

**РОД *ARCTOPOA* (GRISEB.) PROBAT. (*POACEAE*):
ТАКСОНОМИЯ, ЧИСЛА ХРОМОСОМ,
БИОГЕОГРАФИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ**

Н.С. Пробатова

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток

Злаки (семейство *Poaceae*), одно из крупнейших в мировой флоре семейств цветковых растений, не раз были предметом исследований В.Л. Комарова. Это в особенности относится к роду мятлик *Poa* L. (Комаров, 1924). Многие виды злаков были открыты В.Л. Комаровым или были названы в его честь (среди последних – *Poa komarovii* Roshev., *Schizachne komarovii* Roshev. и др.).

Во флоре российского Дальнего Востока (РДВ) среди злаков наиболее многочисленны представители триб овсовых (*Aveneae*) и мятликовых (*Poeae*), особенно виды рода мятлик (*Poa* L.). При ревизии этого последнего рода, которая проводилась нами с 1964 г. (Пробатова, 1968, 1969, 1971, 1974, 1975, 1979а, б, в, 1985), была выявлена небольшая группа видов с комплексом признаков микроструктуры листа, совершенно не свойственным *Poa*. Эту группу также отличают от *Poa* особый характер опушения каллуса, неясное жилкование нижних цветковых чешуй, наличие ресничек по краям колосковых и цветковых чешуй и другие признаки, а также – не свойственная мятликам экологическая приуроченность к засоленным и переувлажненным местобитаниям.

Эта группа была сначала нами выделена в особый подрод (Пробатова, 1971), а спустя три года (Пробатова, 1974) – в самостоятельный азиатско-североамериканский олиготипный род *Arctopoa* (Griseb.) Probat., базирующийся на секции Гризезбаха, выделенной им в 1852 г.

в роде *Glyceria* R. Вг. Типом секции (и рода) является *Poa eminens* J.S. Presl, описанный в 1830 г. из Канады (о-в Ванкувер). Автор вида Presl при первоописании дал ему эпитет «*eminens*» («выделяющийся», «выдающийся»), что явно отражало его весьма необычный (для мятлика) габитус, а возможно, и условия обитания.

Прежде виды рода *Arctopoa* рассматривались в составе родов *Poa* и *Glyceria* (в последнем случае, очевидно, из-за приуроченности к переувлажненным местообитаниям). Большинство современных авторов были долгое время склонны принимать виды, относимые нами к *Arctopoa*, лишь в качестве секции или подрода в составе рода *Poa* L. (Цвелев, 1976; Олонова, 1990; Cayouette et al., 1989; и др.). Однако постепенно *Arctopoa* завоевывал признание, и ныне этот род со всеми его видами, которые были известны к настоящему времени, уже принят Н.Н. Цвелевым (Tzvelev, 1989) и С.К. Черепановым (1995).

Первый вид этого рода был описан в 1829 г. как *Poa subfastigiata* Trin., который, таким образом, является наиболее «старым», хотя *Poa eminens* J.S. Presl и его синоним *Poa glumaris* Trin. «отстают» от него по времени описания (1830 и 1831 гг.) всего на 1-2 года. Два самых «молодых» таксона описываются нами ниже.

Кратко история изучения таксономии рода *Arctopoa* отражена ниже, при системе рода.

1. СИСТЕМА РОДА *ARCTOPOA* (GRISEB.) PROBAT.

С е к т. 1. *Arctopoa*. – Нижние цветковые чешуи с 5-7 (9) неясными жилками, у основания с удлинненным (0,3-0,4 мм дл.) островатым треугольным каллусом, более или менее равномерно покрытым короткими почти прямыми или слабо извилистыми волосками; колосковые чешуи почти равны прилегающим цветкам; влагалища стеблевых листьев на 1/3-1/4 своей длины от основания замкнутые.

Т у п у с: *A. eminens* (J.S. Presl) Probat.

1. *A. eminens* (J.S. Presl) Probat. 1974 (= *Poa eminens* J.S. Presl, 1830; *P. glumaris* Trin. 1831; *P. kurilensis* Hack. 1904; *P. trinii* Scribn. et Merr. 1910; *Glyceria glumaris* (Trin.) Griseb. 1852*х Dupontopoa

dezhnevii Probat. 1984). – 2. *A. alexeji* (Sofeikova et Worosch.) Probat. comb. nov. (= *Poa alexeji* Sofeikova et Worosch. 1980, Бюл. МОИП. Отд. биол. 85, 4: 96; *P. eminens* var. *alexeji* (Sofeikova et Worosch.) Worosch. 1988).

Sect. 2. *Aphydris* (Griseb.) Probat. 1985 (= *Glyceria* sect. *Aphydris* Griseb. 1852; *Poa* sect. *Aphydris* (Griseb.) Tzvel. 1974). – Нижние цветковые чешуи с 5 (7) жилками, у основания со сравнительно коротким (до 0,2 мм дл.) тупым каллусом, покрытым короткими более или менее извилистыми волосками чаще только по бокам и на спинке или же совершенно голым; колосковые чешуи короче прилегающих цветков; влагалища стеблевых листьев на 1/4-1/6 своей длины от основания замкнутые.

Typus: *A. subfastigiata* (Trin.) Probat.

3. *A. trautvetteri* (Tzvel.) Probat. 1974 (= *Poa trautvetteri* Tzvel. 1964; *P. glumaris* Trin. var. *laevigata* Trautv. 1877, non *P. laevigata* Scribn. 1897). – 4. *A. tibetica* (Munro ex Stapf) Probat. 1974 (= *Poa tibetica* Munro ex Stapf, 1896; *P. pricei* Simps. 1913; *P. ciliatiflora* Roshev. 1926; *P. fedtschenkoi* Roshev. 1932). – 5. *A. schischkinii* (Tzvel.) Probat. 1976 (= *Poa schischkinii* Tzvel. 1974). – 6. *A. subfastigiata* (Trin.) Probat. 1974 (= *Poa subfastigiata* Trin. 1829; *Glyceria subfastigiata* (Trin.) Griseb. 1852). – 7. *A. reventa* Probat., sp. nov. – 8. *A. petrovskyi* Probat., sp. nov.

2. НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Arctopoa reventa Probat., sp. nov. (sect. *Aphydris*). – Planta perennis, ad 45 cm alt., longe rhizomatosa. Culmi erecti glabri et laeves, basi foliorum emortuorum vaginis crassioribus cincti; caulinum nodus superior e vagina fere non excedit. Ligula folii superioris 3 mm lg., truncata, dorso dense scabra. Laminae foliorum ca. 4 mm lt., planae vel plus minusve conduplicatae, supra scabrae, subtus laeves. Panicula ca. 20 cm lg. (fere 1/2 totae plantae longitudinem aequantes), e vagina folii superioris videtur non excedit, plus minusve coarctata; ramuli paniculae adscendentes, sub anthesi solum paulo a inflorescentiae rachide deflexi, ob aculeolos magnos dense scabri, solum in tertio parte superiore spiciferi.

Spiculae 8-10 mm lg., 3-4=florae, variegatae. Glumae 3.5-5.2 mm lg., gluma inferior superiore valde brevior et duplo angustior, prope basin margine ciliatae, leves, nitidulae. Articuli rachidis dorso leviter compressi, glabri et leves. Lemmata 4.5-4.8 mm lg., glabra et sublaevia, sed margine ciliata, callo circum basin lemmatis brevissime (ad 0.2 mm lg.). piloso. Palea secus carinas ciliata (ciliis ad 0.3 mm lg.), inter carinas brevissime pilosa. Antherae 1.8-2.6 mm lg., interdum abortivae.

Typus: «Prov. Primorije (Primorskij kraj), distr. Michajlovskij, statio ferroviariae Ozjernaja Padj, in aggere, 2.VI.1978, Ja. I. Lelikov» (VLA).

Affinitas. Haec species a *A. subfastigiata* (Trin.) Probat. et *A. schischkinii* (Tzvel.) Probat. callo piloso differt, a specie secundo etiam lemmatis secus carinam et nervos submarginales glabris differt.

Арктомятлик возвратившийся. Многолетнее растение до 45 см высотой, с длинными корневищами. Стебли прямые, голые и гладкие, у основания окруженные темно-бурыми влагалищами отмерших листьев. Язычок верхнего стеблевого листа 3 мм длиной, усеченный, на спинке густошероховатый. Пластинки листьев около 4 мм шириной, плоские или вдоль сложенные, сверху шероховатые, снизу гладкие. Метелка около 20 см дл. (составляет почти 1/2 дл. всего растения), из влагалища верхнего листа полностью не выступает, более или менее сжатая; веточки её восходящие, при цветении лишь слабо отклоняющиеся от оси, густошероховатые от крупных шипиков, в своей верхней 1/3 с колосками. Колоски 8-10 мм дл., с 3-5 цветками, пестроватые. Колосковые чешуи 3,5-5,2 мм дл. (нижняя из них значительно короче и вдвое уже верхней), близ основания по краю с ресничками, гладкие, слегка блестящие. Членики оси колоска со спинки слегка сплюснутые, голые и гладкие. Нижние цветковые чешуи 4,5-4,8 мм дл., голые и почти гладкие, но по краю с ресничками и на каллусе вокруг основания чешуи очень коротко (до 0,2 мм дл.) волосистые. Верхние цветковые чешуи короче нижних, по киям с довольно крупными (до 0,3 мм дл.) ресничками, между киями густо коротко волосистые. Пыльники 1,8-2,6 мм дл., иногда недоразвитые. Тип: «Приморский край, Михайловский р-н, ж.-д. станция Озёрная Падь, на насыпи, 2.VI 1978 г., Я.И. Леликов» (VLA).

Родство. От близкородственного вида *A. subfastigiata* (Trin.) Probat. этот вид отличается, прежде всего, развитым опушением каллуса нижних цветковых чешуй (у *A. subfastigiata* – не только чешуи, но и каллус голые), сжатыми метелками со слабо отклоняющимися от оси веточками, даже в разгар цветения (а не широко расставленными, даже вниз отогнутыми). Каллус с равномерно распределенными вокруг основания нижней цветковой чешуи короткими волосками, как и уплощенные членики оси колоска, характерны для наиболее примитивного вида этого рода – прибрежноморского *A. eminens* из типовой секции *Arctopoa*. Эпитет «возвратившийся» – отражает возврат признаков в примитивное состояние.

Встречается на эродированных склонах, у дорог.

Образец, собранный в г. Владивостоке (Вторая речка, ул. Баграциона, эродированный склон сопки, 5.VI 1973, Т.И. Нечаева – VLA), представляющий растения в ранней стадии колошения, очевидно, также относится к этому виду, хотя прежде он рассматривался нами (Пробатова, 1976) как гибрид *Poa pratensis* L. с *Arctopoa subfastigiata*. Однако достоверные межродовые гибриды с участием рода *Poa* L. нам до сих пор неизвестны.

***Arctopoa petrovskii* Probat., sp. nov.** (sect. *Aphydris*); Петровский, 1992, Ботан. журн. 77, 12: 79, nom. nud.

Planta perennis, ad 80 cm alt., longe rhizomatosa, glaucescens. Culmi erecti, crassi, glabri et laeves, basi foliorum emortuorum vaginis crassioribus cincti. Ligula folii superioris 3 mm lg. Folia caulina 5-6 mm lt. Paniculae 12-20 cm lg., oblongae vel pyramidatae, ramis longis et crassiusculis, scabriusculis vel sublaevibus. Spiculae 9-10,6 mm lg., (2)3-4-florae, roseo-violaceae. Glumae 4,5-6,5 mm lg., margine ciliatae. Rachilla dorso pilosa. Lemmata 5.5-7 mm lg., margine ciliata, in parte inferiore secus carinam et nervos submarginales pilosa, callo paucipiloso vel sine lana. Palea secus carinas scabra. Antherae 3-3.5 mm lg., partim abortivae.

Т y п у с : «Yakutia, distr. Ustj-Yanskij, in cursu medio fl. Yana, in viciniis pag. Ustj-Kujga, prope stationis Dzangky, in alluvio sabuloso fl. Yana, 13 VII 1986, V.V. Petrovsky» (typus – VLA, isotypi – VLA, LE).

A f f i n i t a s . Haec species inter species *A. subfastigiata* (Trin.) Probat. et *A. trautvetteri* (Tzvel.) Probat. intermedia est; a specie prima

lemmatis pilosis, a specie secunda ramulis paniculi scabris et antheris longioribus differt.

Арктомятлик Петровского. Многолетнее растение до 80 см высотой, сизоватое, с длинными корневищами. Стебли прямые, толстые (до 4 мм толщиной), у основания окруженные буроватыми волокнистыми влагалищами отмерших листьев, голые и гладкие. Пластинки нижних листьев вдоль сложенные, до 23 см длиной, верхних – плоские, со слегка завернутыми краями, до 6 мм шириной и 15 см длиной, пластинка верхнего листа укороченная. Метелки 12-20 см длиной, в очертании продолговатые или пирамидальные, веточки их восходящие, более или менее отклоняющиеся при цветении, от неравномерно густошероховатых до почти гладких, нижние веточки на 2/3 своей длины от основания без колосков и самые длинные из них в 2,5-3 раза короче всей метелки. Колоски 9-10,6 мм длиной, с (2)3-4 цветками. Колосковые чешуи 4,5-6,5 мм длиной, на 1(2) мм короче прилегающего цветка, по краю с ресничками. Членики оси колоска со спинки слегка сплюснутые, голые или с волосками. Нижние цветковые чешуи 5,5-7 мм длиной, с неясными жилками, по краю с длинными ресничками, по килю на 1/2-2/3 его длины опушенные, выше по килю с шипиками, вдоль прикраевых жилок в нижней части также волосистые, каллус с немногочисленными слабоизвилистыми короткими волосками до почти голого. Верхние цветковые чешуи по киям с крупными густо расположенными шипиками, между киями с тонкими шипиковидными волосками. Пыльники 3-3,5 мм длиной (иногда недоразвитые).

Тип: «Якутская АССР, Усть-Янский р-н, среднее течение р. Яны, окрестности пос. Усть-Куйга, метеостанция Джангкы, песчаный аллювий р. Яны, 13.VII 1986, В.В. Петровский» (VLA, изотипы – VLA, LE).

Паратип (paratypus). Якутская АССР, Усть-Янский р-н, правый берег р. Яны в 20 км ниже Кулара, на песке в низкой пойме, 24.VII 1971, В.Р. Филин» (MW).

Родство. От *A. subfastigiata* (Trin.) Probat. вид отличается прежде всего опушенными нижними цветковыми чешуями, а также метелками относительно короткими, в очертании продолговато-пирамидальными; от *A. trautvetteri* Tzvel.) Probat. (к которому, очевидно,

наиболее близок) вид отличается шероховатыми от шипиков веточками метелки и более крупными пыльниками (у *A. trautvetteri* пыльники 1,7-2,5 мм длиной), верхними цветковыми чешуями между киллями с тонкими шипиковидными волосками (у последнего вида чешуи между киллями голые).

3. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЛАСТИНКИ ЛИСТА В РОДЕ *ARCTOPOA* И У БЛИЗКИХ РОДОВ ЗЛАКОВ

Из признаков, отличающих виды рода *Arctopoa* от известных нам видов рода *Poa* L., мы считаем наиболее существенными следующие.

Типы жилок в листьях мятликов по Вуколову
(Vukolov, 1929)

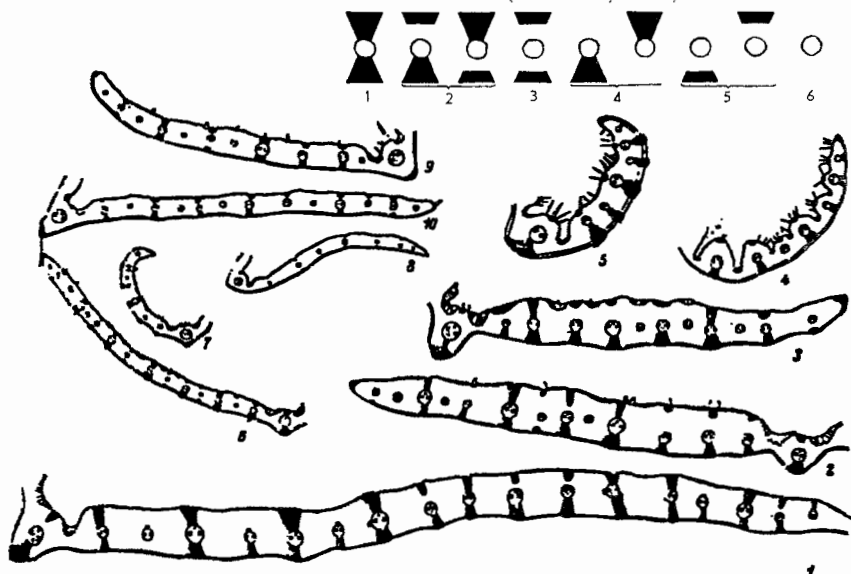


Рис. 1. Схемы строения листовых пластинок у видов из родов *Arctopoa* (1-3) и *Poa* (4-10) на поперечном разрезе. Склеренхимные тяжи зачернены.

1 - *Arctopoa eminens*, 2 - *A. subfastigiata*, 3 - *A. tibetica*, 4 - *Poa douglasii*, 5 - *P. macrantha*, 6 - *P. palustris* L., 7 - *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., 8 - *P. annua* L., 9 - *P. arctica* R. Br., 10 - *P. radulaeformis* Probat.

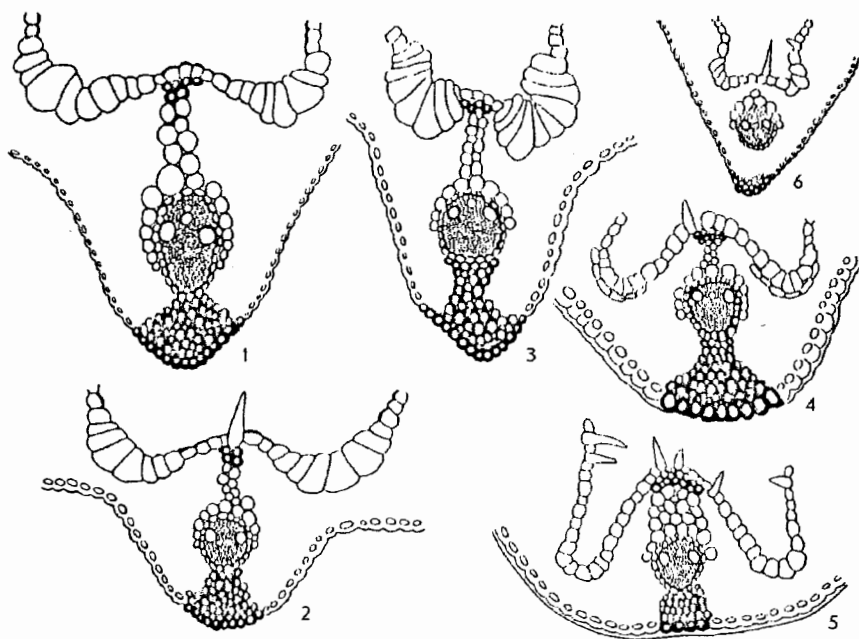


Рис. 2. Схемы строения области средней жилки пластинки листа на поперечном разрезе: 1 – *Arctopoa eminens*, 2 – *A. subfastigiata*, 3 – *A. tibetica*, 4 – *Poa macrantha*, 5 – *P. douglasii*, 6 – *P. alpigena* (Blytt) Lindm.

Пластинки листьев крупные и толстые, голубоватые от воскового налета (контурные изображения половин листовых пластинок на поперечном разрезе показаны на рис. 1, 1–3). Мезофилл очень рыхлый, состоит из звездчато-лопастных клеток, которые образуют между боковыми жилками крупные межклетники – воздушные ходы и полости, – своеобразная «зеленая аэренхима» (рис. 3 и 4). У средней жилки клетки мезофилла лежат более плотно, а прилегающие к нижнему эпидермису 1-2 слоя могут иметь вид палисадной ткани. Моторные клетки крупные, погружены в бороздах на 1/3-2/3 толщины пластинки листа, по (6) 7-9 (11) клеток в группе, а под ними прослеживается слой крупных почти бесцветных «подстилающих» клеток, вытянутых параллельно поверхности пластинки, – гиподерма (рис. 5). У *A. tibetica* и *A. subfastigiata* иногда имеются 4-6 дополнительных (боковых) групп моторных клеток, менее крупных, чем

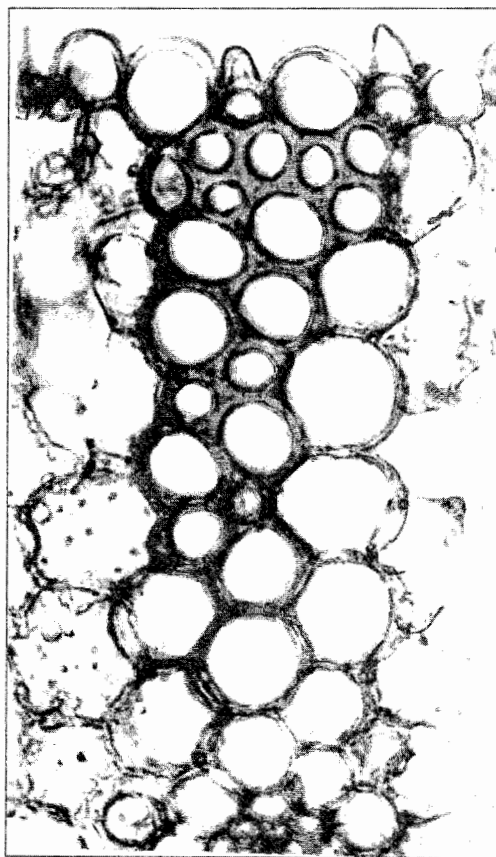
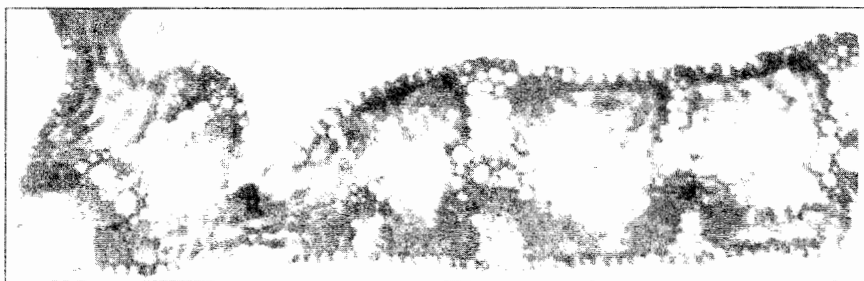


Рис. 3. Arctopoa eminens: а – общий вид половины пластинки листа; б – бесцветные клетки у боковой жилки листа

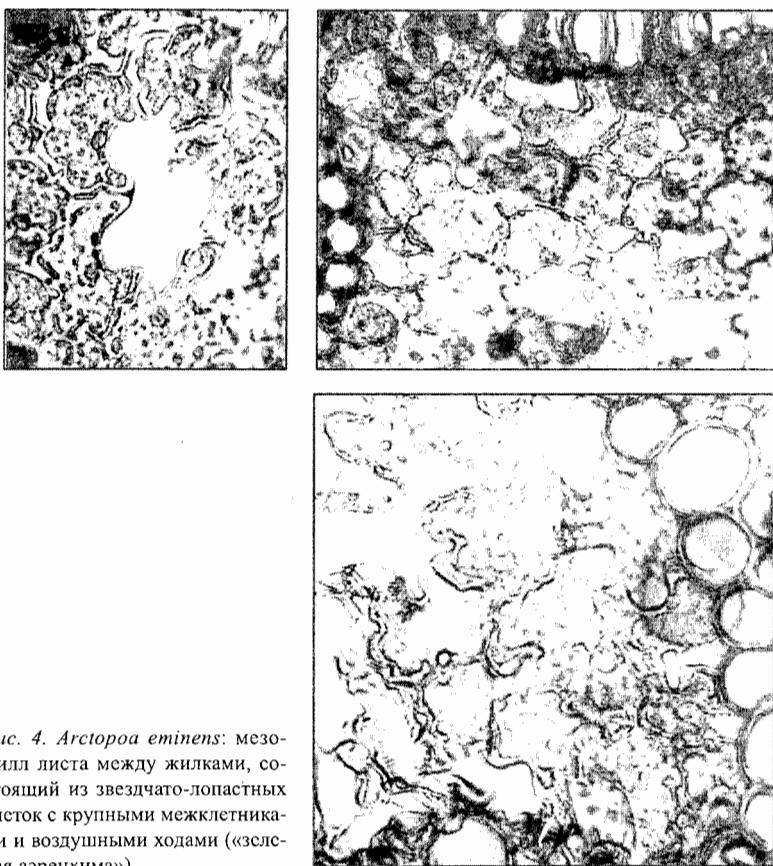


Рис. 4. *Arctostaphylos eminenens*: мезофилл листа между жилками, состоящий из звездчато-лопастных клеток с крупными межклетниками и воздушными ходами («зеленая аэренхима»)

основные. Средняя жилка – с нижним участком склеренхимы, прилегающим к проводящему пучку, верхний же участок отделен от пучка паренхимой, или же оба участка прилегают к пучку: типы 2₁-й и 1-й (типы жилок приводятся по классификации, предложенной для мятликов у В.А. Вуколова (Vukolov, 1929). Наиболее крупные пучки – 1-й тип – имеют прилегающие сверху и снизу участки склеренхимы, а жилки 6-го типа полностью лишены склеренхимных тяжей, остальные типы обозначают все промежуточные варианты расположения тяжей арматурной ткани у жилок. Паренхимное влагалище жилок состоит из 10-19 бесцветных клеток, стенки которых рано



Рис. 5. *Arctopoa eminens*: моторная группа клеток эпидермиса, под ними виден слой бесцветных клеток – гиподерма

опробковывают. Для эндодермы жилок характерны сильно утолщенные стенки. Механическая ткань состоит из крупных клеток. Встречаются боковые жилки видоизмененных (по отношению к классификации Вуколова) типов, – с дополнительными клетками склеренхимы. Схемы строения средней жилки показаны на рис. 2.

У *A. eminens* наблюдаются желтовато-бурые, преимущественно почковидные кристаллы в клетках эпидермиса, иногда – в клетках гиподермы и мезофилла (рис. 6, 7).

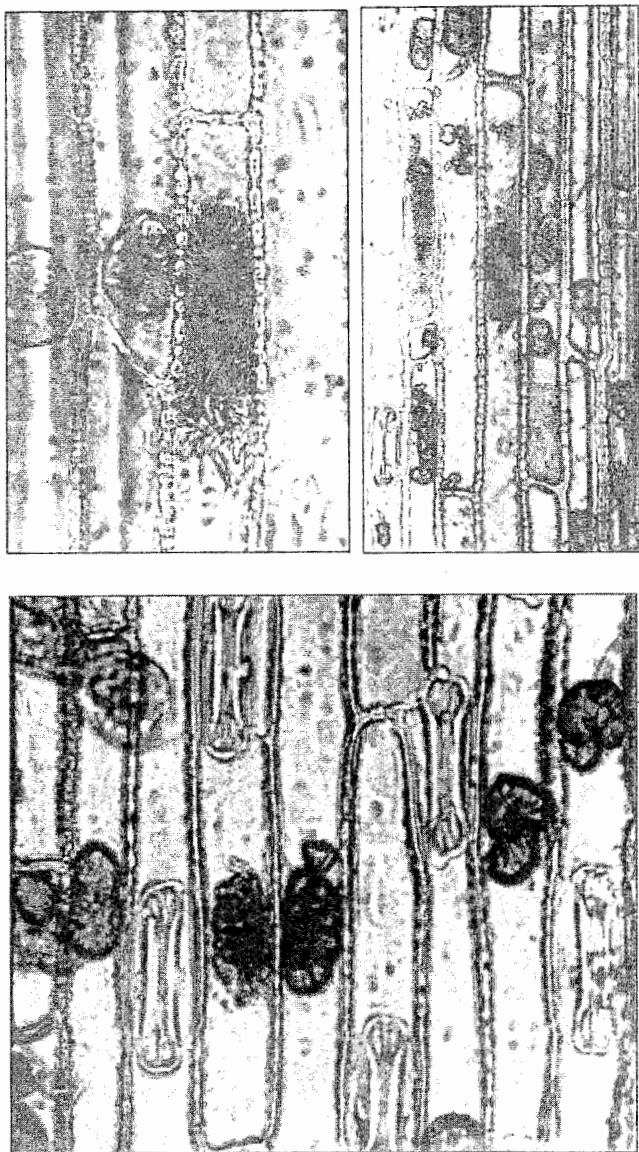
Ниже приводим подробные описания строения пластинки листа, выполненные для двух наиболее удаленных друг от друга и потому «контрастных» видов рода *Arctopoa*, а также для некоторых близких родов.

При исследовании анатомии листа были использованы следующие образцы.

Arctopoa eminens

Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, окрестности пос. Корф, песчаная морская коса, 29.VI 1965, № 36, Н.С. Пробатова;

Рис. 6. Кристаллы в клетках эпидермиса листа *Arctostaphylos emiliensis*



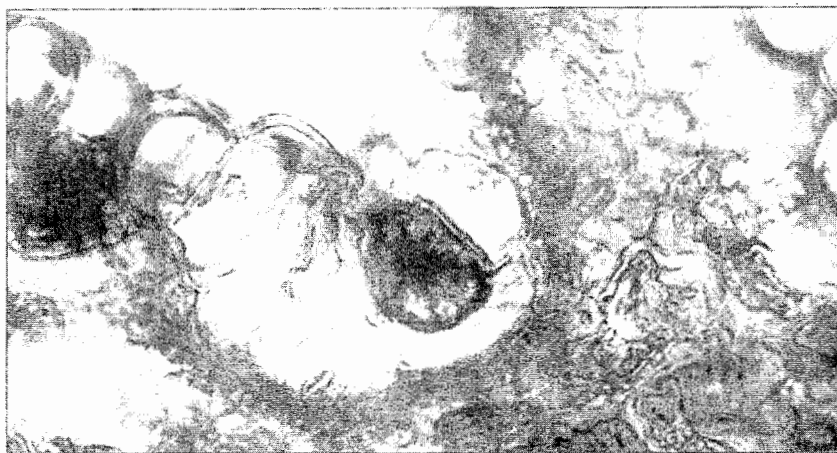


Рис. 7. *Arctopoa eminens*: крупный кристалл в клетке моторной группы

Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, окрестности с. Олюторка, песчано-галечная морская коса, задернованные участки в прилиторальной полосе, 29.VI 1965, № 281, Н.С. Пробатова;

Сахалин, восточное побережье, Макаровский р-н, окрестности пос. Тихий, в сыром кювете ж.-д. насыпи в 1 км от морского берега, 24.VIII 1966, № 1050, Н.С. Пробатова.

Arctopoa subfastigiata

Приморский край, окрестности г. Владивостока, у ж.-д. платформы Чайка, сырой луг в низине, недалеко от моря, 9.VI 1966, № 628, Н.С. Пробатова;

Приморский край, окрестности г. Владивостока, в районе ж.-д. ст. Океанская, засоленные приморские лужайки с лапчаткой тихоокеанской, 26.V 1963, № 3, Н.С. Пробатова;

Приморский край, окрестности г. Владивостока, ж.-д. ст. Океанская, берег моря, 9.VII 1962, № 1, Драчилина;

Приморский край, ж.-д. ст. Раздольное, по краю канавы близ ж.-д. насыпи, 6. VI 1932, № 2, З.И. Лучник.

Arctopoa tibetica

Алтай, Чуйская степь, близ пос. Кош-Агач, солончаки, 13.VII 1903, № 11, П.Н. Крылов (Гербарий Томского ун-та – ТК);

Алтайский край, Кош-Агачский аймак, галечник по сухому руслу р. Байзынь, 28.VI–8.VII 1955, № 12, Э.Т. Савастеева (Гербарий Томского ун-та – ТК).

Arctopoa trautvetteri

Якутская АССР, Булунский р-н, левобережье р. Лена в 7 км ниже пос. Кюсюр, у бывшего пос. Булун, устье р. Булунка, песчаная грива, 4.VIII 1973, № 3775, Н.С. Пробатова.

***Poa macrantha* Vasey**

Oregon, Gearhart, N 6536, C.V. Piper – male plant (LE);
Oregon, Gearhart, forming sand binder on upper beach, July 1-2, 1908, A. Chase – female plant (LE);
Washington, Westport, Chenalis County, June 14, 1898, N 3944, A.A. & E. Gertrude Heller – female plant (LE).

***Poa douglasii* Nees**

California, Hillsides at Bodega Bay, on rocks, N 5187, A.A. Heller – male plant (LE);
California, Stiuson Beach, sandy beach, May 11, 1935, N 35159, L. Roxe – female plant (LE).

Документирующие гербарные образцы хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН, г. Владивосток (за исключением особо указанных случаев).

Arctopoa eminenens

Пластинки листьев очень крупные, толстые (особенно в средней части боковых «крыльев»), плоские, ровные с обеих сторон или же над жилками иногда несколько приподнимающиеся. Киль на разрезе притупленно-треугольный (ширина его больше высоты) или реже – округленно-клиновидный (обратное соотношение).

Клетки нижнего эпидермиса мелкие, с сильно утолщенными наружными стенками (иногда они бывают столбовидными, т. е. несколько вытянутыми перпендикулярно поверхности листа), верхний эпидермис из более крупных округлых клеток, также со слегка утолщенными стенками.

В клетках эпидермиса (включая моторные клетки и даже иногда замыкающие клетки устьиц), в некоторых случаях и в мезофилле, встречаются крупные желтовато-бурые кристаллы, чаще всего округло-овальные или почковидные. Иногда эти кристаллы в форме брусков, иногда у них заметна радиально-игольчатая структура, или же вещество кристаллов находится в «раздробленном» состоянии: в виде более или менее крупных песчинок. Особенно много кристаллов в клетках верхнего эпидермиса, у нижнего – значительно меньше. Встречаются одиночно или группами, нередко – в двух смежных клетках, у смежных стенок. Присутствуют они в листьях независимо от возраста и функции побегов, но в старых листьях их больше. Могут встретиться в замыкающих клетках устьиц и в моторных клетках (в последнем случае кристаллы особенно крупные). Иногда кристаллы встречаются и в клетках мезофилла, прилегающих к верхнему эпидермису.

Моторные клетки очень крупные, с прямыми (не извилистыми) стенками, они погружены в бороздах на $1/2$ - $2/3$ толщины пластинки. В каждой группе их по (6) 7-9 (11). Под моторными клетками обычно хорошо заметен слой крупных бесцветных клеток – гиподерма. Ложные моторные клетки наблюдаются в группах двух категорий: крупные несколько вытянутые перпендикулярно поверхности листа клетки, не погруженные в его ткань (этот тип встречается у большинства мятликов), и мелкие, но напоминающие по форме настоящие моторные клетки, лежащие в узких глубоких бороздах. Группы ложных моторных клеток обоих типов располагаются по 1-5 с каждой стороны от главной жилки, возможны их сочетания на одном и том же листе и даже, по-видимому, постепенные переходы от одного типа к другому. Шипики редкие, над жилками: обычно это очень короткие конусовидные выросты эпидермальных клеток, почти не превышающие по высоте соседние клетки эпидермиса, над средней жилкой шипики более длинные, в 2 ряда, снизу – отсутствуют.

Средняя жилка 2_1 -го (редко 1-го) типа. Защитная обкладка (эндодерма) из клеток с чрезвычайно утолщенными стенками. Паренхимное влагалище выражено очень четко и состоит из 10-19 крупных бесцветных клеток, причем средние клетки этого полукольца в несколько раз крупнее краевых. Средняя жилка на разрезе яйцевидной формы. Имеются дополнительно (1) 3-9 клеток бесцветной паренхимы.

Клетки паренхимного влагалища и дополнительной бесцветной паренхимы обычно с пробковеющими стенками. Механические ткани в листе весьма развиты, что, очевидно, связано с очень крупными размерами листа. Участок склеренхимы в киле мощный (до 50 клеток), составлен 4-7 слоями крупных клеток с большими просветами, соединяется с жилкой на большом протяжении. Участок механической ткани над средней жилкой в виде цепочки из одного или колонки из 2(3) слоев очень крупных клеток (всего 6-20 клеток), сбоку к нему прилегают дополнительные клетки бесцветной паренхимы.

Боковых жилок 13-19 с каждой стороны от главной жилки, преобладают жилки 1-го типа, но иногда (у более коротких листьев вегетативных побегов) количество жилок других типов сильно возрастает, и соотношение изменяется в пользу мелких жилок 6-го типа, за которыми на втором месте крупные жилки 1-го типа, жилки же 2, 4 и 5-го типов немногочисленны, а жилки 3-го типа встречаются реже других. Все боковые жилки – с прекрасно выраженным бесцветным паренхимным влагалищем, а большинство также с 1-6 клетками дополнительной бесцветной паренхимы, которые располагаются цепочкой над паренхимным влагалищем или примыкают справа и слева к верхнему участку механической ткани (если последний соединяется с пучком). Очень часто наблюдаются видоизменения боковых жилок 2, 5, и 6-го типов, которые заключаются в появлении цепочки из 1-4 клеток склеренхимы над паренхимным влагалищем или прямо над эндодермой жилки (над этими клетками могут располагаться клетки бесцветной паренхимы). Такой тип жилок не учтен классификацией Вуколова (Vukolov, 1929). Участки механической ткани при жилках имеют вид вертикальных цепочек или узких колонок, сложенных 2-3 рядами крупных клеток с очень большими просветами.

Краевые (не связанные с жилками) участки склеренхимы мощные (4-7 слоев клеток), всегда вогнутые с внутренней стороны.

Клетки мезофилла между жилками сильно разрастаются и приобретают звездчато-лопастную форму, образуя в листе крупные воздушные ходы и полости. Однако у средней жилки зеленые клетки лежат плотнее, и прилегающие к нижнему эпидермису 1-2 слоя клеток могут иметь вид палисадных.

Arctopoa subfastigiata.

Пластинки листьев очень толстые (особенно средняя часть боковых «крыльев»), плоские, вдоль сложенные (у краев бывают слегка свернутыми), снизу почти ровные, сверху волнообразно ребристые. Киль на разрезе округленно-клиновидный (высота его немного больше ширины) или же небольшой, порой очень слабо выступающий.

Клетки нижнего эпидермиса мелкие, с сильно утолщенными наружными стенками, клетки верхнего эпидермиса крупнее, стенки их утолщены слабо. Включений (кристаллов) не наблюдалось.

Моторные клетки крупные, с извилистыми стенками, в группах по (8) 9-10 (11), погружены в бороздах на 1/2-2/3 толщины листа. «Подстилающий» слой бесцветных клеток (гиподерма) выражен нечетко. Ложные моторные клетки в более или менее выраженных (иногда довольно глубоких) бороздах, по величине порой лишь немногим уступающие моторным, по 2-5 групп с каждой стороны от главной жилки. Шипики сверху обильные, различной длины, толстоватые, острые, группами у жилок, иногда встречаются и между ними, к краям шипики становятся редкими, снизу группы тупых очень коротких шипиков, чаще вовсе отсутствующих.

Средняя жилка 2₁-го (редко 1-го) типа, с тонкостенной эндодермой и весьма отчетливым паренхимным влагалищем (где срединные клетки полукольца по крайней мере в 2 раза крупнее краевых). Дополнительные клетки бесцветной паренхимы в числе 2-9 нередко располагаются над средней жилкой в виде двурядной колонки. Эти ткани рано опробковывают. Средняя жилка на разрезе округлой формы. Участок склеренхимы над нею мощный, из 2-3 рядов крупных клеток, но бывает и сравнительно небольшим – всего из 4-6 клеток. Участок склеренхимы в киле очень мощный, из 4-8 слоев крупных толстостенных клеток с большими просветами, соединяется с жилкой на значительном протяжении.

Боковых жилок 9-13 с каждой стороны от главной жилки, среди них преобладают крупные жилки 1 и 2₁-го типов. Пучки 5-го и 6-го типов очень немногочисленны, единично встречаются жилки 3-го типа, а 4-й тип и вовсе отсутствует. Все боковые жилки с бесцветным влагалищем, а многие также с 1-4 дополнительными клетками

бесцветной паренхимы. При боковых жилках возможны единичные дополнительные клетки склеренхимы (тип жилок, отсутствующий у мятликов). Участки склеренхимы бывают в виде колонок или в виде цепочек клеток, но чаще они широкие, трапециевидные, расширяющиеся к эпидермису.

Краевые участки склеренхимы довольно крупные, из (1) 2-3 (4) слоев клеток, вогнутые с внутренней стороны.

Мезофилл листа между жилками составлен звездчато-лопастными клетками, образующими воздушные ходы и обширные межклеточные пространства («зеленая аэренхима»).

У *Arctophila fulva* – средняя жилка 2_1 -го типа, бесцветная паренхимная обкладка из 14 клеток, дополнительная бесцветная паренхима у жилки (сверху) из 4 клеток, верхний участок склеренхимы из 3-4 слоев. Киль выдающийся, округленный (у листьев вегетативных побегов киль, как и боковые жилки, выдается еще более резко). Все моторные группы одинаковые. Моторные клетки едва дифференцированы, в бороздах, углубленных на $1/3$ - $1/2$ толщины листа. Трихомы отсутствуют. Стенки клеток мезофилла извилистые.

У *Hyalopoa lanatiflora* (Roshev.) Tzvel. – плоские или сложенные листовые пластинки, в очертании на разрезе снизу ровные, сверху ребристые, но ребра эти невысокие, округленные и усеченные, киль треугольный или клиновидный. Клетки нижнего эпидермиса всегда с сильно утолщенными стенками. Кроме основной пары групп моторных клеток имеются по 1-5 дополнительных групп с каждой стороны от главной жилки, 3-5 клеток в каждой группе, погруженные в бороздах на $(1/4)$ $1/2$ - $2/3$ толщины пластинки (глубже других помещаются группы моторных клеток у средней жилки). На верхней стороне пластинки листа многочисленные острые шипики. Средняя жилка 1, 2_1 или 3-го типов. Бесцветная паренхимная обкладка пучков – в виде неполного или полного кольца, имеются также 1-4 дополнительных клетки бесцветной паренхимы. Килевой участок склеренхимы из 2-6 слоев клеток. Среди боковых жилок представлены все типы, в том числе по две-три крупных 1-го и 2-го типов. Участки склеренхимы у краев пластинки листа очень мелкие (1-3 ряда мелких клеток). Мезофилл рыхлый, из 4-7 слоев крупных извилистых или звездчато-лопастных клеток с довольно крупными межклетниками.

У *H. nutans* (Griseb.) Tzvel. – ребра на верхней стороне листовой пластинки почти или полностью отсутствуют (но снизу имеются мелкие ребрышки), клетки эпидермиса тонкостенные, и в них наблюдаются желтоватые включения, округлые или в виде песчинок. В клетках верхнего эпидермиса листа включения встречаются чаще, имеют они и в прилегающих клетках мезофилла. Сами клетки мезофилла у растений этого вида извилисто-лопастные.

Таким образом, анатомические данные показывают, что род *Hyalopoa*, скорее всего, имеет родство с видами рода *Arctopoa*: к числу общих признаков у этих двух родов мы относим извилистые и звездчато-лопастные клетки мезофилла, рыхло расположенные между жилками, слабую ребристость верхней стороны пластинки, колонкообразное расположение дополнительных клеток бесцветной паренхимы у жилок, наличие включений в клетках эпидермиса у некоторых видов обоих родов. В строении колосков *H. lanatiflora* также имеется сходство с *Arctopoa eminens*: короткое и равномерное опушение каллуса, волосистая ось колоска, гладкие веточки метелок и др. По наличию в листе крупных жилок 1-го типа *H. lanatiflora* сходен также с *Dupontia fisheri* s.l.

4. ЧИСЛА ХРОМОСОМ В РОДЕ *ARCTOPOA*

Звездочкой отмечены данные, которые были получены ранее (по нашим материалам) А.П. Соколовской, но оставались неопубликованными при жизни автора определений хромосом.

Arctopoa (Griseb.) Probat. $x=7$

Arctopoa eminens (J. S. Presl) Probat.

$2n=28$ Соколовская, 1960 (как «*Poa eminens*») [см. ниже];

Соколовская, Пробатова, 1968 (как «*Poa eminens*»).

Происхождение материала: **Сахалин**,

Анивский р-н, недалеко от пос. Анива, у устья р. Цунай, приморская низина, по краю дороги, 8.VII 1957, № 248, собр. А.П. Соколовская.

- 2п=42** Соколовская, Пробатова, 1968 (как «*Poa eminens*»).
- Происхождение материала: *Сахалин*,
- 1) Углегорский р-н, в 6 км южнее с. Орлово, приморские песчаные валы, 13.VII 1966, № 819, собр. Н.С. Пробатова;
 - 2) Макаровский р-н, окрестности пос. Тихий, в сыром кювете ж.-д. насыпи в 1 км от берега моря, 24.VIII 1966, № 1050, собр. Н.С. Пробатова.
- 2п=42** Соколовская, Пробатова, 1973 (как «*Poa eminens*»).
- Происхождение материала: *Сахалин*,
- 1) Макаровский р-н, окрестности пос. Заозерное, заторфованный болотистый приморский луг, 20.VII 1968, № 1188, собр. Н.С. Пробатова;
 - 2) Корсаковский р-н, окрестности с. Соловьевка, заболоченный луг на морской террасе, 9.IX 1968, № 1711, собр. Н.С. Пробатова.
- 2п=42** Соколовская, Пробатова, 1976.
- Происхождение материала: *Сахалин*,
- Макаровский р-н, окрестности пос. Заозерное, устье р. Лазовой, галечник, 25.VIII 1972, № 3679, собр. Н.С. Пробатова.
- *2п=42** А.П. Соколовская.
- Происхождение материала: *Сахалин*,
- восточное побережье, залив Пильтун, о-в Большой Врангелевский, 1.IX 1979, № 5585, собр. В.А. Нечаев (растения для исследования были выращены из семян).
- 2п=42** Соколовская и Пробатова, 1973 (как «*Poa eminens*»).
- Происхождение материала: *Курильские острова*,
- о-в Шикотан, окраина пос. Малокурильск, бух. Малокурильская, песчаный берег моря, 29.VIII 1968, № 1444, собр. Н.С. Пробатова.
- 2п=42** Пробатова, Селедец, Соколовская, 1984.
- Происхождение материала: *Приморский край*,
- Тернейский р-н, Сихотэ-Алинский заповедник, 18 км к югу от пос. Терней, бух. Благодатная, в устье сухого ручья, среди *Leymus mollis*, 6.IX 1979, № 5467, собр. Н.С. Пробатова.
- 2п=42** Пробатова, Селедец, Соколовская, 1984.
- Происхождение материала: *Магаданская область*,

- окрестности г. Магадана, бух. Гертнера в районе пос. Старая Веселая, в устье ручья, впадающего в бухту, 15.VII 1972, № 3591, собр. Н.С. Пробатова.
- *2n=42 А.П. Соколовская.
Происхождение материала: *Магаданская область*,
окрестности г. Магадана, бух. Гертнера в районе пос. Горняк,
пологий склон морской террасы, 8.VIII 1972, № 3647, собр. Н.С.
Пробатова.
- 2n=42 Соколовская, Пробатова, 1968 (как «*Poa eminens*»)).
Происхождение материала: *Камчатка*,
Тигильский р-н, пос. Палана, у устья р. Палана на лугу, 22.VIII
1959, № 266, собр. А.П. Соколовская.
- 2n=42 Пробатова, Селедец, Соколовская, 1984.
Происхождение материала: *Камчатка*,
Елизовский р-н, окрестности пос. Авача, близ устья р. Авача, сы-
рой приморский луг, 19.VIII 1972, № 3672, собр. Н.С. Пробатова.
- *2n=42 А.П. Соколовская.
Происхождение материала: *Камчатка*,
г. Петропавловск-Камчатский, у подножья сопки Мишенная,
15.VIII 1972, № 3662, собр. Н.С. Пробатова.
- 2n=42 Соколовская, Пробатова, 1968 (как «*Poa eminens*»)).
Происхождение материала: *Северная Корякия*,
Олюторский р-н, пос. Тиличики, берег зал. Корфа, песчаная
коса, 29.VI 1965, № 34, собр. А.П. Соколовская.
- 2n=42 Соколовская, Пробатова, 1973 (как «*Poa eminens*»)).
Происхождение материала: *Северная Корякия*,
Олюторский р-н, окрестности пос. Тиличики, пойма ручья в 3 км
вверх по течению от поселка, 29.VIII 1970, № 2842, собр. Н.С. Про-
батова.
- *2n=42 А.П. Соколовская.
Происхождение материала: *Командорские острова*,
1) о-в Беринга, берег оз. Саранное, 28.VII 1971, № 3299, собр.
Н.С. Пробатова;
2) о-в Беринга, в районе мыса Северо-Западный, у бывшего
пос. Северо-Западный, приморский луг, 29.VII 1971, № 3307, собр.
Н.С. Пробатова;

3) о-в Беринга, окрестности пос. Никольское, близ устья р. Гаванская, приморский луг из *Arctopoa eminens*, на песке, 1.VIII 1971, № 3325, собр. Н.С. Пробатова.

Кроме того, *A. eminens* был исследован на Чукотке (у северной границы его ареала), где также было установлено число хромосом $2n=42$ (Жукова, 1980). За пределами РДВ $2n=42$ приводили из Японии (Tateoka, 1985) и из Канады (Darbyshire et al., 1992), во всех случаях как «*Poa eminens*». Однако также имеются указания $2n=62$ – с побережья Чукотки, близ пос. Инчоун (Жукова и др. 1973; Юрцев, Жукова, 1978). Последнее число хромосом всегда вызывало некоторые сомнения и предположение, что это анеуплоидный цитотип *A. eminens*, существующий у северной границы ареала вида (Darbyshire, Cayouette, 1992). В 2001 г. мы имели возможность увидеть гербарные образцы, документирующие $2n=62$ у *A. eminens*, и смогли удостовериться в том, что они действительно относятся к этому виду. Вызывает у нас сомнение и $2n=28$ у раннего сахалинского образца А.П. Соколовской (№ 248): несмотря на дальнейшие многолетние целенаправленные поиски, это число хромосом пока не нашло подтверждений. Однако Hedberg (1967) также указывал для «*Poa eminens*» из Северной Америки $2n=28$.

***Arctopoa subfastigiata* (Trin.) Probat.**

$2n=42$ Соколовская, Пробатова, 1968 (как «*Poa subfastigiata*»).

Происхождение материала: **Приморский край**, окрестности г. Владивостока, в районе ж.-д. платформы Чайка, луговины вблизи морского берега, 9.VI 1966, № 629, собр. Н.С. Пробатова.

$2n=42$ Соколовская, Пробатова, 1973 (как «*Poa subfastigiata*»).

Происхождение материала: **Приморский край**, окрестности г. Владивостока, в 500 м от ж.-д. платформы Чайка к ст. Седанка, долина речки, сырой луг, 22.VII 1970, № 2477, собр. Н.С. Пробатова.

$2n=42$ Рудыка, 1984.

Происхождение материала: **Приморский край**, г. Владивосток, Вторая Речка, на пустыре, вдоль ручья, 12.VI 1978, № 5018, собр. Н.С. Пробатова.

$2n=42$ Соколовская и Пробатова, 1977.

Происхождение материала: *Хабаровский край*, левобережье Амура напротив г. Хабаровска, окрестности ж.-д. ст. Приамурская, сырой луг в 100 м от ж.-д. насыпи, 27.VI 1971, № 3252, собр. Н.С. Пробатова.

*2n=42 А.П. Соколовская.

Происхождение материала: *Хабаровский край*, окрестности г. Хабаровска, пос. Приамурский, обочина дороги в поселке, на утопанных местах, 16.VI 1978, № 5042, собр. Н.С. Пробатова.

2n=42 Соколовская, Пробатова, 1977.

Происхождение материала: *Амурская область*,

1) окраина г. Благовещенска, близ ж.-д. полотна, луг в понижении, 18.VI 1975, № 4036, собр. Н.С. Пробатова;

2) 18 км к востоку от г. Шимановска, ж.-д. ст. Селеткан, нарушенный луг близ ж.-д. полотна, 5.IX 1976, № 4468, собр. Н.С. Пробатова;

3) Джелтулакский р-н, пос. Тындинский, берег р. Тында, сырой луг, 6.VI 1975, № 4012, собр. Н.С. Пробатова;

4) Сковородинский р-н, близ ж.-д. ст. Большой Невер, долина р. Большой Невер, сырой луг, 13.VI 1975, № 4032, собр. Н.С. Пробатова.

*2n=42 А.П. Соколовская.

Происхождение материала: *Якутия*,

в 10 км к юго-западу от г. Якутска, в районе Чучур-Мурана, берег озера, сырой луг, 27.VII 1973, № 3812, собр. Н.С. Пробатова.

*2n=70-72 А.П. Соколовская.

Происхождение материала: *Иркутская область*,

о-в Ольхон на оз. Байкал, Семисосны, луг, 1.VIII 1976, № 5264, собр. Э. Мусаев, И. Каменева, Н. Артеменко (LE).

Редукция опушения колосков, свойственная *A. subfastigiata*, у образца № 3252 оказалась неполной: на каллусе нижней цветковой чешуи иногда наблюдаются единичные короткие и жесткие волоски. У образца № 5264 с Байкала густое жесткое опушение на члениках оси колоска, иногда также на каллусе имеются единичные волоски.

Число хромосом $2n=91-92+2B$, 97 (Hartung, 1946), приведенное для «*Poa subfastigiata*», полученное на растениях, выращенных из семян происхождением из Китая, относится, скорее, к какому-то виду мятлика, например из секции *Poa* (где такие числа хромосом вполне вероятны).

***Arctopoa tibetica* (Munro ex Stapf) Probat.**

2n=42 Соколовская, Стрелкова, 1939 (как «*Poa tibetica*»).

Происхождение материала: **Памир**,

Восточный Памир, долина р. Аксу около г. Мургаба, выс. 3800 м над ур. моря, 15.VII 1936, № 33, собр. А.П. Соколовская и О.С. Стрелкова.

2n=42 Пробатова и Соколовская, 1980.

Происхождение материала: **Горный Алтай:**

1) Чуйская степь, окрестности пос. Кош-Агач, выс. 1835 м над ур. моря, берег речки, луг, 24.VII 1937, № 15, собр. А.П. Соколовская и О.С. Стрелкова;

2) Кош-Агачский р-н, окрестности пос. Кош-Агач, выс. 1700 м над ур. моря, галечник оросительного канала, 12.VII 1977, № 4680, собр. Н.С. Пробатова;

3) долина р. Чеган-Узун, выс. 2000 м над ур. моря, галечник, 4.VIII 1937, № 117, собр. А.П. Соколовская и О.С. Стрелкова;

4) Кош-Агачский р-н, окрестности с. Чеган-Узун, галечник ручья, 13.VII 1977, № 4734, собр. Н.С. Пробатова;

***Arctopoa trautvetteri* (Tzvel.) Probat.**

2n=42 А.П. Соколовская, в: Пробатова, 1975.

Происхождение материала: **Якутия**,

Булунский р-н, левобережье р. Лены в 7 км ниже пос. Кюсюр, у бывшего пос. Булун, устье р. Булунка, песчаная грива, 4.VIII 1973, № 3775, собр. Н.С. Пробатова.

Числа хромосом остальных видов – *A. schischkinii*, *A. alexeji*, *A. petrovskiyi* и *A. reventa* пока не известны.

Имеются все основания считать, что виды рода *Arctopoa* дифференцировались на гексаплоидном уровне. Это число хромосом $2n=42$ наиболее характерно для рода и позволяет предполагать гибридное происхождение всех его видов.

Одним из доводов в пользу обоснованности рода *Arctopoa* и предполагаемых родственных связей его было, как мы считали (Пробатова, Юрцев, 1984), открытие на Чукотке, побережье Берингова пролива – у северного предела современного распространения преимущественно североспецифического вида *A. eminens*, – естественного межродового гибрида \times *Dupontopoa dezhevii* Probat. = *A. eminens* \times *Dupontia psilosantha* Rupr. Позднее наша гипотеза о возможности подобной гибридизации неожиданно нашла подтверждение в том, что такой межродовой гибрид был открыт и изучен с помощью современных методов канадскими исследователями S. Darbyshire, J. Cayouette, S. Warwick (1992) на п-ове Лабрадор и побережье Гудзонова залива (Атлантическое побережье Канады): с середины XIX в. он был известен как эндемичный вид *Poa labradorica* Steud., который долгое время синонимизировался с *Poa eminens* (*Arctopoa eminens*). Здесь еще сохранились реликтовые популяции *A. eminens*, произрастающие в непосредственной близости от *Dupontia psilosantha*, поскольку эти растения сходной экологии: они встречаются на избыточно увлажненных и слабозасоленных участках морских побережий. Лабрадорский гибрид и родительские виды встречались при совместном произрастании или поблизости (хотя бы один из родителей). Канадские авторы, цитированные выше, сообщают, что естественный межродовой гибрид, которому они дали название \times *Dupoa labradorica* (Steud.) J. Cayouette & S.J. Darbyshire, – анеуплоид ($2n=43-45$), он стерильный (так что генетически изолирован), но успешно размножается вегетативно, посредством корневищ; они считают, что он существует со времени последнего отступления ледника (Cayouette et al., 1989; Cayouette, Darbyshire, 1993).

Одновременно эти канадские ботаники доказали, на основании изучения ими лектотипа \times *Dupontopoa dezhevii*, что чукотское растение гибридом не является, а представляет собой «*Poa eminens*» (*Arctopoa eminens*) в ранней фазе развития (Darbyshire, Cayouette, 1992). Лишь спустя длительное время (в 2001 г.) мы смогли повторно изучить образец с Чукотки (LE), послуживший в свое время основанием для выделения \times *Dupontopoa dezhevii*, а также другой материал из Восточной Чукотки и, что важно, сравнить его с достоверным материалом по \times *Dupoa labradorica*, любезно присланным нам канадскими коллегами. Это убедило нас в правоте канадских исследователей, причисливших \times *Dupontopoa dezhevii* к числу синонимов «*Poa eminens*».

Как бы то ни было, вопреки этим авторам (не признающим род *Arctopoa*) мы считаем факт открытия межродового гибрида на п-ове Лабрадор подтверждением реальности существования *Arctopoa* как самостоятельного рода, тем более что естественные межродовые гибриды с участием рода *Poa* до сих пор не известны; более того, это доказательство близости *Arctopoa* к роду *Dupontia*. У *Arctopoa* и *Dupontia*, вероятно, присутствуют общие геномы.

Несмотря на то что достоверный межродовой гибрид, как оказалось, пока установлен лишь в Канаде, мы допускаем, что возникновение межродовых гибридов *A. eminens* × *Dupontia psilosantha* на Чукотке и на Атлантическом побережье Канады вполне могло иметь место независимо и одновременно.

Принимая во внимание, что название гибридного рода × *Dupontopoa* Probat. должно быть отвергнуто по формальным соображениям, а × *Dupoa* J. Cayoette et S.J. Darbyshire был создан для гибридов между родами *Dupontia* R. Br. и *Poa* L., мы предлагаем ниже новое название для гибрида *Dupontia* × *Arctopoa*:

× *Paradupontopoa* Probat., nom. nov. – Genus inter genera *Dupontia* R. Br. et *Arctopoa* (Griseb.) Probat. intermedium est.

Т у п у s : × *Paradupontopoa labradorica* (Steud.) Probat., comb. nov. – *Poa labradorica* Steud. 1854, Syn. Pl. Glum. 1: 252. – × *Dupoa labradorica* (Steud.) J. Cayouette et S.J. Darbyshire, 1993, Nord. Journ. Bot. 13:616.

5. ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *ARCTOPOA* В СИСТЕМЕ СЕМЕЙСТВА *POACEAE*

Исследования по анатомии пластинки листа (Пробатова, 1968, 1991а, б; Probatova, 1997; Радкевич, Пробатова, 1968) позволили оценить комплекс признаков, характеризующих род *Arctopoa* и определить его место в системе подтрибы *Poinae*.

В течение четверти века, прошедшей со времени обнаружения рода *Arctopoa* (Пробатова, 1974), у нас формировалось представление о том, что этот род следует сближать не с *Poa*, а с небольшими циркумполярными арктическими родами подтрибы *Poinae*:

Arctophila (Trin.) Anderss. и *Dupontia* R. Br. – и также с азиатским арктоальпийским родом *Hyalopoa* Tzvel. (рис. 8).

Все эти роды, включая *Hyalopoa*, по-видимому, гибридогенные, о чем говорит полное отсутствие у них видов – первичных диплоидов (с $2n=14$) и безусловное преобладание гексаплоидного уровня ($2n=6x=42$), анеуплоидия у *Dupontia*, а возможно, также – у *Arctopoa eminens* и *A. subfastigiata*. В прошлом, когда злаки были в целом менее специализированными, возможности гибридизации были значительно более широкими, и можно предполагать, что очень многие роды злаков возникли вследствие гибридизации, приводившей к деспециализации и открывавшей возможности для дальнейшей эволюции таксонов (Цвелёв, 1972, 1976).

Сходство в микроструктуре пластинки листа у *Arctopoa*, *Dupontia*, *Arctophila*, *Hyalopoa* является, как мы считаем, отражением их близкого родства (Пробатова, 1991; Probatova, 1997, 1998). Об этом же свидетельствуют естественные межродовые гибриды \times *Arctodupontia* (с участием *Arctophila fulva*) и \times *Dupontopoa*.

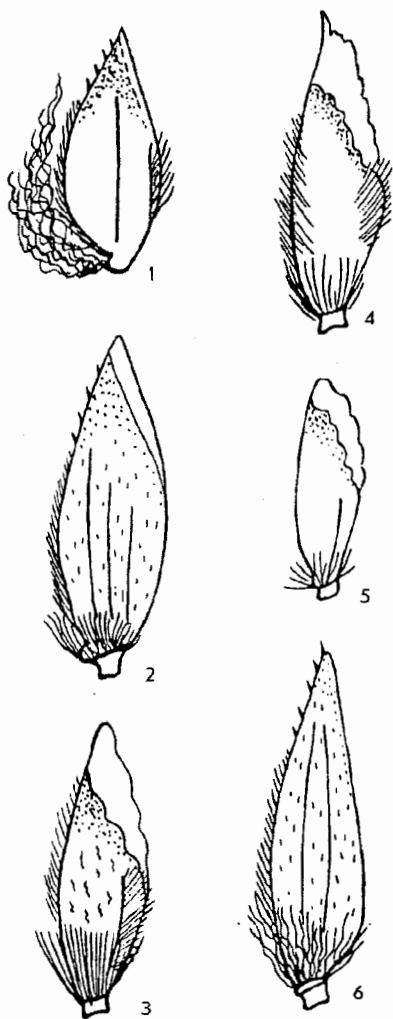


Рис. 8. Типы нижних цветковых чешуй в некоторых родах трибы Poae: 1 – *Poa alpigena*, 2 – *Arctopoa eminens*, 3 – *Hyalopoa lanatiflora* (Roshcv.) Tzvel., 4 – *Dupontia fisheri* R. Br. (s.l.), 5 – *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., 6 – *Poa macrantha*

6. БИОГЕОГРАФИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РОДА *ARCTOPOA*

Виды рода *Arctopoa* распространены на побережьях Северной Пацифики (один вид – *A. eminens* – заходит и на Атлантическое побережье Северной Америки), включая побережья РДВ и некоторые из его континентальных районов, также встречаются они в Восточной Сибири, на Алтае и в Центральной Азии.

A. eminens относится к группе древних специализированных видов с высокой степенью адаптированности к специфическим условиям морских побережий и реализующих там свой биоэкологический потенциал (Пробатова, Селедец, 1998). Морские побережья имеют большое значение для видообразования: они являются естественными полигонами для исследования динамичных процессов, в том числе эволюционных. Специфический комплекс условий обитания на морских побережьях способствовал специализации. Морские побережья – это зона гибридогенного видообразования. Вегетативное размножение, столь ярко развитое у всех видов рода *Arctopoa* (а в особенности, и даже преимущественно, в сравнении с семенным – у *A. eminens*), нередко является показателем гибридного происхождения вида.

Анализ экологического ареала у *A. eminens* методом экологических шкал (Пробатова, Селедец, 1999) показал, что виду присущ весь спектр местообитаний – от лугового до болотного, он занимает первое место среди других обитателей морских побережий по широте экологического ареала по отношению к увлажнению.

A. eminens – наиболее широко распространенный на РДВ, океанический – преимущественно северопацифический прибрежноморской (лугово-болотный) галофильный вид. Ныне это единственный прибрежноморской представитель рода. В РФ *A. eminens* встречается только на РДВ. Наиболее обычен на Сахалине и п-ове Камчатка. Полиморфный *A. eminens* – наиболее древний и специализированный вид, сохранивший большое количество примитивных признаков морфологии, узко приуроченный к условиям морских побережий.

A. alexeji – пока известен из немногих местонахождений: кроме Камчатки, откуда он был описан («Окраина г. Петропавловска-Камчатского, близ аэропорта Халактырка, сырая луговина на обочине до-

роги, 20. VII 1978, Т.М. Софейкова»; тип – МНА, изотип – VLA), устья р. Халактырка, также – в южной части Магаданской области (Ольский р-н, Мотыклейский залив, о-в Талан, 1988 г., Е. Голубова – VLA) и на Сахалине (Поронайский р-н, морское побережье в районе бывшего пос. Котиково, 1990 г., Н.С. Павлова – VLA). Габитуально этот вид напоминает *A. eminens*, но с неравномерно шероховатыми от шипиков (а не всегда гладкими, как у *A. eminens*) расставленными (под углом в 45°) веточками очень крупных метелок и колосками, также очень крупными. Вероятно, это реликтовый вид, близкородственный *A. eminens* (нами относится к типовой секции рода *Arctopoa*), но, возможно, как-то связанный и с таксонами сибирско-центральноазиатской секции *Aphydris* (Griseb.) Probat. Он был назван именем известного русского ботаника А.К. Скворцова.

A. subfastigiata – преимущественно восточносибирский вид, естественно заходящий в западные районы РДВ, а также в Монголию и северо-восточные районы Китая. Плюризональный континентальный сыролуговой ксеромезофит, факультативный галофит. Северная и восточная границы его естественного ареала – в бассейне р. Колымы и на Верхнем Амуре. В районах РДВ, прилегающих к Якутии (например, близ с. Аим Хабаровского края – Харкевич и др., 1983) он, возможно, еще естественный. Как заносный, встречается на юге Хабаровского края и в Приморском крае, а также на Чукотском полуострове. Полиморфный вид. Центр его ареала – в Забайкалье, где его полиморфизм усиливается. *A. subfastigiata* очень высокоспециализирован (полная редукция опушения колоска; сокращение листовой поверхности; крупные анемохорные метелки с широко расставленными толстыми веточками, легко отламывающиеся у своего основания к моменту созревания плодов – тип «перекати-поле»). Обладает наивысшей энергией семенного размножения среди видов рода *Arctopoa* (при сохранении вегетативного) и занимает в Сибири наибольший ареал, причем к востоку от границ его естественного распространения (Верхнее Приамурье) (рис. 9, 10) наблюдается вторичное расширение ареала. Только у *A. subfastigiata* нами выявлена дальнейшая полиплоидизация (на Байкале обнаружена раса с $2n=70-72$). Это единственный из всех видов арктомятлика, который заносится, изредка даже в северные районы Дальнего Востока (Чукотка), и явно расселяется в

южных материковых районах РДВ, на антропофитных местообитаниях. Дальнейшая – антропогенная – эволюция *A. subfastigiata*, по-видимому, привела к возникновению *A. reventa*, габитуально сходного с ним.

A. schischkinii, с «промежуточными» признаками между *A. tibetica* и *A. subfastigiata*, – несомненно, гибридогенный: это предполагал и выделивший *Poa schischkinii* Н.Н. Цвелев (1974). В самом деле, анализ сибирской части ареалов трех видов (показаны М.В. Олоновой (1990) ясно свидетельствует, что ареал *A. schischkinii* в Сибири (рис. 9) практически повторяет ареал центральноазиатского солончакового *A. tibetica*, однако *A. subfastigiata* здесь отсутствует, так как ареал последнего заметно сдвинут на восток. Это подтверждает предположение, что именно краевые популяции *A. subfastigiata*

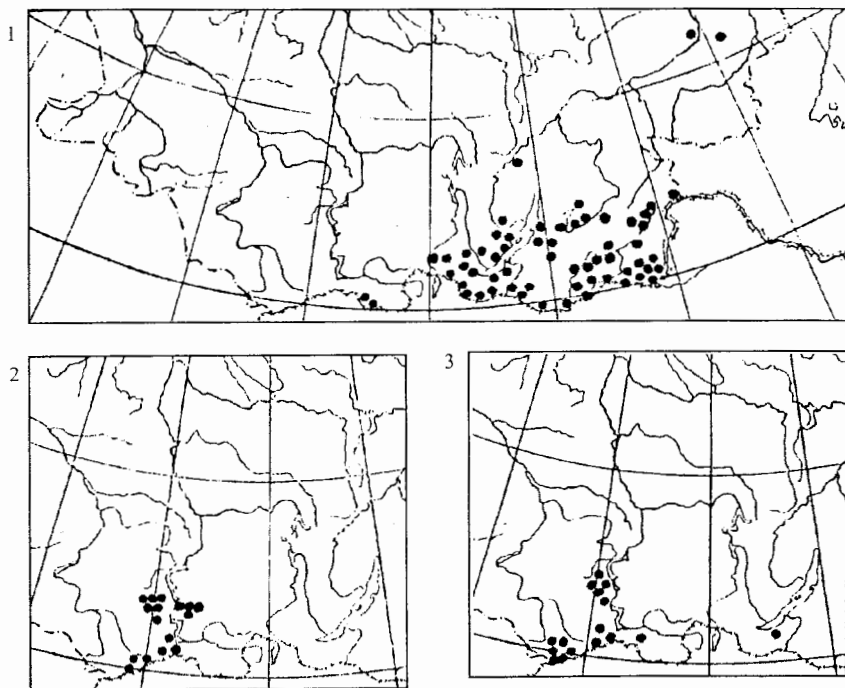


Рис. 9. Распространение трех видов рода *Arctopoa* в Сибири (по М.В. Олоновой, 1990): 1 – *Arctopoa subfastigiata*, 2 – *A. tibetica*, 3 – *A. schischkinii*

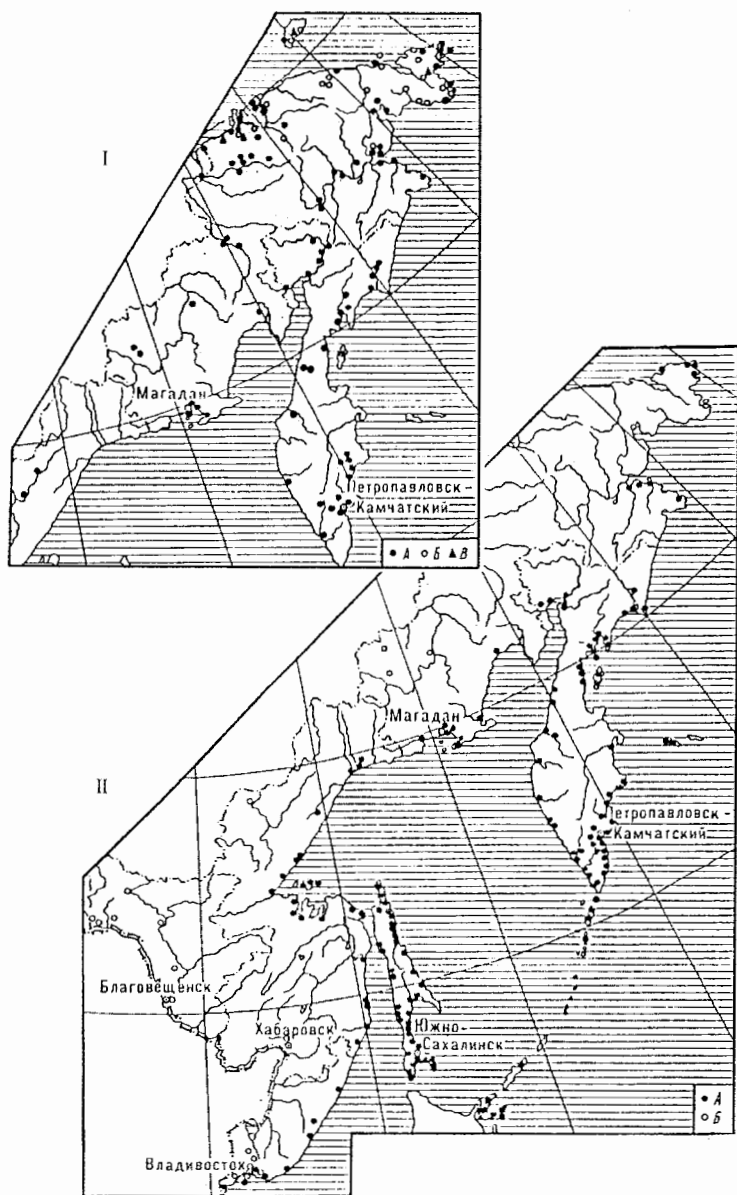


Рис. 10. Распространение на российском Дальнем Востоке: I. А – *Arctophila fulva*, Б – *Dupontia psilosantha*, В – *D. fisheri* (s. str.). II. А – *A. emimens*, Б – *A. subfastigiata*

участвовали, вместе с *A. tibetica*, в гибридогенном формировании *A. schischkinii*.

В связи с современными представлениями об ареале *A. schischkinii* (Олонова, 1990), который не является алтайским эндемом (а встречается также в южной части Средней Сибири и заходит в Бурятию), следует упомянуть виденные нами ранее монгольские сборы Н.В. Павлова в Гербарии МГУ (MW), определенные их коллектором как «*Glyceria subfastigiata*» (= *Arctopoa subfastigiata*): «Plantae Mongoliae exped. P. Kozlowii: 1) СЗ оз. Цаган, болота, по берегам, 28.VI 1924, № 261, N. Pawlow; 2) Хангай, луговой склон гор к долине р. Тамчин, 22.VIII 1924, № 247, N. Pawlow; 3) Хангай, степной склон гор по пади Улалдзэ, на междуречье Хойту–Тамир и Хануй, 21.VIII 1926, Н. Павлов» (MW). Все три образца, безусловно, не относятся к *A. subfastigiata*, так как растения с волосистыми килем и прикраевыми жилками нижних цветковых чешуй; первый из них габитуально напоминает *A. schischkinii*, притом с короткими волосками, равномерно распределенными вокруг основания цветков (по типу *A. eminens*), два других габитуально сходны с *A. subfastigiata*, что наводит на мысль о возможной принадлежности всех трех к *A. reventa* (последний вид пока известен по единственному образцу, послужившему для его описания).

A. trautvetteri – узкоэндемичный вид, известный только из немногих пунктов в низовьях р. Лена, где он обитает главным образом на прибрежных песках. Находки его чрезвычайно редки, однако несмотря на это, *A. trautvetteri* уже дважды издавался в экзиккатах Гербария Ботанического института РАН (Пробатова, 1979в; Петровский, 1988 – как «*Poa trautvetteri* Tzvel.»). Образцы В.В. Петровского имеют следующее происхождение: «Якутская АССР, Булунский р-н, окрестности с. Чекуровка, на песчаном аллювии р. Лена, 24. VII 1984, В.В. Петровский». Это, по-видимому, самые недавние сборы *A. trautvetteri* и всего лишь третье известное местонахождение для вида, после Говорова (откуда он был описан) и Булуна (местонахождение, приведенное нами при числе хромосом).

Ареал *A. subfastigiata* (рис. 9, 1) прежде, вероятно, простирался до Северного Ледовитого океана, где могли происходить контакты с *A. eminens*, несомненно обитавшим в прошлом по северным

побережьям Азии и Америки (последнее доказывается существованием реликтовых – атлантических популяций *A. eminens*). Ныне в Восточной Сибири сохранились немногочисленные реликтовые популяции узколокальных эндемиков: *A. trautvetteri* – в низовьях р. Лена и *A. petrovskiy* – на р. Яна, сформировавшиеся, по-видимому, в ходе гибридизации *A. subfastigiata* (впоследствии отступившего на юг) и *A. eminens*, исчезнувшего при похолоданиях с побережий Ледовитого океана. Оба этих производных вида уже не являются галофитами (деспециализация).

A. petrovskiy. По свидетельству его коллектора, в честь которого назван вид, исследователя флоры о-ва Врангеля и других арктических районов Восточной Сибири и РДВ В.В. Петровского (1992), этот вид «представляет собой изолированную и заметно дифференцированную расу южносибирского *Poa subfastigiata* Trin. Нечасто, на аллювиях высокой поймы» (с. 79). «*Arctopoa petrovskiy* ... является узкоэндемичным: ареал ... не выходит за пределы Северной Якутии. По-видимому, *Arctopoa petrovskiy* можно считать эндемиком бассейна р. Яна, и нахождение его во флоре окрестностей метеостанции Джангкы оказывается существенным отличительным признаком местной флоры» (с. 85). Сюда же, несомненно, относится и гербарный образец В.Р. Филина с р. Яна ниже Кулара, ранее нами ошибочно отнесенный к *A. trautvetteri* (Пробатова, 1979в), а ныне взятый в качестве паратипа для *A. petrovskiy* (MW). Скорее всего, *A. petrovskiy* – гибридогенный вид, сформировавшийся при участии *A. subfastigiata*. Следует подчеркнуть, что в настоящее время *A. subfastigiata* в бассейне р. Яна не встречается.

Обособленное положение рода *Arctopoa* подтверждается и в паразитологических исследованиях: так, практически во всех случаях обнаружения паразитических фитонематод на злаках флоры РДВ поражения вызывались цветочной галловой нематодой (поражающей колоски), но у *Arctopoa* (*A. eminens*, а также у *A. petrovskiy* – наши данные) наблюдались только корневые галлы, они же были найдены и на *Glyceria alnasteretum* (Ерошенко, Пробатова, 1968; Кралль, Пробатова, 1991). Корневые галловые фитонематоды считаются реликтовой формой, на РДВ они встречаются редко и в основном на прибрежно-морских злаках или вблизи морских побережий.

Наиболее древняя часть общего ареала рода *Arctopoa* лежит в области Северной Пацифики; основная же – находится в Азии, а наибольшее таксономическое разнообразие (секция *Aphydris*) наблюдается в Сибири, и лишь немногие виды этой секции заходят на РДВ.

Азиатская часть ареала рода *Arctopoa* наиболее богата видами. Изучение взаимоотношений между азиатскими представителями рода показывают, что континентальные виды (секция *Aphydris*) были тесно связаны в прошлом с прибрежноморскими анцестральными формами, а в настоящее время представлены рядом реликтовых форм, довольно тесно связанных между собой.

A. eminens – наиболее древний представитель рода, высокоспециализированный и сохранивший целый ряд примитивных признаков морфологии; он ближе всех к исходному типу, что отмечал для «*Poa eminens*» еще В.В. Ревердатто (1947). Только у *A. eminens* сохранилась очень редкая – тетраплоидная (с $2n=28$) раса в ареале вида, при преобладании $2n=42$.

Наиболее продвинутым является восточносибирский вид *Arctopoa subfastigiata*, он же занимает и наибольший (в секции *Aphydris*) ареал, причем к востоку от границы его естественного распространения – на Верхнем Амуре (западные районы Амурской области) этот ареал ныне расширяется (Хабаровский и Приморский края). Возможно, совсем недавним по времени является возникновение (под влиянием антропогенного фактора) *A. reventa*, а также *A. alexeji*. Популяции *A. trautvetteri* и *A. petrovskiyi*, несомненно, следует считать реликтовыми.

Если *A. tibetica*, наиболее удаленный от Тихоокеанского побережья, обнаруживает еще некоторое габитуальное сходство с *A. eminens* из типовой секции *Arctopoa*, то остальные виды, входящие в секцию *Aphydris*: алтайский эндем *A. schischkinii*, восточносибирско-амурский *A. subfastigiata*, нижнеленский эндем *A. trautvetteri* и нижнеянский – *A. petrovskiyi* – обнаруживают близкие связи между собой. Характерно, что в этом комплексе, очевидно, наиболее молодом, прослеживается тенденция к более высоким, чем бх, уровням пloidности – до $10x$ (и выше?) – у *A. subfastigiata*, но не встречается тетраплоидное число хромосом $2n=28$, которое сохранилось, по-видимому, лишь у немногих популяций *A. eminens* близ границ его ареала, так как еди-

нические указания $2n=28$ у *A. eminens* имеются лишь с Южного Сахалина и из Канады (см. выше). Область возникновения рода *Arctopoa* – побережья Северной Пацифики, откуда происходило его дальнейшее расселение вглубь Азиатского материка, по берегам солоноватоводных внутриконтинентальных водоемов. Большинство видов рода *Arctopoa* – факультативные галофиты, а два вида, очевидно, претерпели дальнейшую деспециализацию (*A. trautvetteri*, *A. petrovskiyi*), возможно – как следствие гибридизаций.

На севере Сибири, где *A. subfastigiata* в настоящее время отсутствует, по ареалам двух узкоэндемичных видов – нижнеленского *A. trautvetteri* и нижнеянского *A. petrovskiyi* (несомненно, сформировавшихся с его участием) – можно проследить отступление его к югу, по мере похолодания. Другой вид, давший начало *A. trautvetteri* и *A. petrovskiyi*, – *A. eminens* был, несомненно, в прошлом распространен и на побережьях Ледовитого океана (как Азиатского, так и Американского, о чем свидетельствуют его реликтовые североатлантические популяции в Канаде), а его популяции в низовьях крупных сибирских рек дали начало *A. trautvetteri* и *A. petrovskiyi*. Таким образом, мы можем наблюдать динамику ареала *A. subfastigiata*: сокращение в западной и северной частях и экспансия на восток, где в настоящее время происходит вторичное расширение его (в Хабаровском и Приморском краях и в Охотии), в значительной степени – под воздействием антропогенного фактора. Дальнейшая антропогенная эволюция *A. subfastigiata* вызвала формирование *A. reventa*.

Изучение взаимоотношений между азиатскими представителями рода показывает, что некоторые, относительно древние, континентальные виды являются производными анцестральных форм, обитавших по заболоченным берегам более или менее засоленных внутриконтинентальных водоемов. Центральноазиатский солончаковый вид *A. tibetica* даже напоминает габитуально небольшие экземпляры прибрежноморского *A. eminens*.

Три наиболее «старых» вида – *A. eminens*, *A. tibetica* и *A. subfastigiata* хорошо обособлены друг от друга, однако с открытием *A. schischkinii*, *A. trautvetteri*, *A. petrovskiyi* и *A. reventa* стало очевидным, что в истории развития рода имели место активные процессы гибридизации.

Таким образом, небольшой галофильный род *Arctopoa* служит «связующим звеном» между флорами Центральной Азии, Сибири и Северной Америки. Другими словами, род *Arctopoa* связывает два континента и три океана: хотя в настоящее время его виды практически отсутствуют на побережьях Северного Ледовитого океана (скорее всего, по климатическим причинам), но они там, несомненно, обитали в прошлом, о чем свидетельствуют реликтовые атлантические популяции *A. eminens* и два вида рода *Arctopoa* с ограниченными ареалами – в низовьях крупных сибирских рек Лена (*A. trautvetteri*) и Яна (*A. petrovskii*), уже потерявших свои галофильные черты при отступлении от морского побережья вглубь материка (они обитают на песках в поймах рек).

Более того: род *Arctopoa* (через *A. eminens*) генетически связан с обитателями песчаных дюн Американского побережья Северной Пацифики, известными под названиями *Poa macrantha* Vasey и *P. douglasii* Nees (из секции *Dioicopoa*), с $2n=28$, что вытекает из фактов поразительного сходства их по морфологии колосков. Однако совершенно иная – ксерофитная структура (рис. 11, 12) пластинки листа не позволяет отнести эти виды к роду *Arctopoa*, имеющему, наоборот, гидрофильную структуру.

Приводим характеристики этих двух близкородственных западноамериканских прибрежноморских псаммофильных видов, явно находящихся в некотором родстве с нашим родом (составлены нами по гербарным образцам, хранящимся в Гербарии БИН РАН – LE).

Растения двудомные (наблюдается половой диморфизм!), образуют дерновинки, соединенные ползучими подземными побегами. Листовые пластинки у них совершенно иного, чем у *Arctopoa eminens*, типа: узкие, свернутые, снизу гладкие и без кия, сверху глубокобороздчатые и шиповатые (рис. 1, 12). У *Poa macrantha* (менее специализированного из двух) метелка по форме приближается к колосовидной, у *P. douglasii* она имеет вид плотного округлого султана. Пыльники очень крупные (3,5-4,5 мм длиной). В то же время в деталях строения колоска у этих видов (особенно у *Poa macrantha*) просматривается много общего с *Arctopoa eminens*. Веточки метелок у *Poa macrantha* гладкие или в дистальной части очень слабощероховатые. Колосковые чешуи крупные, по длине



Рис. 11. *Poa douglasii*: поперечный разрез пластинки листа в области средней жилки, над жилкой видна многослойная бесцветная водозапасающая ткань

почти равны цветковым. Киль нижних цветковых чешуй выражен довольно слабо. Ось колоска у обоих американских видов также волосистая, причем волоски располагаются на спинной стороне члеников оси. Нижние цветковые чешуи в верхней части густошероховатые. Число жилок нижней цветковой чешуи у этих двудомных видов чаще 5, но нередко оно неопределенное. Нижние цветковые чешуи у *Poa douglasii* по краю реснитчатые. Каллус у *P. macrantha* более или менее треугольный, с волосками до 2,5 мм длиной, более извилистыми, чем у арктомятлика выделяющегося, и расположены они на каллусе более или менее равномерно (рис. 8). Верхние цветковые чешуи у этого вида также весьма напоминают чешуи арктомятлика, с шипиками на киях и между ними. При основании побегов у *P. macrantha* также имеются более или менее выраженные бурые влагаллица старых листьев. Язычки листьев короткие, по краю мелкореснитчатые.

Здесь важно отметить, что один из виденных нами экземпляров *Poa macrantha* (LE) был определен В.Л. Комаровым как «*Poa eminens*», так же определяли *P. macrantha* и некоторые американские ботаники («*Poa glumaris*»).

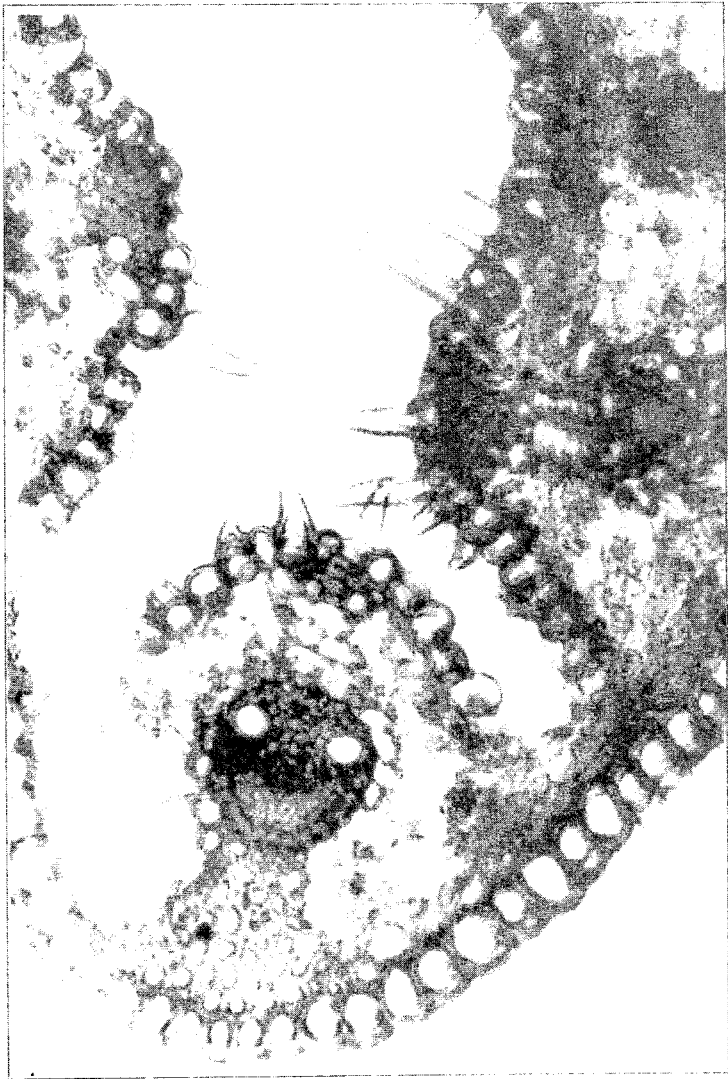


Рис. 12. Поперечный разрез пластинки листа *Poa macrantha*

Poa douglasii внешне весьма напоминает *P. macrantha*, но он, несомненно, более специализирован: об этом свидетельствуют форма соцветия (в виде округлого плотного султана), гладкие по всей поверхности цветковые чешуи, редукция волосков на каллусе и члениках оси колоска и др.

Примечательно, что в пределах рода арктомятлик также наблюдаются редукция опушения чешуй (*Arctopoa subfastigiata*), густые соцветия с сильно редуцированными веточками (*A. tibetica*), и у некоторых видов поверхность нижних цветковых чешуй гладкая.

Мы считаем необходимым поставить вопрос об особом родовом статусе для этих двух западноамериканских прибрежно-морских видов, для чего прежде всего необходима ревизия таксономического состава секции *Dioicopoa* рода *Poa*. Можно предположить, что эволюция этой группы и рода *Arctopoa* проходила параллельно, но анцестральная (диплоидная ?) форма у них могла быть общей.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 98-04-49455, 01-04-49430).

Автор благодарит кураторов гербариев LE, MHA, MW, VLA, ТК за предоставленные возможности проведения исследований, В.В. Петровского, Б.А. Юрцева и в особенности Н.Н. Цвелева (БИН РАН) за постоянную поддержку и ценные консультации. Глубокая признательность незабвенной коллеге А.П. Соколовской (ЛГУ) за исследование чисел хромосом. Также благодарю за присланный материал из Канады Dr. Stephen Darbyshire (Centre for Land Biological Resources Research, Ottawa, Ontario).

ЛИТЕРАТУРА

Ерошенко А.С., Пробатова Н.С. Поражение корневой нематодой *Ditylenchus radicola* мятлика высокого (*Poa eminens* C. Presl) на Сахалине // Ботанические и зоологические исследования на Дальнем Востоке. Т. 2. Владивосток, 1968. С. 244-249.

Жукова П.Г., Петровский В.В., Плиева Т.В. Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 9. С. 1331-1342.

Жукова П.Г. Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 1. С. 51-59.

- Комаров В.Л. Мятлики Камчатки // Ботан. материалы Гербария Глав. ботан. сада РСФСР. 1924. Т. 5, вып. 10. С. 145-150.
- Краль Э.Л., Пробатова Н.С. Паразитологический метод в агроэкологии: фитонематоды дикорастущих злаков Дальнего Востока СССР // Систематика и эволюция злаков. Краснодар: Кубан. гос. ун-т, 1991. С. 58-59.
- Олонова М.В. *Poa* L. – мятлик // Флора Сибири. Т. 2. Роассас (Gramineae). Новосибирск: Наука, 1990. С. 163-186; карты 211, 216, 218.
- Петровский В.В. *Poa trautvetteri* Tzvel. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука, 1988. Т. 26, вып. 132, № 6555. С. 23.
- Петровский В.В. О флоре района нижнего течения реки Яны (Северная Якутия) // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 77-86.
- Пробатова Н.С. Анатомическое строение листа мятликов секции *Arctopoa* (Griseb.) Tzvel. // Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. Владивосток, 1968. С. 134-135.
- Пробатова Н.С. К вопросу о системе рода мятлик (*Poa* L.) в связи с изучением его дальневосточных представителей // Комаровские чтения. Вып. 16. Владивосток, 1969. С. 117-127.
- Пробатова Н.С. Новые виды мятлика (*Poa* L.) с Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. 1971. Л.: Наука, 1971. Т. 8. С. 25-57.
- Пробатова Н.С. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (Роассас) // Новости систематики высших растений. 1974. Л.: Наука, 1974. Т. 11. С. 44 - 54.
- Пробатова Н.С. Новые сведения об *Arctopoa trautvetteri* (Tzvel.) Probat. (Роассас) // Новости систематики высших растений. Т. 12. Л.: Наука, 1975. С. 9-11.
- Пробатова Н.С. Новые и редкие злаки из Восточной Сибири и Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. 1976. Л.: Наука, 1976. Т. 13. С. 32-42.
- Пробатова Н.С. *Arctopoa eminens* (C. Presl) Probat. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука, 1979а. Т. 22, вып. 117, № 5808. С. 48-49.
- Пробатова Н.С. *Arctopoa subfastigiata* (Trin.) Probat. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука. 1979б. Т. 22, вып. 117, № 5809. С. 49.
- Пробатова Н.С. *Arctopoa trautvetteri* (Tzvel.) Probat. // Список растений Гербария флоры СССР. Л.: Наука, 1979в. Т. 22, вып. 117, № 5810. С. 49-50.
- Пробатова Н.С. О некоторых злаках (Роассас) с Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. 1978. Л.: Наука, 1979. Т. 15. С. 68-75.
- Пробатова Н.С., Соколовская А.П. К кариотаксономическому изучению злаков Горного Алтая // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 4. С. 509-520.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П., Соколовская А.П. Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения. Вып. 31. Владивосток, 1984. С. 89-116.
- Пробатова Н.С., Юрцев Б.А. Новые таксоны семейства Роассас с Северо-Востока СССР // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 688 - 692.
- Пробатова Н.С. Семейство мятликовые, или злаки – Роассас Barnh. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985. С. 89-382.
- Пробатова Н.С. Систематическая анатомия листа злаков флоры СССР: возможности метода и некоторые итоги его использования // Систематика и эволюция злаков. Краснодар: Кубан. гос. ун-т, 1991а. С. 94-95.
- Пробатова Н.С. Сравнительная анатомия листа у злаков подтрибы *Poinae* в связи с их экологией и филогенезом // Современные проблемы экологической анатомии растений: Материалы 2-го Всесоюз. совещ. по экологич. анатомии растений, Владивосток, 10-16 сент. 1990 г. Владивосток, 1991б. С. 131-132.

Пробатова Н.С. Злаки Российского Дальнего Востока: Дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. Владивосток: ДВО РАН, 1993. 74 с.

Пробатова Н.С. Род *Arctopoa* (Griscb.) Probat. (Poaceae): сибирско-северопацифические связи // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тез. докл. (6-8 декабря 1995 г., Томск). Томск, 1995. С. 51-53.

Пробатова Н.С., Седец В.П. Сосудистые растения в зоне взаимодействия суши и океана: проблемы прибрежно-морской ботаники на Дальнем Востоке России // Растения в муссонном климате: Материалы Международ. конф., посвящ. 50-летию Ботан. сада-ин-та ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 51-53.

Пробатова Н.С., Седец В.П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент-океан» // Вестн. ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80-92.

Ридкевич О.Н., Пробатова Н.С. О строении проводящих пучков в узле злаков // Вестн. ЛГУ. 1968. Т. 15 (Биология), вып. 3. С. 77-84.

Ревертато В.В. Флорогенетические этюды о сибирских злаках // Ботан. журн. 1947. Т. 32, № 6. С. 254-263.

Рудыка Э.Г. Числа хромосом сосудистых растений из южной части советского Дальнего Востока // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 12. С. 1699-1700.

Соколовская А.П., Стрелкова О.С. Географическое распространение полиплоидов: исследование растительности Памира // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1939. № 35, вып. 9. С. 42-63.

Соколовская А.П. Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры о. Сахалина) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1960. Т. 21, вып. 4. С. 42-58.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 12. С. 1737 - 1743.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. II // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 89 - 96.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 3. С. 384 - 393.

Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Кариологическое исследование злаков (Poaceae) южной части советского Дальнего Востока // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 8. С. 1143-1153.

Харкевич С.С., Буч Т.Г., Якубов В.В., Яшенкова Г.Ф. Материалы к изучению флоры Аяно-Майского района Хабаровского края // Новости систематики высших растений. 1983. Л.: Наука, 1983. Т. 20. С. 203-224.

Цветев Н.Н. О значении гибридизационных процессов в эволюции злаков (Poaceae) // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 5-16.

Цветев Н.Н. О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР // Новости систематики высших растений. 1974. Л.: Наука, 1974. Т. 11. С. 24-41.

Цветев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). М.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Юрцев Б.А., Жукова П.Г. Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 8. С. 1132-1144.

Bowden W.M. Chromosome numbers and taxonomic notes on northern grasses. IV. Tribe Festuceae: *Poa* and *Puccinellia* // Canad. J. Bot. 1961. Vol. 39, N 1. P. 123-138.

Cayouette J., Darbyshire S.J., Warwick S. Systematics of *Poa eminens* and *Poa labradorica* (Poaceae) // Suppl. to Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76, N 6. Abstracts, 1989. N 612. P. 231.

Cayouette J., Darbyshire S.J. The intergeneric hybrid grass «*Poa labradorica*» // Nord. J. Bot. 1993. Vol. 13, N 6. P. 615-629.

Darbyshire S.J., Cayouette J. An examination of the holotype of \times *Dupontopoa dezhevii* Prob. (Poaceae) // *Taxon*. 1992. Vol. 41. P. 737-743.

Darbyshire S.J., Cayouette J., Warwick S.J. The intergeneric hybrid origin of *Poa labradorica* (Poaceae) // *Pl. Syst. Evol.* 1992. Vol. 181. P. 57-76.

Hartung M. Chromosome numbers in *Poa*, *Agropyron* and *Elymus* // *Amer. Journ. Bot.* 1946. Vol. 33, N 6. P. 516-532.

Hedberg O. Chromosome numbers of vascular plants from arctic and sub-arctic North America // *Arkiv. for Bot., Kungl. Svensk. vetenskapsakademien*. 1967. Ser. 2, Bd 6, N 6.

Probatova N.S. Leaf anatomy of *Arctopoa* and allied genera (Poaceae): comparative and phylogenetic considerations // *Тр. Международ. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб.*, 1997. С. 108-109.

Probatova N.S. The genus *Arctopoa* (Poaceae: Poaceae): phylogenetic considerations // *Monocots II. 2nd Intern. Confer. on the comparative biology of the Monocotyledons & 3d Intern. Symp. on grass systematics and evolution. Sydney, Australia. (Sept. 27–Oct. 2, 1998): Abstracts. Sydney: Royal Bot. Gardens, 1998. P. 79.*

Tateoka T. Chromosome numbers and their taxonomic implications in the genus *Poa* of Japan // *Bot. Mag. Tokyo*. 1985. Vol. 98. P. 413-437.

Tzvelev N.N. The system of grasses (Poaceae) and their evolution // *Bot. Rev.* 1989. Vol. 55. N 3. P. 141-204.

Vukolov V.A. Srovnávací anatomic cepelu ceskoslovenských druhů lipnic // *Sborník ČSĽ. Acad. Zemedelské. Praha, 1929. Ročník 4, číslo 4.*