

Обзор видов *Phragmites* (*Poaceae*) Беларуси

A synopsis of *Phragmites* (*Poaceae*) for Belarus

В. Н. Тихомиров

Белорусский государственный университет
Биологический факультет, кафедра ботаники
пр. Независимости, 4, Минск, 220030, Республика Беларусь
tikhomirov_v_n@list.ru, tikhomvn@bsu.by

V. N. Tikhomirov

Belarusian State University
Faculty of Biology, Botany department
Nezavisimosti Ave., 4, Minsk, 220030, Republic of Belarus
tikhomirov_v_n@list.ru, tikhomvn@bsu.by

<https://doi.org/10.31111/novitates/2021.52.8>

Аннотация. Проведена ревизия рода *Phragmites* Adans. (*Poaceae*) на территории Беларуси. Показано, что *P. nigricans* (Mérat) E. S. Marshall et Shoolbred является приоритетным названием для широко распространенного вида, ранее известного как *P. communis* Trin. Описан новый для науки вид *P. tzvelevii* Val. N. Tikhom. (ранее приводимый нами под ошибочным названием *P. communis* var. *pseudodonax* Rabenh.), который, по-видимому, является результатом древней гибридизации *P. nigricans* и *P. altissimus* (Benth.) Mabil. Обозначен лектотип названия *P. nigricans*. Составлены ключ для определения и краткие описания 5 видов *Phragmites*, выявленных в Беларуси.

Ключевые слова: *Phragmites*, новый вид, флора Беларуси.

Abstract. A taxonomic review of the *Phragmites* Adans. (*Poaceae*) in Belarus is presented. It is shown that *P. nigricans* (Mérat) E. S. Marshall et Shoolbred is the priority name of the widespread species formerly known as *P. communis* Trin. The new species *P. tzvelevii* Val. N. Tikhom. is described, which is apparently the result of ancient hybridization of *P. nigricans* and *P. altissimus* (Benth.) Mabil. The lectotype of the name *P. nigricans* is designated. A key for identification and brief descriptions of five *Phragmites* species identified in Belarus are provided.

Keywords: *Phragmites*, new species, Belarus.

Введение

Phragmites Adans. (тростник) — практически космополитный род семейства *Poaceae* Barnhart, его виды распространены от тропиков до холодных умеренных областей обоих полушарий (Den Hartog, 1989; Tzvelev, Probatova, 2019). Тростники часто образуют плотные, почти монодоминантные заросли в прибрежной зоне озер, рек, в пресноводных и засоленных болотах, на морских побережьях. Будучи важным компонентом таких экосистем, они вызывают значительный научный интерес, и многие аспекты экологии и биологии видов этого рода изучались многочисленными исследователями (Brix, 1999; Cizkova et al., 2000; Brix, Cizkova, 2001; и др.). Кроме того, род *Phragmites* в настоящее время можно рассматривать как одну из модельных групп для изучения процессов криптических инвазий — инвазий видов, практически неразличимых по морфологическим признакам, но имеющих существенные различия на генетическом уровне (Morais, Reichard, 2018; Jarić et al., 2019). Проблема криптических видов и криптических инвазий стала особенно актуальной в последнее время в связи с развитием молекулярно-генетических методов и возможностью

надежной идентификации таких таксонов. Криптические инвазии требуют к себе большого внимания, поскольку, как и любые другие инвазии, могут вызывать изменения в функционировании экосистем и их продуктивности, но длительное время остаются незамеченными, в результате их мониторинг становится намного сложнее.

Число видов, входящих в состав рода *Phragmites*, до сих пор однозначно не установлено. По данным разных исследователей, род содержит от 4–5 (Conert, 1967; Casper, Krausch, 1980; Clevering, Lissner, 1999; Lambertini et al., 2012b) до 11–12 принятых видов (Tzvelev, 2011). По мнению Н. Н. Цвелёва, реальный объем рода может достигать 20 видов. Все виды морфологически сходны и представляют собой монофилетическую группу (Hardion et al., 2017).

В настоящее время общепринятыми являются субкосмополитный *P. australis* (Cav.) Steud. s. l., а также *P. mauritanus* Kunth, *P. japonicus* Steud., *P. karika* (Retz.) Steud., *P. frutescens* H. Scholz, имеющие более ограниченное распространение. *P. mauritanus* — тропический африканский вид, отличающийся от *P. australis* более одревесневающими стеблями, более жесткими листьями и более мелкими колосками

(Clayton, 1970). Ареал *P. japonicus*, отличающегося от *P. australis* более длинным язычком и стелющимися зигзагообразными корневищами с волосистыми узлами, охватывает Восточный Китай, Японию и Дальний Восток России (Liu, Phillips, 2006; Tzvelev, Probatova, 2019). *P. karka*, по многим морфологическим признакам промежуточный между *P. australis* и *P. mauritanicus*, распространен в основном в тропической Азии, но также встречается в Полинезии, Австралии и тропической Африке (Clayton, Snow, 2010). Относительно недавно был описан вид *P. frutescens*, который первоначально считался эндемичным для о. Крит, Греция (Greuter, Scholz, 1966). Впоследствии он был обнаружен также в других частях Греции и в Турции (Scholz, Böhling, 2000; Mutlu, 2002).

Ареал комплекса *P. australis* s. l. охватывает весь ареал рода, за исключением части палеотропиков. Таксоны, рассматриваемые в составе этого комплекса, традиционно считаются наиболее сложной группой тростников. Включаемые сюда таксоны демонстрируют высокую фенотипическую, цитологическую и генетическую изменчивость и обладают широкой экологической амплитудой (Conert, 1961; Björk, 1967; Clevering, Lissner, 1999; Lambertini et al., 2006; и др.).

В пределах комплекса *P. australis* s. l. описано большое количество таксонов, статус которых неоднозначен. Общепризнанным является *P. altissimus* (Benth.) Mabilie, который часто рассматривается в ранге подвида *P. australis* subsp. *altissimus* (Benth.) Clayton (Clayton, 1967, 1968; Papchenkov, 2010; Lambertini et al., 2012b). Он распространен в Средиземноморье, на Ближнем Востоке и в Северной Африке (Clayton, 1967; Clevering, Lissner, 1999; Tzvelev, Probatova, 2019). В качестве самостоятельного вида (или подвида) рассматривается и недавно описанный из Северной Америки *P. americanus* (Saltonst., P. M. Peterson et Soreng) A. Haines ($\equiv$ *P. australis* subsp. *americanus* Saltonst., P. M. Peterson et Soreng) (Saltonstall et al., 2004; Saltonstall, Hauber, 2007; Ward, 2010), который нами был недавно впервые обнаружен в Европе в качестве заносного растения (Tikhomirov, Dzhus in Nobis et al., 2019). Цвелёв в обработке тростников России (Tzvelev, 2011; Tzvelev, Probatova, 2019) принимает также *P. nakaianus* Honda (Япония, юж. Курилы), *P. longivalvis* Steud. (юг российского Дальнего Востока), *P. turkestanicus* (Drobow) Tzvelev (Средняя Азия), *P. flavescens* (Custer) Hegetschw. и *P. stenophyllus* (Boiss.) Rouy (юг Европы, Юго-Западная Азия, Кавказ, Западная и Восточная Сибирь).

Основным числом хромосом в пределах рода считается $x = 12$ (Gorenflot et al., 1984), однако А. Лёве

и Э. Кьеллквист высказывают предположение, что исходным хромосомным числом в роде было $x = 6$ (Löve, Kjellqvist, 1973). В пределах комплекса *P. australis* s. l. известны различные уровни плоидности: от диплоидов ($2n = 24$) до додекаплоидов ($2n = 144$) (Gorenflot, 1986; Clevering, Lissner, 1999), — что можно рассматривать как пример полиплоидного комплекса в понимании Д. Л. Стеббинса (Stebbins, 1971). Помимо хромосомных чисел, образующих полиплоидный ряд, был выявлен ряд анеуплоидов, преимущественно на базе тетраплоидного числа хромосом (Gorenflot et al., 1984, 1990; Gorenflot, 1986; Connor et al., 1998). Диплоиды у *Phragmites* были обнаружены только один раз, в природном парке Камарг, Франция (Pazourková, 1973; Dykujová, Pazourková, 1979), однако, по мнению Р. Горенфлота, они на самом деле являются дигаплоидами, так как при дальнейшем массовом определении чисел хромосом тростников в данном локалитете были найдены только тетраплоидные растения (Gorenflot, 1986). Наиболее часто встречающимися цитотипами являются тетраплоиды ($2n = 48$) и октоплоиды ($2n = 96$), растения с остальными уровнями плоидности имеют локальное распространение. Тетраплоиды встречаются в Северной и Южной Америке, Европе, Африке и Северной Азии, октоплоиды — на большей части Азии и в Австралии. По линии Средиземноморье — север Западной Азии — Центральная Азия — север Восточной Азии проходит зона контакта тетра- и октоплоидов (Gorenflot, 1976, 1986; Clevering, Lissner, 1999).

Исследование генетического разнообразия *P. australis* s. l. показало очень широкий диапазон как общей генотипической изменчивости комплекса, так и аллельного полиморфизма (Koppitz, 1999; Köhl et al., 1999; Pellegrin, Hauber, 1999; Saltonstall, 2002; Lambertini et al., 2006, 2008; Wani et al., 2020). В результате этих исследований была подтверждена монофилия и самостоятельность тетраплоидного *P. japonicus* (Ishii, Kadono, 2001; Uchida et al., 2003; Lambertini et al., 2020) и *P. americanus* (Saltonstall et al., 2004; Saltonstall, Hauber, 2007; Ward, 2010). Проведенные исследования (в том числе изучение криптических инвазий тростников в Северной Америке и Китае) также показали существенное различие на молекулярно-генетическом уровне между евразийскими тетраплоидами и австрало-юговосточноазиатскими октоплоидами (Saltonstall, 2002, 2003; Lambertini et al., 2006, 2008; Saltonstall et al., 2014; Liu et al., 2018, 2020; Tippery et al., 2020; Song et al., 2021). Расчетное время расхождения между тетраплоидами и октоплоидами датируется границей между плиоценом и плейстоценом — 3.26 (2.81–3.69) млн

лет назад (Wang et al., 2021). Анализ районов ITS1-5.8S рДНК-ITS2 (Nosov et al., 2020) и использование ISSR-маркеров (Tikhomirov et al., 2021) показали обособленность *P. altissimus*, причем по ITS1-5.8S рДНК-ITS2 этот вид оказался очень близок к октоплоидам из Южной Кореи.

Для территории Беларуси в большинстве источников приводится только один вид тростника — *P. australis* s. l. (= *P. communis*). Во втором томе «Флоры Беларуси» Д. И. Третьяков приводит еще два заносных вида — *P. altissimus* и *P. chrysanthus* Ma-bille (Tretjakov, 2013).

Материалы и методы

Работа основана на анализе гербарных материалов в KRA, KRAM, LE, MSK и MSKU, а также на наблюдениях за видами в природных условиях. Для целей типификации использованы доступные гербарные материалы в K, MHNМ, P, W, VTA и др. и интернет-ресурсы (e-ReColNat, 2021; Global Plants on JSTOR, 2021; Virtual Herbaria JACQ, 2021).

Нами использовался традиционный подход, основанный на морфологии. Диагностические признаки были пересмотрены с учетом изменчивости, наблюдаемой на гербарных образцах и в природных условиях. Морфологические описания составлены на основании просмотренных гербарных материалов и с учетом изменчивости видов в изученных природных популяциях на территории Беларуси. На основе этих данных построен оригинальный ключ для определения видов.

Таксономическая концепция

В данной обработке мы придерживаемся эволюционной концепции, в соответствии с которой вид — это общность (группа популяций), которая сохраняет свою идентичность от других подобных общностей во времени и пространстве и имеет собственную независимую эволюционную судьбу и исторические тенденции (Simpson, 1961: 153; Wiley, Mayden, 2000: 73). При этом в качестве самостоятельных видов мы рассматриваем разные хромосомные расы (в том случае, если не будет экспериментально доказана возможность постоянного обмена генетическим материалом между линиями разных уровней ploидности в пределах одной популяции), а также группы популяций одного уровня ploидности, длительное время существовавшие изолированно друг от друга и сформировавшие в результате уникальный комплекс анатомо-морфологических и эколого-физиологических приспособлений к условиям существования, даже если они в областях вторичного контакта (чаще всего возникающих в

результате деятельности человека) способны к гибридизации и формированию зон вторичной интродукции. На наш взгляд, такое достаточно «мелкое» понимание вида позволяет наиболее адекватно описывать процессы флорогенеза на той или иной территории, а также процессы биологических инвазий, в том числе криптических (как в случае с видами рода *Phragmites*).

Результаты

Признаки, используемые при разграничении видов

Род *Phragmites* традиционно считается группой, «бедной» на морфологические признаки, которые используются для разграничения видов. Это связано, прежде всего, с высокой степенью их морфологической пластичности под влиянием экологических факторов, что сильно ограничивает их таксономическую ценность. Ниже мы приводим те признаки, которые, по нашему мнению, могут использоваться как диагностические при разграничении видов в роде *Phragmites*. Стоит отметить, что данные признаки описываются у нормально развитых побегов в стадии цветения или начала плодоношения. Сильно угнетенные либо поврежденные побеги, а также растения, собранные до цветения, во многих случаях не могут быть надежно определены.

Высота и диаметр стебля. Самые высокие стебли (3–5 м и больше) имеет *P. altissimus*, у которого они также и самые толстые, у основания до 1.5–2 см в диам., сильно склерифицированные, практически несминаемые. У *P. tzvelevii* и *P. chrysanthus* стебли до 3.5–4 м выс., до 1.5 см в диам., в живом состоянии сминаемые при сильном нажатии. Самыми низкорослыми являются *P. nigricans* и *P. americanus*, у которых стебли чаще всего имеют высоту 2–2.5 м, редко (у *P. nigricans*) достигая 3 м.

Окраска стебля. По этому признаку можно хорошо отграничить от европейских видов заносный североамериканский *P. americanus*, у которого стебель в нижней и средней части гладкий, блестящий, у живых растений под влагалищами листьев от красного до красно-коричневого цвета различной интенсивности (рис. 1). У остальных видов *Phragmites* флоры Беларуси междоузлия в средней и нижней части стебля под влагалищами листьев тонкоребристые, тускло-зеленые или бурые. К сожалению, при гербаризации красная окраска стеблей *P. americanus* сильно выцветает.

Листовые влагалища. У *P. americanus* влагалища нижних листьев тонкие, после отмирания листовых пластинок быстро распадаются, открывая красные стебли, тогда как у остальных видов флоры



Рис. 1. Нижняя часть стебля *Phragmites americanus*.
Fig. 1. Lower part of stem of *Phragmites americanus*.

Беларуси влагалища нижних листьев плотные, сильно склерифицированные, после отмирания листовой пластинки не разрушаются, а плотно охватывают вышерасположенное междоузлие и придают ему дополнительную механическую прочность.

Язычок листа. У всех видов *Phragmites* язычок состоит из пленчатой части и расположенных по ее краю густых коротких волосков. Кроме них, по краю пленчатой части язычка могут быть

отдельные длинные волоски (чаще всего по бокам язычка), которые не учитываются при описании его размеров. У *P. americanus* язычки относительно длинные, 1–1.7 мм дл., при этом пленчатая часть язычка 0.4–1 мм дл., тогда как у остальных видов *Phragmites* флоры Беларуси язычки до 1 мм дл. (крайне редко до 1.2 мм у *P. altissimus*), их пленчатая часть 0.1–0.2 мм дл.

Ширина листа. Несмотря на то что данный признак сильно варьирует в зависимости от экологических условий и степени развитости или угнетенности растения, он имеет определенные закономерности варьирования у видов *Phragmites* флоры Беларуси. Самые узкие листья, очень редко превышающие 2.5 см шир., имеет *P. nigricans*, самые широкие, достигающие 5 см шир., — *P. altissimus*. У *P. tzvelevii* и *P. chrysanthus* листья обычно 2.5–4 (редко до 5) см шир. У *P. americanus* ширина листа промежуточная между *P. nigricans* и широколистными видами (до 3.5–4 см). Стоит отметить, что такая ширина листа характерна для нормально развитых побегов, растущих в благоприятных условиях. У каждого вида в зарослях можно найти и отдельные угнетенные побеги со значительно более узкими листьями.

Край листовой пластинки. Для всех видов *Phragmites*, кроме *P. tzvelevii*, характерно наличие по краю листа направленных к его вершине многоклеточных волосков, отчего лист в живом состоянии приобретает острошероховатый, «режущий» край. У *P. tzvelevii* край листа без длинных шипиковидных волосков, но с очень короткими, почти незаметными бугорками, представляющими собой основания сильно редуцированных волосков, отчего край листа гладкий или почти гладкий (рис. 2).

Окраска метелки. Самые темные метелки с характерным сине-фиолетовым, «чернильным» оттенком имеет *P. nigricans*, что, по-видимому, и послужило основой для эпитета этого названия. У *P. altissimus*, *P. tzvelevii* и *P. americanus* окраска молодых метелок ближе к кофейному цвету, без сине-фиолетового оттенка. У *P. tzvelevii* изредка отмечены пестрые метелки с двуцветными колосками (основание колоска синевато-фиолетовое, средняя и верхняя части коричневые). У *P. chrysanthus* метелки почти золотистые.

Колосковые чешуи. У всех видов *Phragmites* верхняя колосковая чешуя значительно длиннее нижней. У *P. altissimus* верхняя колосковая чешуя немного притупленная и, хотя бы у части колосков в соцветии, на верхушке трехраздельная, тогда как у остальных видов рода флоры Беларуси она остроконечная, ланцетная.

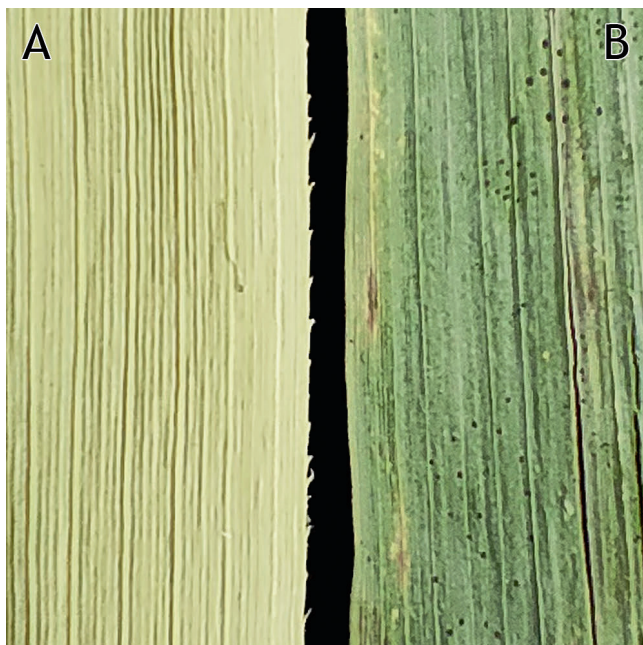


Рис. 2. Край листа *Phragmites nigricans* (A) и *P. tzvelevii* (B).

Fig. 2. Leaf edge of *Phragmites nigricans* (A) and *P. tzvelevii* (B).

Длина волосков на оси колоска. У видов *Phragmites* Беларуси волоски на оси колоска 6–9 мм дл., за исключением *P. chrysanthus*, у которого они до 12 мм дл.

Ключ для определения видов рода *Phragmites* флоры Беларуси

1. Междоузлия в средней и нижней части стебля гладкие, блестящие, у живых растений от красных до красно-коричневых различной интенсивности; влагалища нижних листьев тонкие, быстро распадающиеся после высыхания листьев; пленчатая часть язычка листа 0.4–1 мм дл. 5. *P. americanus*.
- + Междоузлия в средней и нижней части стебля тонкорребристые, тускло-зеленые или буроватые; влагалища нижних листьев плотные, сильно склерифицированные, после высыхания листьев не разрушающиеся, а плотно охватывающие вышерасположенное междоузлие; пленчатая часть язычка листа 0.1–0.3 мм дл. 2.
2. Растения 3–5 (и более) м выс. с листьями 25–50 мм шир.; верхние колосковые чешуи притупленные, узко эллиптически-продолговатые, хотя бы некоторые из них на верхушке трехзубчатые 2. *P. altissimus*.
- + Растения до 3(3.5) м выс.; верхние колосковые чешуи остроконечные, ланцетные 3.
3. Растения до 2.5(3) м выс.; листья 10–25 мм шир.; молодые метелки темные, с сине-фиолетовым оттенком, реже бурые 1. *P. nigricans*.

- + Растения до 3.5(4) м выс.; листья 25–45 мм шир.; молодые метелки коричневые до почти желтых, без сине-фиолетового оттенка, редко двуцветные (основание колоска синева-фиолетовое, средняя и верхняя части — коричневые) 4.
- 4. Листья по краю без длинных шипиковидных волосков; метелки коричневые или изредка двуцветные (основание колоска синева-фиолетовое, средняя и верхняя части — коричневые), густые, волоски на оси колоска 6–9 мм дл. 3. *P. tzvelevii*.
- + Листья по краю с длинными шипиковидными волосками; метелки очень светлые, золотистые, волоски на оси колоска до 12 мм дл. 4. *P. chrysanthus*.

Таксономическая обработка

Phragmites Adans. 1763, Fam. Pl. 2: 34, 559.

1. *P. nigricans* (Mérat) E. S. Marshall et Shoolbred, 1894, Bot. Exch. Club Brit. Isles, Rep. 1893: 427, cum auct. comb. Gren. et Godr. ≡ *Calamagrostis nigricans* Mérat, 1812, Nouv. Fl. Env. Paris: 29. ≡ *Arundo nigricans* (Mérat) Mérat, 1821, Nouv. Fl. Env. Paris, éd. 2, 2: 33. ≡ *A. phragmites* var. *nigricans* (Mérat) Bréb. 1835, Fl. Normandie: 378. ≡ *Phragmites communis* var. *nigricans* (Mérat) Bréb. 1849, Fl. Normandie, éd. 2: 307; Gren. et Godr. 1855, Fl. France, 3: 474. ≡ *P. communis* subsp. *nigricans* (Mérat) K. Richt. 1890, Pl. Eur. 1: 71. — Lectotypus (Tikhomirov, hic designatus): «Les bois à hyères, très rares» (P: P02656124!).

= *Arundo phragmites* L. 1753, Sp. Pl.: 81. ≡ *Phragmites communis* Trin. 1820, Fund. Agrost.: 134. — Lectotypus (Clayton, 1970: 118): Herb. Linn. № 97.6 (LINN!).

— *Phragmites australis* auct. europ., non (Cav.) Steud. 1840, Nomencl. Bot., ed. 2, 1: 143.

— *Phragmites nigricans* (Mérat) Mabilie, 1869, in Rech., Pl. Corse, 2: 44, comb. inval., in syn.

Стебли округлые, у основания очень тонкоробристые, прямостоячие, до 2–3 м выс. (реже более), тускло-зеленые или буроватые. Листья плоские, 10–25 мм шир., ланцетовидные, длинно заостренные, с тонкими, заметными жилками, жесткие, сизо-зеленые, по краям острошероховатые, с шипиковидными волосками 0.2–0.3 мм дл., направленными вверх (рис. 2: A). Влагалища листьев жесткие, плотно прилегающие к стеблю, не разрушающиеся при отмирании листа. Язычок 0.1–0.3 мм дл., сверху с рядом густых коротких прямых белых волосков 0.5–0.8 мм дл. Метелка многоколосковая, раскидистая, темная, с сине-фиолетовым оттенком (реже бурая), ее нижний узел с тонкими длинными белыми волосками 4–8 мм дл. Колоски сжатые с боков, линейно-ланцетные, острые, 11–15(17) мм дл. Колосковые чешуи неравные: нижняя 2.5–5 мм дл.,

верхняя значительно длиннее (3–8 мм дл.), остро-конечная, ланцетная. Верхняя цветковая чешуя 4.5–7.5 мм дл., по ребрам с очень короткими, почти незаметными шипиками. Волоски на оси колоска 6–8 мм дл.

Число хромосом. $2n = 48$ (Parfenov, Dmitrieva, 1987). Для *P. australis* s. l. указываются разнообразные числа хромосом, однако мы, рассматривая вид в узком смысле, относим к нему лишь тетраплоиды (или октоплоиды в понимании Лёве и Кьеллквиста — см. Löve, Kjellqvist, 1973). Большинство анеуплоидных хромосомных чисел (см. выше), вероятнее всего, относится к гибридам.

Распространение в Беларуси. Сильно обычный, повсеместно распространенный вид.

Общее распространение. Внетропические регионы Евразии. Заносный в Северной Америке.

Примечание. Этот вид традиционно назывался *Phragmites communis* ($\equiv$ *Arundo phragmites*), однако в 1968 г. В. Д. Клейтон установил, что при широкой трактовке вида его приоритетным названием является *P. australis*, основанное на описанном из Австралии («Sidney, Botany Bay») *Arundo australis* Cav. (Clayton, 1968). Изучение типового образца последнего (MA-475323, <http://161.111.171.57/herbarioV/visorVCat.php?img=MA-01-00475323>) показало, что он представляет собой растение с крупными зелеными колосками 16–18 мм дл., тогда как у европейских тетраплоидов колоски с сине-фиолетовым оттенком и более мелкие, чаще всего в среднем 14–15 (отдельные до 16) мм дл. Такие же крупные колоски (12–21.3 мм дл., в среднем 16.1 мм) указываются для октоплоидов в Японии (Ishii, Kadono, 2001). Учитывая, что для Австралии на сегодняшний день приводятся только октоплоиды (Gorenflot, 1986; Connor et al., 1998), имеющиеся отличия на морфологическом и молекулярно-генетическом уровнях и достаточно давнюю дивергенцию тетра- и октоплоидов в конце плейцена — начале плейстоцена (Wang et al., 2021), мы считаем целесообразным оставить название *Phragmites australis* для обозначения австралийско-юговосточноазиатских октоплоидов ($2n = 96$), тогда как для широко распространенных евразийских тетраплоидов ($2n = 48$) приоритетным названием будет *P. nigricans*. Ранее широко употребляемое название *P. communis* не может использоваться для обозначения европейских тетраплоидов (Turland et al., 2018: Art. 11.4), так как было обнародовано на 8 лет позже, чем *Calamagrostis nigricans*, которое является базинимом комбинации *Phragmites nigricans*. Авторами последней являются E. S. Marshall и W. A. Shoolbred, которые первыми процитировали ее как принятую в ранге вида в роде *Phragmites*. Комбинация *P. nigricans* (Mérat) Mabilie, приведенная в таксономических базах данных (IPNI, 2021; POWO, 2021), недействительно обнародована, так как она не была принята J. P. Mabilie и помещена им в синонимы к *P. communis*.

2. *P. altissimus* (Benth.) Mabilie, 1869, Rech. Pl. Corse, 2: 39. $\equiv$ *Arundo altissima* Benth. 1826, Cat. Pl.

Pyrénées: 62. $\equiv$ *Phragmites australis* subsp. *altissimus* (Benth.) Clayton, 1968, Taxon, 17, 2: 169. $\equiv$ *P. australis* var. *altissimus* (Benth.) D. Rivera et M. A. Carreras, 1987, Anales Biol., Fac. Biol., Univ. Murcia, 13: 27. — Holotypus: «*Arundo altissima* Benth. Cat. Caules 15–20 pedalis. Barcelona, Arnott, Benth., [№] 422» (K000859963!).

Стебли округлые, у основания очень тонкоребристые, прямостоячие, до 3–5 м выс. (реже более), тускло-зеленые или буроватые. Листья плоские, 25–50 мм шир. (у сильно угнетенных растений могут быть более узкими), ланцетовидные, длинно заостренные, с хорошо заметными жилками, жесткие, сизо-зеленые, по краям острошероховатые, с шипиковидными волосками 0.2–0.3 мм дл., направленными вверх, снизу в верхней части папиллозные. Влагалища листьев жесткие, плотно прилегающие к стеблю, не разрушающиеся при отмирании листа. Язычок 0.2–0.3 мм дл., сверху с рядом густых коротких прямых белых волосков 0.5–0.8 мм дл. Метелка очень крупная, многоколосковая, раскидистая, зеленовато-коричневая, часто недоразвивается из-за очень позднего заложения, ее нижний узел с тонкими длинными белыми волосками 4–8 мм дл. Колоски сжатые с боков, линейно-ланцетные, острые, 11–15(17) мм дл. Колосковые чешуи неравные: нижняя 2.5–5 мм дл., верхняя значительно длиннее (3–8 мм дл.), притупленная, узко эллиптически-продолговатая; хотя бы некоторые верхние колосковые чешуи на верхушке трехзубчатые. Верхняя цветковая чешуя 4.5–7.5 мм дл., по ребрам с заметными шипиками. Волоски на оси колоска 6–8 мм дл.

Число хромосом. $2n = 36$ (Löve, Kjellqvist, 1973). Мы не уверены в принадлежности этого хромосомного числа виду *P. altissimus* в современном понимании, так как морфологическое описание ваучерного образца, данное Лёве и Кьеллквистом (Löve, Kjellqvist, 1973), не соответствует голотипу. Вполне вероятно, что правильным для этого таксона будет $2n = 96$, указываемое Лёве и Кьеллквистом для *P. australis* subsp. *maximus* (Löve, Kjellqvist, 1973: 152), однако для подтверждения этого необходимо изучение ваучерных образцов. Вероятнее всего, именно к этому виду относится указание октоплоидного хромосомного числа ($2n = 96$) для гигантских растений *P. australis* s. l., растущих в дельте Дуная в Румынии (Raicu et al., 1972; Păucă-Comănescu et al., 1999).

Распространение в Беларуси. Заносный вид, спорадически распространенный по территории Беларуси. Встречается главным образом во вторичных местообитаниях. В условиях республики цветет с сентября по октябрь и часто не успевает сформировать плоды.

Общее распространение. Северная Африка, Южная Европа, Юго-Западная Азия.

3. *Phragmites tzvelevii* Val. N. Tikhom., sp. nova.

Stems rounded, very finely ribbed at the base, erect, up to 3.5–4 m tall (rarely more), dull green or brownish. Leaves flat, 25–50 mm wide (in suppressed plants can be narrower), lanceolate, long-pointed, with clearly visible veins, stiff, bluish-green; in the edge without long spinous hairs, but with very short, almost imperceptible tubercles (Fig. 2: B); glabrous or very weakly papillous beneath. Leaf sheaths rigid, tightly fitting to the stem, persistent after the leaf dies off. Ligula 0.1–0.3 mm long, top with a number of thick, short, straight, white hairs 0.5–0.8 mm long. Panicles light brown, dense, lower panicle node with a bundle of short (about 1–2 mm long) straight hairs. Spikelets compressed laterally, linear-lanceolate, sharp, 11–15(17) mm long. Glumes unequal: the lower glume 2.5–5 mm long, the upper glume much longer than the lower one (3–8 mm long), pointed, lanceolate. Lemma 4.5–7.5 mm, with very short, almost imperceptible spines along the ribs. Hairs on the rachillas 6–8 mm long.

Holotypus (Fig. 3): Belarus, Grodno Region, Slonim District, Slonim, Albertin park, along the banks of a park pond on the Ussa River, height 3–3.5 m, 53.088088 N, 25.397334 E, 19 X 2021, Val. N. Tikhomirov (MSKU-45771; isotypi — MSKU-45772, MSKU-45773, LE 01072998).

Affinity. The new species differs from *P. nigricans* by larger size (up to 3.5–4 m vs. 2–3 m), wider leaves (25–50 mm vs. 10–25 mm), light brown panicles without a blue-violet tinge (vs. blue-violet in *P. nigricans*). It differs from *P. altissimus* by slightly smaller size (up to 3.5–4 m vs. 3–5 m), pubescence of leaves and lemmas (glabrous or very weakly papillous vs. papillous at the top), as well as a seasonal rhythm of development (flowering period in August — early September vs. late September — October). It differs from the both species by absence of long spiny hairs along the edge of the leaf blades and by shorter hairs on the lower panicle node.

The species is named after an outstanding Russian botanist, Nikolai Nikolayevich Tzvelev (1925–2015).

Стебли округлые, у основания очень тонкоребристые, прямостоячие, до 3.5–4 м выс. (реже более), тускло-зеленые или буроватые. Листья плоские, 25–50 мм шир. (у сильно угнетенных растений могут быть более узкими), ланцетовидные, длинно заостренные, с хорошо заметными жилками, жесткие, сизо-зеленые, по краю без длинных шипиковидных волосков, но с очень короткими, почти незаметными бугорками (рис. 2: B), снизу голые или очень слабо папиллозные. Влагалища листьев жесткие, плотно прилегающие к стеблю, не разрушающиеся при от-

мирании листа. Язычок 0.1–0.3 мм дл., сверху с рядом густых коротких прямых белых волосков 0.5–0.8 мм дл. Метелки светло-коричневые, густые, их нижний узел с пучком коротких (около 1–2 мм дл.) прямых волосков. Колоски сжатые с боков, линейно-ланцетные, острые, 11–15(17) мм дл. Колосковые чешуи неравные: нижняя 2.5–5 мм дл., верхняя значительно длиннее (3–8 мм дл.), остроконечная, ланцетная. Верхняя цветковая чешуя 4.5–7.5 мм дл., по ребрам с очень короткими, почти незаметными шипиками. Волоски на оси колоска 6–8 мм дл.

Голотип (рис. 3): Беларусь, Гродненская обл., Слонимский р-н, г. Слоним, парк Альбертин, по берегам паркового пруда на реке Усса, высота 3–3.5 м, 53.088088 N, 25.397334 E, 19 X 2021, В. Н. Тихомиров (MSKU-45771; изотипы — MSKU-45772, MSKU-45773, LE 01072998).

Паратипы. **Беларусь. Витебская обл.:** Браславский р-н, оз. Дрисвяты, 25 VII 1967, М. С. Романовская (MSKU); там же, 28 VII 1967, она же (MSKU-24195); Городокский р-н, окр. д. Батали, 0.6 км к ЮЗ, оз. Лосвидо, на мелководье озера, песчано-каменистый грунт, изредка, 7 VIII 2007, Д. В. Дубовик, А. Н. Скуратович (MSK-128360); там же, окр. д. Корсаки, оз. Черново, по берегу озера, 6 VIII 2020, С. Э. Латышев (MSK-37216). **Гродненская обл.:** Ивьевский р-н, окр. д. Сонтаки, берег р. Жижма, часто, 5 VIII 1978, А. Кильчевская (MSKU-35307); Берестовицкий р-н, окр. д. Одла (300 м к Ю), берег канала мелиоративной системы, высота 3 м, 53.3675 N, 23.8654 E, 26 VIII 2015, В. Н. Тихомиров, № 04491 (MSKU). **Минская обл.:** Воложинский р-н, 3 км от Ракова, старица на левом берегу р. Исloch, 16 VIII 1979, М. П. Млынарчик (MSKU); там же, 2.8 км к СЗ от д. Гуды и Летино, заросли около искусственного водоема возле хутора «Райский сад», VIII 2018, О. В. Дзюбан (MSKU); Дзержинский р-н, д. Станьково, парк, по берегу паркового пруда, 53.6326 N, 27.2228 E, 26 VII 2017, В. Н. Тихомиров, № 04871 (MSKU); Несвижский р-н, между дд. Малено и Жанковичи, заболоченная пойма р. Уши у дороги Снов — Несвиж, 3.5–4 м выс., 53.2062 N, 26.5346 E, 3 IX 2017, он же, № 04911 (MSKU); Пуховичский р-н, д. Болоча, р. Болочанка, кв. 34, 4 VII 2019, К. Савицкая (MSKU). **Брестская обл.:** Жабинковский р-н, окр. г. Жабинка, очистные сооружения сахарного завода, на мелководье и в канале, нередко, 17 X 2004, И. А. Богданович, В. А. Фенчук (MSK-38135); Брестский р-н, г. Брест, Тришин, к Ю от ул. Мухавецкая, заброшенные поля фильтрации, 29 IX 2006, Д. И. Третьяков, Н. А. Вахний, № 13145 (MSK-65524 и др.); там же, 29 IX 2006, они же, № 13146 (MSK-65527 и др.); Ивацевичский р-н, г. п. Телеханы, сев. окраина, берег бассейна сточных вод очистной системы, 21 VIII 2011, Л. А. Житенев (MSK-166039, MSK-166040); там же, д. Вулька Телеханская, сев. берег оз. Вульское, берег озера, часто, 52°32'35.1" N, 25°52'03.9" E, 8 IX 2019, А. Н. Мясик (MSKU-45071); там же, д. Бобровичи, 3.4 км к востоку — северо-востоку, заказник «Выгонощанское», лесное болото, часто, 52°36'58" N, 25°49'43.8" E, 8 IX 2019,



Рис. 3. Голотип *Phragmites tzvelevii* (MSKU-45771).
Fig. 3. Holotype of *Phragmites tzvelevii* (MSKU-45771).



Рис. 4. Распространение *Phragmites tzvelevii* на территории Беларуси (по данным Гербариев MSK, MSKU).

Fig. 4. Distribution of *Phragmites tzvelevii* in Belarus (based on the Herbaria MSK and MSKU).

он же (MSKU-45075); Кобринский р-н, г. Кобрин, западная окраина, очистные сооружения, на дамбах и по окраинам очистных прудов, очень часто, сплошные заросли, 52°12'30" N, 24°17'35.8" E, 31 VIII 2018, он же (MSK).

Родство. От *P. nigricans* отличается большими размерами (до 3.5–4 м, а не 2–3 м), более широкими листьями (25–50 мм, а не 10–25), светло-коричневыми метелками без сине-фиолетового оттенка (а не темными, с сине-фиолетовым оттенком). От *P. altissimus* отличается несколько меньшими размерами (до 3.5–4 м, а не 3–5 м), опушением листьев и цветковых чешуй (голые или очень слабо папиллозные, а не отчетливо папиллозные в верхней части), а также сезонным ритмом развития (цветет в августе — начале сентября, а не в конце сентября — октябре). От обоих видов отличается отсутствием по краю листовых пластинок длинных шпиковидных волосков и более короткими волосками в нижнем узле метелки.

Вид назван в честь выдающегося российского ботаника Николая Николаевича Цвелёва (1925–2015).

Число хромосом. Неизвестно.

Распространение в Беларуси. Брестская, Витебская, Гродненская, Минская области (рис. 4).

Общее распространение. Изучено слабо. Западные и северные регионы Беларуси, Псковская область России. Вероятно, вид встречается в сопредельных странах Прибалтики и в Польше. Гибриды между *P. australis* s. l. и *P. altissimus* указываются также для дельты Дуная (Lambertini et al., 2012a), однако их соответствие белорусским растениям требует дополнительного изучения.

Примечание. Ранее мы, принимая во внимание синонимику и примечания в работах Цвелёва (Tzvelev, 1968, 2011), называли этот вид *P. communis* var. *pseudodonax* Rabenh. Однако детальное описание последнего таксона (Schulz, 1906; Tischler, 1918) с указанием высоты растения 8–10 м показало его несоответствие белорусским растениям. Согласно молекулярным данным (Nosov et al., 2020; Tikhomirov et al., 2021), *P. tzvelevii* является результатом гибридизации *P. altissimus* и *P. nigricans*. Учитывая, что (1) инвазия *P. altissimus* в Восточной Европе (в том числе и в Беларуси) отмечается лишь с 1990–2000-х годов (Papchenkov, 2010; Tretjakov, 2013), а гербарные сборы *P. tzvelevii* с территории республики известны с середины XIX в.; что (2) в условиях Беларуси *P. tzvelevii* цветет одним из первых видов *Phragmites* и хорошо плодоносит, в отличие от *P. altissimus*, который цветет очень поздно и часто не успевает сформировать плоды, а также (3) приуроченность этого таксона к бассейну Балтийского моря (Tzvelev, 2011), можно с высокой степенью уверенности предположить, что *P. tzvelevii* следует рассматривать как результат послеледниковой (или даже более ранней) гибридизации *P. nigricans* и *P. altissimus*, в настоящее время распространяющийся независимо от родительских видов и являющийся аборигенным на территории Беларуси.

4. *P. chrysanthus* Mabilie, 1869, Rech. Pl. Corse, 2: 37. ≡ *P. australis* subsp. *chrysanthus* (Mabilie) Soják, 1982, Čas. Nár. Muz. Praze, Rada Přír. 150, 3–4: 140. — ? **S y n t y p i:** «P. Mabilie. — Herbarium Corsicum. 403. *Phragmites chrysanthus* P. Mabilie, Rech. pl. cors., II. Biguglia, au-dessous de Borgo. P. Mabilie, 17 octobre» (MHN0020122!, P03143246!, P03445253!, VTA009886!, etc.).

Стебли округлые, у основания очень тонкоребристые, прямостоячие, до 3.5–4 м выс. (реже более), тускло-зеленые или буроватые. Листья плоские, 25–50 мм шир. (у сильно угнетенных растений могут быть более узкими), ланцетовидные, длинно заостренные, с хорошо заметными жилками, жесткие, сизо-зеленые, по краям острошероховатые, по краю с шпиковидными волосками 0.2–0.3 мм дл., направленными вверх, снизу в верхней части папиллозные.

Влагалища листьев жесткие, плотно прилегающие к стеблю, не разрушающиеся при отмирании листа. Язычок 0.1–0.3 мм дл., сверху с рядом густых коротких прямых белых волосков 0.5–0.8 мм дл. Метелки золотисто-желтые, густые, их нижний узел с пучком волосков 4–6 мм дл. Колоски сжатые с боков, линейно-ланцетные, острые, 11–15(17) мм дл. Колосковые чешуи неравные: нижняя 2.5–5 мм дл., верхняя значительно длиннее (3–8 мм дл.), остроконечная, ланцетная. Верхняя цветковая чешуя 4.5–7.5 мм дл., по ребрам с очень крупными, хорошо заметными шипиками. Волоски на оси колоска до 12 мм дл.

Число хромосом. $2n = 48$ (Raicu et al., 1972).

Распространение в Беларуси. Встречается крайне редко на юге и юго-востоке, преимущественно в Гомельской обл. Статус вида (аборигенный или адвентивный) требует уточнения.

Общее распространение. Вид известен из Средиземноморья, с Балканского п-ова, но, вероятно, распространен шире.

Примечание. Самостоятельность вида нуждается в дополнительном уточнении, в том числе на молекулярно-генетическом уровне.

5. *P. americanus* (Saltonst., P. M. Peterson et Soreng) A. Haines, 2010, Stantec Bot. Notes 13 (add.): 1. = *P. australis* subsp. *americanus* Saltonst., P. M. Peterson et Soreng, 2004, Sida, 21, 2: 690, figs. 1–3. — Н о т у п у с : «U.S.A., Montana, Fergus Co., near the mouth of Dog Creek, 12 IX 1883, Frank Lamson Scribner, № 378» (US00811366; isotypi — GH00241047, YU063981, US01049942–01049944).

Стебли округлые, у основания гладкие, блестящие, от красно-коричневых до темно-красно-коричневых, прямостоячие, до 1–2 м выс. (реже более). Листья плоские, 8–40 мм шир., ланцетовидные, длинно заостренные, зеленые или желтовато-зеленые, по краям острошероховатые, по краю с шипиковидными волосками 0.2–0.3 мм дл., направленными вверх, снизу в верхней части папиллозные. Влагалища нижних и средних листьев тонкие, быстро разрушающиеся после высыхания листьев. Язычок 0.4–1 мм дл., сверху с рядом густых коротких прямых белых волосков 0.5–0.8 мм дл. Метелки зеленовато-светло-коричневые, довольно рыхлые, их нижний узел с пучком волосков 4–6 мм дл. Колоски сжатые с боков, линейно-ланцетные, острые, 12–18 мм дл. Колосковые чешуи неравные: нижняя 3–6.5 мм дл., верхняя значительно длиннее (3.5–9 мм дл.), остроконечная, ланцетная. Верхняя цветковая чешуя 5.5–11 мм дл., по ребрам с шипиками. Волоски на оси колоска до 10 мм дл.

Число хромосом. $2n = 48$ (Clevering, Lissner, 1999; Saltonstall et al., 2007).

Распространение в Беларуси. Вид найден нами в окрестностях Минска (Tikhomirov, Dzhus in Nobis et al., 2019). При ревизии коллекции MSK нами было обнаружено еще одно местонахождение этого вида в Беларуси: «Беларусь, Брестская обл., Ганцевичский р-н, окр. г. Ганцевичи, 1.6 км к ЮЗ, Ганцевичская опытно-экспериментальная база Журавинка ЦБС НАН Беларуси, плантация клюквы американской. По торфяным бортам чековых каналов на плантации клюквы американской, изредка, 17 X 2012, Д. В. Дубовик, А. Н. Скуратович» (MSK-171564, MSK-171551), растения были ранее определены как *P. australis*.

Общее распространение. Распространен по всей Канаде и на большей части США, за исключением южных районов (на юг до южной Калифорнии, северного Техаса, северного Арканзаса, Северной Каролины, Западной Вирджинии). В Северной Америке вид произрастает на болотах и заболоченных территориях, в озерных и прибрежных системах (Saltonstall, 2002; Saltonstall et al., 2004; Saltonstall, Hauber, 2007).

Заключение

До сих пор не существует полной ревизии рода *Phragmites*, в которой был бы проведен синтез как традиционного морфологического подхода, так и современных методов молекулярно-генетических исследований. В то же время в последние годы произошло накопление больших массивов данных по различным аспектам биологии рода, в первую очередь по изменчивости на хромосомном и молекулярном уровнях, которые еще далеко не в полной мере интерпретированы с точки зрения систематики.

Накопившаяся информация позволила нам обосновать разграничение октоплоидного южноазиатско-австралийского *P. altissimus* s. str. и тетраплоидного евразийского вида, для которого было найдено приоритетное название *P. nigricans* (Mérat) E. S. Marshall and Shoobred. Описанный нами *P. tzvelevii*, вероятнее всего, является результатом гибридизации *P. nigricans* и *P. altissimus* во время атлантического периода голоцена (или даже ранее).

Однако еще больше вопросов ждут своего решения: степень обособленности светлоколосковых растений, растений засоленных местообитаний, роль гибридизации в эволюции рода *Phragmites* и др.

Благодарности

Автор благодарит А. Н. Сенникова (Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН; Botanical

Museum, Finnish Museum of Natural History) за помощь в поиске корректного таксономического решения и обсуждение полученных результатов.

Работа выполнена в рамках Государственной программы научных исследований Республики Беларусь по плановой теме 2.31.3.

Литература | References

- Björk S. 1967. Ecological investigations of *Phragmites communis*: Studies in theoretical and applied limnology // Folia Limnol. Scand. № 14. P. 1–248.
- Brix H. 1999. Genetic diversity, ecophysiology and growth dynamics of reed (*Phragmites australis*) // Aquatic Bot. Vol. 64, № 3–4. P. 179–184.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00050-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00050-9)
- Brix H., Cizkova H. 2001. Introduction: *Phragmites*-dominated wetlands, their functions and sustainable use // Aquatic Bot. Vol. 69, № 2–4. P. 87–88.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00131-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00131-0)
- Casper S. J., Krausch H. D. 1980. *Pteridophyta* und *Anthophyta*. 1. Teil: *Lycopodiaceae* bis *Orchidaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 23. Jena: G. Fischer. S. 1–403.
- Cizkova H., Brix H., Herben T. 2000. Ecology of *Phragmites* populations in the changing landscape // Folia Geobot. Vol. 35, № 4. P. 351.
<https://doi.org/10.1007/BF02803547>
- Clayton W. D. 1967. Studies in the *Gramineae*: XIV // Kew Bull. Vol. 21, № 1. P. 111–117.
<https://doi.org/10.2307/4108444>
- Clayton W. D. 1968. The correct name of the common reed // Taxon. Vol. 17, № 2. P. 168–169.
<https://doi.org/10.2307/1216507>
- Clayton W. D. 1970. *Gramineae* (Part 1) // Flora of Tropical East Africa / E. Milne-Redhead, R. M. Polhill (eds.). London: Crown Agents for Oversea Governments and Administrations. P. 1–176.
- Clayton W. D., Snow N. 2010. A key to Pacific Grasses. Kew: Royal Botanic Gardens. 107 p.
- Clevering O. A., Lissner J. 1999. Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis* // Aquatic Bot. Vol. 64, № 3–4. P. 185–208.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00059-5](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00059-5)
- Conert H. J. 1961. Die Systematik und Anatomie der *Arundineae*. Weinheim: J. Cramer. 208 p.
- Connor H. E., Dawson M. I., Keating R. D., Gill L. S. 1998. Chromosome numbers of *Phragmites australis* (*Arundineae*: *Gramineae*) in New Zealand // New Zealand J. Bot. Vol. 36, № 3. P. 465–469.
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1998.9512584>
- Den Hartog C., Květ J., Sukopp H. 1989. Reed. A common species in decline // Aquatic Bot. Vol. 35, № 1. P. 1–4.
[https://doi.org/10.1016/0304-3770\(89\)90062-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(89)90062-4)
- Dykyjová D., Pazourková Z. 1979. A diploid form of *Phragmites communis*, as a possible result of cytogenetical response to ecological stress // Folia Geobot. Phytotax. Vol. 14, № 2. P. 113–120.
<https://doi.org/10.1007/BF02854607>
- e-ReColNat. 2021. RECOLNAT-ANR-11-INBS-0004 [Le réseau national des collections naturalistes].
<https://www.recolnat.org/> (Accessed 01.06.2021).
- Global Plants on JSTOR. 2021.
<https://plants.jstor.org/> (Accessed 01.06.2021).
- Gorenflot R. 1976. Le complexe polyploïde du *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (= *P. communis* Trin.) // Bull. Soc. Bot. France. T. 123, № 5–6. P. 261–271.
<https://doi.org/10.1080/00378941.1976.10835694>
- Gorenflot R. 1986. Degres et niveaux de la variation du nombre chromosomique chez *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. // Veröff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel Zürich. Bd. 87. P. 53–65.
- Gorenflot R., Hubac J.-M., Jay M., Liebert J., Viricel M. R. 1984. Le complexe polyploïde du «*Phragmites australis*» (Cav.) Trin. ex Steud. dans la région méditerranéenne // Webbia. Vol. 38, № 1. P. 715–721.
<https://doi.org/10.1080/00837792.1984.10670342>
- Gorenflot R., Tahiri H., Lavabre P. 1990. Anomalies méiotiques de la microporogénèse dans un complexe polyploïde: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. // Rev. Cytol. Biol. Vég. Botaniste. Vol. 13, № 3. P. 153–172.
- Greuter W., Scholz H. 1996. *Phragmites* in Crete, *Cenchrus frutescens*, and the nomenclature of the common reed (*Gramineae*) // Taxon. Vol. 45, № 3. P. 521–523.
<https://doi.org/10.2307/1224146>
- Hardion L., Verlaque R., Haan-Archipoff G., Cahen D., Hoff M., Vila B. 2017. Cleaning up the grasses dustbin: systematics of the *Arundinoideae* subfamily (*Poaceae*) // Pl. Syst. Evol. Vol. 303. P. 1331–1339.
<https://doi.org/10.1007/s00606-017-1451-6>
- IPNI: International Plant Names Index. 2021.
<https://beta.ipni.org/> (Accessed 15.06.2021).
- Ishii J., Kadono Y. 2001. Classification of two *Phragmites* species, *P. australis* and *P. japonica*, in the Lake Biwa – Yodo River system, Japan // Acta Phytotax. Geobot. Vol. 51, № 2. P. 187–201.
<https://doi.org/10.18942/bunruichiri.KJ00001077468>
- Jarić I., Heger T., Castro Monzon F., Jeschke J. M., Kowarik I., McConkey K. R., Pyšek P., Sagouis A., Essl F. 2019. Crypticity in biological invasions // Trends in ecology and evolution. Vol. 34, № 4. P. 291–302.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.12.008>
- Koppitz H. 1999. Analysis of genetic diversity among selected populations of *Phragmites australis* world-wide // Aquatic Bot. Vol. 64, № 3–4. P. 209–221.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00051-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00051-0)
- Kühl H., Koppitz H., Rolletschek H., Kohl J.-G. 1999. Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand: I. Morphology, genetics and site description // Aquatic Bot. Vol. 64, № 3–4. P. 235–246.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00053-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00053-4)
- Lambertini C., Eller F. P., Achenbach L., Nguyen L. X., Guo W. Y., Brix H. 2012a. Revisiting *Phragmites australis* variation in the Danube Delta with DNA molecular techniques // Water resources and wetlands / P. Gâstescu, W. Lewis, P. Breţcan (eds.): Conf. Proceedings, 14–16 September 2012, Tulcea – Romania. P. 142–150.

- Lambertini C., Guo W. Y., Ye S., Eller F., Guo X., Li X. Z., Sorrell B. K., Speranza M., Brix H. 2020. Phylogenetic diversity shapes salt tolerance in *Phragmites australis* estuarine populations in East China // *Sci. Rep.* Vol. 10. Art. 17645. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-74727-0>
- Lambertini C., Gustafsson M. H. G., Frydenberg J., Lissner J., Speranza M., Brix H. 2006. A phylogeographic study of the cosmopolitan genus *Phragmites* (Poaceae) based on AFLPs // *Pl. Syst. Evol.* Vol. 258, № 3–4. P. 161–182. <https://doi.org/10.1007/s00606-006-0412-2>
- Lambertini C., Sorrell B. K., Riis T., Olesen B., Brix H. 2012b. Exploring the borders of European *Phragmites* within a cosmopolitan genus // *AoB PLANTS.* Vol. 2012. Art. pls020. <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls020>
- Liu L., Pei C., Liu S., Guo X., Du N., Guo W. 2018. Genetic and epigenetic changes during the invasion of a cosmopolitan species (*Phragmites australis*) // *Ecol. Evol.* Vol. 8, iss. 13. P. 6615–6624. <https://doi.org/10.1002/ece3.4144>
- Liu L., Phillips S. M. 2006. Tribe *Arundineae* // *Flora of China* / Z. Wu, P. H. Raven (eds.). Vol. 22. St. Louis: Missouri Botanical Garden Press. P. 447–449.
- Liu L. L., Yin M. Q., Guo X., Wang J. W., Cai Y. F., Wang C., Yu X.-N., Du N., Brix H., Eller F., Lambertini C., Guo W.-H. 2020. Cryptic lineages and potential introgression in a mixed-ploidy species (*Phragmites australis*) across temperate China // *J. Syst. Evol.* P. 1–13. <https://doi.org/10.1111/jse.12672>
- Löve Å., Kjellqvist E. 1973. Cytotaxonomy of Spanish plants. II. Monocotyledons // *Lagascalia.* Vol. 3, № 2. P. 147–182.
- Morais P., Reichard M. 2018. Cryptic invasions: A review // *Sci. Total Environm.* Vol. 613–614. P. 1438–1448. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.133>
- Mutlu B. 2002. *Phragmites frutescens* H. Scholz (*Gramineae*), a new record for the flora of Turkey // *Hacettepe J. Biol. Chem.* Vol. 31. P. 23–26.
- Nobis M., Klichowska E., Terlević A., Wróbel A., Erst A., Hrivnák R., Ebel A. L., Tikhomirov V. N., Byalt V. V., Gudkova P. D., Király G., Kipriyanova L. M., Olonova M., Piwowarczyk R., Pliszko A., Rosadziński S., Seregin A. P., Honcharenko V., Marciniuk J., Marciniuk P., Oklejewicz K., Wolanin M., Batlai O., Bubíková K., Choi H. J., Dzhus M. A., Kochjarová J., Molnár A. V., Nobis A., Nowak A., Otaheľová H., Óvári M., Shimko I. I., Shukherdorj B., Sramkó G., Troshkina V. I., Verkhovina A. V., Wang W., Xiang K., Zykhova E. Yu. 2019. Contribution to the flora of Asian and European countries: new national and regional vascular plant records, 8 // *Bot. Lett.* Vol. 166, № 2. P. 163–188. <https://doi.org/10.1080/23818107.2019.1600165>
- Nosov N. N., Gnutikov A. A., Punina E. O., Machs E. M., Konechnaya G. Yu., Rodionov A. V. 2020. On distinction of the reed species (*Phragmites*, *Poaceae*) according to the molecular phylogenetic data // *Problems of botany of South Siberia and Mongolia.* Vol. 19, № 1. P. 8–13. [In Russian with English abstract] (Носов Н. Н., Гнутиков А. А., Пунина Е. О., Мачс Э. М., Конечная Г. Ю., Родионов А. В. 2020. О различии видов тростника (*Phragmites*, *Poaceae*) по молекулярно-филогенетическим данным // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Т. 19, № 1. С. 8–13). <https://doi.org/10.14258/pbssm.20200002>
- Papchenkov V. G. 2010. Distribution of *Phragmites altissimus* (Benth.) Mabilie (*Poaceae*) // *Russ. J. Biol. Invas.* Vol. 1, № 3. P. 202–205. <https://doi.org/10.1134/S2075111710030112>
- Parfenov V. I., Dmitrieva S. A. 1987. Kariologicheskaya kharakteristika predstavitelei flory sosudistyykh rastenii Berezinskogo biosfernogo zapovednika. 2 [Karyological characteristics of representatives of the vascular plant flora of the Berezinsky Biosphere Reserve. 2] // *Zapovedniki Belorussii (issledovaniya)* [Reserves of Belarus (researches)]. Vol. 11. P. 62–69. [In Russian] (Парфёнов В. И., Дмитриева С. А. 1987. Кариологическая характеристика представителей флоры сосудистых растений Березинского биосферного заповедника. 2 // Заповедники Белоруссии (исследования). Т. 11. С. 62–69).
- Pauca-Comănescu M., Clevering O. A., Hanganu J., Gridin M. 1999. Phenotypic differences among ploidy levels of *Phragmites australis* growing in Romania // *Aquatic Bot.* Vol. 64, № 3–4. P. 223–234. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00052-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00052-2)
- Pazourková Z. 1973. Caryology of some forms of *Phragmites communis* Trin. // *Ecosystem study on wetland biome in Czechoslovakia* / S. Hejný (ed.). Třeboň. P. 59–62 (Czechosl. IBP/PT-PP Report № 3).
- Pellegrin D., Hauber D. P. 1999. Isozyme variation among populations of the clonal species, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel // *Aquatic Bot.* Vol. 63, № 3–4. P. 241–259. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00120-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00120-X)
- POWO. 2021. Plants of the World Online / Royal Botanic Gardens, Kew. <http://www.plantsoftheworldonline.org/> (Accessed 15.06.2021).
- Raicu P., Staicu S., Stoian V., Roman T. 1972. The *Phragmites communis* Trin. chromosome complement in the Danube Delta // *Hydrobiologia.* Vol. 39, № 1. P. 83–89. <https://doi.org/10.1007/bf00047596>
- Saltonstall K. 2002. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* Vol. 99, № 4. P. 2445–2449. <https://doi.org/10.1073/pnas.032477999>
- Saltonstall K. 2003. Microsatellite variation within and among North American lineages of *Phragmites australis* // *Molec. Ecol.* Vol. 12, iss. 7. P. 1689–1702. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01849.x>
- Saltonstall K., Castillo H. E., Blossey B. 2014. Confirmed field hybridization of native and introduced *Phragmites australis* (*Poaceae*) in North America // *Amer. J. Bot.* Vol. 101, № 1. P. 211–215. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300298>
- Saltonstall K., Glennon K., Barnett A., Hunter R. B., Hunter K. 2007. Comparison of morphological variation indicative of ploidy level in *Phragmites australis* (*Poaceae*) from eastern North America // *Rhodora.* Vol. 109, № 940. P. 415–429. [https://doi.org/10.3119/0035-4902\(2007\)109\[415:COMVIO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3119/0035-4902(2007)109[415:COMVIO]2.0.CO;2)

- Saltonstall K., Hauber D. 2007. Notes on *Phragmites australis* (Poaceae: Arundinoideae) in North America // J. Bot. Res. Inst. Texas. Vol. 1, № 1. P. 385–388.
- Saltonstall K., Peterson P. M., Soreng R. J. 2004. Recognition of *Phragmites australis* subsp. *americanus* (Poaceae: Arundinoideae) in North America: Evidence from morphological and genetic analyses // Sida. Vol. 21, № 2. P. 683–692.
- Scholz H., Böhlting N. 2000. *Phragmites frutescens* (Gramineae) re-visited. The discovery of an overlooked, woody grass in Greece, especially Crete // Willdenowia. Vol. 30, № 2. P. 251–262.
<https://doi.org/10.3372/wi.30.30204>
- Schulz P. F. F. 1906. Eine Exkursion zum loc. un. d. *Arundo phragmites* var. *pseudodonax* // Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg. Jahrg. 47 (1905). S. 201–203.
- Simpson G. G. 1961. Principles of Animal Taxonomy. New York: Columbia Univ. Press. 247 p.
<https://doi.org/10.7312/simp92414>
- Song H., Eller F., Guo X., Jespersen E., Ye S., Guo W. 2021. Foreseeing reed invasions: European genotypes of common reed (*Phragmites australis*) grow equally well in China as in their native environment and show similar performance as native Chinese genotypes // Aquatic Bot. Vol. 172. Art. 103398.
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2021.103398>
- Stebbins G. L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. London: Edward Arnold. 216 p.
- Tikhomirov V. N., Grushetskaya Z. E., Dzyuban O. V. 2021. Cryptic invasion or native speciation? The case of *Phragmites* in Belarus // Alien species of animals, fungi and plants in Belarus and neighbouring countries: Mater. 1st Int. Sci. Conf. (Minsk, March 23) (in press).
- Tippary N. P., Pesch J. D., Murphy B. J., Bautzmann R. L. 2020. Genetic diversity of native and introduced *Phragmites* (common reed) in Wisconsin // Genetica. Vol. 148, iss. 3–4. P. 165–172.
<https://doi.org/10.1007/s10709-020-00098-z>
- Tischler G. 1918. Untersuchungen über den Riesenwuchs von *Phragmites communis* var. *pseudodonax* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 36. S. 549–558.
- Tretjakov D. I. 2013. Rod *Phragmites* Adans. — Тростник — Трыснэг [Genus *Phragmites* Adans. — Reed] // Flora Belarusi. Sosudistyye rasteniya [Flora of Belarus. Vascular plants]. Vol. 2. Minsk: Belaruskaya navuka. P. 348–351. [In Russian] (Третьяков Д. И. 2013. Род *Phragmites* Adans. — Тростник — Трыснэг // Флора Беларуси. Сосудистые растения. Т. 2. Минск: Беларуская навука. С. 348–351).
- Turland N. J., Wiersema J. H., Barrie F. R., Greuter W., Hawksworth D. L., Herendeen P. S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T. W., McNeill J., Monro A. M., Prado J., Price M. J., Smith G. F. (eds.). 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress, Shenzhen, China, July 2017. Glashütten: Koeltz Botanical Books. (Regnum Vegetabile. Vol. 159).
<https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Tzvelev N. N. 1968. Notae de gramineis florae URSS, 5 // Novosti Sist. Vyssh. Rast. [Vol. 5.] P. 15–30. [In Russian] Цвелёв Н. Н. 1968. Заметки о злаках флоры СССР, 5 // Новости сист. высш. раст. [Т. 5.] С. 15–30).
- Tzvelev N. N. 2011. On the genera *Phragmites* Adans. and *Cleistogenes* Keng (Poaceae) in Russia // Novosti Sist. Vyssh. Rast. Vol. 43. P. 30–44. [In Russian with English abstract] (Цвелёв Н. Н. 2011. О родах тростник (*Phragmites* Adans.) и змеевка (*Cleistogenes* Keng) семейства злаков (Poaceae) в России // Новости сист. высш. раст. Т. 43. С. 30–44).
- Tzvelev N. N., Probatova N. S. 2019. Grasses of Russia. Moscow: KMK Sci. Press. 646 p. [In Russian] (Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С. 2019. Злаки России. М.: Т-во науч. изд. КМК. 646 с.).
- Uchida T., Maruyama J., Sato Y. 2003. Classification of indigenous two *Phragmites* species, *P. australis* (Cav.) Trin. and *P. japonica* Steudel, based on their aspects in the Satunai River // J. Jap. Soc. Reveg. Technol. Vol. 29, iss. 2. P. 352–359.
<https://doi.org/10.7211/jjsrt.29.352>
- Virtual Herbaria JACQ. 2021.
<https://herbarium.univie.ac.at/database/search.php> (Accessed 12.06.2021).
- Wang C., Wang T., Yin M., Eller F., Liu L., Brix H., Guo W. 2021. Transcriptome analysis of tetraploid and octoploid common reed (*Phragmites australis*) // Front. Plant Sci. Vol. 12: 653183.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2021.653183>
- Wani G. A., Shah M. A., Tekeu H., Reshi Z. A., Atangana A. R., Khaza D. P. 2020. Phenotypic variability and genetic diversity of *Phragmites australis* in Quebec and Kashmir reveal contrasting population structure // Plants. Vol. 9, iss. 10. Art. 1392.
<https://doi.org/10.3390/plants9101392>
- Ward D. B. 2010. North America has two species of *Phragmites* (Gramineae) // Castanea. Vol. 75, № 3. P. 394–401.
<https://doi.org/10.2179/09-035.1>
- Wiley E. O., Mayden R. L. 2000. The evolutionary species concept // Species Concept and Phylogenetic Theory: A Debate / Q. D. Wheeler, R. Meiner (eds.). New York: Columbia Univ. Press. P. 70–89.