

О таксонах рода × *Trisetokoeleria* (Poaceae) в российской Арктике

On the taxa of the genus × *Trisetokoeleria* (Poaceae) in the Russian Arctic

Т. М. Королёва*, В. В. Петровский

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Лаборатория географии и картографии растительности
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия
korolevatm@gmail.com

*Автор для переписки

T. M. Koroleva*, V. V. Petrovsky

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
Laboratory of Geography and Mapping of Vegetation
Professora Popova Str., 2, St. Petersburg, 197022, Russia
korolevatm@gmail.com

*Corresponding author

<https://doi.org/10.31111/novitates/2022.53.5>

Аннотация. Приводится дополненное описание сибирского арктического вида × *Trisetokoeleria taimyrica* Tzvelev, составленное на основе измерений около сотни генеративных побегов (на 10 гербарных листах), хранящихся в фондах Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), в том числе обозначенного авторами неотипа и автентичных гербарных образцов, определенных Н. Н. Цвелёвым. Трудность распознавания представителей рода × *Trisetokoeleria* в природе (для него требуется использование оптики) осложнена слабой степенью различия ключевых признаков прежде всего у двух видов — × *T. gorodkovii* (Roshev.) Tzvelev и × *T. taimyrica*. Третий вид — × *T. jurtzevii* Prob. — четко отличается от них опушенными (волосистыми) веточками соцветия и более длинными осями. В табличной форме даны основные отличительные признаки трех видов рода × *Trisetokoeleria*; представлена карта всех известных местонахождений этих трех видов.

Ключевые слова: × *Trisetokoeleria*, неотип, отличительные признаки, распространение, типификация, экология.

Abstract. An amplified description of the Siberian Arctic species × *Trisetokoeleria taimyrica* Tzvelev is compiled, based on the study and measurements of about 100 reproductive shoots (10 herbarium sheets) stored in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute RAS (LE), including the neotype designated by the authors and 4 authentic herbarium specimens identified by N. N. Tzvelev. The main distinctive characters of the three species of the genus × *Trisetokoeleria* are given in the table, taking into account additional data on × *T. taimyrica*. The difficulty of recognizing the × *Trisetokoeleria* species in nature (the use of optics is necessary) is complicated by a weak difference in key features, primarily between *T. gorodkovii* (Roshev.) Tzvelev and *T. taimyrica*. The third species, namely *T. jurtzevii* Prob., clearly differs from the other two by pubescent (hairy) inflorescence branchlets and longer awns. × *T. taimyrica* differs from × *T. gorodkovii* by narrower, few-flowered panicles, glumes of slightly (vs. strongly) unequal length, and acuminate (vs. obtuse) lemma tips, and from × *T. jurtzevii* by glabrous stem, panicle branchlets and lemmas, as well as by shorter awns and narrower few-flowered panicles. Its differences from postulated parent species are as follows: from *Koeleria asiatica* Pers. — a short straight awn extending below the lemma tip (vs. extending from the very tip of the lemma, that is sometimes observed in *K. asiatica*), and glabrous stems and panicle branchlets; from *Trisetum agrostideum* (Laest.) Fr. — a very short, straight awn extending slightly below the lemma tip (vs. twice articulated and extending slightly above ½ or at upper ⅓ of the lemma), as well as spike-like panicles. A map of the localities of the three × *Trisetokoeleria* species is compiled.

Keywords: × *Trisetokoeleria*, distinctive characters, distribution, ecology, neotype, typification.

В ходе расширяющихся флористических исследований в арктических районах России значительно пополняется информация о редких таксонах флоры российской Арктики. К числу таких таксонов относится род × *Trisetokoeleria* Tzvelev, информация об экологии, распространении и систематике которого заметно возросла в последние годы (Pospelova, Pospelov, 2002, 2007; Yurtsev et al., 2010; Tzvelev, 2011; Pospelova, 2012; Barberá et al., 2019; Gnutikov et al., 2019a, b; Tzvelev, Probatova, 2019; Koroleva, 2020). Новые находки видов × *Trisetokoeleria* значительно расширили границы ареала рода и входящих в него видов (Gogoleva et al., 2017a, b).

В настоящее время известно 3 вида рода × *Trisetokoeleria*: × *T. gorodkovii* (Roshev.) Tzvelev, × *T. taimyrica* Tzvelev и × *T. jurtzevii* Prob., — и количество собранных растений пока исчисляется несколькими десятками. При идентификации растений × *Trisetokoeleria* как в полевых, так и в камеральных условиях возникают затруднения в связи с отсутствием полного стандартного описания × *T. taimyrica*. Этот вид был описан очень кратко: «Paniculae angustissimae et sat paucispiculatae; lemmata subglabra, apice breviter aristata» (Tzvelev, 1974: 72); «Paniculae angustae, paucispiculatae; lemmata brevissime aristata, subglabra» (Tzvelev, 1976: 279) и в основном через сравнение

с $\times T. \text{gorodkowi}$: «отличающийся... очень узкими и немногочисловыми метелками, а также почти голыми нижними цветковыми чешуями» (Tzvelev, 1974: 72). Типовой образец $\times T. \text{taimyrica}$, вероятно, утрачен, и другого оригинального материала в коллекции Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) не оказалось, но имеются автентичные образцы, определенные Н. Н. Цвелёвым после обнаружения $\times T. \text{taimyrica}$, из которых мы выбрали неотип — образец, собранный ближе всего к *locus classicus*. На основе обозначенного неотипа с привлечением остального автентичного материала и образцов, определенных В. В. Петровским, авторы составили более подробное описание $\times T. \text{taimyrica}$.

$\times \text{Trisetokoeleria taimyrica}$ Tzvelev, 1974, Новости сист. высш. раст. 11: 72; Цвелёв, 1976, Злаки СССР: 279; Цвелёв и Пробатова, 2019, Злаки России: 185. = *Koeleria asiatica* Domin s. l. $\times \text{Trisetum subalpestre}$ (Hartm.) Neuman (*T. agrostideum* (Laest.) Fr.). — Тризетокелерия таймырская.

Perennial plants 10–25(30) cm tall, loosely cespitose. Stems thin (0.8–1 mm), glabrous and smooth throughout the length. Sheaths of stem and lower leaves pubescent with short (up to 1 mm long) hairs. Leaf blades narrow (1.8–2 mm wide), flat or canaliculate, with ciliate margins, glabrous above, shortly hairy or glabrous beneath. Panicles spike-like, (2.5)3–5(6) cm long, narrow, (3)4–5(6) mm wide, acuminate, relatively few-flowered. Inflorescence branchlets (1)2–3(4) mm long, glabrous or covered with a few short spinules. Spikelets (3.8)4–6 mm long, 2–3-flowered. Glumes glabrous, 3–4 mm long, of slightly unequal length, and almost equal to or slightly shorter than adjacent flowers. Lemmas lanceolate, 3–4.5 mm long, acute, glabrous, with spinules along the midvein on the back, translucent, with some short (0.2–0.3 mm long) hairs on the callus. Paleas membranous, transparent, shorter than lemmas. Awn straight, short (0.7)1–1.5 mm long, with spinules, extending slightly below (by 0.7–1 mm) the lemma tip, and running parallel to its surface. Anthers 0.5–0.7 mm long. Caryopses glabrous, 2–2.5 mm long, 0.2–0.3 mm wide. — Многолетние растения 10–25(30) см выс., рыхлодернистые. Стебли тонкие (0.8–1 мм), голые и гладкие по всей длине. Влагалища стеблевых и нижних листьев опушены короткими (до 1 мм дл.) волосками. Пластинки листьев узкие (1.8–2 мм шир.), плоские или свернутые, по краю реснитчатые, сверху голые, снизу коротковолосистые или голые. Колосовидные метелки (2.5)3–5(6) см дл., узкие, (3)4–5(6) мм шир., остроконечные, относительно малоцветковые. Веточки соцветия (1)2–3(4) мм дл., голые или покрыты немногими короткими шипиками. Колоски (3.8)4–6 мм дл.,

2–3-цветковые. Колосковые чешуи голые, 3–4 мм дл., немного неравные по длине между собой и равны или лишь немного короче прилегающих к ним цветков. Нижние цветковые чешуи ланцетные, 3–4.5 мм дл., остроконечные, голые, с шипиками по средней жилке на спинке, полупрозрачные, с немногими короткими (0.2–0.3 мм дл.) волосками на каллусе. Верхние цветковые чешуи пленчатые, прозрачные, короче нижних цветковых чешуй. Ость прямая, короткая (0.7)1–1.5 мм дл., с шипиками, отходящая немного ниже (на 0.7–1 мм) верхушки чешуи и почти параллельно ее поверхности. Пыльники 0.5–0.7 мм дл. Зерновки голые, 2–2.5 мм дл., 0.2–0.3 мм шир.

Т у п е according to the protologue (most probably lost): «Typus: Taimyr, fl. Novaja (confluvius sinister fl. Chatanga), praedium Ary-Mas, 6 VIII 1910 [corr.: 1970¹], n° 146, N. E. Vargina (LE)».

Н е о т у п е (designated here): «Восточный Таймыр, нижнее течение р. Захарова Рассоха в районе урочища Тогой. Распадок коренного берега Захаровой Рассохы. Точка сбора (WGS 84): 72°47'58.8" с. ш., 101°1'54.4" в. д., 26 VII 2012, Е. Б. Пospelova, № 12-0206». — Eastern Taimyr, lower reaches of the Zakharova Rassokha River, near the Togoi tract. Ravine of a bedrock bank of the Zakharova Rassokha River. 72°47'58.8" N, 101°1'54.4" E, 26 VII 2012, E. B. Pospelova, № 12-0206 (LE: [LE 01082801](#)). — Рис. 1.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Сибирский арктический вид, изолированные популяции которого отмечены на п-ове Ямал, на п-ове Таймыр, восточном побережье Хатангского залива, западном побережье Анабарской губы (северо-запад Якутии), в низовьях и дельте р. Индигирки (северо-восток Якутии) и на о. Айон (западная Чукотка). — Рис. 2: 1.

Э к о л о г и я. Мезофит и гигромезофит. Растет в травяных умеренно влажных разреженных низких ивняках и открытых травяных группировках на береговых склонах (в основном супесчаных) и песчаных островах, в сухих травяно-моховых тундрах на речных террасах и в составе сырых лугов и осоковой тундры или вне группировок на илисто-песчаных берегах рек.

О признаках видов рода $\times \text{Trisetokoeleria}$

Основным признаком, отличающим род $\times \text{Trisetokoeleria}$ от рода *Koeleria* Pers., считается наличие у первого короткой прямой ости, отходящей немного ниже верхушки нижней цветковой чешуи.

¹ В протологе был ошибочно указан год сбора — 1910; известно, что Н. Е. Варгина работала в Ары-Масе в 1970–1971 гг.; эта ошибка недавно исправлена (Tzvelev, Probatova, 2019).



Рис. 1. Неотип *Trisetokoeleria taimyrica*.

Fig. 1. Neotype of *Trisetokoeleria taimyrica* (LE 01082801; <http://re.herbariumle.ru/01082801>).

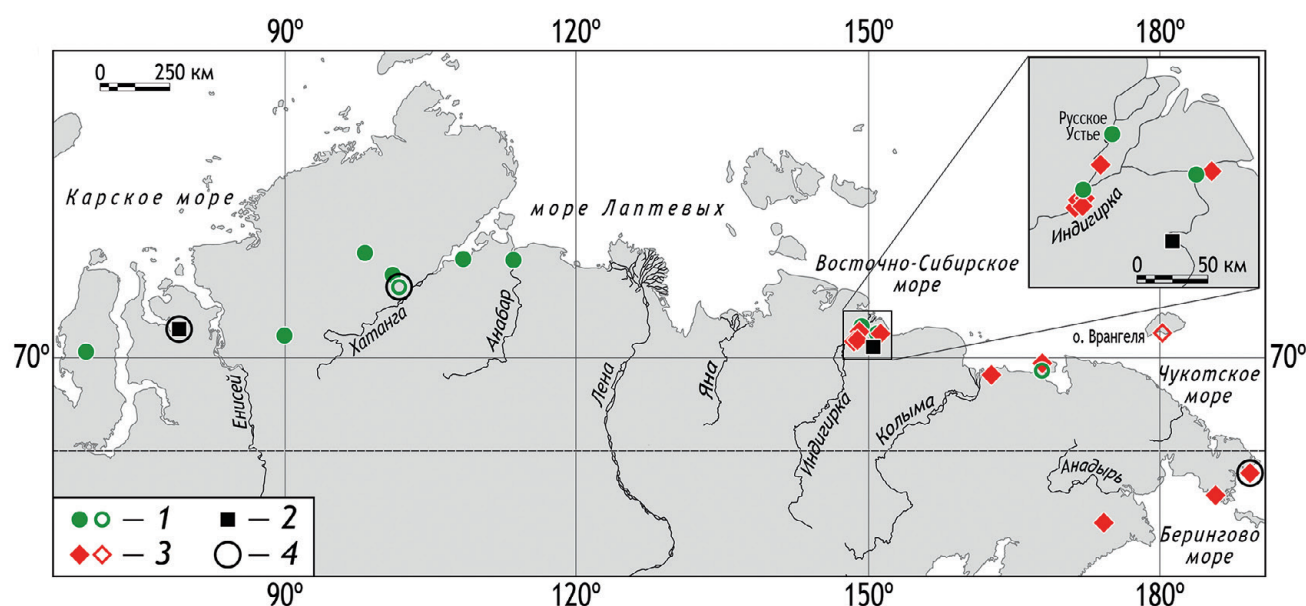


Рис. 2. Местонахождения видов рода $\times$ *Trisetokoeleria* в Российской Арктике.

1 — $\times$ *T. taimyrica*; 2 — $\times$ *T. gorodkovii*; 3 — $\times$ *T. jurtzevii*; 4 — классические местонахождения (loci classici). Символы с заливкой — указания, основанные на гербарных образцах, без заливки — по литературным данным.

Fig. 2. Localities of the genus $\times$ *Trisetokoeleria* species in the Russian Arctic.

1 — $\times$ *T. taimyrica*; 2 — $\times$ *T. gorodkovii*; 3 — $\times$ *T. jurtzevii*; 4 — classical localities (loci classici). Filled symbols — localities based on herbarium specimens, unfilled symbols — those based on published data.

Но изредка у растений *K. asiatica* встречаются образцы, верхушка нижней цветковой чешуи которых заканчивается коротким (0.5–2 мм дл.) остевидным продолжением срединной жилки. Именно место отхождения ости позволяет отделить остистые образцы *K. asiatica*, уклоняющиеся к $\times$ *Trisetokoeleria jurtzevii*, от типичных экземпляров последнего. От рода *Trisetum* Pers. род $\times$ *Trisetokoeleria* отличается очень короткими прямыми остью, незаметными без использования оптики, а также местом отхождения ости: у северных видов рода *Trisetum* ости длинные (4–8 мм дл.), изогнутые (иногда дважды), отходят от середины или верхней трети спинки нижней цветковой чешуи и хорошо видны без оптики.

В таблице (см.) приведены основные признаки трех видов рода $\times$ *Trisetokoeleria* с учетом дополнительных данных по $\times$ *T. taimyrica*. Наиболее четким отличительным признаком при определении видов рода $\times$ *Trisetokoeleria* можно считать наличие или отсутствие опушения на веточках метелки, нижних цветковых чешуях и стеблях ниже соцветия. По этому признаку сразу хорошо отделяется $\times$ *T. jurtzevii*, имеющий волосистые веточки соцветия, нижние цветковые чешуи и стебли под соцветием. Еще один отличающий этот вид признак — более длинные ости нижних цветковых чешуи (2–3 мм против 0.7–1.5 мм у $\times$ *T. taimyrica* и 1–1.5 мм

у $\times$ *T. gorodkovii*). Менее четко различаются между собой $\times$ *T. taimyrica* и $\times$ *T. gorodkovii*, имеющие голые или с шипиками веточки метелки. Соотношение длины верхней и нижней колосковых чешуи (сильно неравных у $\times$ *T. gorodkovii* и почти равных или немного неравных у $\times$ *T. taimyrica*) и степень прикрытия ими цветков (обе колосковые чешуи почти прикрывают цветки у $\times$ *T. taimyrica*, а у $\times$ *T. gorodkovii* нижняя колосковая чешуя едва достигает середины или верхней трети прилегающей нижней цветковой чешуи) все же позволяют их различать. Еще один признак — туповатые верхушки нижней цветковой чешуи у $\times$ *T. gorodkovii* и остроконечные и иногда даже оттянутые у $\times$ *T. taimyrica* — менее четко, но также позволяет различить эти виды.

Признаками, одинаковыми для всех видов рода $\times$ *Trisetokoeleria*, являются размеры колосков (5–6 мм дл., замеряют самые развитые колоски на нижних веточках соцветия), опушенность листовых пластинок (снизу) и листовых влагалищ, обилие вегетативных и генеративных побегов в дерновинках — эти признаки не могут использоваться для разграничения видов тризетокелерий.

Также мало пригодны для идентификации этих растений очень вариабельные признаки: размеры растений и соцветий, размеры и плотность дерновинок, длина пыльников, длина волосков на каллусе.

Таблица. Основные признаки видов рода × *Trisetokoeleria*Table. The main characters of the genus × *Trisetokoeleria* species

Признаки Characters	<i>T. gorodkowiei</i>	<i>T. taimyrica</i>	<i>T. jurtzevii</i>
Высота растений, см Plant height, cm	12–18	10–25(30)	11–18
Дерновинки Tufts	Мелкие, рыхловатые, без ползучих корневищ Small, rather loose, without creeping rhizomes	Мелкие, рыхловатые, без ползучих корневищ Small, rather loose, without creeping rhizomes	Мелкие, плотные или рыхловатые, имеют длинные тонкие корневища, соединяющие дерновинки Small, dense or rather loose, with long thin rhizomes connecting the tufts
Стебли под соцветием Stems under inflorescence	Голые и гладкие или менее чем на 1 см коротковолосистые Glabrous and smooth or less than 1 cm shortly hairy	Голые и гладкие Glabrous and smooth	Коротко- и густоволосистые Shortly and densely hairy
Листовые влагалища Leaf sheaths	Волосистые Hairy	Рассеянно-волосистые Sparsely hairy	Волосистые Hairy
Пластины листьев Leaf blades	Плоские или свернутые, снизу опушенные Flat or canaliculate, pubescent beneath	Плоские или свернутые, снизу рассеянно-коротковолосистые Flat or canaliculate, sparsely shortly hairy beneath	Плоские или свернутые, снизу коротковолосистые Flat or canaliculate, shortly hairy beneath
Длина язычка верхнего листа, мм Length of ligule of the uppermost leaf, mm	0.5	0.5	0.6–1
Соцветия (форма, верхушка) Inflorescences (shape, top)	Узкие, густые, многоколосковые колосовидные метелки, верхушки соцветий округлые Narrow, dense, many-spikeleted spike-like panicles, inflorescence top rounded	Узкие, негустые, немногоколосковые колосовидные метелки, верхушки соцветий остроконечные Narrow, sparse, few-spikeleted spike-like panicles, inflorescence top acutate	Узкие, густые, многоколосковые колосовидные метелки, верхушки соцветий округлые Narrow, dense, many-spikeleted spike-like panicles, inflorescence top rounded
Размеры соцветий: Inflorescence size: длина, см length, cm ширина, мм width, mm	(2)4–5.3 (4)5–6(7)	(2.5)3–5(6) (3)4–5(6)	(2.3)5–6 5–7(8)
Веточки и ось метелки Panicle branchlets and axis	Голые , шероховатые от шпикоков Glabrous , rough with spinules	Голые или хотя бы отчасти шероховатые от шпикоков Glabrous or at least partly rough with spinules	Очень коротко- и густоволосистые Very shortly and densely hairy
Колосковые чешуи Glumes	Сильно неравной длины (нижняя колосковая чешуя короче середины или верхней трети прилегающей нижней цветковой чешуи) Very unequal in length (lower glume shorter than the middle or upper third of the adjacent lemma)	Почти равной длины (разница не более 1 мм) Almost equal (no more than 1 mm difference) in length	Неравной длины Unequal in length
Нижние цветковые чешуи Lemmas	Голые , остистые, верхушка чешуи туповатая Naked , awned, with obtuse tip	Голые , короткоостистые, верхушка чешуи оттянутая, остроконечная Naked , shortly awned, with attenuate, acutate tip	Прижато опушенные , остистые, верхушка чешуи оттянутая или очевидно заостренная Appressedly pubescent , awned, with attenuate or awn-like acutate tip

Окончание табл.

Признаки Characters	<i>T. gorodkowi</i>	<i>T. taimyrica</i>	<i>T. jurtzevii</i>
Ости нижних цветковых чешуй Lemma awns	Прямые, 1–1.5 мм дл., отходят на 1–1.5 мм ниже верхушки чешуи и немного превышают ее верхушку Straight, 1–1.5 mm long, extending 1–1.5 mm below the lemma tip and slightly exceeding the tip	Прямые, (0.7) 1–1.2 (1.5) мм дл., отходят на (0.5)0.7–1 мм ниже верхушки чешуи и немного превышают ее верхушку Straight, (0.7) 1–1.2 (1.5) mm long, extending (0.5)0.7–1 mm below the lemma tip and slightly exceeding the tip	Прямые или слабо изогнутые, (1) 2–3 (4) мм дл., отходят на 0.5–1.2 мм ниже верхушки чешуи и заметно (на 1–2 мм) превышают ее верхушку Straight or slightly bent, (1) 2–3 (4) mm long, extending 0.5–1.2 mm below the lemma tip and well (by 1–2 mm) exceeding the tip
Длина пыльников, мм Anther length, mm	0.7–0.8	0.5–0.7(0.9)	0.9–1.2

Примечание. Признаки, различающиеся у двух или всех трех видов рода *× Trisetokoeleria*, выделены **жирным шрифтом**.
Note. The characters that differ among two or all three *× Trisetokoeleria* species are shown in **bold**.

Об ареалах видов рода *× Trisetokoeleria*

Увеличение коллекции гербарных образцов рода *× Trisetokoeleria* расширило представления об ареалах его видов.

На рисунке 2 показаны все известные на данный момент местонахождения видов *× Trisetokoeleria*. Мы изучили практически все соответствующие образцы (см. [Приложение](#)), кроме образцов *× T. taimyrica* с о. Айон (приводим его по литературным данным: Probatova, Yurtzev, 1984: 691) и из урочища Ары-Мас (утраченный типовой образец).

Лишь *× T. gorodkowi* найден пока всего в двух пунктах (на Гыданском п-ове и на северо-востоке Якутии) (рис. 2: 2). Ареал *× T. taimyrica* самый протяженный — от п-ова Ямал до о. Айон на Западной Чукотке. В низовьях и дельте р. Индигирки этот вид найден сразу в трех пунктах, в остальных районах преимущественно единичные находки (рис. 2: 1). Значительно дополнились сведения о распространении *× T. jurtzevii*, известный ареал которого теперь охватывает не только северо-восточную Якутию, Западную и Восточную Чукотку, но и север Корякского нагорья (рис. 2: 3). Более 8 его местонахождений были выявлены в низовьях и дельте р. Индигирки, включая повторные (после 2013–2014 гг.) находки П. А. Гоголевой 2021 года в окрестностях Бурулгинского мыса. В то же время местонахождения вида на о. Врангеля (бухта Сомнительная, р. Неизвестная) мы указываем по опубликованным данным (Yurtsev, Petrovsky, 1994; Panarctic flora, 2007) с сомнением, т. к. три образца, определенные как *× T. jurtzevii* Б. А. Юрцевым, которые мы обнаружили в коллекции, были перепреопределены В. В. Петровским как *Koeleria asiatica*, уклоняющаяся к *× Trisetokoeleria jurtzevii*, как и сборы Е. Ю. Слинченковой, сделанные там же. Тем не менее, существует вероятность существования и других

образцов *× T. jurtzevii* с о. Врангеля, пока не найденных в гербарных фондах.

Перекрытие ареалов *× T. jurtzevii* и *× T. taimyrica* наблюдается только в дельте Индигирки и на песчаном острове Айон, но эти виды занимают различные экологические ниши (первый — ксеромезофит, второй — мезофит и гигромезофит) и нигде не встречаются произрастающими рядом.

В современном ареале *× T. taimyrica* явно намечаются две территории многократных местонахождений («очагов»), которые могут рассматриваться как свидетельство достаточно давнего появления и последующего расселения этого вида на равнинах юга Таймыра (Северо-Сибирская низменность) и дельты р. Индигирки (рис. 2: 1). О способности этого вида к семенному расселению свидетельствует наличие сформировавшихся зерновок у двух образцов (р. Захарова Рассоха (Таймыр) и о. Новая Сибирь в дельте Индигирки). Ареал *× T. jurtzevii* пока не позволяет предположить место его возможного возникновения и дальнейшего расселения, но наличие уже 5 местонахождений на Чукотке и не менее 8 местонахождений в дельте Индигирки (большой частью в районе Бурулгинского мыса), где на песчаных выходах и береговых валах массово встречается *Koeleria asiatica*, позволяет предположить, что и для этого вида одним из «очагов» могли послужить равнины Индигирской низменности. Сложнее всего предположить место возникновения третьего вида — *× T. gorodkowi*, образцов которого пока известно очень мало.

Довольно обширные, хотя и фрагментированные, ареалы и особенности экологии выявленных к настоящему времени популяций *× T. taimyrica* и близкородственного таксона *× T. gorodkowi* позволяют предполагать, что оба вида могли сформироваться в сибирском секторе осушавшегося арктического

шельфа и имели возможность расселяться на этой территории в условиях субарктического климата — в обстановке, близкой к современным условиям их произрастания в российской Арктике.

О таксономическом статусе рода × *Trisetokoeleria*

В последних сводках зарубежные исследователи (Barberá et al., 2019, 2020) приняли широкую трактовку рода *Koeleria*, основываясь на результатах молекулярно-филогенетических исследований, и включили в состав рода *Koeleria* предполагаемые родительские виды: *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. (для × *Trisetokoeleria jurtzevii*), *Trisetum agrostideum* (для × *Trisetokoeleria taimyrica*), а также × *Trisetokoeleria taimyrica*, но не включили в свою работу × *T. jurtzevii*.

Н. Н. Цвелёв значительно раньше (Tzvelev, 1971, 1976) указывал, что секция *Trisetatera* (Asch. et Graebn.) Honda рода *Trisetum* может быть с равным основанием отнесена как к роду *Trisetum*, так и к роду *Koeleria*, т. к. занимает промежуточное положение между ними. Тогда же он отмечал, что различия между родами *Trisetum* и *Koeleria* «настолько незначительны, что они сохраняются в качестве самостоятельных родов главным образом лишь в силу традиции». Отличительными признаками *Koeleria* от *Trisetum* им названы «редукция остей и волосков оси колоска, очень густые колосовидные метелки с коротковолосистыми, а не шероховатыми веточками» (Tzvelev, 1971: 59). Формирование рода *Koeleria* происходило в холодных высокогорьях из предков, очень близких к современным примитивным группам рода *Trisetum* (Tzvelev, 1971). Род × *Trisetokoeleria* был отделен Цвелёвым от обоих родов (*Trisetum*, *Koeleria*), и это отделение им обосновано (Tzvelev, 1971, 1974, 1976, 2011).

В настоящей статье авторы формально оставляют за родом × *Trisetokoeleria* и входящими в него видами статус гибридных таксонов, учитывая мнение ведущих граминологов России, описавших эти растения в те времена, когда их находки были единичны или очень невелики. Современные ареалы двух видов этого рода, хотя и фрагментарны, охватывают очень обширные области, что заставляет задуматься о том, может ли спонтанная гибридизация происходить на такой территории одновременно в столь разных ее частях.

Мы предпочитаем следовать традиционной трактовке объема этих родов (по Н. Н. Цвелёву и Н. С. Пробатовой — Tzvelev, Probatova, 2019). Вероятно, вопрос о происхождении и самостоятельности этой триады родов может быть решен генетическими методами: молекулярно-филогенетическое исследование родов × *Trisetokoeleria* и *Trisetum* продолжается, получены первые данные, пока не охватывающие весь имеющийся гербарный материал

по этим родам (Barberá et al., 2019, 2020; Gnutikov et al., 2019a, b). Было бы целесообразно продолжить молекулярно-филогенетическое исследование всех видов этого интереснейшего рода, а также всех северных видов из родов *Trisetum* и *Koeleria*.

Благодарности

Авторы благодарны Е. Б. и И. Н. Поспеловым за предоставленные гербарные материалы, из которых выбран образец для неотипификации, и за ценные сведения о встречаемости и экологии популяций × *Trisetokoeleria taimyrica* на Таймыре.

Очень признательны И. В. Соколовой за консультации по вопросам номенклатуры и советы по структурированию статьи и М. В. Легченко за существенную помощь в техническом оформлении материалов публикации и гербарных образцов.

Благодарны рецензентам за ценные замечания и дополнительные сведения.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № 121032500047-1 «Растительность Европейской России и Северной Азии: разнообразие, динамика, принципы организации».

Приложение

Исследованные образцы видов × *Trisetokoeleria* и *Koeleria asiatica*. https://www.binran.ru/files/journals/Novitates/2022_53/NSPV-53_1-Koroleva_Petrovsky-Appendix.pdf

Литература | References

- Barberá P., Quintanar A., Peterson P. M., Soreng R. J., Romaschenko K., Aedo C. 2019. New combinations, new names, typifications, and a new section, sect. *Hispanica*, in *Koeleria* (Poaceae) // Phytoneuron. № 2019-46. P. 1–13. <https://www.phytoneuron.net/2019Phytoneuron/46PhytoN-KoeleriaNames.pdf> (Accessed 08.10.2022).
- Barberá P., Soreng R. J., Peterson P. M., Romaschenko K., Quintanar A., Aedo C. 2020. Molecular phylogenetic analysis resolves *Trisetum* (Poaceae: Pooideae: Koeleriinae) polyphyletic: Evidence for a new genus, *Sibirotrisetum* and resurrection of *Acrospelion* // J. Syst. Evol. Vol. 58. P. 517–526. <https://doi.org/10.1111/jse.12523>
- Gnutikov A. A., Nosov N. N., Koroleva T. M., Punina E. O., Rodionov A. V. 2019a. Molecular phylogenetic study of the genus × *Trisetokoeleria* Tzvelev // Problems of Botany of South Siberia and Mongolia. Vol. 18: 18th International Scientific and Practical Conference. P. 13–15. [In Russian with English abstract] (Гнутиков А. А., Носов Н. Н., Королева Т. М., Пунина Е. О., Родионов А. В. 2019a. Молекулярно-филогенетическое исследование рода × *Trisetokoeleria* Tzvelev // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Т. 18: XVIII Междунар. науч.-практ. конф. С. 13–15). <https://doi.org/10.14258/pbssm.2019002>

- Gnutikov A. A., Nosov N. N., Rodionov A. V. 2019b. On the relationship of *× Trisetokoeleria* Tzvelev in the system of *Gramineae* (*Poaceae*) // International Conference «125 years of Applied Botany in Russia» 25–28 November 2019, St. Petersburg, Russia: Book of Abstracts. St. Petersburg: Vavilov Russ. Inst. Pl. Genet. Resources. P. 32. [In Russian] (Гнутиков А. А., Носов Н. Н., Родионов А. В. 2019b. О родстве трищетинок-тонконога (*× Trisetokoeleria* Tzvelev) в системе злаков // Междунар. конф. «125 лет прикладной ботаники в России» 25–28 ноября 2019 года, Санкт-Петербург, Россия: Сб. тез. СПб.: Всерос. ин-т генет. ресурсов им. Н. И. Вавилова. С. 32). <https://doi.org/10.30901/978-5-907145-39-9>
- Gogoleva P. A., Korobkov A. A., Koroleva T. M., Petrovskii V. V. 2017a. New localities of species of the genus *× Trisetokoeleria* (*Poaceae*) in the Northeastern Yakutia // Bot. Zhurn. Vol. 102, № 3. P. 394–398. [In Russian with English abstract] (Гоголева П. А., Коробков А. А., Королева Т. М., Петровский В. В. 2017a. Новые местонахождения видов рода *× Trisetokoeleria* (*Poaceae*) на северо-востоке Якутии // Бот. журн. Т. 102, № 3. С. 394–398). <https://doi.org/10.1134/S0006813617030097>
- Gogoleva P. A., Koroleva T. M., Petrovsky V. V., Korobkov A. A. 2017b. Rod *× Trisetokoeleria* Tzvel. (*Poaceae*) in the northern Yakutia // Plants in Cold Regions: Proc. All-Russian Sci. Pract. Conf., Yakutsk, Oct 20–21, 2016. Yakutsk: NEFU Publ. House. P. 126–129. [In Russian] (Гоголева П. А., Королева Т. М., Петровский В. В., Коробков А. А. 2017b. Род *× Trisetokoeleria* Tzvel. (*Poaceae*) на севере Якутии // Растения в холодных регионах: Сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф., Якутск, 20–21 октября 2016 г. Якутск: Издат. дом СВФУ. С. 126–129). <https://inlnk.ru/LAMQ8E> (Accessed 14.10.2022).
- Koroleva T. M. 2020. Notorod *× Trisetokoeleria* Tzvel. — Trizetokeleriya — Otokhoon (Trizetokeleriya) [Nothogenus *× Trisetokoeleria* Tzvel. — Trizetokeleriya] // Opredelitel vysshikh rastenii Yakutii [Key to the higher plants of Yakutia]. 2nd ed. / E. G. Nikolin (ed.-in-chief). Novosibirsk: Nauka. P. 117. [In Russian] (Королева Т. М. 2020. Нотород *× Trisetokoeleria* Tzvel. — Тризетокелерия — Отохоон (Тризетокелерия) // Определитель высших растений Якутии. 2-е изд. / отв. ред. Е. Г. Николлин. Новосибирск: Наука. С. 117).
- Panarctic flora. 2007– / Elven R. (ed.) et al. / Nat. Hist. Museum, Univ. Oslo. <http://panarcticflora.org> (Accessed 09.11.2022).
- Pospelova E. B. 2012. *Trisetokoeleria taimyrica* Tzvel. // Red Data [sic!] Book of the Krasnoyarsk territory. 2nd ed. Vol. 2: The rare and endangered species of wild plants and fungi [sic!] / N. V. Stepanov (ed.). Krasnoyarsk: Siberian Federal University. P. 259. [In Russian] (Поспелова Е. Б. 2012. Тризетокелерия таймырская // Красная книга Красноярского края. 2-е изд. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов / отв. ред. Н. В. Степанов. Красноярск: Сибирский фед. ун-т. С. 259).
- Pospelova E. B., Pospelov I. N. 2002. Features of the vascular flora of Byrranga Mountains, Taimyr // Bot. Zhurn. Vol. 87, № 12. P. 1–16. [In Russian with English abstract] (Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. 2002. Особенности флоры сосудистых растений гор Бырранга, Таймыр // Бот. журн. Т. 87, № 12. С. 1–16).
- Pospelova E. B., Pospelov I. N. 2007. Vascular flora of Taimyr Peninsula and neighboring territories. Pt. 1: The annotated list of flora and his common analysis. Moscow: KMK Sci. Press. 457 p. [In Russian] (Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. 2007. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. 1: Аннотированный список флоры и ее общий анализ. М.: Т-во науч. изд. КМК. 457 с.).
- Probatova N. S., Yurtzev B. A. 1984. New taxa of the family *Poaceae* from the north-east of the USSR // Bot. Zhurn. Vol. 69, № 5. P. 688–692. [In Russian] (Пробатова Н. С., Юрцев Б. А. 1984. Новые таксоны семейства *Poaceae* с северо-востока СССР // Бот. журн. Т. 69, № 5. С. 688–692).
- Tzvelev N. N. 1971. De generibus *Trisetum* Pers. et *Koeleria* Pers. in URSS notulae systematicae // Novosti Sist. Vyssh. Rast. 1970. T. 7. P. 59–73. [In Russian] (Цвелёв Н. Н. 1971. К систематике родов *Trisetum* Pers. и *Koeleria* Pers. в СССР // Новости сист. высш. раст. 1970. Т. 7. С. 59–73).
- Tzvelev N. N. 1974. Taxa nova *Poacearum* // Novosti Sist. Vyssh. Rast. T. 11. P. 70–72. [In Russian] (Цвелёв Н. Н. 1974. Новые таксоны злаков (*Poaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 11. С. 70–72).
- Tzvelev N. N. 1976. Zlaki SSSR [Grasses of USSR]. Leningrad: Nauka. 788 p. [In Russian] (Цвелёв Н. Н. 1976. Злаки СССР. Л.: Наука. 788 с.).
- Tzvelev N. N. 2011. On the genus *Koeleria* Pers. (*Poaceae*) in Russia // Novosti Sist. Vyssh. Rast. T. 42. P. 63–90. [In Russian with English abstract] (Цвелёв Н. Н. 2011. О роде тонконог (*Koeleria* Pers., *Poaceae*) в России // Новости сист. высш. раст. Т. 42. С. 63–90). <https://doi.org/10.31111/novitates/2011.42.63>
- 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.).
- Yurtsev B. A., Koroleva T. M., Petrovsky V. V., Polozova T. G., Zhukova P. G., Katenin A. E. 2010. Checklist of flora of the Chukotkan Tundra. St. Petersburg. VVM Ltd. Publ. 628 p. [In Russian with extended English summary] (Юрцев Б. А., Королева Т. М., Петровский В. В., Полозова Т. Г., Жукова П. Г., Катенин А. Е. 2010. Конспект флоры Чукотской тундры. СПб.: ВВМ. 628 с.).
- Yurtsev B. A., Petrovsky V. V. 1994. Flora of the vicinities of Somnitelnaya Bay: vascular plants // Arctic tundras of Wrangel Island (Material of the Botanical Station «Somnitelnaya Harbour» 1984–1988) / B. A. Yurtsev (ed.). St. Petersburg. P. 7–66 (Proc. Komarov Bot. Inst. N. S. Iss. 6). [In Russian] (Юрцев Б. А., Петровский В. В. 1994. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля (Материалы ботанического полустационара «Бухта Сомнительная» 1984–1988 гг.) / под ред. Б. А. Юрцева СПб. С. 7–66 (Труды Бот. инст. им. В. Л. Комарова РАН. Нов. сер. Вып. 6)).