

О РОДЕ *TRisetum* PERS. (POACEAE) В СЕВЕРНОЙ АЗИИON THE GENUS *TRisetum* PERS. (POACEAE)
IN THE NORTHERN ASIA

Лимнологический институт СО РАН

Группа палеолимнологии

664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
deschampsia@yandex.ru

Представлен критический обзор и конспект видов рода *Trisetum* Pers. Северной Азии. Рассмотрены распространение, происхождение и родственные связи видов рода, относящихся к разным секциям. Описана новая подсекция *Koeleriformia* Enustsch. секции *Trisetaera* (Aschers. et Graebn.) Honda.

Ключевые слова: *Trisetum*, родственные связи, новая подсекция, конспект видов, Северная Азия.

В Северной Азии (Сибирь, российский Дальний Восток, Северная Монголия) род *Trisetum* Pers. насчитывает 10 видов (Енущенко, 2009), относящихся к двум секциям: *Trisetum* и *Trisetaera* (Aschers. et Graebn.) Honda.

Ареалы трех видов: *T. altaicum* Roshev., *T. mongolicum* (Hultén) Peschkova и *T. umbratile* (Kitag.) Kitag. — не выходят за пределы Северной Азии. Один, преимущественно североазиатский вид *T. agrostideum* (Laest) Fr. краем ареала захватывает Скандинавию, большая же часть по преимуществу североазиатских трищетинок (*T. alaskanum* Nash, *T. molle* (Michx.) Kunth, *T. sibiricum* Rupr., *T. wrangelense* (V. V. Petrovsky) Prob.) распространены также в Северной Америке. Два вида: *T. litorale* (Rupr. ex Roshev.) A. P. Khokhr. и *T. spicatum* (L.) K. Richt. — распространены циркумполярно.

Наиболее полиморфной и крупной в мировом масштабе секцией рода является типовая секция *Trisetum*. В нее входят виды с короткими ползучими побегами, голыми или шероховатыми (но не волосистыми) веточками метелки, крупными пыльниками 1.4–4(4.5) мм дл. На территории Северной Азии секция *Trisetum* насчитывает пять видов, относящихся к двум подсекциям: *Sibirica* (Chrtek) Prob. и *Agrostidea* Prob.

Подсекция *Sibirica* в Северной Азии включает три вида: *T. litorale*, *T. sibiricum*, *T. umbratile*. Во всех флористических сводках (Рожевиц, 1934; Ребристая, 1964; Цвелёв, 1976; Пробатова, 1985; Пеш-

кова, 1990; и др.) *T. litorale* считался арктическим видом. Однако в фондах Гербария им. В. И. Смирнова Иркутского университета (IRKU) нами был обнаружен экземпляр *T. litorale* с территории Монголии: «Монголия, Хубсугульский аймак, оз. Хубсугул, восточное побережье у истоков р. Чжилге, во влажной тундре, 21 VI 1971, А. А. Батраева». Возможно, этот вид может иметь более широкое, арктомонтанное распространение.

Мы полагаем, что *T. litorale* — результат длительного приспособления *T. sibiricum* к суровым условиям Арктики и, видимо, высокогорий. Об этом свидетельствуют экологическая приуроченность *T. litorale* и его морфологические отличия от *T. sibiricum*: более мелкие размеры растения, компактные (3–8 см дл. и 2–4 см шир.), густые, в очертании овальные или почти колосовидные метелки, более мелкие по сравнению с исходным видом колоски. Уплотнение метелок вследствие укорочения их веточек является одним из наиболее распространенных результатов приспособления арктических и высокогорных злаков (*Deschampsia koelerioides* Regel, *D. brevifolia* R. Br., *Poa alpina* L. и др.) к холоду, а степных (виды рода *Koeleria* Pers.) — к жаре и сухости.

Принимая во внимание диплоидность видов подсекции *Sibirica*, можно с уверенностью сказать, что виды *T. litorale* и *T. umbratile* — не гибридогенные, а возникшие автохтонно в результате ухудшения климатических условий или под действием каких-то иных факторов (например, влияния океана в случае с *T. umbratile*). Относительно *T. litorale* с большим основанием можно предполагать его политопное, скорее всего плейстоценовое происхождение от *T. sibiricum*. Таким образом, можно ожидать новых находок *T. litorale* в высокогорьях Сибири и Монголии.

Вторая подсекция типовой секции рода — *Agrostidea* — представлена двумя видами: *T. agrostideum* и *T. altaicum*, — которые занимают промежуточное положение между видами своей секции и секции *Trisetraera*. С представителями *Trisetraera* их сближают довольно плотные дерновинки, более густые, но не колосовидные метелки, мелкие (0.5–1.2 мм дл.) пыльники, наличие коротких волосков на каллусе нижних цветковых чешуй. С представителями секции *Trisetum*, — по большому счету, только отсутствие густого опушения на веточках метелок и стеблях под соцветиями.

Номенклатурный тип секции *Trisetraera* — *T. spicatum* — имеет плотную, колосовидную метелку (веточки метелки, как и стебли под

соцветием, густоволосистые), мелкие пыльники, каллус нижних цветковых чешуй с короткими волосками. Однако другие виды секции (*T. molle* и *T. alaskanum*) отличаются рыхловатыми, в нижней части или по всей длине прерывистыми метелками, как у *T. agrostideum* и *T. altaicum*.

Следует отметить, что *T. molle* схож с *T. agrostideum* и по ряду других признаков, так что опушение веточек метелки и стеблей под соцветием становится чуть ли не единственным надежным признаком для разделения этих двух видов по разным секциям. Кроме того, при просмотре гербарных коллекций по роду *Trisetum*, хранящихся в Гербариях Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск, NSK) и Биолого-почвенного института ДВО РАН (Владивосток, VLA) нами были обнаружены растения, которые мы склонны рассматривать как дериваты *T. molle*, подтверждающие его близкое родство с видами подсекции *Agrostidea*.

Первое из обнаруженных нами растений («Становое нагорье, Южно-Муйский хребет, верховья речки к востоку от ручья Анкундакан (басс. р. Муи), 1600 м над ур. м., песчаные участки русла, 4 VIII 1966, № 1747, М. Иванова, О. Волчугов» — NSK), характеризуется очень густо и коротко опушенными веточками метелки. Вместе с тем, стебли под соцветием совершенно лишены опушения, что более характерно для видов подсекции *Agrostidea* (sect. *Trisetum*). Растения подобного облика, близкие к *T. molle*, встречаются от внутреннего Юкона на юг до Невады, Колорадо и Калифорнии (Hultén, 1959) и имеют видовое название *T. majus* (Vasey) Rydb. На территории Северной Азии этот вид не может быть расценен как пришелец, а является результатом полиотпного видообразования. Таким образом, мы не исключаем вероятности нахождения североамериканского *T. majus* в Северной Азии.

Также в коллекциях NSK и VLA нами было обнаружено большое количество гербарных листов, на которых *T. molle* был смонтирован вместе с голыми растениями. Исследователи, видевшие этот гербарный материал ранее, определяли такие растения как *T. agrostideum*, принимая их за случайную примесь, попавшую к *T. molle* при гербаризации, и не допуская возможности «выщепления» голых форм внутри популяции *T. molle*.

Говоря об изменчивости признака опушения *T. molle*, Г. А. Пешкова (1990: 74) отмечала, что сибирские образцы вида не совсем типичны и, «...видимо, принадлежат к двум особым географическим

расам». Северная раса, распространенная от Колымы до плато Путорана и от Арктики до Байкала, характеризуется густоволосистыми влагалищами листьев и опушенными по всей длине стеблями. Южная раса, распространенная к юго-востоку от Станового нагорья, менее интенсивно опушена (Пешкова, 1990).

Следует отметить, что *T. molle* — единственный на территории бывшего СССР вид рода, для которого приводится $2n = 42$ (Крогулевич, 1976). Указание тетраплоидного набора хромосом $2n = 28$ (Соколовская, Пробатова, 1975) для этого вида (см. документирующие образцы в Гербарии VLA) относится, по нашему мнению, к близкому виду *T. alaskanum*.

Гексаплоидный ($2n = 42$) набор хромосом, а также широкий диапазон изменчивости *T. molle* по признаку опушенности вегетативных и генеративных органов могут свидетельствовать о гибридном происхождении вида. Наиболее вероятно, что родительскими видами были центральноазиатский *T. altaicum* ($2n = 14$ — Крогулевич, 1971; Соколовская, Стрелкова, 1948) и голарктический *T. spicatum* ($2n = 28$ — Крогулевич, 1976; Жукова, 1965, 1982). Триплоидный гибрид, получившийся от гибридизации этих видов, мог стабилизироваться посредством автополиплоидии. В результате геном гексаплоидного гибрида может состоять из генома *T. altaicum* — вида, лишённого опушения, с рыхлой метелкой — и генома *T. spicatum* — густоволосистого вида с колосовидной метелкой (рис.).

Местом формирования *T. molle* следует считать горы Центральной Азии. Гибридизация *T. altaicum* с *T. spicatum*, давшая начало этому виду, могла произойти здесь в наиболее холодные периоды плейстоцена. Однако не исключено и более древнее происхождение *T. molle*, во время роста гор в альпийском орогенезе. Тогда распространение этого вида на северо-восток, вглубь Северной Азии до Северной Америки, относится, вероятно, к концу плиоцена или к плейстоцену.

На наш взгляд, в результате большой негомологичности генетического материала, составляющего геном *T. molle*, при расселении этого вида могли выщепляться голые тетраплоидные формы. Возможно, именно такие формы дали начало североевразийскому виду *T. agrostideum*. Кроме того, мы полагаем, что восточноазиатско-североамериканский вид *T. alaskanum* также является тетраплоидным производным по отношению к гексаплоидному *T. molle*, а последний можно считать предковым видом. Помимо большого морфологиче-

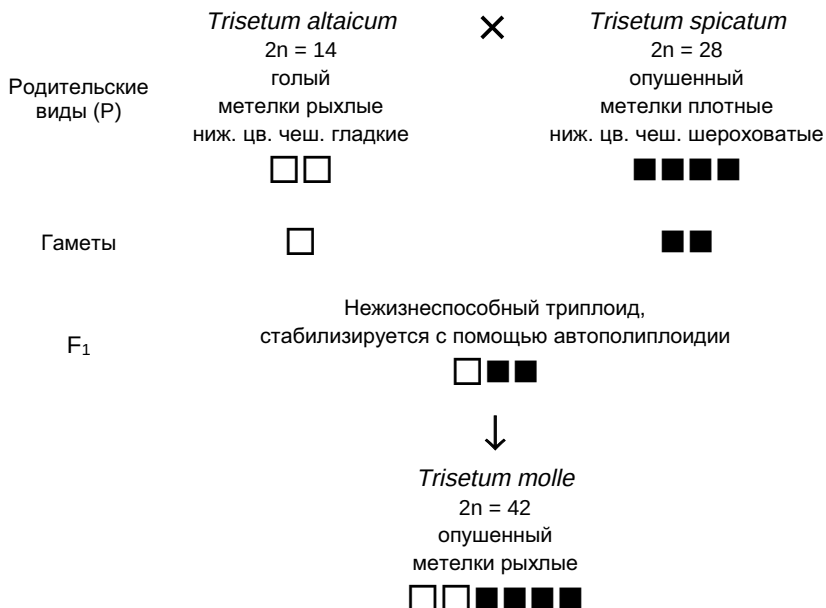


Рис. Схема происхождения *Trisetum molle* (Michx.) Kunth в результате стабилизации триплоидного гибрида *T. altaicum* Roshev. $\times$ *T. spicatum* (L.) K. Richt.

ского сходства, на это указывает тот факт, что ареалы *T. agrostideum* и *T. alaskanum* почти полностью находятся в пределах ареала *T. molle* (табл.).

Северо-западная граница ареала *T. molle* находится в Красноярском крае и проходит по р. Подкаменная Тунгуска. Южнее, на территории Байкальской Сибири, этот вид встречается только в Забайкалье. К западу от Байкала его замещают *T. agrostideum* и *T. altaicum* (Пешкова, 1990: карты 74, 75, 90).

При просмотре материала, хранящегося в Гербарии IRKU, нами обнаружено новое местонахождение *T. molle* на территории Иркутской области: «Иркутская область, Тулунский р-н, 1,5 км южнее сел. Аршан, остров на р. Ия, у дороги, 10 VII 1998, № 805 (инв. № 26119), А. М. Зарубин, В. В. Чепинога». Очевидно, что в Иркутской области *T. molle* является пришлым и, скорее всего, спустился с гор. Из этого может следовать вероятность нахождения *T. molle* и

Таблица

Признаки видов *Trisetum agrostideum* (Laest) Fr., *T. alaskanum* Nash, *T. altaicum* Roshev., *T. molle* (Michx.) Kunth и *T. spicatum* (L.) K. Richt.

Признаки \ Виды	<i>T. altaicum</i>	<i>T. agrostideum</i>	<i>T. molle</i>	<i>T. alaskanum</i>	<i>T. spicatum</i>
Ареал	североазиатский	североевразийский	азиатско-североамериканский	восточноазиатско-североамериканский	голарктический
2n	14	28	42	28	28
Дерновинки	рыхлые	рыхлые	рыхлые	рыхлые	рыхлые
Метелки	рыхловатые	рыхловатые	рыхловатые	рыхловатые	колосовидные
Опушенность растения	голые	голые	опушенные	густо опушенные	опушенные — густо опушенные
каллуса	волосистый	волосистый	волосистый	волосистый	волосистый
Нижние цветковые чешуи	гладкие	шероховатые	шероховатые	шероховатые	шероховатые
Длина пыльников, мм	0.4–0.8	0.4–0.8	(0.4)0.6–0.8	0.8–1.0	(0.4)0.6–0.8(1.5)

на хребтах Восточного Саяна, где он распространен, видимо, не так широко, как *T. agrostideum* и *T. altaicum*.

Как уже отмечалось выше, местом образования *T. molle* следует считать Центральную Азию, откуда этот вид начал распространяться в северо-восточном направлении. Очертания ареала *T. agrostideum* свидетельствуют о том, что его расселение шло по одному пути с *T. molle*, что еще раз подчеркивает тесную связь происхождения этих видов. Однако, в отличие от *T. molle*, *T. agrostideum* менее распространен на российском Дальнем Востоке и совсем отсутствует в Северной Америке. Здесь его замещает северопацифический вид *T. alaskanum*. Этот вид как бы отграничивается от общего ареала *T. molle* узкой приморской полосой, поскольку имеет более узкую экологическую приуроченность по сравнению с *T. molle*, тяготея к морским побережьям (Пробатова и др., 2007).

Роль, которую сыграли морские побережья в формировании секций, видов и форм, отмечали в своих работах многие авторы (Поплавская, 1914; Домбровская, 1996; Пробатова, Селедец, 1999; и др.). Мы считаем, что подобным образом условия океанических побережий способствовали «выщеплению» *T. alaskanum* из *T. molle* на северо-востоке Северной Азии.

Н. Н. Цвелёв (1976) отмечал, что саянские и даурские популяции *T. altaicum* заметно уклоняются к *T. agrostideum*. Таким образом, видно, что генетически и морфологически *T. agrostideum* очень близок не только к *T. molle*, но и к *T. altaicum* и является как бы связующим звеном между двумя секциями, к которым относятся эти виды. Между видами этих секций: *T. agrostideum*, *T. altaicum* (sect. *Trisetum*, subsect. *Agrostidea*), *T. alaskanum*, *T. molle* (sect. *Trisetaera*) — мы обнаруживаем большое морфологическое сходство и генетическое родство, поэтому считаем целесообразным исключение подсекции *Agrostidea* из секции *Trisetum* и рассмотрение ее в рамках секции *Trisetaera*. Виды *T. alaskanum* и *T. molle*, на наш взгляд, также могут быть выделены в отдельную подсекцию. Безусловно, наши предположения нуждаются в более детальной проверке, включающей молекулярно-генетическое исследование этих видов.

Два других вида секции *Trisetaera*: *T. mongolicum* и *T. wrangelense*, — на наш взгляд, более тесно связаны с *T. spicatum*. Они рассматривались в ранге подвидов *T. spicatum* и находятся с ним в одной секции, номенклатурным типом которой он является. Типом подсекции *Koeleriformia* Enustsch. subsect. nova, выделение которой ста-

ло необходимым после включения подсекции *Agrostidea* в секцию *Trisetioides*, нами также был выбран *T. spicatum*. Виды *T. alaskanum* и *T. molle* ниже рассматриваются нами в рамках новой подсекции.

Описанный с острова Врангеля *T. wrangelense* долгое время считался эндемичным видом (Петровский, 1978; Пробатова, 1985). Однако в Гербарии VLA нами были найдены растения этого вида из Северной Америки («США, Аляска, р-н Северного склона в ≈ 2 милях к СВ от Операционного нефтедобывающего поля в заливе Прудка, на берегу моря Бофорта, песчаные дюны, 27 VII 1990, С. Харкевич»), определявшиеся ранее как *T. spicatum*.

Судя по всему, в палеогене — неогене, когда Евразия и Северная Америка соединялись широким мостом суши (Леонов, 1956), *T. wrangelense* был распространен гораздо шире: от Таймыра до Аляски. В четвертичное время его ареал значительно сократился вследствие трансгрессии моря и грандиозных оледенений Северного полушария. Однако большая часть Аляски и остров Врангеля не подвергались оледенению (Парфёнова, 1999); эти территории явились своего рода рефугиумами, в которых *T. wrangelense* избежал затопления и наступления ледников.

T. mongolicum описан из Тувинской АССР и рассматривался ранее как центральноазиатский вид (Hultén, 1959; Цвелёв, 1976). Морфологически он очень слабо обособлен от *T. spicatum*, что часто вызывало сложности в разграничении этих видов у многих авторов флористических сводок. В обработке рода во втором томе сводки «Флора Сибири» Г. А. Пешкова (1990: 269, карты 76, 77) разграничила эти виды территориально, приняв за *T. mongolicum* растения, не заходящие за полярный круг, а за *T. spicatum* — встречающиеся за полярным кругом. Мы, как и большинство авторов, придерживаемся мнения, что ареал *T. spicatum* более обширен. Этот вид распространен в Северной Америке, далее его ареал простирается от Скандинавского полуострова до западного Памира. В наиболее холодные периоды плейстоцена вид мигрировал с севера вглубь континента (Цвелёв, 1976) и в настоящее время довольно широко распространен в горах Западной и особенно Восточной Сибири.

Таким образом, если считать *T. mongolicum* таксоном, сформировавшимся на основе *T. spicatum*, то его возраст по сравнению с предковым видом невелик. Следствием этого явилось непостоянство и нечеткость признаков, а также наличие большого числа переходных форм между этими видами.

Из списка видов трищетинников Северной Азии мы исключили близкий к *T. molle* среднеазиатский вид *T. seravschanicum* Roshev., который ранее приводился для территории российского Дальнего Востока (Пробатова, 1985). Гербарные образцы этого вида, просмотренные нами в Гербарии VLA, на наш взгляд, относятся к *T. molle*.

Безусловно, в систематике, филогении, распространении и истории видов рода *Trisetum* до сих пор остается немало нерешенных проблем. В особенности это касается наиболее полиморфной группы — секции *Trisetatera*, привлекавшей к себе внимание многих исследователей. В результате проведенной нами ревизии удалось внести ряд изменений к обработкам других авторов по роду *Trisetum*. При таксонах цитируются обработки рода, содержащиеся в важнейших «Флорах» и «Определителях» по рассматриваемой территории. Данные по хромосомным числам взяты из литературных источников. При этом предпочтение отдавалось числам, которые были определены на злаках с территории Байкальской Сибири и Дальнего Востока России.

Genus *Trisetum* Pers. 1805, Syn. Pl. 1: 97; Рожев. 1934, во Фл. СССР, 2: 252; Цвел. 1976, Злаки СССР: 256. — Typus: *T. pratense* Pers. (= *T. flavescens* (L.) P. Beauv.).

Sect. 1. *Trisetum*. — Typus: generis typus.

Subsect. *Sibirica* (Chrtek) Prob. 1979, Новости сист. высш. раст. 15: 20. — Typus: *T. sibiricum* Rupr.

1. *T. litorale* (Rupr. ex Roshev.) A. P. Khokhr. 1978, Бот. журн. 63, 3: 395; Проб. 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 159; Пешкова, 1990, во Фл. Сиб. 2: 76. — *T. sibiricum* Rupr. subsp. *litorale* Rupr. ex Roshev. 1922, Изв. Главн. бот. сада РСФСР, 21: 90; Цвел. 1976, Злаки СССР: 262. — Описан с п-ова Канин. Lectotypus: «Litt. Oceani glac., Kambalanitza, 13–14 VIII, leg. Ruprecht» (LE, cum 2 isotypi). — $2n = 14$ (Жукова, 1967). — Голарктический, лугово-тундровый вид.

Растения, приведенные Л. И. Малышевым (1965) как гибрид *T. altaicum* Roshev. $\times$ *T. sibiricum* Rupr., относятся, по всей вероятности, к *T. litorale*.

2. *T. sibiricum* Rupr. 1845, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 2: 65, s. str.; Рожев. 1934, во Фл. СССР, 2: 253, p. p.; М. Поп. 1957, Фл. Средн. Сиб. 1: 86; Цвел. 1976, Злаки СССР: 262; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1: 97; она же, 1990, во Фл. Сиб. 2: 75, 76; Проб. 1985,

в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 159. — *T. flavescens* auct. non P. Beauv.: Turcz. 1856, Fl. Baic.-Dahur. 1: 32. — Описан из Малоземельской тундры. *Lectotypus*: «Terra parva Samojedorum fl. Belaja, leg. Ruprecht» (LE). — $2n = 14$ (Соколовская, Пробатова, 1975). — Североазиатско-североамериканский, лугово-лесной вид.

3. *T. umbratile* (Kitag.) Kitag. 1956, Journ. Jap. Bot. 31: 302; Проб. 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 158. — *T. sibiricum* Rupr. var. *umbratile* Kitag. 1940, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 4: 77. — *T. sibiricum* subsp. *umbratile* (Kitag.) Tzvel. 1970, в Список раст. Герб. фл. СССР, 18: 6; Цвел. 1976, Злаки СССР: 262. — Описан из Сев.-Вост. Китая. — $2n = 14$ (Соколовская, Пробатова, 1975). — Северо-восточноазиатский, светлехвойно-лесной вид.

Sect. 2. *Trisetæra* (Aschers. et Graebn.) Honda, 1930, Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.), 3, 1: 128; Цвел. 1971, Новости сист. высш. раст. 7: 64; он же, 1976, Злаки СССР: 263. — *Trisetum* II. *Trisetaria* Aschers. et Graebn. 1895, Syn. Mitteleur. Fl. 2: 270. — *Typus*: *T. spicatum* (L.) K. Richt.

Subsect. 1. *Agrostidea* Prob. 1979, Новости сист. высш. раст. 15: 20. — *Typus*: *T. agrostideum* (Laest.) Fr.

4. *T. agrostideum* (Laest.) Fr. 1842, Novit. Fl. Suec. Mant. 3(12): 180; Цвел. 1976, Злаки СССР: 263; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1: 97; она же, 1990, во Фл. Сиб. 2: 73; Проб. 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 159. — *Avena subspicata* Clairv. var. *agrostidea* Laest. 1839, Nova Acta Soc. Sci. Upsal. 11: 245. — *Trisetum airoides* Roem. et Schult. 1817, Syst. Veg. 2: 666; Turcz. 1856, Fl. Baic.-Dahur. 1: 33. — *T. subalpestre* (Hartm.) Neuman, 1901, Sver. Fl.: 755; Рожев. 1934, во Фл. СССР, 2: 254; М. Поп. 1957, Фл. Средн. Сиб. 1: 86. — Описан из Сев. Швеции (Лапландия). ? *Isotypi* (2): «Lapp. Tornens., Korsuando ad Mnnu, leg. L. Laestadius» (LE). — $2n = 28$ (Беляева, Сипливинский, 1976; Крогулевич, 1976). — Североевразийский, аркто-альпийский вид.

5. *T. altaicum* Roshev. 1922, Бот. мат. (Ленинград), 3: 85; Рожев. 1934, во Фл. СССР, 2: 254; М. Поп. 1957, Фл. Средн. Сиб. 1: 86; Цвел. 1976, Злаки СССР: 263; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1: 96, 97; она же, 1990, во Фл. Сиб. 2: 73, 74. — Описан с Алтая. *Typus*: «Altai, herb. Fisch.» (LE). — $2n = 14$ (Крогулевич, 1971). — Южносибирско-среднеазиатский, альпийский, луговой вид.

Достаточно древний диплоидный вид. За пределами Центральной Азии не встречается. Указание для российского Дальнего Востока (Пробатова и др., 2007) относится к очень близкому по морфологии *T. agrostideum* (Laest.) Fr.

Subsect. 2. **Koeleriformia** Enustsch. subsect. nova. — Plantae sat dense caespitosae. Paniculae spiciformes; ramuli paniculae breves, breviter aut dense pilosi aut laxe pilosi. Culmi sub panicula seu per tota longitudine pilosi. Lemmata dorso aculeola vel brevissime pilosa. Calli pili 0.3–0.7 mm lg. Antherae 0.6–1.2 mm lg. — Растения образуют довольно плотные дерновинки. Метелки колосовидные; веточки метелок короткие, коротко густо- или рыхловолосистые. Стебли под соцветиями или по всей длине волосистые. Нижние цветковые чешуи по спинке с короткими шипиками или очень короткими волосками. Волоски каллуса 0.3–0.7 мм дл. Пыльники 0.6–1.2 мм дл. — *Typus* (тип): *T. spicatum* (L.) K. Richt.

6. *T. alaskanum* Nash, 1901, Bull. New York Bot. Gard. 3, 6: 155; Проб. 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 161. — *T. spicatum* (L.) K. Richt. subsp. *alaskanum* (Nash) Hultén, 1959, Sv. Bot. Tidskr. 53, 2: 210; Цвел. 1971, Новости сист. высш. раст. 7: 64; он же, 1976, Злаки СССР: 264. — *T. molle* (Michx.) Kunth subsp. *alaskanum* (Nash) Rebrist. 1964, в Аркт. фл. СССР, 2: 100. — Описан с Аляски. — $2n = 28$ (Соколовская, Пробатова, 1975). — Северовостоазиатско-североамериканский, прибрежноморской вид.

7. *T. molle* (Michx.) Kunth, 1829, Rev. Gram. 1: 101; Пешкова, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1: 97; она же, 1990, во Фл. Сиб. 2: 74; Проб. 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 161. — *Avena mollis* Michx. 1803, Fl. Bor. Amer.: 72, non Salisb. 1796. — *T. spicatum* (L.) K. Richt. subsp. *molle* (Michx.) Hultén, 1959, Sv. Bot. Tidskr. 53, 2: 216; Цвел. 1976, Злаки СССР: 264. — *T. seravschanicum* auct. non. Roshev.: Проб. 1985, цит. соч. : 162. — Описан из Канады. — $2n = 42$ (Крогулевич, 1976). — Североазиатско-североамериканский, гипоаркто-монтанный вид.

8. *T. mongolicum* (Hultén) Peschkova, 1979, во Фл. Центр. Сиб. 1: 97; Пешкова, 1990, во Фл. Сиб. 2: 74, р. р. — *T. spicatum* (L.) K. Richt. subsp. *mongolicum* Hultén, 1959, Sv. Bot. Tidskr. 53, 2: 214; Цвел. 1976, Злаки СССР: 265. — *T. spicatum* auct. non. K. Richt.: Пешкова, 1990, цит. соч. 2: 76, р. р. — Описан из Тувинской АССР. *Lectotypus*: «Альпийские луга в верх. течении р. Песте-Карасука

на юж. склоне хр. Танну-Ола, 29 VI 1892, П. Крылов» (LE). — 2n = 28 (Соколовская, Пробатова, 1975). — Центральноазиатский, альпийский, тундрово-луговой вид.

9. *T. spicatum* (L.) K. Richt. 1890, Pl. Eur. 1: 59; Рожев. 1934, во Фл. СССР, 2: 255; М. Поп. 1957, Фл. Средн. Сиб. 1: 86; Проб. 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 163; Пешкова, 1990, во Фл. Сиб. 2: 74, р. р. — *Aira spicata* L. 1753, Sp. Pl.: 64. — *Trisetum spicatum* subsp. *spicatum*: Tzvel. 1976, Злаки СССР: 264. — *T. mongolicum* (Hultén) Peschkova, 1990, во Фл. Сиб. 2: 74, р. max. р. — Описан из сев. Швеции (Лапландия). — 2n = 28 (Крогулевич, 1976). — Голарктический, гипоарктомонтанный, тундрово-луговой вид.

10. *T. wrangelense* (V. V. Petrovsky) Prob. 1985, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 1: 163. — *T. spicatum* (L.) K. Richt. subsp. *wrangelense* V. V. Petrovsky, 1978, Бот. журн. 63, 9: 1263; В. В. Петровский, 1979, Новости сист. высш. раст. 15: 23 (повторное описание). — Описан с Чукотки. Turus: «О-в Врангеля, система р. Гусиной, щебнистая тундра на южном склоне, 21 VII 1970, № 70-162, П. Жукова, В. Петровский» (LE!). — 2n = 28 (Петровский, Жукова, 1978). — Северо-восточноазиатско-североамериканский, тундрово-степной вид.

Автор выражает благодарность В. И. Чемериловой за поддержку и консультации по генетическим вопросам, а также благодарит К. Е. Вершинина и А. О. Фролова за помощь и поддержку.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00610).

Литература

Домбровская А. В. Род *Stereocaulon* на территории бывшего СССР. СПб., 1996. 266 с. — Енущенко И. В. Род трищитинник (*Trisetum* Pers.) в Северной Азии // Сев.-вост. науч. журн. Отд. биол. науки. 2009. № 1 (4). С. 39–42. — Жукова П. Г. Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 9. С. 1320–1322. — Жукова П. Г. Хромосомные числа некоторых видов растений Северо-Востока Азии // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 3. С. 360–365. — Крогулевич Р. Е. Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья // Экология флоры Забайкалья. Иркутск, 1971. С. 115–214. — Крогулевич Р. Е. Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск, 1976. С. 217–235. — Леонов Г. П. Историческая геология. М., 1956. 364 с. — Парфёнова М. Д. Историческая гео-

логия с основами палеонтологии. Томск, 1999. 524 с. — Петровский В. В. Новый подвид *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. s. l. с острова Врангеля // Новости систематики высших растений. Т. 15. Л., 1979. С. 22–23. — Пешкова Г. А. Род *Trisetum* Pers. — трищитинник // Флора Сибири. Т. 2 / Сост. Г. А. Пешкова, О. Д. Никифорова, М. Н. Ломоносова и др. Новосибирск, 1990. С. 72–76, карты. — Поплавская Г. И. К вопросу о влиянии оз. Байкал на окружающую его растительность // Изв. Акад. наук. 1914. № 2. С. 133–142. — Пробатова Н. С. Мятликовые, или злаки — *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л., 1985. С. 89–384. — Пробатова Н. С., Селедец В. П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент — океан» // Экология. Вестн. Дальневост. отд-ния РАН. 1999. № 3. С. 80–92. — Пробатова Н. С., Баркалов В. Ю., Рудыка Э. Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток, 2007. 392 с. — Рожевиц Р. Ю. *Trisetum* Pers. // Флора СССР. Т. 2. Л., 1934. С. 252–257. — Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая // Ученые зап. Пед. ин-та им. Герцена. 1948. Т. 66. С. 179–193. — Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. I // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 5. С. 667–678. — Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с. — Цвелёв Н. Н. О происхождении арктических злаков (*Poaceae*) // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 10. С. 1354–1363. — Hultén E. The *Trisetum spicatum* complex. *T. spicatum* (L.) Richt., an arctic-montane species with world-wide range // Sv. Bot. Tidskr. 1959. Bd 53, H. 2. P. 203–228. — Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants. Vol. 1. Königstein, 1986. Maps 1–996. 498 p.

Summary

A critical review of the genus *Trisetum* Pers. in the Northern Asia is presented. The conspectus of the Northern Asian species of the genus is given. The distribution, origin and kinship of species from different subsections of the genus is discerned. The new subsection *Koeleriformia* Enustsch. of the section *Trisetaria* (Aschers. et Graebn.) Honda is described.

Key words: *Trisetum*, kinship, new subsection, abstract of species, Northern Asia.