И. Н. Шеховцова **I. Shekhovtsova**

О ПОЛОЖЕНИИ CAREX DOENITZII BOECK. (CYPERACEAE) В СИСТЕМЕ РОДА

ON POSITION OF CAREX DOENITZII BOECK. (CYPERACEAE) IN THE GENUS SYSTEM

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Лаборатория систематики и флорогенетики высших сосудистых растений
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
maklakovain@mail.ru

Рассмотрен вопрос о положении *Carex doenitzii* Boeck. в системе рода. Приведены основные отличительные признаки этого вида от видов секций *Podogynae* Holm и *Forficulae* Franch. ex Raymond. Показано отличие *C. doenitzii* по ультраскульптуре эпидермы плодов от видов секции *Forficulae.* На основании рассмотренных макро- и микроморфологических признаков *C. doenitzii* выделен из секции *Forficulae* в новую монотипную секцию *Eglandulosae* (T. V. Egorova) I. N. Schekhovtsova.

Ключевые слова: *Carex doenitzii*, *C. forficula*, *C. heterolepis*, *C. sadoënsis*, секция *Podogynae*, секция *Forficulae*, ультраскульптура поверхности плодов, таксономия, новая секция.

Положение *Carex doenitzii* Boeck. в системе рода *Carex* L. дискуссионно. В литературе можно встретить различную трактовку как самого таксона, так и его секционной принадлежности и родственных связей с другими видами. *C. doenitzii* был описан O. Boeckeler (1882) из Японии. В протологе указано его родство с *C. frigida* All. и *C. fuligunosa* Schkuhr, которые Т. В. Егорова (1999) включила в секцию *Aulocystis* Dumort. типового подрода *Carex*. Другие авторы (Akiyama, 1955; Yoshikawa, 1957, 1960; Кожевников, 1988) рассматривали данный вид в составе секции *Podogynae* Holm как близкий к *C. angustisquama* Franch., *C. scitaeformis* Kük. и *C. podogyna* Franch. et Savat. G. Kükenthal (1909) понизил таксономический ранг секции *Podogynae* до подсекции и включил *C. doenitzii* в subsect. *Podogynae* (Holm) Kük. sect. *Frigidae* Fries, вместе с *C. kattaeana* Kük., *C. scitaeformis*, *C. podogyna*, *C. tenuiseta* Franch. В составе *C. doenitzii* он выделил и описал три разновидности: типовую var. *doenitzii*, var. *okuboi* (Franch.) Kük. и var. *trichopoda* (Franch.) Kük. T. Koyama (1962) понизил ранг секции *Podogynae* до уровня ряда в подсекции *Fuliginosae* секции *Atratae*: ser. *Podogynae* (Holm) T. Koyama subsect. *Fuliginosae* (Tuckerm.

ex O. F. Lang) T. Koyama sect. *Atratae* Kunth. Он указал, «что *C. podogyna* и *C. doenitzii* гибридизируют со многими видами из секции *Atratae* s. str., *Podogynae* и *Acutae*, что, в свою очередь, демонстрирует, что эти двухрыльцевые виды, являясь филогенетически моложе трехрыльцевых видов секций *Atratae* и *Podogynae*, близкородственны секции *Acutae*» (Koyama, 1962: 194). J. Ohwi (1965) во «Флоре Японии» поместил *C. doenitzii* рядом с *C. angustisquama*, *C. scitaeformis* и *C. podogyna* и привел две его разновидности: var. *doenitzii* (rocks in mountains; Honshu, Kyusuy) и var. *okuboi* (Honshu).

C. doenitzii, объединяемый многими авторами с видами секции *Podogynae*, имеет с последними только внешнее сходство, не обнаруживая действительного родства. Представители секции *Podogynae* характеризуются уплощенными эллиптическими или яйцевидно-ланцетными мешочками с удлиненным, слегка двузубчатым носиком; рылец у них 2, редко 3, колоски в числе 3–6, из которых верхние 1–2 — тычиночные, а нижние — пестичные, расположенные на б. м. длинных ножках, часто поникающие. Несмотря на некоторое габитуальное сходство с представителями этой секции, *C. doenitzii* довольно хорошо отличается от них по ряду морфологических признаков (особенно от типового вида секции *C. podogyna*): отсутствием длинной опушенной ножки у мешочка, хорошо развитым двузубчатым носиком (а не слегка двузубчатым), соотношением размеров плода и мешочка (плод *C. doenitzii* целиком заполняет мешочек), наличием всегда двух рылец (а не двух, редко трех). Основываясь на этом, Т. В. Егорова (1985) перенесла *C. doenitzii* в новый подрод *Kreczetoviczia* T. V. Egorova.

М. Г. Попов в монографии «Осоки Сахалина и Курильских островов» (1970) впервые поместил *C. doenitzii* в секцию *Nothocarex* V. Krecz. ex T. V. Egorova вместе с *C. sadoënsis* Franch. При этом он неверно указал в ключе в качестве одного из отличительных признаков *C. doenitzii* отсутствие горизонтальных корневищ. Наши исследования подтвердили наличие у этого вида длинных ползучих корневищ. Секция *Nothocarex* с типом *C. forficula* Franch. et Savat. была выделена и описана В. И. Кречетовичем во «Флоре СССР» (1935). В нее были включены *C. forficula* и *C. sadoënsis*. Егорова (1973) дополнила состав этой секции и в 1985 г. приняла для нее приоритетное название *Forficulae* Franch. ex Raymond. Секция *Forficulae* входит в подрод *Kreczetoviczia* (Егорова, 1999; Кожевников, 2001) и включает шесть видов, распространенных в Восточной и отчасти

Юго-Восточной Азии и на юге Восточной Сибири (Егорова, 1999). *C. doenitzii* помещен в секцию *Forficulae* вместе с *C. forficula*, *C. heterolepis* и *C. sadoënsis*. По причине морфологического своеобразия он был выделен Егоровой (1985) в особую подсекцию *Eglandulosae* T. V. Egorova, куда вошел также *C. okuboi* Franch. *C. okuboi* рассматривается многими авторами как разновидность *C. doenitzii* var. *okuboi* (Franch.) Kük. (Kükenthal, 1909; Ohwi, 1936, 1965; Koyama, 1962), которая отличается от типичного *C. doenitzii* носиком мешочков, спереди глубоко, почти до самого основания клиновидно расщепленным (у типичного *C. doenitzii* носик спереди и сзади расщеплен одинаково), а также более густыми, сидячими или почти сидячими колосками. Остальные таксоны секции *Forficulae* Егорова относит к подсекции *Glandulosae* T. V. Egorova, отличая их от видов подсекции *Eglandulosae* наличием бесцветных или желтоватых железок на мешочках (у представителей подсекции *Eglandulosae* они отсутствуют), зубцами носика меньших размеров, не выступающим из мешочка столбиком, а также одним тычиночным колоском и узкоцилиндрическими (не продолговатыми) пестичными колосками.

Единственный достоверно известный образец *C. doenitzii* с территории России собран на о. Кунашир (болото близ г. Южно-Курильска, 1 VII 1974, Л. М. Алексеева, Е. В. Цветкова — MHA!). А. Е. Кожевников (1988: 300) отметил, что «растение собрано на ранней стадии развития и принадлежит, по-видимому, к var. *okuboi* Kük., т. к. имеет сидячие колоски». Тип *C. doenitzii*: «In Japonia pr. Yoshida ad pedem montis Fujioma, Doenitz», по предположению Егоровой (1999), хранится в Гербарии Берлин-Далема (B), но достоверной информации об этом нет. В Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE!) хранится лектотип более позднего синонима *C. doenitzii* — *C. plocamostyla* Maxim. Там же (LE, сектор Центральной и Восточной Азии) хранятся восемь гербарных листов этого вида с территории Японии, среди которых помимо типичного *C. doenitzii* есть образец, по-видимому, относящийся к *C. doenitzii* var. *okuboi* и отличающийся от типичной формы носиком мешочков, спереди глубоко, почти до самого основания клиновидно расщепленным. Тип *C. okuboi* («Japon: Nippon, ile de Miakesima, б sentreй de la baie de Tokio, 2 V 1887, Okubo Saburo») хранится в Париже (P, photo — LE!).

Мы поддерживаем мнение Егоровой (1985) о принадлежности *C. doenitzii* к подроду *Kreczetoviczia*, при этом считаем, что этот вид заслуживает выделения в самостоятельную секцию, отдельно от ви-

дов секции *Forficulae*. Основное и достаточно существенное различие между двумя группами видов заключается в наличии у *C. doenitzii* опушенного мешочка, что совершенно нехарактерно для видов секции *Forficulae* и подрода *Kreczetoviczia* в целом и может быть обусловлено формированием этих осок в областях с повышенной сухостью воздуха (на сухих открытых горных склонах). Помимо этого, для данной секции характерны: шероховатый глубокодвузубчатый носик 2–3 мм дл., с тонкими длинными (4–6 мм) отогнутыми зубцами; тычиночные колоски в числе 1–2; пестичные колоски продолговатые, на б. м. длинных ножках (особенно нижний).

Также отметим особенности экологии *C. doenitzii*. Этот вид растет на скалах, в отличие от всех остальных представителей подрода *Kreczetoviczia*, которые приурочены в основном к влажным заболоченным местам. Выделяемая секция, по всей вероятности, филогенетически связана с секцией *Forficulae*. Обе секции обнаруживают ряд общих признаков, основным из которых является наличие двузубчатого носика, нижнего кроющего листа без влагалища и длинных ползучих корневищ.

В систематике рода *Carex* ранг секции традиционно (Кречетович, 1935; Егорова, 1999) придается группам видов на основании комплекса диагностических признаков генеративной и вегетативной сферы. Первостепенное значение для систематики осок имеет строение соцветия: количество тычиночных колосков, форма колосков, наличие ножек у колосков и т. п. Важны также признаки мешочков, которые чрезвычайно разнообразны у видов разных секций и сравнительно однообразны у видов одной секции. Важнейшими и наиболее константными признаками строения мешочков являются размер и форма мешочка, степень выраженности носика, характер расщепления носика, наличие или отсутствие на поверхности мешочка жилок, опушения из волосков, шипиков, сосочков и т. п. В системе рода *Carex*, предложенной Кречетовичем (1935), можно проследить, насколько большое значение при разделении рода на секции он придавал именно признакам мешочков.

Также наблюдаются отличия *C. doenitzii* от остальных представителей секции *Forficulae* по микроморфологическим признакам плодов, а именно по особенностям ультраскульптуры их поверхности. Признаки ультраскульптуры плодов, выявленные с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), применялись во многих систематических исследованиях рода *Carex* на видовом и секцион-

ном уровне. В большинстве случаев полученные данные оказывались таксономически полезными даже при различении близких видов (Toivonen, Timonen, 1976; Tallent, Wujek, 1983; Menapace, Wujek, 1985, 1987; Standley, 1985, 1987; Rettig, 1990; Wujek, Menapace, 1986; Маклакова, 2007). На многих группах (секции *Lupulinae* Tuckerm., *Vesicariae* Fries ex Christ, *Phacocystis* Dumort.) было показано, что этот признак консервативен и может быть использован для сравнительно-морфологического анализа и выяснения родства видов.

Нами было проведено изучение ультраскульптуры поверхности плодов видов секции *Forficulae.* Материалом для исследования послужили зрелые плоды *Carex* из коллекций Гербариев LE, Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА), Томского государственного университета (ТК), Биолого-почвенного института ДВО РАН (VLA).

Список исследованных образцов: *Carex doenitzii* Boeck. (= *C. plocamostyla* Maxim.): Japonia, Nippon, ad rivulos, 1866 [fl.], Tschonoski (LE); *C. doenitzii* subsp. *okuboi* (Franch.) T. Koyama: Fujiyama, 5000–7000 alt., 25 VII 1881, N 241, Prof. R. Yatabe (LE); *C. forficula* Franch. et Savat.: [Приморский край,] Хасанский р-н, Голубиный утес, в распадке у ключа, небольшое болотце, 8 VII 1970, Н. Туманова (VLA); окр. г. Владивостока, ст. Океанская, 2 VII 1989, Т. Нечаева (VLA); *C. heterolepis* Bunge: Бурятия, Селенгинский р-н, р. Темник, окр. пос. Таежный, на берегу протоки, 2 VIII 1987, Н. Фризен (NSK); Иркутская обл., Черемховский р-н, пос. Онот, лесной пояс, на берегу озерка, 15 VII 1978, Киселев, Малахова (NSK); *C. sadoënsis* Franch.: о. Монерон, Японское море, Сахалинская обл., у дорог на сырых местах, 24 VII 1974, Степанова (VLA); Курильские о-ва, о. Итуруп, окр. пос. Рыбаки, на галечниках, по прогалинам, в зарослях ольхи, массово, 22 VII 1982, В. Ю. Баркалов (VLA).

Используемая в работе методика обработки плодов и терминология описания ультраскульптуры поверхности основана на работах зарубежных авторов (Toivonen, Timonen, 1976; Tallent, Wujek, 1983).

Кутикула и внешние стенки клеток эпидермы плодов не имеют таксономического значения. Скульптурные элементы — кремнеземные тела — находятся на внутренних периклинальных стенках клеток эпидермы. Чтобы очертания клеток и кремнеземные образования стали четко различимыми, удалялась наружная периклинальная стенка эпидермальных клеток, для чего плоды выдерживались в растворе уксусного ангидрида и серной кислоты (9 : 1) в течение 24 ч, затем промывались в дистиллированной воде и высушивались. Изучение ультраскульптуры поверхности плодов проводилось с помощью

СЭМ (Multiscan 200 GS, LEO 420) при увеличении ×1000, ×2000, в отдельных случаях до ×5000. Как показало исследование, большинство видов секции *Forficulae* (*C. forficula*, *C. heterolepis*, *C. sadoënsis*) имеют один общий признак строения ультраскульптуры — отсутствие кремнеземного тела на внутренней периклинальной стенке клеток эпидермы (рис.: *1*, *2*, *3*), но демонстрируют видоспецифичность по другим признакам, таким как форма и размеры клетки, характер внутренней периклинальной и антиклинальных стенок.

C. doenitzii отличается от вышеперечисленных видов наличием центрального кремнеземного тела, причем в большинстве клеток развито небольшое кремнеземное тело, 7.2–8.8 мкм дл. и 6.6–7.2 мкм шир., и лишь в немногих клетках оно отсутствует (рис.: *4*). Кроме того, у *C. doenitzii* клетки эпидермы полигональной формы, с вогнутой внутренней периклинальной стенкой (ВПС), антиклинальные стенки (АКС) равномерно утолщенные, приподнятые. *C. heterolepis* и *C. sadoënsis* отличаются от *C. doenitzii* вытянутыми вдоль продольной оси плода полигональными клетками. У *C. heterolepis* клетки 14.6–42.4 мкм дл. и 23.1–28.5 мкм шир., отношение длины к ширине варьирует от 0.34 до 0.8, ВПС слегка вогнутая, АКС равномерно утолщенные, прямые, слегка приподнятые. У *C. sadoënsis* клетки 27.0–38.5 мкм дл. и 14.6–10.01 мкм шир., отношение длины к ширине 1.8–3.8, ВПС б. м. вогнутая, АКС равномерно утолщенные, извилистые, слегка приподнятые. У *C. forficula* клетки эпидермы полигональной формы, б. м. изодиаметрические, 19.3–24.6 мкм дл. и 19.3–20.8(30) мкм шир., отношение длины к ширине 1–1.2, ВПС плоская, АКС равномерно утолщенные, прямые, не приподнятые.

Также были исследованы образцы *C. okuboi* (рис.: *5*). Оказалось, что ультраскульптура поверхности плодов этого вида не имеет заметных отличий от ультраскульптуры поверхности плодов *C. doenitzii* (рис.: *4*).

На основании совокупности отличительных макроморфологических признаков, а также данных микроморфологического исследования с помощью СЭМ, предлагаем принимать *C. okuboi* в ранге подвида *C. doenitzii* subsp. *okuboi* (Franch.) T. Koyama и выделить *C. doenitzii* из секции *Forficulae* в новую монотипную секцию.

Carex L. subgen. **Kreczetoviczia** T. V. Egorova sect. **Eglandulosae** (T. V. Egorova) I. N. Schekhovtsova comb. et stat. nov. — Sect. *Forficulae* Franch. ex Raymond. subsect. *Eglandulosae* T. V. Egorova,

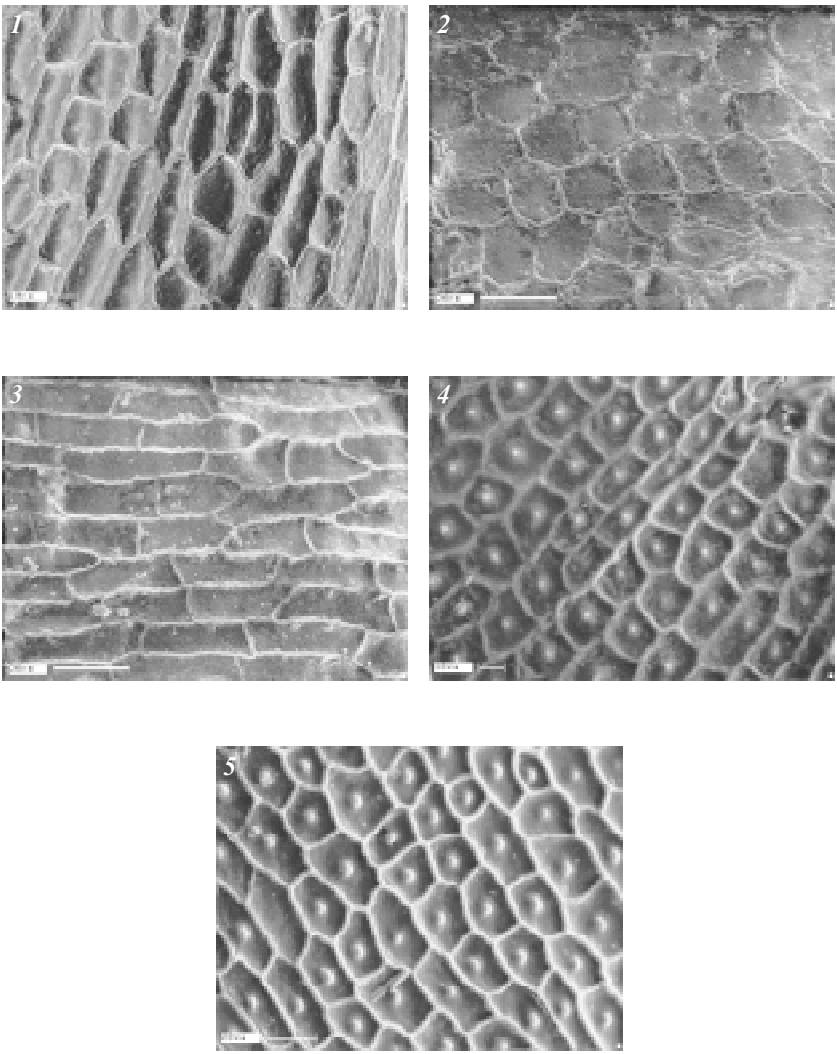


Рис. Ультраскульптура поверхности плодов видов рода *Carex* L.:
1 — C. heterolepis Bunge, *2 — C. forficula* Franch. et Savat., *3 — C. sadoënsis* Franch., *4 — C. doenitzii* Boeck., *5 — C. okuboi* Franch. Масштабная линейка: *1*, *4* — 10 мкм; *2*, *3* — 30 мкм; *5* — 20 мкм.

1985, Бот. журн. 70, 11: 1554; Т. В. Егорова, 1999, Осоки (*Carex* L.) Росс. и сопред. гос.: 417. — Верхние колоски (1–2) тычиночные, нижние (2–5) пестичные, продолговатые, редко с немногими тычиночными цветками в верхней части, на длинных или коротких ножках, иногда почти сидячие; нижний кроющий лист без влагалища, равен соцветию или превышает его; чешуи пестичных колосков с б. м. длинной шероховатой остью, реже с коротким остроконечием; мешочки плоско-выпуклые, рассеянно опушенные, по краям шероховатые, без жилок, постепенно переходят в глубокодвузубчатый носик, зубцы носика 1–1.3 мм дл.; плод целиком заполняет мешочек; столбик выступает из мешочков на 4–5 мм; рылец два, очень длинных. Растения с длинными ползучими корневищами.

Монотипная секция.

Typus: *C. doenitzii* Boeck.

C. doenitzii Boeck., 1882, Flora (Regensb.), 65: 61; А. Е. Кожевников, 1988, в Сосуд. раст. сов. Дальн. Вост. 3: 299; Т. В. Егорова, 1999, Осоки (*Carex* L.) Росс. и сопред. гос.: 417. — *C. plocamostyla* Maxim., 1886, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 31: 117.

Описан из Японии (о. Хонсю, «In Japonia pr. Yoshida ad pedem montis Fudsi yama, Doenitz»); тип, вероятно, в Берлине (B).

На скалах. — **Россия:** Дальн. Вост. (о. Кунашир, близ г. Южно-Курильска); **Вост. Азия:** Япония (о-ва Хонсю и Кюсю).

От видов секции *Forficulae* отличается рассеянно опушенными мешочками без железок, выступающим из мешочка на 4–5 мм столбиком, а также 1–2 тычиночными колосками (не 1) и продолговатыми (не узкоцилиндрическими) пестичными колосками.

В заключение хочется выразить искреннюю признательность сотрудникам лаборатории систематики и флорогенетики высших сосудистых растений ЦСБС СО РАН за помощь в подготовке статьи. Также я благодарна Я. Л. Лукьянову (Институт гидродинамики СО РАН) за помощь при работе на СЭМ и С. В. Шеховцову (Институт цитологии и генетики СО РАН) за обработку образцов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00877).

Литература

Егорова Т. В. Заметки о видах рода *Carex* L. флоры СССР // Новости систематики высших растений. Т. 10. Л., 1973. С. 98–104. — Егорова Т. В.

Новые таксоны рода *Carex* (*Cyperaceae*) // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 11. С. 1549–1554. — Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с. — Кожевников А. Е. Сытевые, Осоковые — *Cyperaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 3. Л., 1988. С. 175–403. — Кожевников А. Е. Сытевые (семейство *Cyperaceae* Juss.) Дальнего Востока России (современный таксономический состав и основные закономерности его формирования). Владивосток, 2001. 275 с. — Кречетович В. И. Род Осока — *Carex* L. // Флора СССР. Т. 3. Л., 1935. С. 111–464. — Маклакова И. Н. Перспективы изучения систематики осок (род *Carex*) из подрода *Kreczetoviczia* Egor. с помощью сканирующего электронного микроскопа // Перспективы развития и проблемы современной ботаники: Материалы I(III) Всерос. молодеж. науч.-практ. конф. ботаников в Новосибирске. Новосибирск, 2007. С. 271–273. — Попов М. Г. Осоки Сахалина и Курильских островов. М., 1970. 138 с. — Akiyama S. Carices of the Far Eastern Region of Asia. Sapporo, 1955. 257 p. — Boeckeler O. Neue Cyperaceen // Flora. 1882. Bd 65. S. 61. — Koyama T. Classification of the family *Cyperaceae* // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo (Bot.). 1962. Vol. 8, Pt 4. P. 182–200. — Kükenthal G. *Cyperaceae-Caricoideae* // A. Engler. Das Pflanzenreich. Leipzig, 1909. H. 38. 824 S. — Menapace F. J., Wujek D. E. Scanning electron microscopy as an aid to sectional placement of taxa within the genus *Carex* (*Cyperaceae*): section *Lupulinae* and *Vesicariae* // Micron and Microscopica Acta. 1985. Vol. 16. P. 213–214. — Menapace F. J., Wujek D. E. The systematic significance of achene micromorphology in *Carex retrorsa* (*Cyperaceae*) // Brittonia. 1987. Vol. 39. P. 278–283. — Ohwi J. *Cyperaceae* Japonicae. I. A synopsis of the *Caricoideae* of Japan, including the Kuriles, Saghalin, Korea and Formosa // Mem. Coll. Sci. Kyoto Univ., Ser. B. 1936. Vol. 11, N 5. P. 229–530. — Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p. — Rettig J. H. Achene micromorphology of the *Carex nigromarginata* complex (section *Acrocystis*, *Cyperaceae*) // Rhodora. 1990. N 870. P. 70–79. — Standley L. A. Systematics of the *Acutae* group of *Carex* (*Cyperaceae*) in the Pacific Northwest // Syst. Bot. Monogr. 1985. Vol. 7. P. 1–106. — Standley L. A. Anatomical studies of *Carex cuchumatanensis*, *C. deciduas* and *C. hermannii* (*Cyperaceae*) and comparisons with North American taxa of the *C. acuta* complex // Brittonia. 1987. Vol. 39, N 1. P. 11–19. — Tallent R. C., Wujek D. E. Scanning electron microscopy as an aid to taxonomy of sedges (*Cyperaceae*: *Carex*) // Micron and Microscopia Acta. 1983. Bd 14. P. 271–272. — Toivonen H., Timonen T. Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex* subg. *Vignea* (*Cyperaceae*), studied by scanning electron microscopy // Ann. Bot. Fenn. 1976. Vol. 13, N 1. P. 49–59. — Wujek D. E., Menapace F. J. Taxonomy of *Carex* section *Folliculatae* using achene morphology // Rhodora. 1986. Vol. 88. P. 399–403. — Yoshikawa J. Icones of Japanese *Carex*. Kanazawa, Vol. 1. 1957. 141 p.; Vol. 3. 1960. P. 276–438.

Summary

The question on position of *Carex doenitzii* Boeck in the genus system is considered. The basic distinctive features of the species from species of the sections *Podogynae* Holm and *Forficulae* are given. Differences of the fruit epidermis ultrasculpture of *C. doenitzii* and species of the section *Forficulae* are shown. On the basis of macro- and micromorphological features considered *Carex doenitzii* is isolated by us from section *Forficulae* into a new monotypic section *Eglandulosae* (T. V. Egorova) I. N. Schekhovtsova**.**

K e y w o r d s: *Carex doenitzii*, *C. forficula*, *C. heterolepis*, *C. sadoënsis*, section *Podogynae*, section *Forficulae*, fruit epidermis ultrasculpture, taxonomy, new section.