткими, прижатыми к оси веточками, хотя во время цветения веточки могут значительно отклоняться от оси. Эта группа, по мнению многих исследователей (Серебрякова / Serebryakova, 1965; Цвелёв / Tzvelev, 1976 и др.), находится на самой

высокой, завершающей ступени эволюции секции, адаптации которой шли по пути ксероморфогеनेза и криоксероморфогеनेза. Большая часть видов этой группы произрастает на территории Средней и Центральной Азии, некоторые виды встречаются в горах Южной Сибири (Цвелёв / Tzvelev, 1976; Олонова / Olonova, 1990; Цвелёв, Пробатова / Tzvelev, Probatova, 2019), в Тибете (Keng, 1959; Liu, 2003; Zhu et al., 2006) и Гималаях (Vor, 1960; Rajbhandari, 1991; Kellogg et al., 2020). Ареалы рассматриваемых видов в целом делятся на два кластера – южносибирский (*Poa attenuata*, *P. dahurica*) и гималайско-тибетский (*P. attenuata*, *P. dahurica*, *P. albertii* Regel, *P. koelzii*, *P. lahulensis*, *P. poophagorum* Vor, *P. mustangensis*, *P. scabriculumis*, *P. roemerii*). Особенно интересно распространение *P. attenuata*, чей дизъюнктивный ареал большинство авторов отмечают как на территории Сибири, так и в Центральной Азии. Образцы *P. attenuata* с голым каллусом нижней цветковой чешуи некоторые авторы рассматривают как *P. dahurica*. Оба вида описаны из гор Южной Сибири.

Просмотр материалов из Тибета показал, что среди образцов, определённых как *Poa attenuata*, значительная часть имела голый каллус нижней цветковой чешуи и могла рассматриваться как *P. dahurica*.

Как известно, флоры Южной Сибири и Центральной Азии претерпели сильнейшие изменения на протяжении геологической истории, что отразилось как на их составе в целом, так и на ареалах отдельных видов. В настоящее время приводятся убедительные доказательства плейстоценовых и голоценовых смещений ареалов растений на территории Тибета (Miehe et al., 2011) и многочисленных дизъюнкций, образовавшихся в результате таких смещений (Ohba, 1988). Внедрение в практику молекулярных методов и оформление филогеографии как отдельного раздела биологии позволили с высокой долей вероятности реконструировать изменения ареалов тибетских растений на протяжении геологических эпох и установить многочисленные тибетско-сибирские связи (Warren et al., 2008; Li et al., 2010; Hörandl, Emadzade, 2011; Tkach et al., 2014). Вполне естественно возникает вопрос, относятся ли тибетские и сибирские образцы *Poa attenuata*, включая *P. dahurica*, к одному и тому же виду, или же за столь долгий период изолированного существования у них могли возникнуть существенные генетические изменения, и насколько выдерживается признак голые/опушённые нижние цветковые чешуи в тибетских популяциях?

Одним из наиболее важных атрибутов вида является экологическая ниша. Она видоспецифична и является такой же неотъемлемой характеристикой вида, как морфологические, биохимические и поведенческие особенности (Soberon, 2007). При этом она весьма консервативна и изменяется значительно позже ареала (Peterson, 2011; Hiller et al., 2019). Л.С. Северцов (Severtsov, 2005) отмечает, что ареал может расширяться за счет резервов фундаментальной ниши, сама же ниша изменяется очень медленно. Таким образом, изменение экологической ниши, её расщепление, является важным эволюционным событием и

может свидетельствовать о новом статусе отделившейся популяции или расы.

Предварительные исследования эколого-климатических ниш показали, что *Poa attenuata* и *P. dahurica*, имеющие дизъюнктивные ареалы, также имеют и различающиеся экологические ниши (Olonova, 2021). При этом основные количественные морфологические признаки – высота растения, длина колоска, длина и ширина цветковых и обеих колосковых чешуй – у обеих рас варьировали в одних пределах и статистически значимой разницы между средними величинами сибирской и тибетской выборки установлено не было. Вместе с тем сравнение материалов из Тибета и Южной Сибири выявило некоторые различия в проявлении качественных признаков: тибетские растения в целом имели более тонкие и гладкие стебли, колосковые чешуи блестящие и оттянутые, у некоторых экземпляров даже тонко заострённые, и часто более мягкие листья. Тем не менее сравнение по этим признакам было весьма затруднительным, поскольку они отличаются непрерывной изменчивостью. Для выявления и маркировки эволюционных ветвей систематики предпочитают качественные признаки, которые менее подвержены модификационной изменчивости и не зависят от условий произрастания. Обычно для сравнения используются бинарные признаки, в частности, в систематике секции *Stenopoa* в качестве дискриминаторов используются характер поверхности оси колоска, каллуса нижней цветковой чешуи и поверхности нижней цветковой чешуи между жилками.

Поскольку исследование изменчивости названных признаков на территории Сибири проводилось как в пределах ареала в целом, так и на популяционном уровне (Олонова / Olonova, 2016), для того, чтобы выявить возможные различия, было предпринято исследование тибетских материалов, любезно предоставленных доктором G. Mische, профессором Марбургского университета (Германия). В Сибири эти признаки варьируют беспорядочно даже в пределах одной популяции, исследовались все образцы, габитуально относящиеся к агрегату *Poa attenuata*. Для сравнения три выборки были взяты за пределами Тибета: одна из Монголии и две – из Дунбэя. Всего исследовано 35 выборок, включающих от 3 до 16 растений и 12 одиночных побегов (за счётную единицу принимался один колосок, взятый с цветущего побега; из одной дерновины брался один побег). Результаты показали (рис. 1 / Figure 1), что все монгольские и дунбэйские растения имеют опушённый каллус нижней цветковой чешуи, в то время как в тибетской выборке преобладают растения с голым каллусом. Только в восточной части ареала довольно часто встречаются особи с пучком волосков на каллусе, но всегда присутствуют и особи с голым каллусом. В самых западных выборках также имеются образцы с опушённым каллусом, в целом же абсолютно преобладает голый каллус, и такие растения могли бы рассматриваться как *Poa dahurica*. Тем не менее нестабильность проявления состояния этого признака в исследованных популяциях не позволяет признавать видовой статус *Poa dahurica* без дополнительного, более детального исследования.

Значительно реже встречается опушённая ось колоска. Такие особи были отмечены только в самых северных выборках, при этом во всех из них отмечались колоски с голой осью.

Ещё реже отмечались особи с опушёнными между жилками нижними цветковыми чешуями. Вне Тибета этот признак встретился только один раз в самой восточной популяции, а в пределах Тибета – только в самой юго-восточной части и у трех образцов на северо-востоке.

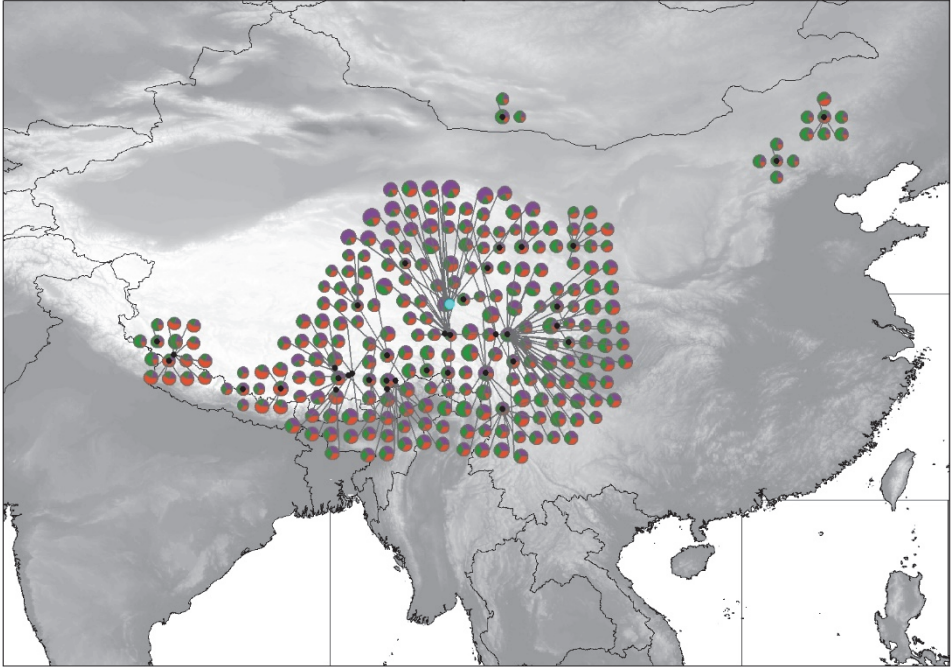


Рис. 1. Распределение частот бинарных признаков у *Poa attenuata* Trin. и *P. dahurica* Trin. на территории Тибета

Условные обозначения: фиолетовым цветом обозначен характер поверхности оси колоска, зелёным – поверхности каллуса нижней цветковой чешуи, красным – поверхности нижней цветковой чешуи между жилками

Figure 1. Frequency distribution of binary traits in *Poa attenuata* Trin. and *P. dahurica* Trin. on the territory of Tibet

Legend: violet color indicates the surface of rachilla, green indicates the surface of the lower lemma callus, red indicates the surface of the lower lemma between the veins

Таким образом, исследования изменчивости основных качественных признаков-дискриминаторов на территории Тибета позволили установить лишь общие тенденции в размещении и преобладании того или иного состояния. В целом же признаки проявили довольно высокую изменчивость. Эти данные отражают морфологическое разнообразие таксона на исследуемой территории, но не дают ответа на вопрос о том, принадлежат ли сибирская и тибетская раса к одному виду, или за время раздельного существования произошли глубокие эволюционные изменения, позволяющие рассматривать их как разные виды. Для решения

этого вопроса требуется более детальное исследование с использованием молекулярно-генетических методов. Чтобы убедиться, что отмеченные расхождения эколого-климатических ниш двух видов не связаны с разной доступностью условий среды обитания, для сравниваемых рас должны быть проведены тесты фонового сходства, которые учитывают условия окружающей среды обоих видов. Эти исследования покажут, являются ли *Poa attenuata* и *P. dahurica* сибирско-центральноазиатскими видами или их ареал ограничивается Сибирью, а в Центральной Азии, в Тибете, произрастает другой вид.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит профессора, доктора G. Miede (Philipps-Universität, Marburg) за предоставленные материалы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Олонова М.В. *Poa* L. – Мятлик // Флора Сибири. Poaceae (Gramineae) / под ред. Л.И. Мальшева и Г.А. Пешковой. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. С. 163–186.
- Олонова М.В. Род мятлик (*Poa* L., Poaceae) во флоре Сибири. Систематика, анатомия, география, родственные связи. Томск: Изд-во Том. ун-та. 2016. 360 с.
- Северцов А.С. Теория эволюции. М.: Владос, 2005. 381 с.
- 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.
- Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
- Цвелёв Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М.: Изд-во Товарищество научных изданий КМК, 2019. 646 с.
- Bor N.L. The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan (excluding Bambusaceae). Oxford: Pergamon press, 1960. 767 p.
- Hiller A.E., Koo M.S., Goodman K.R., Shaw K.L., O'Grady P.M., Gillespie R.G. Niche conservatism predominates in adaptive radiation: comparing the diversification of Hawaiian arthropods using ecological niche modeling // Biological Journal of the Linnean Society. 2019. Vol. 127. P. 479–492.
- Hörandl E., Emadzade K. Evolution and biogeography of alpine *Ranunculus* // Taxon. 2011. Vol. 60, Iss. 2. P. 415–426.
- Kellogg E.A., Abbott J.R., Bawa K.S., Gandhi K.N., Kailash B.R., Ganeshiaiah K.N., Shrestha U.B., Raven P.H. Checklist of the grasses of India // PhytoKeys. 2020. Vol. 163. P. 1–560.
- Keng Y.L. Flora illustralis plantarum sinicarum. Peking, 1959. 1181 p.
- Li C., Shimono A., Shen H., Tang Y. Phylogeography of *Potentilla fruticosa*, an alpine shrub on the Qinghai-Tibetan Plateau // Journal of Plant Ecology. 2010. Vol. 3, Iss. 1, P. 9–15.
- Liu L. *Poa* L. // Flora Sinica. 2003. Vol. 9, Iss. 2. P. 91–226.
- Miede G., Miede S., Bach K., Weche K., Yang Y., Liu J. Ecological stability during the LGM and the mid-Holocene in the Alpine Steppes of Tibet? // Quaternary Research. 2011. Vol. 76, Iss. 2. P. 243–252.
- Ohba H. The alpine flora of the Nepal Himalayas: an introductory note // The Himalayan plants / Ohba H., Malla S.B. eds. Tokyo: University of Tokyo Press, 1988. Vol. 1. P. 19–46.
- Olonova M. Towards a georeferenced checklist of Bluegrasses *Poa* Linnaeus, 1753 (Poaceae) of the PanHimalaya // Biodiversität und Naturlausstattung im Himalaya VII / Hartmann, Barclay, Weipert, eds. Erfurt, 2021. P. 83–88.

- Peterson A.T. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence // Journal of biogeography. 2011. Vol. 38. P. 817–827.
- Rajbhandari K.R. A revision of genus *Poa* L. (Gramineae) in the Himalaya // Himalayan Plants. 1991. Vol. 2. P. 169–263.
- Soberón J.L. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species // Ecology Letters. 2007. Vol. 10. P. 1115–1123.
- Tkach N., Ree R.H., Kuss P., Röser M., Hoffmann M.H. High mountain origin, phylogenetics, evolution, and niche conservatism of arctic lineages in the hemiparasitic genus *Pedicularis* (Orobanchaceae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2014. Vol. 76. P. 75–92.
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution // Evolution. 2008. Vol. 62. P. 2868–2883.
- Zhu G.H., Liu L., Soreng R.J., Oloнова M. *Poa* L. // Flora of China. Poaceae. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2006. Vol. 22. P. 257–309.

Поступила в редакцию 14.11.2023

Принята к публикации 20.12.2023

**Цитирование:** Олонова М.В. Материалы к изучению высокогорных карликовых мятликов *Poa attenuata* Trin. s.l. секции *Stenopoa* Dumort. // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2023. № 128. С. 50–57. <https://doi.org/10.17223/20764103.128.5>



ISSN 2076-4103 (Print)  
Systematic  
notes  
ISSN 2411-1635 (Online)

Systematic notes..., 2023, 128: 50–57  
<https://doi.org/10.17223/20764103.128.4>

## Materials for the study of high-mountain dwarf bluegrass *Poa attenuata* Trin. s.l., section *Stenopoa* Dumort.

M.V. Oloнова\*

Tomsk State University, Tomsk, Russia

\*Author for correspondence: [olonova@list.ru](mailto:olonova@list.ru)

**Abstract.** The results of a population-morphological study of the Tibetan race *Poa attenuata* Trin. s.l. are presented. Studies of the variability of the main qualitative discriminator characteristics (the surface of rachilla, the surface of the lemma callus, the surface of the lemma between the veins) on the Tibet territory allowed us to establish only general trends in the distribution and predominance of one or another character state. All three characters, including the surface of the lemma callus, showed variability both within the races and within populations. This calls into question the appropriateness of the species status for *Poa dahurica* Trin. In general, the characters showed quite high variability. The data revealed the morphological diversity of taxa on Tibet territory, but do not answer the question posed as to whether the Siberian and Tibetan races belong to the same species, or whether deep evolutionary changes occurred during their separate existence, allowing them to be considered as different species. To resolve this issue, a more detailed study using molecular genetic methods and ecological niche comparison are required.

**Key words:** population variability, Tibet, *Poa* L., *Stenopoa* Dumort

**Funding:** The study was carried out with financial support from the Russian Science Foundation (project No 22-24-00994).

## REFERENCES

- Bor N.L. 1960. The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan (excluding Bambusaceae). Oxford: Pergamon press, 767 p.
- Hiller A.E., Koo M.S., Goodman K.R., Shaw K.L., O'Grady P.M., Gillespie R.G. 2019. Niche conservatism predominates in adaptive radiation: comparing the diversification of Hawaiian arthropods using ecological niche modeling. *Biological Journal of the Linnean Society*, 127: 479–492.
- Hörandl E., Emadzade K. 2011. Evolution and biogeography of alpine *Ranunculus*. *Taxon*, 60: 415–426.
- Kellogg E.A., Abbott J.R., Bawa K.S., Gandhi K.N., Kailash B.R., Ganeshaiyah K.N., Shrestha U.B., Raven P.H. 2020. Checklist of the grasses of India. *PhytoKeys*, 163: 1–560.
- Keng Y.L. 1959. Flora illustralis plantarum sinicarum. Peking, 1181 p.
- Li C., Shimono A., Shen H., Tang Y. 2010. Phylogeography of *Potentilla fruticosa*, an alpine shrub on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 3(1): 9–15.
- Liu L. 2003. *Poa* L. In: Flora Sinica, 9(2): 91–226.
- Miehe G., Miehe S., Bach K., Weche K., Yang Y., Liu J. 2011. Ecological stability during the LGM and the mid-Holocene in the Alpine Steppes of Tibet? *Quaternary Research*, 76(2): 243–252.
- Ohba H. 1988. The alpine flora of the Nepal Himalayas: an introductory note. In: Ohba H., Malla S. B. (eds.). The Himalayan plants. Tokyo: University of Tokyo Press, 1: 19–46.
- Olonova M.V. 1990. *Poa* L. In: Flora Sibiri Poaceae (Gramineae) [Flora Sibiriae. Poaceae (Gramineae)] / L.I. Malyshev, G.A. Peshkova (eds). Novosibirsk: Nauka Publ., 2: 163–186.
- Olonova M.V. 2016. Bluegrass (*Poa* L., Poaceae) in the flora of Siberia. Sistematika, anatomiya, geografiya, rodstvennyye svyazi. Tomsk: Tomsk University Publ., 360 p. [In Russian].
- Olonova M. 2021. Towards a georeferenced checklist of Bluegrasses *Poa* Linnaeus, 1753 (Poaceae) of the PanHimalaya. In: Hartmann, Barclay, Weipert (eds.) Biodiversität und Naturschutz im Himalaya VII. Erfurt, P. 83–88.
- Peterson A.T. 2011. Ecological niche conservatism: a time-structured review of evidence. *Journal of biogeography*, 38: 817–827.
- Rajbhandari K.R. 1991. A revision of genus *Poa* L. (Gramineae) in the Himalaya. *Himalayan Plants*, 2: 169–263.
- Serebryakova T.I. 1965. Shoot formation and life forms of some bluegrasses (*Poa* L.) in connection with their evolution. *Botan. zhurnal* [Botanical Journal], 50(11): 1536–1556. [In Russian].
- Severtsov A.S. 2005. Teoriya evolyutsii [Evolution theory]. Moscow: Moscow State University, 272 pp. [In Russian].
- Soberón J.L. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters*, 10: 1115–1123.
- Tkach N., Ree R.H., Kuss P., Röser M., Hoffmann M.H. 2014. High mountain origin, phylogenetics, evolution, and niche conservatism of arctic lineages in the

- hemiparasitic genus *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 76: 75–92.
- Tzvelev N.N. 1976. Zlaki SSSR [Poaceae URSS]. Leningrad: Nauka Publ., 788 p. [In Russian].
- Tzvelev N.N., Probatova N.S. 2019. Zlaki Rossii [Grasses of Russia]. Moscow: KMK Scientific Press, 646 p. [In Russian].
- Warren D.L., Glor R.E., Turelli M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, 62: 2868–2883.
- Zhu G.H., Liu L., Soreng R.J., Olonova M. 2006. *Poa* L. In: Flora of China. Poaceae. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 22: 257–309.

Received 14 November 2023

Accepted 20 December 2023

**Citation:** Olonova M.V. Materials for the study of high-mountain dwarf bluegrass *Poa attenuata* Trin. s.l., section *Stenopoa* Dumort. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University], 128: 50–57. <https://doi.org/10.17223/20764103.128.4>