И. В. Татанов **I. Tatanov**

О САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ РОДА BOLBOSCHOENUS (ASCHERS.) PALLA И ЕГО ПОЛОЖЕНИИ В СИСТЕМЕ СЕМЕЙСТВА CYPERACEAE JUSS.

DE INDEPENDENTIA GENERIS BOLBOSCHOENUS (ASCHERS.) PALLA ET HUJUS POSITIONE IN SYSTEMATE FAMILIAE CYPERACEAE JUSS.

Род *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla был выделен Палла (Palla (1905) из рода *Scirpus* L. посредством придания группе видов α. *Bolboschoenus* Aschers. (Ascherson, 1864), описанной без обозначения таксономического ранга, родового статуса на основании анатомических особенностей стебля, наличия опушенных кроющих чешуй, на верхушке с выемкой, из которой выходит ость, листьев без лигулы (язычка), гладких рыльцевых ветвей и крупных колосков. У *Scirpus* L., как впервые установил Палла, кроющие чешуи без выемки, тонко-остевидно-заостренные или тупые, листья с лигулой, рыльцевые ветви с папиллами и мелкие колоски. Но, несмотря на выявленные Палла и рядом последующих авторов морфологические и анатомические отличия от видов *Scirpus*, таксономический статус рода *Bolboschoenus* до настоящего времени является предметом дискуссий многих ципероло гов.

В отечественной литературе, начиная с работы В. П. Дробова (1913) и обработки Р. Ю. Рожевица (1935) во «Флоре СССР», род *Bolboschoenus* традиционно принимается в качестве самостоятельного (Егорова, 1967, 1976а, б, в; Кожевников, 1988, 2001, 2006; Тимохина, Бондарева, 1980; Цвелёв, 2000; Татанов, 2003а, б, в, г, 2004а, б, 2005а, б, 2006а, б; Ковтонюк, 2005; Зернов, 2006; Клинкова, 2006 и др.). В работах названных авторов, наряду с приведенными выше отличительными признаками рода, указываются клубневидные образования, облиственный стебель, листья с хорошо развитыми листовыми пластинками, терминальное соцветие с (1)2–4(5) кроющими листьями с линейными пластинками. В зарубежной литературе самостоятельность рода *Bolboschoenus* признается преимущественно только в последнее время (Oteng-Yeboah, 1974b; Koyama, 1978, 1980; Wilson, 1981; Hooper, 1985; Kit Tan, 1985; Zhan, Yang, 1987; Gotghebeur, Simpson, 1991; Browning, Gordon-Gray, 1992, 1993, 1999, 2000; Adams, 1994; Browning et al., 1995, 1996, 1997a, b, 1998a, b;

Bruhl, 1995; Guaglianone, 1996; Kiffe, 1997, 1998, 2000, 2002; Goetghebeur, 1998; Kukkonen, 1998, 2001; Yatskievych, 1999; Koyama et al., 2000; Hroudová et al., 2001, 2005, 2006; Hayasaka, Ohashi, 2002; Hroudová, 2002; Smith, 2002; Lye, 2003; Pignotti, 2003; Gagnidze, 2005; Ducháček et al., 2006; Marhold et al., 2004, 2006). До этого виды *Bolboschoenus* рассматривали в роде *Scirpus* обычно в ранге секции *Bolboschoenus* (Rouy, 1912; Beetle, 1942, 1947; Raymond, 1957; Koyama, 1958, 1962; Tang, Wang, 1961; Chang, Yang, 1976; DeFilipps, 1980; Tucker, 1987), иногда — *Maritimi* (Chermezon, 1937; Kern, 1974) или *Reigera* (Beetle, 1944, Cook, 1947), включали в состав группы *Phyllotryon* (Döll, 1856; Ascherson, Graebner, 1904), *Phyllantheli* (Nyman, 1882; Fernald, 1950), *Cymellii* (Meinshausen, 1901), *Lacustres* (Clarke, 1908), либо выделяли в подрод *Bolboschoenus* (Ohwi, 1944).

Рассмотрение видов *Bolboschoenus* в составе рода *Scirpus* было связано с принимаемой многими авторами его широкой трактовкой. Впервые концепция узкого объема рода *Scirpus*, без включения в него родов *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla, разделяемая в настоящее время большинством авторов, была предложена Ли (Lye, 1971a) в работе «A modern concept of the genus *Scirpus* L.». Основанием для этого, кроме морфологических различий, послужили данные о строении зрелых зародышей представителей подсемейства *Cyperoideae*, содержащиеся в работе Ван дер Векена (Van der Veken, 1965). Согласно этим данным, роды, относимые к *Scirpus* s. l., имеют разные типы зародышей. Так, видам *Scirpus* s. str. (*S. sylvaticus* L., *S. radicans* Schkuhr и др.) и *Eriophorum* L. свойствен зародыш Fimbristylis-типа, видам *Schoenoplectus* (*S. lacustris* (L.) Palla, *S. mucronatus* (L.) Palla, *S. tabernaemontani* (C. C. Gmel.) Palla и др.) и *Bolboschoenus* — Schoenoplectus-типа. Следует заметить, что тип зародыша, указанный здесь как Schoenoplectus-тип, был первоначально обозначен как Scirpus-тип (Schneider, 1932; Van der Veken, 1965) вследствие широкой в то время трактовки рода *Scirpus*. Но поскольку зародыш Scirpus-типа был выявлен у видов *Scirpus* s. l., относимых теперь к роду *Schoenoplectus*, этот тип зародыша получил название Schoenoplectus-тип (Lye, 1971a, Wilson, 1981, Goetghebeur, 1986, 1998).

По разделяемому циперологами мнению Ван дер Векена (Van der Veken, 1965: 285), естественный род имеет только один тип зародыша, но вместе с тем данный тип может быть свойствен нескольким родам, обнаруживая в некоторых из них свои характерные особенно-

сти. Это мнение оказалось справедливым для родов *Scirpus* s. str., *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus*. Род *Scirpus* в узком понимании имеет только один тип зародыша (Fimbristylis-тип). Рядом авторов (Wilson, 1981; Goetghebeur, 1986, 1998; Goetghebeur, Simpson, 1991; Browning, Gordon-Gray, 1993) было показано, что роды *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* также имеют разные, хотя и близкие, типы зародышей. В работе Вилсон (Wilson, 1981) отмечено, что зародыш *Bolboschoenus* имеет тот же основной эмбриологический тип «basic embryo-type», что и у *Schoenoplectus*, но он более дифференцирован и, вследствие этого, более эволюционно продвинут. Исследованиями Гетебера (Goetghebeur, 1986, 1998) выявлены различия в строении зародышей *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* (табл. 1), и зародыш *Bolboschoenus* был отнесен этим автором к особому, Bolboschoenus-типу. На схеме семофилеза эмбриотипов в семействе *Cyperaceae* Гетебером (Goetghebeur, 1986: 82) показано, что зародыш Bolboschoenus-типа является производным от Schoenoplectus-типа. Проведенное нами изучение зародышей *Bolboschoenus* выявило отличие их от зародышей *Schoenoplectus* по тем же признакам, которые были отмечены Гетебером. Выявленные эмбриологические различия между родами *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* существенно дополняют морфологические и другие различия между ними и являются важным аргументом в пользу самостоятельности рода *Bolboschoenus*.

Трактовка рода *Scirpus* в узком, естественном, объеме подтверждается также анатомическим строением вегетативных и репродуктивных органов (Palla, 1888, 1889, 1905; Raunkiaer, 1895–1899; Rikli, 1895; Plowman, 1906; Wille, 1926; Pfeiffer, 1927; Monoyer, 1928–1929,

Таблица 1

Различия родов *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* по признакам строения зрелых зародышей

Род / Признак	*Bolboschoenus*	*Schoenoplectus*
Верхушка семядоли	С выпуклиной на верхушке	Без выпуклины на верхушке
Положение первого листового примордия	Закрыт колеоптилем	Не закрыт колеоптилем
Граница между корневым чехликом и семядолей	С сужением	Без сужения

1934; Marek, 1958; Metcalfe, 1971), данными по микроморфологии поверхности плодов, кроющих чешуй, щетинок околоцветника и пыльцевых зерен, полученными с помощью сканирующего электронного микроскопа (SEM) (Schuyler, 1971a, b; Leu, Lin, 1980; Pignotti, Mariotti, 2004), морфологией пыльцевых зерен (Padhye, Makde, 1980; Тарасевич, 1983; Fernandez, 1987; Wichelen et al., 1999; Аветисян и др., 2001), результатами изучения микопаразитизма (Savile, 1979), кладистическим анализом морфологических, анатомических, эмбриологических, фитохимических, физиологических, географических и экологических сведений (Bruhl, 1995; Goetghebeur, 1986, 1998), а также данными секвенирования ДНК у таксонов, прежде включавшихся в род *Scirpus* (Muasya et al., 1998, 2000, 2001; Young et al., 2002).

Поскольку виды рода *Bolboschoenus*, начиная с описанного Линнеем (Linnaeus, 1753) *Scirpus maritimus* (= *Bolboschoenus maritimus*), описывались под родовым названием *Scirpus,* и продолжительное время рассматривались в составе этого рода, а некоторыми авторами включаются в этот род и в настоящее время (DeFilipps, 1980; Ворошилов, 1982; Tucker, 1987; Karthikeyan et al., 1989; Khoi, 2002; Губанов и др., 2002 и др.), приведем основные отличия рода *Bolboschoenus* от рода *Scirpus* s. str.:

1) общее соцветие у видов *Bolboschoenus* только терминальное (у *Scirpus* — терминальное или у секций *Paniculatocorymbosi* Kük. и *Beetlea* T. V. Egorova также имеются (1)3–4 латеральных, расположенных на длинных цветоносах в пазухах стеблевых листьев);

2) колоски у *Bolboschoenus* крупные, (0.7)1–4(8) см дл., (0.4)0.5–0.7(1) см шир. (у *Scirpus* — мелкие, 2.5–6 (8–10) мм дл., 1.3–2.5(3) мм шир.);

3) кроющие чешуи у *Bolboschoenus* на верхушке с более или менее глубокой выемкой, из которой выходит ость, опушенные по всей абаксиальной поверхности, (4)5–9(10) мм дл., (2.5)3–4 мм шир., коричневые, красновато-коричневые, ржаво- или красновато-бурые, реже желтовато-беловатые (у *Scirpus* — на верхушке тупые, закругленные или острые, с коротким острием, очень редко коротко-остистые, гладкие, (1.2)1.5–3 (5) мм дл., 0.6–1.5 мм шир., черноватые, черновато-зеленоватые, темно-серые или коричневые);

4) щетинки околоцветника у *Bolboschoenus* прямые, светло- или темно-коричневые, шероховатые от обращенных вниз зубцов, короче кроющих чешуй (у *Scirpus* — прямые или извилистые, белые или светло-коричневые, гладкие или шероховатые от обращенных вверх

или вниз зубцов, иногда выступающие из кроющих чешуй и придающие колоскам и соцветию в целом «шерстистый» облик — секция *Pseudotrichophorum* T. V. Egorova);

5) рыльцевые ветви у *Bolboschoenus* гладкие (у *Scirpus* — с папиллами);

6) пыльцевые зерна у видов *Bolboschoenus* пирамидальные, с 5(6) апертурами, из которых латеральные — бороздовидные (у *Scirpus* пыльцевые зерна яйцевидные или продолговато-конические, с 5 округлыми или овальными порами) (Padhye, Makde, 1980; Тарасевич, 1983; Аветисян и др., 2001; Pignotti, Mariotti, 2004);

7) зародыш у *Bolboschoenus* — Bolboschoenus-типа, грибовидный, с резко асимметричными краями колеоптиля, полностью закрывающими почечку, и параллельным положением поры по отношению к первому листу (у *Scirpus* зародыш Fimbristylis-типа, турбинатный, с почти симметричными краями колеоптиля, не закрывающими почечку, и почти перпендикулярным положением поры по отношению к первому листу) (Schneider, 1932; Van der Veken, 1965; Lye, 1971a; Wilson, 1981; Goetghebeur, 1986, 1998; Goetghebeur, Simpson, 1991; Browning, Gordon-Gray, 1993);

8) плоды *Bolboschoenus* крупные, (2)2.5–4(5.5) мм дл., (1.2)1.5–2.5(2.7) мм шир., светло- или темно-коричневые, красновато-коричневые, реже серовато- или беловато-желтоватые) (у *Scirpus* плоды обычно мелкие, (0.6)0.9–1.3(1.8) мм дл., 0.4–0.6(0.9) мм шир., обычно беловатые). Клетки экзокарпия у *Bolboschoenus* крупные, тонкостенные, вытянутые в радиальном направлении, без кремнеземного тела, реже мелкие, толстостенные, содержащие его, мезокарпий из 4 и более рядов склереид, клетки эндокарпия толстостенные (у *Scirpus* клетки экзокарпия крупные, тонкостенные, квадратные или вытянутые в тангенциальном направлении, содержащие кремнеземное тело, мезокарпий из 2–4 рядов склереид, эндокарпий из тонкостенных клеток) (Marek, 1958; Browning, Gordon-Gray, 1992, 1993, 2000; Browning et al., 1995, 1997a, b; Hayasaka, Ohashi, 2002; Татанов, 2004a);

9) листья у *Bolboschoenus* без лигулы (у *Scirpus* с лигулой);

10) виды *Bolboschoenus* — многолетние травы с длинными горизонтальными корневищами, формирующими на дистальном конце клубневидные образования, дающие начало надземным побегам и корневищам (виды *Scirpus* — многолетние травы с длинными корневищами или без них, без клубневидных образований).

Таким образом, несмотря на некоторое сходство между *Bolboschoenus* и *Scirpus*, выражающееся в наличии терминального соцветия, расставленных по стеблю узлов и всегда хорошо развитых листовых пластинок, эти роды обнаруживают существенные различия по комплексу приведенных выше признаков, важнейшим из которых мы считаем строение зародыша.

Существует точка зрения, согласно которой, род *Bolboschoenus* следует рассматривать в роде *Schoenoplectus* (Lye, 1971a, b, 1995a, b; Haines, Lye, 1983; Strong, 1993, 1994, 1997, 2003; Karlsson, 1997). Ли (Lye, 1971a) в уже упомянутой выше работе, основываясь на эмбриологических данных Ван дер Векена (Van der Veken, 1965), принял род *Bolboschoenus* в качестве безранговой монотипной группы в роде *Schoenoplectus* с видом *Schoenoplectus maritimus* (L.) Lye. Затем Ли (Lye, 1971b) стал рассматривать эту группу как секцию *Bolboschoenus* в составе данного рода. Позднее Хейнс и Ли (Haines, Lye, 1983) повысили названную секцию до ранга подрода. От остальных видов *Schoenoplectus*, как отмечают сами авторы, подрод *Bolboschoenus* (Aschers.) R. Haines et Lye отличается только наличием клубневидных образований, трехгранным стеблем, хорошо развитыми листьями и открытым соцветием.

Стронг (Strong, 1993, 1994, 1997, 2003) полагает, что одним из оснований для включения *Bolboschoenus* в род *Schoenoplectus* является наличие в роде *Bolboschoenus* вида — *Bolboschoenus planiculmis* (F. Schmidt) T. V. Egorova, понимаемого им в трактовке Коямы (Koyama, 1980) и имеющего, по мнению последнего автора, признаки *Schoenoplectus*, а именно базальные листья с трехгранными листовыми пластинками, один трехгранный вертикально ориентированный кроющий лист, являющийся как бы продолжением стебля, и псевдолатеральное соцветие. Однако, проведенными Т. В. Егоровой и мной (Егорова, Татанов, 2003) исследованиями обширного гербарного материала, включая типовой, а также наблюдениями в природе, было установлено, что *B. planiculmis* характеризуется типичными признаками рода *Bolboschoenus*, и что к этому виду следует относить растения, имеющие плоские листовые пластинки, в том числе и у кроющих листьев, и головчатое соцветие, состоящее из 2-нескольких колосков, очень редко одноколосковое или зонтиковидное. Распространение ошибочного мнения о трехгранности листьев у *B. planiculmis* (Strong, 1993, 1994, 1997, 2003; Browning, 1998; Hayasaka, Ohashi, 2002; Smith, 2002) связано с отнесением Коямой (Koyama, 1980) в синони-

мы к *B. planiculmis*, имеющих габитуальное сходство с его типовыми образцами видов *Scirpus iseensis* T. Koyama et T. Shimizu ex T. Shimizu и *S.* × *mariqueter* Ts. Tang et F. T. Wang (= *S. planiculmis* × *S. triqueter*), описанных из Японии (Shimizu, 1967) и Китая (Tang, Wang, 1961), соответственно, и имеющих трехгранные листовые пластинки (стеблевых и кроющих листьев). Наличие у *S. iseensis* и *S.* × *mariqueter* таких листьев является оригинальной особенностью, отличающей эти виды от всех представителей рода *Bolboschoenus*. По ряду других признаков (клубневидные образования на корневище, отсутствие лигулы, морфология кроющих чешуй, анатомические особенности перикарпия) эти виды обнаруживают явное родство с видами *Bolboschoenus* (Егорова, Татанов, 2003). По нашему мнению, трехгранность листьев у *S. iseensis* и *S.* × *mariqueter* не может служить основанием для переноса видов *Bolboschoenus* в род *Schoenoplectus*, так как наличие данного признака у этих видов, равно как и сочетание других, свойственных родам *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus*, говорит об их происхождении в результате межродовой гибридизации. Изучение типового и другого гербарного материала по *Scirpus iseensis* и *S.* × *mariqueter*, а также исследование морфологии и анатомии их плодов, позволило нам заключить, что оба эти вида представляют собой гибрид между *Bolboschoenus planiculmis* и *Schoenoplectus triqueter* (L.) Palla. Вид *Scirpus iseensis,* как обнародованный позднее, синонимизирован нами с *S.* × *mariqueter,* а последний выделен в новый гибридный род × *Bolboschoenoplectus* Tatanov (× *B. mariqueter* (Ts. Tang et F. T. Wang) Tatanov (Татанов, 2007).

Следует заметить, что большинство исследователей рода *Bolboschoenus* (Browning, 1998; Browning, Gordon-Gray, 2000; Smith, 2002) также считают необоснованным перенос видов *Bolboschoenus* в *Schoenoplectus* на основании даже наличия у вида *Bolboschoenus planiculmis* sensu Koyama признаков *Schoenoplectus*.

Всестороннее изучение рода *Bolboschoenus* с привлечением литературных данных, позволило нам впервые выявить большой комплекс признаков, отличающих род *Bolboschoenus* от рода *Schoenoplectus*, что дает существенные основания рассматривать *Bolboschoenus* в качестве самостоятельного рода.

Роды *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* различаются следующими признаками:

1) общее соцветие у видов *Bolboschoenus* терминальное (верхушечное), при основании с (1)2–4(7) длинными бифациальными кро-

ющими листьями (у видов *Schoenoplectus* оно псевдолатеральное (ложнобоковое), при основании только с 1–2 более или менее длинными унифациальными трехгранными или цилиндрическими кроющими листьями, нижний из которых направлен прямо вверх и является как бы продолжением стебля). По данным Вегетти (Vegetti, 1992), у некоторых видов *Schoenoplectus* из пазух кладопрофиллов базальных паракладиев могут развиваться внутрипрофиллные паракладии. Как показали исследования Броунинг и Гордон-Грей (Browning, Gordon-Gray, 1999), а также наши наблюдения, у *Bolboschoenus* такие паракладии не формируются. *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* имеют различия по анатомическому строению осей соцветия (Monoyer, 1928–1929, 1934; D'Almeida, Ramaswamy, 1948; Metcalfe, 1971). У *Bolboschoenus* склеренхимные пучки располагаются под эпидермой супротивно сосудистым пучкам, мелкие воздухоносные полости расположены во внутренней зоне хлоренхимы и чередуются с сосудистыми пучками; сосудистые пучки расположены в 2–3 круга и не достигают центра оси (у *Schoenoplectus* многочисленные склеренхимные волокна располагаются под эпидермой в хлоренхиме, между сосудистыми пучками и в их ксилемных полюсах и между воздухоносными полостями; многочисленные воздухоносные полости пересекаются диафрагмами; сосудистые пучки располагаются от внутренней части хлоренхимы до центра оси);

2) колоски у *Bolboschoenus* (0.7)1–4(8) см дл. (у *Schoenoplectus* — 0.4–1.5 см. дл.);

3) кроющие чешуи у *Bolboschoenus* с одной, средней, жилкой, опушенные по всей абаксиальной поверхности мелкими волосками, на верхушке с глубокой выемкой, из которой выходит ость (у *Schoenoplectus* они с одной, средней, жилкой и нередко также с несколькими боковыми жилками, голые, очень редко со щетинками по средней жилке и ости или с мелкими темно-пурпурными бородавочками, на верхушке цельные или выемчатые, с небольшой остью). По данным Пинотти и Мариотти (Pignotti и Mariotti, 2004), у *Bolboschoenus* кроющие чешуи образованы длинными клетками, имеющими прямые стенки, содержащими кремнеземные тела без сателлитов, и короткими клетками, представленными волосками, а у *Schoenoplectus* либо только длинными клетками, содержащими кремнеземные тела с сателлитами, либо длинными с прямыми или волнистыми стенками и продолговатыми клетками, имеющими на дистальном конце бородавочку;

4) пыльцевые зерна у видов *Bolboschoenus* 6-апертурные: 1-поровые и 5-бороздные, пирамидальные, реже эллипсоидальные; дистальная поверхность слабовыпуклая, проксимальный конец суженный или закругленный; латеральные апертуры бороздовидные; мембрана апертур покрыта крупными фрагментами экзины; скульптура экзины мелкобугорчатая (у *Schoenoplectus* пыльцевые зерна 1 или 5(6)-поровые, удлиненно-пирамидальные или яйцевидные; дистальная поверхность плоская, проксимальный конец закругленный или угловатый; латеральные апертуры бороздовидные, вытянуто-овальные или щелевидные; скульптура экзины мелкобугорчатая) (Padhye, Makde, 1980; Тарасевич, 1983; Wichelen et al., 1999; Аветисян и др., 2001; Pignotti, Mariotti, 2004);

5) различия *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* по строению зародышей показаны выше;

6) поверхность плодов у *Bolboschoenus* гладкая, блестящая; на поверхности плодов отчетливо видны очертания клеток экзокарпия, образующие рисунок, похожий на медовые соты, реже очертания не видны; микроскульптура бугорчатая, реже ямчатая (у *Schoenoplectus* поверхность плодов гладкая или поперечно-морщинистая, блестящая или матовая; на поверхности плодов очертания клеток экзокарпия не видны, редко видны; микроскульптура ямчатая, реже бугорчатая) (Beetle, 1943; Kowal, 1958; Robertus-Koster, 1969; Schuyler, 1971a; Pignotti, Mariotti, 2004; Татанов, 2004a). У видов *Bolboschoenus* клетки экзокарпия крупные, вытянутые в радиальном направлении, без кремнеземного тела, реже мелкие, содержащие его, склереиды мезокарпия ориентированы чаще параллельно продольной оси плода, клетки эндокарпия толстостенные (у *Schoenoplectus* клетки экзокарпия мелкие, почти всегда содержат кремнеземное тело, мезокарпий состоит из склереид, по-разному ориентированных, клетки эндокарпия тонкостенные) (Marek, 1958; Soják, 1958; Robertus-Koster, 1969; Schuyler, 1971a; Browning, Gordon-Gray, 1992, 1993, 2000; Browning et al., 1995, 1996, 1997a, b, 1998a, b; Hroudová et al., 1997, 1998, 2001; Егорова, Татанов, 2002, 2003; Hayasaka, Ohashi, 2002; Татанов, 2004a);

7) стебли у *Bolboschoenus* всегда трехгранные, шероховатые, с узлами, расположенными в базальной и средней части (у *Schoenoplectus* они цилиндрические или трехгранные, гладкие, с узлами, расположенными только в базальной части). У *Bolboschoenus* основная ткань стебля паренхимная, без воздухоносных полостей или иногда

с более или менее развитыми в периферической части воздухоносными полостями, но не сетчатая, с многочисленными полостями; сосудистые пучки расположены в основном в хлоренхиме, редко в центре; склеренхима образует однослойную обкладку сосудистых пучков и формирует балки от внешних проводящих пучков к эпидерме (у *Schoenoplectus* основная ткань стебля сильно редуцирована до сети паренхимных перегородок, разделяющих многочисленные, различные по форме и размеру, воздухоносные полости, разделяемые диафрагмами; сосудистые пучки расположены под хлоренхимой, в паренхимных перегородках между воздушными полостями и отсутствуют в самой хлоренхиме; склеренхима образует вместе с паренхимой обкладку проводящих пучков и в виде многочисленных волокон представлена под эпидермой (балок не образует)) (Duval-Jouve, 1873; Schwendener, 1874; Palla, 1888, 1889, 1905; Raunkiaer, 1895–1899; Plowman, 1906; Sabnis, 1921; Monoyer, 1928–1929, 1934; D'Almeida, Ramaswamy, 1948; Metcalfe, 1971; Govindarajalu, 1976);

8) листья у *Bolboschoenus* с хорошо развитыми длинными (до 80 см) линейными листовыми пластинками, без лигулы, с более или менее выпуклой антилигулой (у *Schoenoplectus* они или все чешуевидные, или 1–2 верхних листа с короткой (до 10 см дл.) трехгранной или плоской пластинкой, реже листья с длинными плоскими листовыми пластинками, с лигулой, без антилигулы). Листья видов *Bolboschoenus* имеют выраженный киль и волнистую поверхность, адаксиальную и абаксиальную эпидерму, образованную толстостенными клетками, под которой находится хорошо развитая палисадная ассимиляционная ткань, округлые склеренхимные пучки, расположенные под обеими эпидермами супротивно сосудистым пучкам, воздухоносные полости, содержащие звездчатые клетки, пузыревидные (моторные) клетки, расположенные несколькими рядами в виде веера на адаксиальной стороне листа супротивно средней жилке (у *Schoenoplectus* бифациальные листья со слабо выраженным килем и относительно ровной поверхностью, эпидермой, образованной в большинстве случаев тонкостенными клетками, ассимиляционной тканью, представленной преимущественно только в воздушных листьях на их адаксиальной стороне, склеренхимой в виде многочисленных многоугольных участков под обеими эпидермами, либо только под адаксиальной, воздухоносными полостями, разделенными диафрагмами, обычно без пузыревидных клеток; унифациальные листья имеют, в основном, подобное стеблям строение) (Raunkiaer,

1895–1899; Sabnis, 1921; Pfeiffer, 1927; D'Almeida, Ramaswamy, 1948; Metcalfe, 1971; Schuyler, 1971b; Govindarajalu, 1976);

9) виды *Bolboschoenus* — многолетние травы с длинными горизонтальными корневищами, формирующими на дистальном конце клубневидное образование, дающее начало новым надземным побегам и корневищам (виды *Schoenoplectus* s. l. — многолетние травы с длинными горизонтальными или укороченными корневищами (иногда столонами) без клубневидных образований или, нередко, однолетники). Корневища *Bolboschoenus* характеризуются сильно развитой корой, имеющей в субэпидермальной части несколько рядов склеренхимных волокон и во внутренней — крупные, радиально вытянутые, воздухоносные полости, полными склеренхимными обкладками сосудистых пучков (у *Schoenoplectus* корневища с относительно тонкой корой, имеющей во внешней части многочисленные склеренхимные волокна и во внутренней — воздухоносные полости неправильной формы, склеренхимой чашевидной формы около ксилемной части проводящего пучка) (Laux, 1888; Raunkiaer, 1895–1899; Plowman, 1906; Hayden, 1919; Wille, 1926; Monoyer, 1928; Metcalfe, 1971; Govindarajalu, 1976);

10) виды *Bolboschoenus* поражаются ржавчинным грибом Uromyces lineolatus, в то время как виды *Schoenoplectus* — видами Puccinia obtecta, P. osoyoosensis, P. scirpi, Uromyces americanus, U. californicus (Купревич, Ульянищев, 1975; Savile, 1979);

11) родовая обособленность *Bolboschoenus* от *Schoenoplectus* поддерживается данными по секвенированию ДНК (Muasya et al., 1998, 2000, 2001; Young et al., 2002);

12) самостоятельность родов *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* поддерживается кладистическим анализом морфологических, анатомических, эмбриологических, фитохимических, физиологических, географических и экологических данных (Bruhl, 1995; Goetghebeur, 1986, 1998).

Противоречивыми являются взгляды циперологов, касающиеся положения рода *Bolboschoenus* в системе семейства *Cyperaceae*. Как было указано выше, род *Bolboschoenus* до относительно недавнего времени включался в род *Scirpus*, вследствие чего его положение в системе семейства *Cyperaceae* отдельно не рассматривалось. Род *Scirpus* в широкой трактовке относился к трибе *Scirpeae* Lestib. ex Dumort. (Dumortier, 1827; Torrey, 1836; Bentham, 1878, 1883; Clarke, 1908; Pfeiffer, 1927; Ohwi, 1944; Koyama, 1961; Tang, Wang, 1961;

Schultze-Motel, 1964; Raymond, 1965; Moore, Edgar, 1970; Chang, Yang, 1976; Tucker, 1987; Khoi, 2002). Многие авторы, признававшие самостоятельность рода *Bolboschoenus*, также включали его в состав этой трибы (Егорова, 1976a, 1982; Hooper, 1985; Тахтаджян, 1987; Кожевников, 1988, 2001; Bruhl, 1990, 1995). Ли (Lye, 1971a, 1995b), включавший род *Bolboschoenus* в род *Schoenoplectus*, рассматривал последний в составе описанной им в 1971 г. трибы *Schoenoplecteae* Lye. Следует заметить, что роды *Bolboschoenus* и *Schoenoplectus* были в свое время выделены Палла (Palla, 1905) в безранговую группу *Schoenoplecteen* (с немецким окончанием). В самой последней системе семейства *Cyperaceae*, предложенной Гетебером (Goetghebeur, 1998), род *Bolboschoenus* помещен в трибу *Fuireneae* Reichenb. ex Fenzl.

Ли (Lye, 1971a), установивший трибу *Schoenoplecteae*, включил в ее состав, кроме рода *Schoenoplectus*, еще и род *Eleocharis* R. Br., а совсем недавно (Lye, 2003) добавил к ним род *Bolboschoenus,* признав его самостоятельным, а также роды *Actinoscirpus* (Ohwi) R. Haines et Lye, *Websteria* S. H. Wright, *Egleria* Eiten и выделенный им в 2003 г. из рода *Schoenoplectus* род *Schoenoplectiella* Lye. Признавая справедливость выделения трибы *Schoenoplecteae*, мы, однако не можем согласиться с включением в ее состав очень специализированных родов *Eleocharis, Websteria* и *Egleria*. На наш взгляд более правильным является помещение этих родов в трибу *Eleocharideae* Goetgh. (Goetghebeur, 1985, 1986, 1998).

Брул (Bruhl, 1995), основываясь на кладистическом и фенетическом анализе (cladistic and phenetic analyses) семейства *Cyperaceae*, проведенном им с применением компьютерной программы DELTA (Dallwitz, 1980; Dallwitz, Paine, 1986; Dallwitz et al., 1993) и базирующемся на использовании морфологических, анатомических, эмбриологических, фитохимических, физиологических, географических и экологических данных, принял трибу *Scirpeae* очень широко и включил в ее состав, кроме родов *Scirpus, Schoenoplectus, Pseudoschoenus* (C. B. Clarke) Oteng-Yeb., *Bolboschoenus* и *Actinoscirpus*, обнаруживающих, по нашему мнению, более или менее явные родственные связи, также роды *Blysmus* Panz. ex Schult., *Eleocharis, Eriophorum* L., *Fuirena* Rottb., *Isolepis* R. Br., *Phylloscirpus* L., *Scirpoides* Séguer, *Trichophorum* Pers., *Websteria* и др. В то же время Брул отметил, что эта триба наиболее слабо поддержана данными кладистического и фенетического анализа и является полифилетической. Роды, отнесенные Брулом в трибу *Scirpeae*, различаются не только по морфологи-

ческим признакам, но также имеют хорошо выраженные анатомические особенности и показывают разные направления эволюции. На приведенной им кладограмме род *Bolboschoenus* вместе с родами *Actinoscirpus*, *Pseudoschoenus* и *Fuirena* формируют малую обособленную кладу, а роды *Bolboschoenus* и *Actinoscirpus* представляют конечные, сестринские, клады. Следует отметить, однако, что, несмотря на ряд общих признаков (наличие терминального соцветия, длинных листовых пластинок со сходным анатомическим строением) роды *Bolboschoenus* и *Actinoscirpus* не имеют близких родственных связей и их едва ли правильно рассматривать как сестринские. Они существенно различаются по морфологическим признакам и строению зародыша (табл. 2). Род *Actinoscirpus* является монотипным, представленным единственным видом *A. grossus* (L. f.) Goetgh. et D. A. Simpson, широко распространенным в тропической Азии и северной Австралии.

Следует отметить, что род *Schoenoplectus*, в который, как отмечено нами выше, некоторые авторы включают *Bolboschoenus*, расположен в кладограмме Брула достаточно далеко от последнего рода и образует отдельную кладу с родами *Eleocharis*, *Websteria* и *Egleria*. С нашей точки зрения, столь отдаленное положение рода *Schoenoplectus* от родов *Bolboschoenus, Actinoscirpus* и *Pseudoschoenus* не обоснованно, поскольку он имеет с ними явные родственные связи, о чем свидетельствует наличие очень близких типов зародышей и сходной флоральной и вегетативной морфологии.

Мы согласны с мнением Брула (Bruhl, 1995), что принимаемая им в широком объеме триба *Scirpeae* является гетерогенной и полифилетической и ее необходимо принимать в более узкой трактовке. Гетебером (Goetghebeur, 1998) из нее совершенно справедливо были исключены роды *Fuirena, Schoenoplectus, Bolboschoenus, Actinoscirpus, Pseudoschoenus*, *Eleocharis* и др., имеющие только отдаленные родственные связи с родом *Scirpus*.

В системе семейства *Cyperaceae* Гетебера (Goetghebeur, 1998), построенной также на основе данных кладистического анализа большого комплекса признаков, роды, включаемые Брулом в трибу *Scirpeae*, распределены в 6 триб. В трибе *Scirpeae* Гетебер рассматривает только роды *Scirpus, Eriophorum, Phylloscirpus, Oreobolopsis* T. Koyama et Guaglian., *Amphiscirpus* Oteng-Yeb. и *Trichophorum*. Роды *Fuirena, Pseudoschoenus*, *Bolboschoenus* и *Actinoscirpus,* формирующие обособленную кладу в кладограмме Брула, и род *Schoenoplectus*, отнесены

Таблица 2

Сравнительные морфологические и эмбриологические признаки родов *Bolboschoenus* и *Actinoscirpus*

Род / Признаки	*Bolboschoenus*	*Actinoscirpus*
Морфологические		
Расположение листьев	Листья стеблевые и базальные	Листья все базальные
Листья	С длинными листовыми пластинками, без лигулы	С длинными листовыми пластинками и лигулой
Соцветие	Зонтиковидное, с 1–2 порядками ветвления, очень редко 3–4 порядками, или головчатое	Зонтиковидное, с 2–4 порядками ветвления
Колоски	Крупные, (0.7)1–4(8) см дл., (0.4)0.5–0.7(1) см шир., многоцветковые	Мелкие, 5–10 мм дл., 3.5–4 мм шир., малоцветковые
Кроющие чешуи	На верхушке с выемкой, из которой выходит ость, (4)5–9(10) мм дл., (2.5)3–4 мм шир.	На верхушке тупые, без ости, 2.5–3 мм дл., 1.8–2 мм шир.
Плод	(2)2.5–4(5.5) мм дл., (1.2)1.5–2.5(2.7) мм шир.	1–1.8 мм дл., 0.9–1 мм шир.
Подземные органы	Корневища	Столоны
Эмбриологические		
Верхушка семядоли	С выпуклиной	Без выпуклины
Положение первого листового примордия	Закрыт колеоптилем	Не закрыт колеоптилем
Граница между корневым чехликом и семядолей	С сужением	Без сужения

им в трибу *Fuireneae* Reichenb. ex Fenzl. Роды *Eleocharis, Websteria* и *Egleria*, как отмечено выше, выделены Гетебером (Goetghebeur, 1985, 1986, 1998) в трибу *Eleocharideae* Goetgh. Он также отметил, что триба *Fuireneae* обнаруживает близкую связь с трибой *Scirpeae*, так как им свойственна одинаковая флоральная морфология. По нашему мнению, предложенная Гетебером система семейства *Cyperaceae*, в части, касающейся родов родства *Scirpus*, является вполне естественной, поскольку выделенные трибы, в большинстве случаев, включают роды, имеющие определенную морфологическую и анатомическую общ-

ность и более или менее явно демонстрирующие эволюционные преобразования от исходного типа. В основу выделения трибы *Fuireneae* Гетебер положил признак типа зародыша. Роды, входящие в эту трибу, имеют очень сходные и специализированные типы зародышей — Schoenoplectus-тип и Bolboschoenus-тип. Роды *Schoenoplectus* и *Pseudoschoenus* развивались, преимущественно, по гидрофитному пути, в связи с чем приобрели афиллоидное (с редуцированными листьями) строение, роды же *Actinoscirpus, Bolboschoenus* и *Fuirena* эволюционировали, в основном, как гигрофиты и остались филлоидными (с хорошо развитыми листьями), выработав индивидуальные варианты морфологического строения в результате приспособления к более узким условиям среды обитания.

Проведя сравнительно-морфологический анализ всех родов, включенных Гетебером в трибу *Fuirenea*, мы пришли к заключению, что их морфологические различия демонстрируют слишком большой диапазон. Если в отношении родов *Schoenoplectus, Pseudoschoenus*, *Bolboschoenus* и *Actinoscirpus* нет сомнений в их близости, и формирование их морфологических особенностей легко прослеживается, то в отношении рода *Fuirena* подобного сказать нельзя. Род *Fuirena* занимает обособленное положение по отношению к остальным родам трибы. Он характеризуется наличием 3–5-гранных стеблей, листьев с трубчатой лигулой, общим соцветием, представленным терминальным и 1–4 (иногда более) латеральными соцветиями, цветками, имеющими околоцветник, внутренний круг которого представлен пластинчатыми чешуями с утолщенной верхушкой и длинной ножкой, а внешний — игловидными щетинками, кроющими чешуями с длинными утолщенными остями, нередко снабженными крупными зубцами, и плодами на длинной ножке. Специфическая морфология рода *Fuirena*, на наш взгляд, противоречит объединению с ним в одной трибе *Fuireneae* родов *Schoenoplectus, Bolboschoenus* и *Actinoscirpus*. В этой связи, мы считаем, что триба *Fuireneae* может быть разделена на две трибы — монотипную *Fuireneae* Reichenb. ex Fenzl, с родом *Fuirena,* и *Schoenoplecteae* Lye, с родами *Schoenoplectus*, *Schoenoplectiella*, *Pseudoschoenus, Bolboschoenus* и *Actinoscirpus.* Следует заметить, что на филогенетических деревьях семейства *Cyperaceae* в работах Коямы (Koyama, 1958) и Рейнала (Raynal, 1973) род *Fuirena* представлен отдельной ветвью, рано отделившейся от основного ствола сцирпоидной линии эволюции семейства и сохранившей анцестральные черты генеративных органов.

Род *Bolboschoenus* в принимаемой нами трибе *Schoenoplecteae* занимает обособленное положение, о чем свидетельствуют приведенные выше морфологические и другие отличия этого рода от родов *Schoenoplectus* (incl. *Schoenoplectiella*) и *Actinoscirpus.* Это дает нам основание выделить род *Bolboschoenus* в монотипную подтрибу *Bolboschoeninae* Tatanov subtrib. nova. Роды *Schoenoplectus*, *Schoenoplectiella* и *Pseudoschoenus*, обнаруживающие наибольшее родство, мы выделяем в самостоятельную подтрибу *Schoenoplectinae* Tatanov subtrib. nova, а род *Actinoscirpus* — в монотипную подтрибу *Actinoscirpinae* Tatanov subtrib. nova. Различия выделенных подтриб, по нашему мнению, очень существенны и показывают разные направления эволюционной дифференциации анцестрального *Scirpus*-комплекса.

В последнее время в целях изучения систематики и филогении семейства *Cyperaceae* используются молекулярные данные. Исследованиями ряда авторов (Muasya et al., 1998, 2000, 2001; Young et al., 2002) по секвенированию rbcL и trnL-F последовательностей ДНК у представителей *Scirpus* s. l., было показано, что эта группа крайне гетерогенна и явно полифилетическая, и системы, предложенные Брулом (Bruhl, 1995) и Гетебером (Goetghebeur, 1998), не поддерживаются результатами секвенирования. При изучении приведенных в этих работах кладограмм, мы пришли к несколько иному мнению. Мы считаем, что результаты секвенирования в некоторой степени сопоставимы с системой Гетебера и поддерживают выделение более мелких, естественных, триб, а в некоторых случаях и подтриб. В то же время, на наш взгляд, не следует абсолютизировать данные молекулярной систематики, не показывающие близость явно родственных, сходных в морфологическом и анатомическом отношении, родов.

Ниже представлена разработанная нами система трибы *Schoenoplecteae* Lye.

Familia ***Cyperaceae*** Juss.

Subfamilia ***Cyperoideae*** Suess.

Tribus ***Schoenoplecteae*** Lye, 1971, Blyttia 29, 3: 147.
Typus: *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla.

Subtribus 1. **Actinoscirpinae** Tatanov subtrib. nova.

Plantae perennes stolonibus tenuibus horizontalibus in extremitate distali tubera formantes. Folia omnia basalia, laminis longis, sine ligula. Inflorescentia terminalis, basi bracteis 3–4 longis bifacialibus praedita.

Squamae nervo medio, marginibus ciliatae, apice integrae, breviaristatae. Embryo Schoenoplectus-typum habet.

Typus: *Actinoscirpus* (Ohwi) R. Haines et Lye.

Многолетние травы с тонкими горизонтальными столонами, формирующими на дистальном конце клубневидные образования. Все листья базальные, с длинными листовыми пластинками, без лигулы. Соцветие терминальное, при основании с 3–4 длинными бифациальными кроющими листьями. Кроющие чешуи с одной, средней, жилкой, по краям реснитчатые, на верхушке цельные, с небольшой остью. Зародыш Schoenoplectus-типа.

Тип: *Actinoscirpus* (Ohwi) R. Haines et Lye.

Genus ***Actinoscirpus*** (Ohwi) R. Haines et Lye, 1971, Bot. Not. (Lund) 124: 4. — *Scirpus* L. subgen. *Schoenoplectus* (Reichenb.) Ohwi sect. *Actinoscirpus* Ohwi, 1944, Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ., ser. B, 18, 1: 98. — *Hymenochaeta* P. Beauv. ex Lestib., 1819, Essai Cyp.: 43 («*Hymenochaete*»), nom. rej., non Hymenochaete Lév., 1846, nom. cons. (Fungi).

Typus: *Scirpus grossus* L. f. (= *Actinoscirpus grossus* (L. f.) Goetgh. et D. A. Simpson).

Род представлен одним видом, распространенным в Юго-Зап. (Пакитсан), Центр. (южн. Китай), Южн., Юго-Вост. Азии и в сев. Австралии.

Subtribus 2. **Bolboschoeninae** Tatanov subtrib. nova.

Plantae perennes rhizomatibus longis horizontalibus in extremitate distali tubera formantes. Folia basalia et caulina laminis longis sine ligula. Inflorescentia terminalis, basi bracteis longis bifacialibus praedita. Squamae nervo medio, pubescentes, apice emarginatura inter dentes cum arista, (4)5–9(10) mm lg., (2.5)3–4 mm lt. Embryo Bolboschoenus-typum habet.

Typus: *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla.

Многолетние травы с длинными горизонтальными корневищами, формирующими на дистальном конце клубневидные образования. Листья базальные и стеблевые, с длинными пластинками, без лигулы. Соцветие терминальное, при основании с длинными бифациальными кроющими листьями. Кроющие чешуи с одной, средней, жилкой, опушенные, на верхушке с выемкой, из которой выходит ость (4)5–9(10) мм дл., (2.5)3–4 мм шир. Зародыш Bolboschoenus-типа.

Тип: *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla.

Genus ***Bolboschoenus*** (Aschers.) Palla, 1905, in Hallier u. Brand, Koch's Syn. Deutsch. Schweiz. Fl., 3 Aufl., 3: 2531. — *Scirpus* L. α. *Bolboschoenus* Aschers., 1864, Fl. Brand. 1: 753.

Typus: *Scirpus maritimus* L. (= *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla).

Род включает 14 видов (Татанов, 2004б), распространенных в умеренных, субтропических и тропических областях обоих полушарий.

Subtribus 3. **Schoenoplectinae** Tatanov subtrib. nova.

Plantae perennes rhizomatibus longis horizontalibus vel abbreviatis, interdum stoloniferae, tuberibus nullis; plantae haud raro annuae. Folia omnia basalia, squamiformes vel folia 1–2 superiora cum lamina brevi, rarius folia cum laminis longis, ligulata. Inflorescentia pseudolateralis vel terminalis, basi bracteis 1–2 plus minusve longis unifacialibus — triangularibus vel cylindricis praedita. Squamae nervo medio et haud raro nervis lateralibus plus minusve numerosis, glabrae, rarissime minute setis vel verruculis tectae, apice plerumque integrae, breviaristatae. Embryo Schoenoplectus-typum habet.

Typus: *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla.

Многолетние травы с длинными горизонтальными или укороченными корневищами, иногда столонами, без клубневидных образований, нередко однолетники. Все листья базальные, чешуевидные, или 1–2 верхних листа с короткой пластинкой, реже листья с длинными пластинками, с лигулой. Соцветие псевдолатеральное или терминальное, при основании с 1–2 более или менее длинными унифациальными трехгранными или цилиндрическими кроющими листьями. Кроющие чешуи с одной, средней, жилкой и нередко также с несколькими боковыми жилками, голые, очень редко с щетинками или с мелкими бородавочками, на верхушке б. ч. цельные, с небольшой остью. Зародыш Schoenoplectus-типа.

Тип: *Schoenoplectus* (Reichenb.) Palla.

Genus 1. ***Pseudoschoenus*** (C. B. Clarke) Oteng-Yeb., 1974, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 33, 2: 308. — *Scirpus* L. sect. *Pseudoschoenus* C. B. Clarke, 1908, Bull. Misc. Inform. Add. ser. 8: 113 («*Pseudo-schoenus*»).

Typus: *Schoenus inanis* Thunb. (= *Pseudoschoenus inanis* (Thunb.) Oteng-Yeb.).

Монотипный род, эндемик Южн. Африки (ЮАР) (Oteng-Yeboah, 1974a).

Genus 2. ***Schoenoplectus*** (Reichenb.) Palla, 1888, Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien 38 (Sitzungsber): 49, nom. cons. — *Scirpus* L. subgen. *Schoenoplectus* Reichenb., 1846, Ic. Fl. Germ. Helv. 8: 40.

Typus: *Scirpus lacustris* L. (= *Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla).

Род содержит около 50 видов, произрастающих в умеренных, субтропических и тропических областях обоих полушарий.

Genus 3. ***Schoenoplectiella*** Lye, 2003, Lidia 6, 1: 20.

Typus: *Scirpus articulatus* L. (= *Schoenoplectiella articulata* (L.) Lye).

Род насчитывает около 25 видов (Lye, 2003), распространенных преимущественно в тропических и субтропических областях обоих полушарий.

Ли (Lye, 2003) в род *Schoenoplectiella* отнесены однолетние амфикарпические виды, рассматриваемые ранее в составе секций *Actaeogeton* (Reichenb.) J. Raynal и *Supini* (Cherm.) J. Raynal рода *Schoenoplectus*. Правомерность разделения рода *Schoenoplectus* на род *Schoenoplectus*, с преимущественно многолетними видами без амфикарпии, и *Schoenoplectiella* — с амфикарпическими однолетниками, подтверждается данными секвенирования ДНК (Muasya et al., 1998; Young et al., 2002).

Выражаю искреннюю благодарность Т. В. Егоровой за помощь при написании данной статьи и перевод на латинский язык описаний новых таксонов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48368).

Литература

Аветисян Е. М., Мехакян А. К., Айрапетян А. М. Описание пыльцевых зерен однодольных [роды *Schoenoplectus* (Rchb.) Palla, *Scirpus* L., *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla] // Флора Армении. Liechtenstein, 2001. Т. 10. С. 434, 440–443.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Губанов И. А., Киселёва К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М., 2002. Т. 1. 526 с.

Дробов В. П. К систематике рода *Bolboschoenus* Palla (*Scirpus* L. ex parte) и его распространении в Сибири // Тр. Бот. муз. Акад. наук. 1913. Вып. 11. С. 86–96.

Егорова Т. В. *Bolboschoenus* Palla // Растения Центральной Азии. Л., 1967. Вып. 3. С. 19–22.

Егорова Т. В. Род *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla — Клубнекамыш // Флора северо-востока Европейской части СССР. Л., 1976а. С. 17–18.

Егорова Т. В. Род Клубнекамыш — *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla // Флора Европейской части СССР. Л., 1976б. Т. 2. С. 93–96.

Егорова Т. В. Род *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla — Клубнекамыш // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1976в. Т. 5. С. 17–20.

Егорова Т. В. Семейство Осоковые (*Cyperaceae*) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 292–310.

Егорова Т. В., Татанов И. В. *Bolboschoenus glaucus* (Lam.) S. G. Smith (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 34–42.

Егорова Т. В., Татанов И. В. О систематическом положении *Bolboschoenus planiculmis* и *Bolboschoenus koshewnikowii* (*Cyperaceae*) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 133–144.

Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М., 2006. 664 с.

Клинкова Г. Ю. *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla — клубнекамыш / Отв. ред. А. К. Скворцов. Флора Нижнего Поволжья. М., 2006. Т. 1. С. 264–267.

Ковтонюк Н. К. Семейство *Cyperaceae* — Осоковые // Конспект флоры Сибири: сосудистые растения. Новосибирск, 2005. С. 263–283.

Кожевников А. Е. Род Клубнекамыш — *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1988. Т. 3. С. 187–190.

Кожевников А. Е. Сытевые (семейство *Cyperaceae* Juss.) Дальнего Востока России (современный таксономический состав и основные закономерности его формирования). Владивосток, 2001. 275 с.

Кожевников А. Е. Род Клубнекамыш — *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток, 2006. С. 296–297.

Купревич В. Ф., Ульянищев В. И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Минск, 1975. Ч. 1. 334 с.

(Мейнсгаузен К. Ф.) Meinshausen K. F. Die Cyperaceen der Flora Russland // Тр. Петерб. бот. сада. 1901. Т. 18. Вып. 3. С. 221–415.

Рожевиц Р. Ю. Клубнекамыш — *Bolboschoenus* Palla // Флора СССР. Л., 1935. Т. 3. С. 55–57.

Тарасевич В. Ф. Сем. *Cyperaceae* — Осоковые // Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л., 1983. С. 90–111.

Татанов И. В. *Bolboschoenus schmidii* (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Средней Азии // Бот. журн. 2003а. Т. 88. № 2. С. 97–100.

Татанов И. В. Род *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) России и сопредельных государств // Ботанические исследования в Азиатской части России: Матер. XI съезда Русск. бот. общ-ва (18–22 августа 2003 г., Новосибирск–Барнаул). Барнаул, 2003б. Т. 1. С. 293–294.

Татанов И. В. Критические заметки о видах *Bolboschoenus desoulavii* (Drob.) A. E. Kozhevnikov и *Bolboschoenus yagara* (Ohwi) Y. C. Yang et M. Zhan (*Cyperaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2003в. Т. 35. С. 51–62.

Татанов И. В. О распространении *Bolboschoenus glaucus* (*Cyperaceae*) в Восточной Европе // Бот. журн. 2003г. Т. 88. № 10. С. 106–111.

Татанов И. В. Сравнительная карпология видов *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) в связи с систематикой рода // Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 8. С. 1225–1248 + илл.

Татанов И. В. Система рода *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla (*Cyperaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2004б. Т. 36. С. 80–95.

Татанов И. В. Род *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) во флоре Кавказа // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 10. С. 1573–1580.

(Татанов И. В.) Tatanov I. V. The system of the genus *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla (*Cyperaceae*) // Taksonomia, chorologia i ekologia roślin w dobie zagrożenia różnorodności biologicznej (Materiały konferencji naukowej dedukowanej Profesorowi dr. hab. Waldemarowi Żukowskiemu z okazji 70-lecia urodzin). Poznań, 2005б. P. 200.

Татанов И. В. *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla — Клубнекамыш / П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части России. Изд. 10. М., 2006а. С. 122–123.

Татанов И. В. *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla / Отв. ред. А. Л. Тахтаджян. Конспект флоры Кавказа. СПб., 2006б. Т. 2. С. 182–186.

Татанов И. В. Новый межродовой гибрид × *Bolboschoenoplectus* Tatanov (*Cyperaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2007. Т. 39. С. 150–158.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Тимохина С. А., Бондарева Н. В. *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla — Клубнекамыш // Флора Сибири. Новосибирск, 1990. Т. 3. С. 22–23.

Цвелёв Н. Н. Определитель растений Северо-Западной России. СПб., 2000. 781 с.

Adams C. D. *Bolboschoenus* (Asch.) Palla / G. Davidse et al. (eds.). Flora Mesoamericana. Mexico, 1994. Vol. 6. C. 449.

Ascherson P. F. A. Flora der Provinz Brandenburg, der Altmark und des Herzogthums Magdeburg. Berlin, 1859–1864. Abt. 1. 1034 s.

Ascherson P. F. A., Graebner P. Synopsis der Mitteleuropäischen Flora. Leipzig, 1902–1904. Bd 2. Abt. 2. 530 s.

Beetle A. A. Studies in the genus *Scirpus* L. IV. The section *Bolboschoenus* Palla // Amer. J. Bot. 1942. Vol. 29. N 1. P. 82–88.
Beetle A. A. A key to the North American species of the genus *Scirpus* based on achene characters // Amer. Middl. Nat. 1943. Vol. 29. N 2. P. 533–538.
Beetle A. A. Studies in the genus *Scirpus* L. // Amer. J. Bot. 1944. Vol. 31. N 5. P. 261–265.
Beetle A. A. *Scirpus* L. / N. L. Britton et al. (eds.). North Amer. Fl. New York, 1947. Vol. 18. Pt 8. P. 481–504.
Bentham G. Flora Australiensis. London, 1878. Vol. 7. 806 p.
Bentham G. *Cyperaceae* / G. Bentham, J. Hooker (eds.). Genera plantarum. London, 1883. Vol. 3. P. 1037–1073.
Browning J. A contribution to the taxonomy of *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*), with particular reference to fruit morphology and the African species. Unpubl. Ph. D. Thesis. University of Natal. Pietermaritzburg, 1998. Vol. 1. 254 p. Vol. 2. 176 p. + ill.
Browning J., Gordon-Gray K. Studies in *Cyperaceae* in southern Africa. 19: The genus *Bolboschoenus* // South Afr. J. Bot. 1992. Vol. 58. N 5. P. 380–385.
Browning J., Gordon-Gray K. Studies in *Cyperaceae* in southern Africa. 21: The taxonomic significance of the achene and its embryo in *Bolboschoenus* // South Afr. J. Bot. 1993. Vol. 59. N 3. P. 311–318.
Browning J., Gordon-Gray K. The inflorescence in southern African species of *Bolboschoenus* // Ann. Bot. Fenn. 1999. Vol. 36. N 2. P. 81–97.
Browning J., Gordon-Gray K. Patterns of fruit morphology in *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) and their global distribution // South Afr. J. Bot. 2000. Vol. 66. N 1. P. 61–71.
Browning J., Gordon-Gray K., Smith S. G. Achene structure and taxonomy of North American *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) // Brittonia. 1995. Vol. 47. N 4. P. 433–445.
Browning J., Gordon-Gray K., Smith S. G. Achene morphology and pericarp anatomy of the type specimens of the Australian and New Zealand species of *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) // Austral. Syst. Bot. 1997a. Vol. 10. N 1. P. 49–58.
Browning J., Gordon-Gray K., Smith S. G., Staden J. van. *Bolboschoenus yagara* (*Cyperaceae*) newly reported for Europe // Ann. Bot. Fenn. 1996. Vol. 33. N 2. P. 129–136.
Browning J., Gordon-Gray K., Smith S. G., Staden J. van. *Bolboschoenus maritimus* s.l. in the Netherlands: a study of pericarp anatomy based on the work of Irene Robertus-Koster // Ann. Bot. Fenn. 1997b. Vol. 34. N 2. P. 115–126.
Browning J., Gordon-Gray K., Smith S. G., Staden J. van. *Bolboschoenus glaucus* (*Cyperaceae*) with emphasis upon Africa // Nord. J. Bot. 1998a. Vol. 18. N 4. P. 475–482.

Browning J., Gordon-Gray K., Staden J. van., Ward C. J. Studies in *Cyperaceae* in southern Africa. 35: A field study of *Bolboschoenus maritimus* s.l. in a western Cape wetland // South Afr. J. Bot. 1998b. Vol. 64. N 1. P. 70–81.

Bruhl J. J. Taxonomic relationships and photosynthetic pathways in the *Cyperaceae*. Unpubl. Ph. D. Thesis. Australian National University. Canberra, 1990.

Bruhl J. J. Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the *Cyperaceae* // Austral. Syst. Bot. 1995. Vol. 8. N 2. P. 125–305.

Chang Y. L., Yang Y. L. *Cyperaceae* // Flora plantarum herbacearum Chinae Boreali-Orientalis. 1976. Vol. 11. 220 p.

Chermezon H. Cypéracées / H. Humbert (ed.). Flore de Madagascar. Tananarive, 1937. 29 Fam.: Cypéracées. 335 p.

Clarke C. B. New genera and species of *Cyperaceae* // Kew Bull. Add. ser. 1908. Vol. 8. P. 1–196.

Cook V. J. Description of new species of *Scirpus* // Trans. Roy. Soc. New Zealand. 1947. Vol. 76. Pt 4. P. 567–571.

Dallwitz M. J. A genera system for coding taxonomic description // Taxon. 1980. Vol. 29. P. 41-46.

Dallwitz M. J., Paine T. A. User's guide to the DELTA system. A general system for processing taxonomic descriptions. CSIRO Division of Entomology Report N 13, Canberra, 1986.

Dallwitz M. J., Paine T. A., Zurcher E. J. User's Guide to the DELTA System. CSIRO Division of Entomology: East Melbourne, 1993.

D'Almeida J. F. R., Ramaswamy C. S. A contribution to the study of the ecological anatomy of the Indian *Cyperaceae* // Univ. Bombay Bot. Mem. 1948. Vol. 1. P. 1–63.

DeFilipps R. A. *Scirpus* L. / T. G. Tutin et al. (eds.). Flora Europaea. Cambridge, 1980. Vol. 5. P. 277–280.

Döll J. C. Flora des Grossherzogthums Baden. Carlsruhe, 1856. Bd 1. 482 s.

Ducháček M., Hroudová Z., Marhold K. Rod *Bolboschoenus* v květeně České republiky I. *Bolboschoenus maritimus* s. str., *B. planiculmis*, *B. glaucus* // Zprávy Čes. Bot. Společn. 2006. Ročnik 41. Číslo 1. P. 17–43.

Dumortier B. C. J. Florula Belgica. Tornati Nerviorum, 1827. 172 p.

Duval-Jouve J. Sur une forme de cellules épidermiques qui paraissent propes aux Cypéracées // Bull. Soc. Bot. Fr. 1873. T. 20. P. 91–95; Mém. Acad. Sci. Lettr. Montpellier. 1873. Vol. 8. P. 226–234.

Fernald M. L. *Cyperaceae* (sedge family) // Gray's Man. Bot. Boston etc., 1950. P. 236–381.

Fernandez I. Contribucion al conocimiento palinologico de *Cyperaceae* // Acta Bot. Malacitana. 1987. Vol. 12. P. 173–182.

Gagnidze R. Vascular plants of Georgia a nomenclatural checklist. Tbilisi, 2005. 248 p.

Goetghebeur P. Studies in *Cyperaceae* 6. Nomenclature of the suprageneric taxa in the *Cyperaceae* // Taxon. 1985. Vol. 34. N 4. P. 617–632.
Goetghebeur P. Genera Cyperacearum. Een bijdrage tot de kennis van de morfologie, sistematiek en fylogenese van de *Cyperaceae*-genera. Unpubl. Dr. Sci. Thesis. State University, Gent, 1986. xii + 1164 p. + ill.
Goetghebeur P. *Cyperaceae* / K. Kubitzki (ed.). The families and genera of vascular plants. Berlin, 1998. Vol. 4. P. 141–190.
Goetghebeur P., Simpson D. A. Critical notes on *Actinoscirpus*, *Bolboschoenus*, *Isolepis*, *Phylloscirpus* and *Amphiscirpus* (*Cyperaceae*) // Kew Bull. 1991. Vol. 46. N 1. P. 169–178.
Govindarajalu E. The systematic anatomy of South Indian *Cyperaceae*: *Scirpus* L. s. lat. // Adansonia. Sér. 2. 1976. T. 16. Fasc. 1. P. 13–38.
Guaglianone E. R. *Bolboschoenus* (Asch.) Palla / F. O. Zuluoga, O. Morrone (eds.). Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. I. Missouri, 1966. P. 130.
Haines R.W., Lye K. A. The Sedges and Rushes of East Africa. Nairobi, 1983. 404 p.
Hayasaka E., Ohashi H. Achene gross morphology and pericarp anatomy of Japanese *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) // J. Jap. Bot. 2002. Vol. 7. N 1. P. 9–23.
Hayden A. The ecologic subterranean anatomy of some plants of a prairie province in central Iowa // Amer. J. Bot. 1919. Vol. 6. N 3. P. 87–105.
Hooper S. S. *Scirpus* Linn. / F. N. Hepper (ed.). Flora West Tropical Africa. Ed. 2. London, 1972. Vol. 3. Pt 2. P. 307–311.
Hroudová Z. *Bolboschoenus* Palla — kamyšník / K. Kubát et al. (eds.). Klič ke květeně České republiky. Praha, 2002. P. 794–795.
Hroudová Z., Frantík T., Zákravský P. The differentiation of subspecies in *Bolboschoenus maritimus* based on the inflorescence structure // Preslia. 1998a. Vol. 70. P. 135–154.
Hroudová Z., Marhold K., Jarolímová V. Notes on the *Bolboschoenus* species in Austria // Neilreichia. 2006. Bd 4. S. 51–73.
Hroudová Z., Marhold K., Zákravský P., Ducháček M. Rod *Bolboschoenus* — kamyšník v České republice // Zprávy Čes. Bot. Společn. 2001. Ročnik 36. Čislo 1. P. 1–28.
Hroudová Z., Moravcová L., Zákravský P. Effect of anatomical structure on the buoyancy of achenes of two subspecies of *Bolboschoenus maritimus* // Folia Geobot. Phytotax. (Praha). 1997. Vol. 32. N 4. P. 377–390.
Hroudová Z., Moravcová L., Zákravský P. Differentiation of the Central European *Bolboschoenus* taxa based on fruit shape and anatomy // Thaizia, J. Bot. Košice. 1998b. N 8. P. 91–109.
Hroudová Z., Zákravský P., Wójcicki J. J., Marhold K., Jarolímová V. The genus *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) in Poland // Polish Bot. J. 2005. Vol. 50. N 2. P. 117–137.

Karlsson T. Förteckning över svenska kärlväxter // Svensk Bot. Tidscr. 1997. Vol. 91. H. 5. P. 241–560.
Karthikeyan S., Jain S. K., Nayar M. P., Sanjappa M. *Scirpus* L. // Flora Indicae enumeratio: Monocotyledonae. Flora of India. Ser. 4. Calcutta, 1989. P. 70–71.
Kern J. H. *Scirpus* L. / C. G. G. J. van Steenis (ed.). Flora Malesiana. Leyden, 1974. Ser. 1. Vol. 7. Pt 3. P. 494–515.
Khoi N. K. *Scirpus* L. // Flora of Vietnam. Hanoi, 2002. Vol. 3. P. 51–81.
Kiffe K. Allgemeine Anmerkungen zur Taxonomie von *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) in Mitteleuropa und das Ergebnis einer Revision der Gattung im Herbarium des Naturkundemuseums Münster // Natur u. Heimat. 1997. Jahrg. 57. H. 4. S. 115–120.
Kiffe K. *Bolboschoenus* (Asch.) Palla (*Cyperaceae*) / R. Wisskirchen, H. Haeupler (eds.). Standartliste der Farn- u. Blütenpflanzen Deutschlands. Stuttgart, 1998. P. 100–101.
Kiffe K. *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla (*Cyperaceae*) / H. Haeupler, T. Muer (eds.). Bildatlas de Farn- u. Blütenpflanzen Deutschlands. Stuttgart, 2000. P. 100–101, 598–599.
Kiffe K. *Bolboschoenus* (Asch.) Palla — Strandsimse / E. J. Jäger, K. Werner (eds.). W. Rothmaler. Exkursionflora von Deutschland. 9 Aufl. Berlin, 2002. Bd 4. S. 800–801.
Kit Tan. *Bolboschoenus* / P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1985. Vol. 9. P. 62–64.
Kowal T. Studia nad morfologiją owoców europejskich rodzajów podrodzin *Scirpoideae* Pax, *Rhynchosporoideae* Aschers. et Graebn. i części *Caricoideae* Pax // Monograph. Bot. Warszawa. 1958. T. 6. P. 97–177.
Koyama T. Taxonomic study of the genus *Scirpus* Linné // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3 (Bot.). 1958. Vol. 7. Pt 6. P. 271–366.
Koyama T. Classification of the family *Cyperaceae* (1) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3 (Bot.). 1961. Vol. 8. Pt 1–3. 148 p.
Koyama T. The genus *Scirpus* Linn. some North American aphylloid species // Canad. J. Bot. 1962. Vol. 40. N 7. P. 913–937.
Koyama T. *Bolboschoenus* // Flora of Taiwan. Taipei, 1978. Vol. 5. P. 206–207.
Koyama T. The genus *Bolboschoenus* Palla in Japan // Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto). 1980. Vol. 31. N 4–6. P. 139–148.
Koyama T., Kuoh C.-S., Leong W.-C. *Cyperaceae* // Flora of Taiwan. Ed. 2. Taipei, 2000. Vol. 5. P. 191–317.
Kukkonen I. *Bolboschoenus* / K. H. Rechinger. Flora iranica. Flora des iranischen Hohlandes und der umrahmenden Gebirge. Graz, 1998. N 173. P. 16–21.
Kukkonen I. *Bolboschoenus* / S. I. Ali, M. Qaiser (eds.). Flora of Pakistan. Karachi, 2001. Vol. 206. P. 9–12.

Laux W. Ein Beitrag zur Kenntnis der Leitbündel in Rhizom monokotylen Pflanzen // Verh. Bot. Ver. Brandenb. 1888. Bd 29. S. 65–111.
Leu L. S., Lin F. C. Scanning electron microscopy of seed morphology of some weed species in *Compositae, Cyperaceae* and *Gramineae* // Weed Sci. Bull. Taiwan. 1980. Vol. 1. P. 23–51.
Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.
Lye K. A. A modern concept of the genus *Scirpus* L. // Blyttia. 1971a. Bd 29. H. 3. P. 141–147.
Lye K. A. Studies in African *Cyperaceae* 3. A new species of *Schoenoplectus* and some new combinations // Bot. Not. 1971b. Vol. 124. N 2. P. 287–291.
Lye K. A. Two new combinations in *Cyperaceae* // Lidia. 1995a. Vol. 3. N 5. P. 144.
Lye K. A. *Schoenoplectus* Palla / M. Thulin (ed.). Flora of Somalia. Kew, 1995b. Vol. 4. P. 101–104.
Lye K. A. *Schoenoplectiella* Lye gen. nov. (*Cyperaceae*) // Lidia. 2003. Vol. 6. N 1. P. 20–29.
Marek S. Studia nad anatomią owoców europejskich rodzajów podrodzin: *Scirpoideae* Pax, *Rhynchosporoideae* Aschers. et Graebn. i części *Caricoideae* Palla // Monograph. Bot. Warszawa. 1958. T. 6. P. 151–190.
Marhold K., Ducháček M., Hroudová Z. Typification of three names in the *Bolboschoenus maritimus* group (*Cyperaceae*) // Willdenowia. 2006. Vol. 36. P. 103–113.
Marhold K., Hroudová Z., Ducháček M., Zákravský P. The *Bolboschoenus maritimus* group (*Cyperaceae*) in Central Europe, including *B. laticarpus* spec. nova // Phyton. 2004. Vol. 44. Fasc. 1. P. 1–21.
Metcalfe C. R. Anatomy of the monocotyledons. V. *Cyperaceae*. Oxford, 1971. 597 p.
Monoyer A. Morphologie comparée du *Scirpus sylvaticus* L. et du *Scirpus lacustris* L. son importance au point de vue lamarckien // Bull. Soc. Bot. Belg. 1928–1929. Vol. 61. P. 171–181.
Monoyer A. Contribution a l'anatomie du genre «*Scirpus*» // Arch. Inst. Bot. Liège. 1934. Vol. 11. P. 1–185.
Moore L. B., Edgar E. Flora of New Zealand. Wellington, 1970. Vol. 2. 354 p.
Muasya A. M., Simpson D. A., Chase M. W. A phylogeny of *Isolepis* (*Cyperaceae*) inferred using plastid rbcL and trnL-F sequence data // Syst. Bot. 2001. Vol. 26. N 2. P. 342–353.
Muasya A. M., Simpson D. A., Chase M. W., Culham A. An assessment of suprageneric phylogeny in *Cyperaceae* using rbcL DNA sequences // Pl. Syst. Evol. 1998. Vol. 221. N 3–4. P. 257–271.
Muasya A. M., Simpson D. A., Chase M. W., Culham A. Phylogenetic relationships within the heterogeneous *Scirpus* s.lat. (*Cyperaceae*) inferred from rbcL and trnL-F sequence data / K. L. Wilson, D. A. Mor-

rison (eds.). Monocots: Systematics and evolution. CSIRO. Melbourne, 2000. P. 610–614.
Nyman C. F. Conspectus Florae Europaea. Örebro, 1878–1882. T. 1–4. 859 p.
Ohwi J. *Cyperaceae* Japonicae. II // Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ., Ser. B. 1944. Vol. 18. N 1. P. 1–182.
Oteng-Yeboah A. A. Four new genera in *Cyperaceae–Cyperoideae* // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 1974a. Vol. 33. N 2. P. 307–310.
Oteng-Yeboah A. A. Taxonomic studies in *Cyperaceae–Cyperoideae* // Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. 1974b. Vol. 33. N 2. P. 311–316.
Padhye M. D., Makde K. H. Pollen morphology of *Cyperaceae* // J. Palynology. 1980. Vol. 16. P. 71–81.
Palla E. Über die Gattung *Scirpus* // Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1888. Bd 38 (Sitzb.). S. 49.
Palla E. Zur Kenntnis der Gattung «*Scirpus*» // Bot. Jahrb. 1889. Bd 10. S. 293–301.
Palla E. *Cyperaceae* / E. Hallier, A. Brand (eds.). W. D. J. Koch. Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora. 3 Aufl. Leipzig, 1905. Bd 3. S. 2515–2680.
Pfeiffer H. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen. I. Der Anatomie der Blätter // Beih. Bot. Centralbl. 1927. Bd 44. H. 1. S. 90–176.
Pignotti L. *Scirpus* L. and related genera (*Cyperaceae*) in Italy // Webbia. 2003. Vol. 58. Pt 2. P. 281–400.
Pignotti L., Mariotti L. M. Micromorphology of *Scirpus* (*Cyperaceae*) and related genera in south-west Europe // Bot. J. Linn. Soc. 2004. Vol. 145. N 1. P. 45–58.
Plowman A. B. The comparative anatomy and phylogeny of the *Cyperaceae* // Ann. Bot. 1906. Vol. 20. P. 1–34.
Raunkiaer C. De danske blomsterplanters naturhistoire. Copenhagen, 1895–1899. Vol. 1. 529 p.
Raunkiaer C. Planterigets livsformer og deres betydning for geografien. Copenhagen, 1907. 102 p.
Raymond M. Some new or critical *Scirpus* from Indo-China // Nat. Canad. 1957. Vol. 84. N 5. P. 111–136.
Raymond M. *Cyperaceae* / M. Køie, K. H. Rechinger. Symbolae Afghanicae. København, 1965. Vol. 6. P. 5–35.
Raynal J. Notes Cypérologiques: 19. Contribution a la classification de la sous-famille des *Cyperoideae*. D. Tentative de classification naturelle des *Cyperoideae* // Adansonia. Sér. 2. 1973. T. 13. Fasc. 2. P. 161–171.
Rikli M. Beiträge zur Vergleichende Anatomie der Cyperaceen mit besonderer Bericksicht. d. inneren Parenchymscheide, Pringsh // Jahrb. Wiss. Bot. 1895. Bd 27. S. 485–576.
Robertus-Koster E. I. Differentiatie van *Scirpus maritimus* L. in Nederland // Gorteria. 1969. Vol. 4. N 11. P. 193–200.
Rouy G. Flore de France. Paris, 1912. T. 13. 548 p.

Sabnis T. S. The physiological anatomy of the plants of the Indian desert // J. Indian Bot. Soc. 1921. Vol. 2. P. 157–173, 217–235.
Savile D. B. O. Fungi as aids in higher plant classification // Bot. Rev. (Lancaster). 1979. Vol. 45. N 4. P. 377–503.
Schneider M. Untersuchungen über die Embryobildung und Entwicklung der *Cyperaceae* // Beich. Bot. Centralbl. 1932. Bd 49. Abt. 1. S. 649–674.
Schultze-Motel W. Reihe *Cyperales* / H. A. Melchior. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. Bd 2. S. 602–607.
Schuyler A. E. Scanning electron microscopy of achene epidermis in species of *Scirpus* (*Cyperaceae*) and related genera // Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1971a. Vol. 123. N 2. P. 29–52.
Schuyler A. E. Some relationships in *Scirpeae* bearing on the delineation of genera // Mitt. Bot. Staatssamm. München. 1971b. Bd 10. S. 577–585.
Shimizu T. An observation on *Scirpus iseensis*, sp. nov. // J. Jap. Bot. 1967. Vol. 42. N 6. P. 175–181.
Schwendener S. Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monokotylen mit vergleichenden Ausblicken auf die übrigen Pflanzenklassen. Leipzig, 1874. 179 p.
Smith S. G. *Bolboschoenus* (Ascherson) Palla / Flora of North America Editorial Committee (ed.). Flora of North America north of Mexico. New York, Oxford, 2002. Vol. 23. P. 37–44.
Soják J. Klíč k určení plodů našich Cyperacei (excl. *Carex*) // Preslia. 1958. Vol. 30. N 1. P. 43–58.
Strong M. T. New combinations in *Schoenoplectus* (*Cyperaceae*) // Novon. 1993. Vol. 3. N 3. P. 202–203.
Strong M. T. Taxonomy of *Scirpus*, *Trichophorum*, and *Schoenoplectus* (*Cyperaceae*) in Virginia // Bartonia. 1994. Vol. 58. P. 29–68.
Strong M. T. *Cyperaceae* / J. Boggan et al. (eds.). Checklist of the plants of the Guianus (Guyana, Surinam, French Guiana). Ed. 2. Georgetown, 1997. P. 91–95.
Strong M. T. *Cyperaceae* / W. J. Kress et al. (eds.). A Checklist of the Trees, Shrubs, Herbs, and Climbers of Myanmar. Washington, 2003. P. 50–56.
Tang T., Wang F.-T. *Scirpus* Linn. // Flora Republicae Popularis Sinicae. Pekin, 1961. T. 11. P. 2–34.
Torrey J. Monograph of North American *Cyperaceae* // Ann. Lyc. Nat. Hist. New York. 1836. Vol. 3. P. 239–448.
Tucker G. C. The genera of *Cyperaceae* in the Southeastern United States // J. Arn. Arb. 1987. Vol. 68. N 4. P. 361–445.
Van der Veken P. Contribution à l'embryographie systématique des *Cyperaceae–Cyperoideae* // Bull. Jard. Bot. Bruxell. 1965. Vol. 3. Fasc. 3. P. 285–354.
Vegetti A. C. Typology of the inflorescence in species of *Schoenoplectus* (*Cyperaceae*) of Austral America // Beitr. Biol. Pflanz. 1992. Bd 67. S. 241–249.

Wichelen J. van, Camelbeke K., Chaerle P., Goetghebeur P., Huysmans S. Comparison of different treatments for LM and SEM studies and systematic value of pollen grains in *Cyperaceae* // Grana. 1999. Vol. 38. P. 50–58.

Wille F. Beitrage zur Anatomie des Cyperaceenrhizoms // Beih. Bot. Centralbl. 1926. Bd 43. Abt. 1. S. 267–309.

Wilson K. L. A synopsis of the genus *Scirpus* sens. lat. (*Cyperaceae*) in Australia // Telopea. 1981. Vol. 2. N 2. P. 153–172.

Yatskievych G. Steyermark's Flora of Missouri. Ed. 2. St. Louis, 1999. Vol. 1. 991 p.

Young L. A., Molvray M., Kores P. Phylogenetic relationships in *Schoenoplectus* (*Cyperaceae*) using ITS and trnL sequence data // Botany 2002 «Botany in the Curriculum: Integrating research and teaching». August 2–7, 2002. University of Wisconsin. Madison, 2002 (http://www.2002.botanyconference.org/section12/abstracts/204.html).

Zhan M., Yang Y. C. Studies of the genus *Scirpus* L. sensu lato in Northwestern China III. Systematic classification // Acta Biol. Plateau Sin. 1987. N 7. P. 11–26.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: tatanov@binran.ru