

СИСТЕМАТИКА РАСТЕНИЙ

DOI: 10.15372/RMAR20240401

МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В СИСТЕМАТИКЕ РОДА CAREX (CYPERACEAE)

И.Н. Шеховцова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия; maklakovain@mail.ru

Род *Carex* L. (сем. Cyperaceae Juss.) – один из самых крупных родов отечественной и мировой флоры. За последние два десятилетия в понимании филогении рода и его границ применение молекулярно-генетических методов произвело настоящую революцию. Уже первые исследования показали, что триба *Cariceae* является естественной группой, а род *Carex* парафилетичен по отношению ко всем родам трибы, в связи с чем международной группой карикологов был предложен серьезный пересмотр классификации рода *Carex*. В статье нами представлен краткий обзор истории молекулярно-филогенетического изучения рода *Carex*, анализ которого был предпринят нами в ходе монографического изучения генетического разнообразия наиболее сложных видовых комплексов рода, распространенных на территории Сибири и Дальнего Востока России, и подбора универсальных молекулярно-генетических маркеров для реконструкции филогении сибирских видов *Carex*.

Ключевые слова: Cyperaceae, Cariceae, Carex, *Cymophyllus*, *Kobresia*, *Schoenoxiphium*, *Uncinia*, обзор, филогения,monoфилия, парафилия.

Для цитирования: Шеховцова И.Н. 2024. Молекулярно-филогенетические методы в систематике рода *Carex* (Cyperaceae). Растительный мир Азиатской России. 17(4):267–280. DOI: 10.15372/RMAR20240401

ВВЕДЕНИЕ

Род *Carex* L. (сем. Cyperaceae) – один из самых крупных и широко распространенных в отечественной и мировой флоре. Он насчитывает около 2000 видов (Reznicek, 1990; Егорова, 1999; Roalson et al., 2021; Govaerts et al., 2024) и характеризуется высоким видовым разнообразием в холодных и умеренных широтах Северного полушария.

Традиционные системы трибы *Cariceae* Dumort. и рода *Carex*, основанные на морфологических признаках, объединяли в трибу пять родов (*Carex*, *Cymophyllus* Mack., *Kobresia* Willd., *Schoenoxiphium* Nees, *Uncinia* Pers.) и четыре подрода: *Carex*, *Vignea* (P. Beauv. ex T. Lestib.) Herr, *Vigneastraea* (Tuck.) Kük., *Psyllophora* (Degl.) Peterm. (= *Primocarex* Kük.) в роде *Carex* соответственно. Благодаря постоянно увеличивающемуся объему молекулярных данных, а также возросшей доступности технологий геномного секвенирования, применение молекулярно-генетических методов за последние два десятилетия произвело настоящую революцию в понимании филогении рода *Carex*.

Цель данной работы – дать краткий обзор истории молекулярно-филогенетического изучения рода *Carex*, анализ которого был предпринят нами в ходе монографического изучения генетического разнообразия наиболее сложных видовых

комплексов рода, распространенных на территории Сибири и Дальнего Востока России, и подбора универсальных молекулярно-генетических маркеров для реконструкции филогении сибирских видов рода *Carex*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Впервые молекулярно-филогенетические методы в изучении рода *Carex* были использованы J.R. Starr, R.J. Bayer и B.A. Ford (1999). Целью их исследования было изучение филогении секции *Phyllostachya* Tuck. ex Kük. (= *Phyllostachys* (J. Carey) L.H. Bailey), а также оценка применимости внутренних транскрибуемых спейсеров (ITS1 и ITS2) ядерной рибосомальной ДНК для решения филогенетических и таксономических вопросов рода *Carex*. Авторами было показано, что регион ITS эффективен для определения границ секций и может быть использован для оценки межсекционных отношений в роде, но недостаточно информативен для решения вопросов ниже секционного уровня. В работе такой потенциал региона ITS был показан на примере морфологически сходных секций *Laxiflorae* (Kunth) Mack. и *Careyanae* Tuck. ex Kük., взаимная monoфилия которых в анализе получила сильную поддержку, хотя ранее многие авторы (например, Kükenthal, 1909; Mackenzie, 1935) не

признавали секцию *Careyanae* отличной от *Laxiflorae*. Также данные ITS, полученные в этом исследовании, показали, что секции *Phyllostachyae* и *Filioliae* (Tuck.) Mack. являются сестринскими группами и они тесно связаны с секцией *Firmiculmes* (Kük.) Mack., секция же *Scirpinae* (Tuck.) Kük. представляет отдельную эволюционную линию.

Авторы A.C. Yen и R.G. Olmstead (2000) провели молекулярно-филогенетический анализ трибы Cariceae с использованием последовательностей пластидной ДНК (ген *ndhF*, инtron *trnL* и межгенный спейсер *trnL-trnF*). Несмотря на то, что в исследование было включено всего 29 таксонов из 2000 видов трибы, авторы попытались максимально учесть морфологическое и географическое разнообразие на родовом уровне. Анализ показал монофилию трибы Cariceae со 100%-й бутстреп-поддержкой. Южноафриканский род *Schoenoxiphium* образовал сестринскую кладу к остальной части трибы. Также анализ выявил парафилию рода *Carex* по отношению к родам *Kobresia*, *Cymophylloides* и *Uncinia*. На подродовом уровне в пределах *Carex* монофилетическим оказался только подрод *Vignea*. В составе Cariceae были выявлены несколько хорошо поддерживаемых клад – *Schoenoxiphium*, *Uncinia*, подрод *Vignea* и клада подродов *Indocarex* и *Carex*. Несмотря на то, что отношения между некоторыми кладами получили умеренную поддержку в анализе, в статье была продемонстрирована эффективность данных последовательностей *ndhF* и *trnL* для создания филогенетической гипотезы *Carex*.

Для оценки подродовых и секционных связей в роде *Carex* E.H. Roalson, J.T. Columbus и E.A. Friar (2001) провели молекулярно-филогенетическое исследование последовательностей ядерной ДНК (ITS) и пластидной ДНК (*trnT-L-F*) с акцентом на виды секции *Acrocystis* Dumort. Анализ показал, что роды *Cymophylloides*, *Kobresia*, *Schoenoxiphium* и *Uncinia* входят в одну группу с видами рода *Carex*. На основе полученных данных авторы предложили рассматривать три основные клады рода *Carex*: кладу – подрод *Vignea*, кладу, включающую подрод *Primocarex* (по большей части) и другие роды Cariceae, и кладу, состоящую преимущественно из видов подродов *Carex* и *Indocarex* (Baill.) Kük. Так же исследование показало, что секции *Acrocystis* и *Digitatae* (Fr.) Christ являются полифилетическими. Часть видов секции *Acrocystis*, образующая ядро группы, включает североамериканские виды, евразийские же виды оказались более тесно связаны с другими группами. Также в результате исследования и анализа филогенетики на основе ITS/*trnT-L-F* было подтверждено исключение из состава

секции *Acrocystis* *Carex globularis* L., *C. mandshurica* Meinh., *C. tomentosa* L. и некоторых других видов.

В исследовании J.R. Starr, S.A. Harris и D.A. Simpson (2003) для реконструкции филогении Cyperaceae на примере рода *Uncinia* (триба Cariceae) была проведена оценка применимости некодирующих фрагментов ядерной рибосомальной ДНК: внешнего транскрибуемого спейсера 1 (ETS-1f) и межгенного спейсера (5' IGSf). Топология деревьев, реконструированных при помощи этих последовательностей, совпадала с филогенией, основанной на ITS. Хотя последовательности внутреннего (ITS) и внешнего (ETS-1f) транскрибуемых спейсеров имеют одинаковую скорость замен, в то время как внешний нетранскриируемый спейсер (5' IGSf) эволюционирует в 1.3 раза быстрее. Комбинированный анализ всех трех регионов (около 1414 п.н.) дал в 3.6 раза больше информативных признаков, чем по одному региону ITS, и в 40 раз больше, чем данные спейсеров *trnT-L* и *trnL-F*. Деревья, полученные в ходе анализа конкатенированных данных, имели наибольшую поддержку ветвей. Результаты экспериментов по амплификации у представителей разных таксонов, приведенные в статье, показали, что праймеры ETS-1f универсальны для Cyperaceae (около 5000 видов) и Juncaceae Juss. (около 300 видов), тогда как применимость праймеров 5' IGSf ограничена трибой Cariceae (около 2300 видов).

В работе M. Hendrichs et al. (2004a) был проведен филогенетический анализ ITS-региона у 58 видов из 20 секций подрода *Vignea* рода *Carex*. Из 20 традиционно принятых секций, участвующих в анализе, только секции *Dioicae* (Tuck.) Pax, *Physodeae* Meinh. и *Ovales* (Kunth) Christ оказались монофилетическими. Если отдельно рассматривать *C. canescens* L. в секции *Canescentes* Fr., как это представлено в работах Т.В. Егоровой (1999), то секция *Heleonastes* Kunth также будет монофилетической. Во всех проведенных анализах на основе последовательности ITS в подроде выделилось как минимум четыре более крупные подгруппы, имеющие высокую бутстрепную поддержку. Однако отношения между этими подгруппами остались неясными.

В другой работе M. Hendrichs et al. (2004b) были исследованы секционные взаимоотношения внутри типового подрода *Carex* на основе ITS. Авторами было изучено 62 вида, распространенных в Северной Европе, а также проанализированы последовательности 55 видов из Генбанка (GenBank). Проведенный анализ показал, что регион ITS не представляет достаточно филогенетической информации для полного разрешения взаимоотно-

шений между секциями внутри подрода *Carex*, вследствие чего авторами не сделано каких-либо таксономических выводов. Но на видовом уровне, как показано в статье, регион ITS оказался информативен и позволил отличить некоторые близкородственные таксоны, например, *C. flava* L. от *C. hostiana* DC., и комплекс таксонов *C. viridula* Michx.

Несмотря на разногласия вокруг границ родов в трибе Cariceae и подродов *Carex*, большинство споров специалистов было сосредоточено вокруг относительно небольшого числа одноколосковых таксонов. Этому вопросу были посвящены исследования J.R. Starr et al. (2004, 2008), в которых изучалась филогения трибы Cariceae. В анализ были включены виды из всех пяти родов (*Schoenoxiphium*, *Kobresia*, *Uncinia*, *Carex* и *Cymophyllum*) и четырех подродов *Carex* (*Psyllophora*, *Vigneae*, *Vigneastrae* и *Carex*) с выборкой из таксономически сложных одноколосковых групп трибы.

В работе Starr et al. (2004) показали, что среди одноколосковых видов существует фундаментальное разделение на двудомные и андрогинные одноколосковые таксоны (рис. 1). Двудомные виды осок связаны с многоколосовыми таксонами подрода *Carex* либо таксонами подрода *Vigneae*, тогда как андрогинные виды родов *Uncinia*, *Kobresia*, *Cymophyllum* и *Carex* составляли отдельную кладу, включающую многоколосовые виды *Schoenoxiphium* и *Kobresia*. Также проведенный авторами молекулярно-филогенетический анализ убедительно показал, что род *Carex* является искусственной группой. Полученные деревья подтверждают предложения об объединении осок подродов *Carex* и *Vigneastrae* (Clade D) и показывают монофилию осок подрода *Vigneae* и полифилию осок подрода *Psyllophora*. Результаты этих исследований (Starr et al., 2004, 2008) также выявили отсутствие общей эволюционной связи между видами рода *Schoenoxiphium* и осоками подрода *Vigneastrae*.

Все перечисленные выше исследования по реконструкции филогении трибы Cariceae с использованием молекулярных данных были сосредоточены чаще на отдельных секциях рода *Carex* – *Litomiae* (Heuff.) Meinh. (Waterway et al., 1997), *Phyllostachya* Tuck. ex Kük. (Starr et al., 1999), *Acrocystis* Dumort. (Roalson et al., 2001; Roalson, Friar, 2004a, b) или на отдельных родах, например, *Uncinia* (Starr et al., 2003, 2008). Но ни в одном из этих исследований не использовалось более двух различных локусов, и, за исключением работы Starr et al. (2003, 2004), многие анализы имели низкую бутстрепную поддержку большинства клад.

В работе B.A. Ford et al. (2006) также была изучена филогения осок подрода *Vigneae*, но уже для 100 таксонов и с использованием последовательностей внутреннего и внешнего транскрибуемых спайсеров ядерной ДНК (ITS и ETS-1f). Результаты анализа подтвердили монофилию подрода. Однако многие традиционно признанные секции не имели высокой бутстрепной поддержки, хотя другие, например, секции *Ovales* (Kunth) Christ, *Stellulatae* (Kunth) Christ и *Glareosae* G. Don оказались монофилетичными. Авторы предположили наличие паралогов у двух изученных видов: *C. kobomugi* Ohwi и *C. capitata* Sol. Паралоги идентифицировались по более низкому содержанию пуринов (G+C), частыми мутациями в высоко консервативном участке 5.8S и по характеру мутаций в участках ITS. Полученная топология деревьев показала, что гинекандрия могла возникнуть несколько раз в эволюции подрода *Vigneae*. Также результаты доказали, что *C. fecunda* Steud. не является примитивным видом, а такие признаки, как отсутствие профиллов, сложные соцветия и два рыльца, по-видимому, возникли вторично.

Для лучшего разрешения и увеличения статистической поддержки как для внутренних ветвей, так и для терминальных клад и эволюционной оценки взаимоотношений в трибе Cariceae авторами M.J. Waterway и J.R. Starr (2007) были использованы данные по последовательностям ядерных рибосомальных локусов ITS, ETS-1f в сочетании с некодирующими участками пластидной ДНК – интрона *trnL* и межгенных спайсеров *trnL-trnF* и *trnE-trnD*. Исследование выявило четыре основные клады. Эта первая работа, в которой анализы основаны на более чем двух различных локусах ДНК и включают наибольшее на тот момент число таксонов среди подродов *Carex* и *Vigneae*, которые вместе по объему составляют почти 90 % от объема трибы Cariceae. Результаты проведенных анализов выявили сильную поддержку монофилии трибы Cariceae и монофилию двух основных линий, одна клада из которых включает виды подродов *Carex* и *Vigneastrae*, а другая – подрод *Vigneae*. Две крупные группы в составе подрода *Carex*: секции *Hymenochlaena* Drej. ex L.H. Bailey и *Physocarpae* Drej. ex L.H. Bailey s.l. оказались полифилетичны. Третья клада включала представителей родов *Kobresia*, *Uncinia*, *Cymophyllum*, а также *Carex curvula* All. и несколько одноцветковых видов *Carex*. И четвертая клада – виды рода *Schoenoxiphium*.

Для того чтобы получить представление о влиянии использования последовательностей ядерной ДНК на реконструкцию филогении *Carex*, M.G. King и E.N. Roalson (2008) был проведен по-

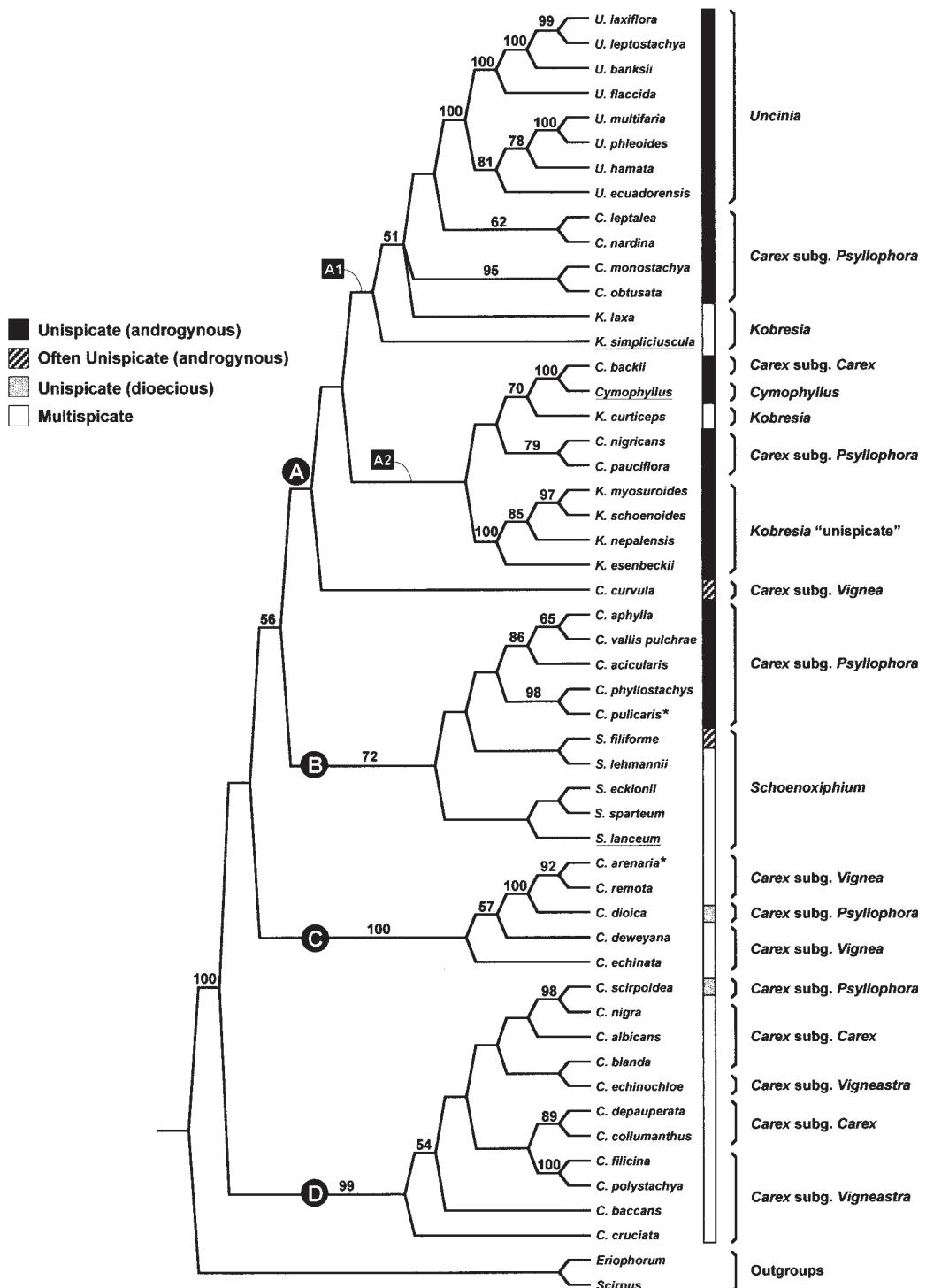


Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное методом максимальной парсимонии для данных по локусам ITS2 и ETS (по J.R. Starr et al., 2004).

Справа отображен тип соцветий (черным цветом – одноколосковые (андрогинные); штриховка – часто одноколосковые (андрогинные); серый цвет – одноколосковые (двудомные); белый цвет – многоколосковые). Цифры над ветвями обозначают бутстрепную поддержку.

Fig. 1. Phylogenetic tree constructed by the maximum parsimony method for the ITS2 and ETS loci data (according to J.R. Starr et al., 2004).

The inflorescence type is shown on the right (black – uni-spikelet (androgynous); shading – often uni-spikelet (androgynous); gray – uni-spikelet (dioecious); white – multi-spikelet). The numbers above the branches indicate bootstrap support.

иск паралогичных или псевдогенных копий ядерной ДНК у видов подрода *Vignea*. Авторы попытались определить, какое влияние на реконструкцию филогении подрода *Vignea* оказывают незавершенная сортировка линий и гибридизация на основании последовательностей ITS и ETS. Результаты их анализа указывают на высокий уровень внутри индивидуального полиморфизма, который во многих случаях приводил к полифилии. Авторы считают, что ядерная ДНК содержит несколько паралогов у многих видов и клад в пределах подрода *Vignea*. По их мнению, это снижает полезность спейсеров ядерной ДНК в филогенетическом анализе, особенно если секвенирован только один из паралогов, как это часто бывает во многих филогенетических исследованиях по ITS.

Учитывая высокий полиморфизм внутри одной особи, выявленный у осок подрода *Vignea*, M.G. King и E.N. Roalson (2008) считают, что при использовании ITS и ETS в построении филогении подрода следует принимать во внимание наличие множественных паралогичных копий и их влияние на филогенетические выводы о родственных связях.

Почти в это же время J.R. Starr и B.A. Ford (2009) включили в филогенетический анализ уже 105 таксонов из всех признанных родов (*Carex*, *Cymophyllum*, *Kobresia*, *Schoenoxiphium*, *Uncinia*) и подродов *Carex* (*Carex*, *Psyllophora*, *Vignea*, *Vigneastra*) на основе данных ядерной ДНК (ITS + ETS-1f). Как и в предыдущих анализах, были обнаружены четыре основные клады Cariceae:

1. "Core Carex Clade" (подроды *Carex*, *Vigneastra*, *Psyllophora* p.p.).
2. "Vignea Clade" (подроды *Vignea*, *Psyllophora* p.p.).
3. "Schoenoxiphium Clade" (*Schoenoxiphium*, подрод *Psyllophora* p.p.).
4. "Core Unispicate Clade" (*Uncinia*, *Kobresia*, подрод *Psyllophora* p.p.).

Во всех проведенных анализах была сильная бутстреп-поддержка (86–100 % BS) для первых двух клад ("Core Carex Clade" и "Vignea Clade") и слабая или умеренная поддержка (<50 % – 78 % BS) для "Core Unispicate Clade" и "Schoenoxiphium Clade", поэтому филогенетические отношения последних двух групп в этой статье не были разрешены. Проведенные исследования (Starr, Ford, 2009) снова подтвердили, что род *Carex* парафилетичен по отношению ко всем родам трибы Cariceae, а монотипный род *Cymophyllum* включен в одну группу с видами рода *Carex* подрода *Psyllophora*. Авторы предположили, что однопольые многоколосковые соцветия с кладопрофиллами, трехрыль-

цевым гинецеем и закрытыми мешочками являются предковыми признаками для Cariceae. Они сделали вывод, что по этим признакам предковая форма наиболее схожа с современными видами *Carex* типового подрода, что противоречит устоявшемуся мнению о примитивности высокосложных соцветий у видов рода *Schoenoxiphium*. Результаты анализов показали, что подрод *Psyllophora*, включающий многоколосковые виды осок, парафилетичен, в свою очередь это подтверждает распространенное мнение о том, что редукция соцветий происходила в разных эволюционных линиях в трибе Cariceae (например, Кречетович, 1936; Nelmes, 1952; Smith, Faulkner, 1976). Исследование подтвердило, что двудомные многоколосковые виды секций *Physoglochin* Neck. ex Dumort. и *Scirpinae* (Tuck.) Kük., традиционно помещаемые в подрод *Psyllophora* (например, Kükenthal, 1909; Егорова, 1999; Dai, Liang, 2000) должны быть распределены среди многоколосковых секций подродов *Carex* и *Vignea*. А андрогинные многоколосковые виды секций, таких как *Capitigerae* Kük., *Phyllostachya* Tuck. ex Kük., *Leptocephala* L.H. Bailey, которые в некоторых обработках относились к подродам *Carex* и *Vignea* (например, Koyama, 1962), не следует помещать в эти группы, поскольку они более тесно связаны с видами родов *Uncinia*, *Kobresia* и *Schoenoxiphium*. Полученные филогенетические данные показали, что незамкнутый мешочек у представителей рода *Kobresia* появлялся несколько раз в ходе эволюции из закрытого мешочка.

J.R. Starr, R.F.C. Nacci, B.N. Chouinard (2009) провели ДНК-штрихкодирование видов *Carex* из секций *Deweyanae* (Tuck. ex Mack.) Mack., *Griseae* (L.H. Bailey) Kük. и *Phyllostachya* Tuck. ex Kük. по пяти генам (*matK*, *rbcL*, *rpoC1*, *rpoB*, *trnH-psbA*) с целью определения потенциала использования этих локусов для разграничения видов *Carex*, а также для анализа методик: простоты амплификации и секвенирования. В отличие от некоторых предыдущих работ (например, Newmaster et al., 2008), где предполагали, что штрихкодирование растений может обеспечить надежную идентификацию около 90 % видов, результаты данного исследования выявили, что маркеры для ДНК-баркодинга способны определить лишь около 60 % видов *Carex*. Сравнение ITS и *matK* в секции *Phyllostachya* показало, что *matK* не только различает больше видов (50–60 % против 25 %), но и обеспечивает более разрешенные филогенетические деревья, чем ITS. Учитывая низкий уровень различия видов по *rpoC1* и *rpoB* (0–13 %), а также трудности с амплификацией и секвенированием ДНК в *rbcL* и *trnH-psbA*, авторы статьи ре-

комендуют в качестве универсального гена для ДНК-штрихкодирования растений пластидный ген *matK*.

Авторы M.J. Waterway, T. Hoshino и T. Masaki (2009) выявили пятую крупную кладу, включающую лесные виды восточноазиатской секции *Siderostictae* (Franch.) Ohwi, как сестринскую линию к остальной части трибы Cariceae.

В работе Ford et al. (2012) вновь рассматривались эволюционные взаимоотношения осок внутри подрода *Vignea*. Но исследование проводилось с использованием данных о полиморфизме длины амплифицированных фрагментов (AFLP) в сочетании с последовательностями ITS и ETS-1f. Авторы ставили задачей выяснить полезность данных AFLP для реконструкции филогении *Carex* подрода *Vignea*.

Данные AFLP показали дополнительную поддержку уникального положения *C. gibba* по отношению к остальной части подрода *Vignea*, монофилию традиционно признанных гинекандрических секций (*Deweyanae*, *Glareosae*, *Ovalis* и *Stellulatae*), к аналогичному выводу пришли ранее Ford et al. (2006). Благодаря анализу с использованием расширенного набора молекулярных данных авторами также была подтверждена гипотеза R. Naczi (2009) о рассмотрении *C. laeviculmis* Meinh. в составе секции *Glareosae*, которую он выдвинул, используя кладистический анализ морфологических признаков. Этот вид ранее рассматривался в секциях *Deweyanae* (Reznicek, Ball, 1980), *Glareosae* (Yelton, Naczi, 2001) или *Stellulatae* (Mackenzie, 1935). Также авторы пришли к выводу, что гинекандрия в пределах подрода *Vignea* возникала многократно. В анализе андрогинные секции в значительной степени были полифилетичны, при этом большинство клад состояло из совокупности разрозненных таксонов, которые трудно соотнести по морфологии или географии. По мнению Ford et al. (2012), тот факт, что большинство традиционно признанных андрогинных секций являются полифилетичными, может указывать на параллелизм морфологических признаков, используемых для различия этих секций, и совершенно не отражать истинных отношений.

O. Yano et al. (2014) на основе последовательностей *trnL*, *trnL-F*, ITS1 и ITS2 и цитологических данных исследовали филогенетические взаимоотношения в пределах секции *Siderostictae* рода *Carex*, а также взаимоотношения видов с широкой листовой пластинкой из секций *Hemiscaposae* C.B. Clarke и *Surculosae* Raymond, распространенных в Восточной Азии. Всего в анализе участвовало 15 таксонов. Результаты исследования пока-

зали, что монофилетическая клада *Siderostictae*, включающая секции *Hemiscaposae*, *Siderostictae* и *Surculosae*, является самой ранней группой в трибе Cariceae. В этих трех секциях также наблюдалась самые низкие числа хромосом, $2n = 12$ или 24, и большие размеры самих хромосом. Авторы предположили, что род *Carex* мог возникнуть в Восточной Азии. Результаты анализа подтверждают гипотезу, что полиплоидизация в кладе *Siderostictae* могла произойти независимо друг от друга не меньше трех раз. Также авторами была показана закономерность – в кладе *Siderostictae* распространение диплоидных видов ограничено более узкими ареалами, тогда как тетраплоидные виды распространены более широко в Восточной Азии.

Первые работы по молекулярно-филогенетическому анализу рода *Carex* (Starr et al., 1999; Yen, Olmstead, 2000; Roalson et al., 2001; Hendrichs et al., 2004a, b; Starr et al., 2004) ясно дали понять, что объем трибы Cariceae и внутриродовая классификация *Carex* искусственны. Важным достижением этих исследований было признание монофилии трибы Cariceae и отнесение родов *Cymophyllum*, *Kobresia*, *Schoenoxiphium* и *Uncinia* к кладе *Carex*.

J.R. Starr, F.H. Janzen, B.A. Ford (2015) исследовали филогению *Carex* из критических секций *Decorae* (Kük.) Ohwi, *Graciles* Kük. и *Mundae* Kük. из Восточной и Юго-Восточной Азии, таксономическая трактовка которых влияет на понимание объема и границ существующих подродов. Авторами также исследованы секции, которые считались ранее примитивными и рассматривались близкими к предку трибы, либо к предкам основных групп внутри трибы (секции *Hemiscaposae*, *Indicae* Tuck., *Surculosae*, *Euprepes* Nelmes & Airy Shaw., *Mapaniifoliae* Nelmes & Airy Shaw., *Hypolytroides* Nelmes). Авторы собрали достаточно большой набор данных по пяти последовательностям (ITS, ETS-1f, *matK*, *ndhF*, *rps16*; около 4400 п.н.). Результаты исследования показали, что подрод *Vigneastra* полифилетичен. Более того, результаты предоставили убедительные доказательства трех ранее нераспознанных линий, включающих таксоны из Восточной и Юго-Восточной Азии: “*Hypolytroides* Clade” (секция *Hypolytroides*), сестринская клада *Siderostictae*, и “линия *Dissitiflora*” (секция *Mundae*), а также морфологически разнообразная клада “Small Core Carex” (секции *Graciles*, *Decorae*, *Mapaniifoliae*, *Euprepes*, *Indicae*). Это исследование включало в себя наибольшее количество комбинированных маркеров, используемых на тот момент для анализа филогенетических взаимоотношений внутри рода *Carex* и трибы Cariceae, обеспечивая лучшую поддержку клад, когда-либо наблюдавшую

для всех основных клад Cariceae, признанных в предыдущих молекулярных исследованиях. Но несмотря на большое количество маркеров, используемых в этом анализе, отношения клад “Core *Carex*”, “*Vignea*”, “Core Unispicate” и “*Schoenoxiphium*” остались неоднозначными.

Первым результатом международного сотрудничества Global Carex Group (2015) стала номенклатурная ревизия *Carex* с включением всех родов трибы Cariceae в род *Carex*. В статье авторами рассматриваются аргументы в пользу более широкой трактовки объема рода *Carex* и приводится ряд номенклатурных изменений (72 новые комбинации и 58 заменяющих названий) для признания рода *Carex sensu lato*, с включением в него родов *Cymophyllum* (монотипный род), *Kobresia* (около 60 видов), *Schoenoxiphium* (около 15 видов) и *Uncinia* (около 70 видов). Традиционно *Carex* и перечисленные роды составляли трибу Cariceae (подсемейство Cyperoideae, семейство Cyperaceae) и во всех молекулярно-филогенетических исследованиях на сегодняшний день образовывали хорошо поддерживаемую монофилетическую группу. По мнению авторов, более широкое понимание рода *Carex* отвечает интересам долгосрочной номенклатурной стабильности.

В следующей статье коллектив авторов Global Carex Group (2016) представил первую крупномасштабную филогенетическую гипотезу для рода *Carex*, основанную на 996 из 1983 принятых видов (50.23 %). Авторы использовали в анализе три участка ДНК: ETS, ITS и *matK*, 1588 последовательностей и 873 выровненных п.н. для ETS; 1809 последовательностей и 1011 п.н. для ITS; и 1278 последовательностей и 888 п.н. для *matK*. Конечная матрица всех последовательностей и матрица всех ядерных ДНК имели длину 2772 п.н. и содержали последовательности из 2150 и 1322 образцов соответственно.

Топология филогенетической реконструкции в статье Global Carex Group (2016) во многом согласуется с предыдущими исследованиями. Однако в этой работе авторы получили новое понимание структуры ранней дивергенции двух крупнейших клад, *Carex* и *Vignea*, что поставило под сомнение некоторые предыдущие эволюционные гипотезы о строении соцветия. Большинство секций, участвующих в анализе, оказались не монофилетическими. Авторы (Global Carex Group, 2016) считают основными причинами высокого уровня полифилии и парафилии в существующей внутриродовой классификации рода *Carex* гомоплазию признаков, традиционно применяемых для классификации, и рассматривают полифилию

как результат неправильного понимания эволюции признаков в пределах рода, их изменчивых состояний, а также рассмотрению разнообразия *Carex* на региональном уровне, что приводит к недооценке общего таксономического разнообразия рода. По мнению авторов Global Carex Group (2016), зачастую систематики с исчерпывающим знанием осок местной флоры объединяют виды в таксономические группы на основе географической выборки без понимания того, как их предлагаемая система вписывается в разнообразие рода в мировом масштабе. И, в связи с этим, часто исследователями малоизвестные виды включались в уже известные описанные группы, даже если виды по некоторым признакам не совсем вписывались в границы секций из-за отсутствия лучшего для них места в системе, создавая тем самым так называемые “сборные” секции. С другой стороны, некоторые таксоны иногда размещались в монотипных или небольших секциях, если не находилось очевидных близких родственников.

В работе Global Carex Group (2016) в полученном дереве четыре из пяти основных клад получили сильную поддержку: *Siderostictae* (100 % BS), *Vignea* (95 % BS), Core Unispicate (89 % BS) и *Schoenoxiphium* (89 % BS). Пятая клада, содержащая ядро *Carex*, имела слабую поддержку (63 % BS). В отличие от нескольких предыдущих анализов, клады Core Unispicate и *Schoenoxiphium* были выявлены как отдельные клады, а не как сестринские в пределах более крупной клады “Caricoid”.

В то время как все предыдущие исследования указывали на выделение четырех или пяти основных групп (в зависимости от того, рассматриваются ли клады Unispicate и *Schoenoxiphium* как единая клада – “Caricoid clade” или как отдельные клады), в статье T. Villaverde et al. (2020) впервые представлено филогенетическое дерево *Carex*, основанное на сотнях локусов (308 ядерных экзонных, 543 ядерных инtronных и 66 пластидных экзонных), которое показало, что существует шесть строго поддерживаемых основных линий *Carex*: *Siderostictae*, *Schoenoxiphium*, *Unispicata*, *Uncinia*, *Vignea* и Core *Carex* клады (рис. 2). Основываясь на полученных результатах, авторы предлагают пересмотренную подродовую классификацию с приоритетными названиями подродов и списками видов, принадлежащих к каждому из них.

С учетом результатов предыдущих исследований (Global Carex Group, 2016) Villaverde et al. (2020) предложили внутриродовую классификацию, основанную на шести основных линиях *Carex* (рис. 3). Клада “Core *Carex*” рассматривается авторами как типовой подрод, включающий лектотип

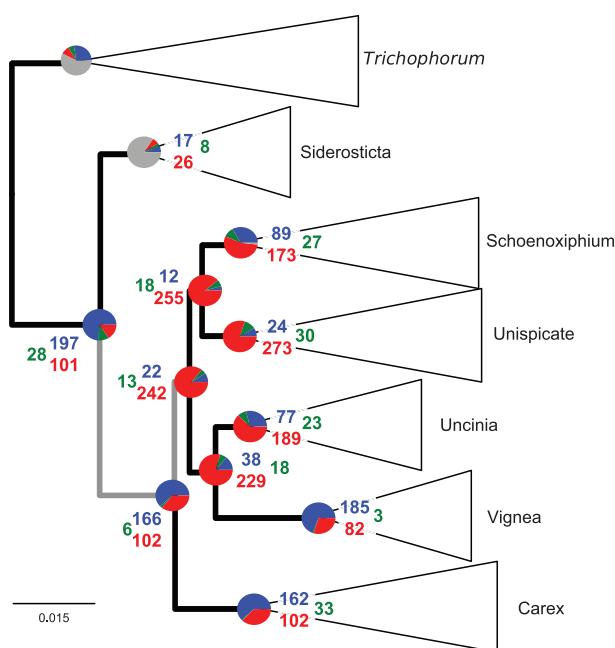


Рис. 2. Филогенетическое дерево (на основе 308 локусов и 100 таксонов), впервые показавшее существование шести строго поддерживаемых основных линий в роде *Carex*: Siderostictae, Schoenoxiphium, Unispicata, Uncinia, Vigneae и Core Carex клады (по Villaverde et al., 2020).

Черные утолщенные ветви указывают на бутстрепную поддержку >90 и Байесовскую апостериорную вероятность >0.95; серые утолщенные ветви поддерживаются либо бутстрепом (>90), либо апостериорной вероятностью (>0.95).

Fig. 2. Phylogenetic tree (based on 308 loci and 100 taxa) showing for the first time the existence of six strongly supported major lineages in the genus *Carex*: Siderostictae, Schoenoxiphium, Unispicata, Uncinia, Vigneae, and Core *Carex* clade. (according to Villaverde et al., 2020).

Black thickened branches indicate bootstrap support >90 and Bayesian posterior probability >0.95; gray thickened branches are supported by either bootstrap (>90) or posterior probability (>0.95).

рода – *C. hirta* L. и большинство видов, ранее относимых к подроду *Vigneastrum*, включая лектотип *C. indica* L., и несколько одноколосковых видов *Carex*, ранее относимых к подроду *Psyllophorae*. Клада “Unispicata” – таксономически неоднородная группа, содержит подавляющее большинство одноколосковых североамериканских видов *Carex*, ранее входивших в подрод *Vigneastrum* (Global Carex Group, 2016), и виды ранее признанного рода *Kobresia*.

Клада “Schoenoxiphium” – таксономически и морфологически гетерогенная группа, включающая различные виды, ранее относимые к подродам *Vigneastrum* (*C. distachya* Desf.), *Vigneae* (*C. curvula* All., *C. baldensis* L.), *Psyllophorae* (например, *C. pulicaris* L.) и *Carex* (например, *C. phalaroides* Kunth), а также ранее признанный род *Schoenoxiphium*.

Клада “Siderostictae” состоит из нескольких сильно дивергировавших линий, относимых ранее к подродам *Carex* и *Vigneastrum*. Это единственная крупная группа *Carex* с довольно ограниченным географическим ареалом, полностью приуроченным к Восточной Азии. Клада “Uncinia” включает виды бывшего рода *Uncinia* и несколько близкородственных линий, ранее входивших в подрод *Psyllophorae*. Шестая клада – “Vigneae”, представленная видами подрода *Vigneae* (за исключением видов *C. baldensis*, *C. curvula*), и рядом двудомных видов. Сюда же Villaverde et al. (2020) включают *C. satsumensis* Franch. & Sav., ранее входивший в подрод *Vigneastrum*.

Коллектив авторов Global Carex Group (Rosalon et al., 2021) предложил измененную систему рода *Carex*, построенную на основе молекулярно-филогенетических данных, полученных ранее, и в рамках подродовой классификации, предложенной в работе Villaverde et al. (2020). В этой системе часть клад, которые потенциально могут быть в конечном итоге описаны как секции, имеют формальные “рабочие” названия из-за ряда нерешенных в настоящий момент номенклатурных вопросов или из-за неопределенности в морфологическом разграничении соответствующих групп. Система рода включает шесть подродов, 62 секции и 49 неформальных групп-клад (рис. 4, A, B).

Помимо рассмотренных работ, разными авторами проводились молекулярно-филогенетические исследования отдельных секций, видов. Например, таким образом изучены виды *Carex* секций *Phyllostachyae* Tuck. ex Kük. (Starr et al., 1999), *Ovalis* (Hipp et al., 2006), *Spirostachyae* (Drejer) L.H. Bailey (Escudero et al., 2008; Escudero, Luceño, 2009, 2011), *Vesicaria* (Shekhovtsov et al., 2012), *Carex* (Shekhovtsova, Shekhovtsov, 2022) и *Ceratocystis* Dumort. (Jiménez-Mejías et al., 2012; Derieg et al., 2013), *Schoenoxiphium* (Gehrke et al., 2010; Villaverde et al., 2017, 2021; Márquez-Corro et al., 2020) и многих других.

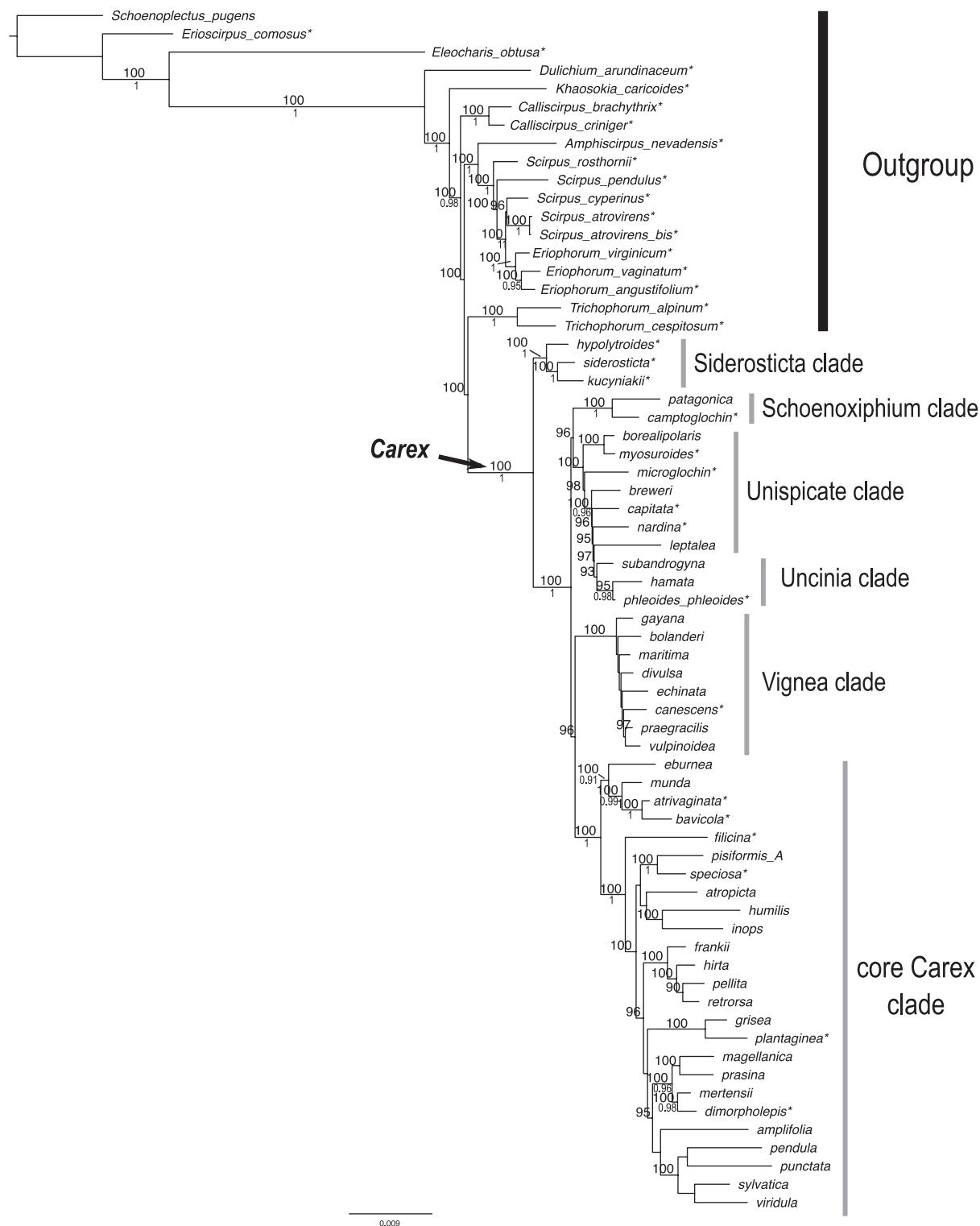


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное на основе конкатенированных пластидных локусов (66 видов, 70 локусов, 55 448 п.н.) с использованием метода максимального правдоподобия, показывающее эволюционные отношения в роде *Carex* и близкородственных родах (по Villaverde et al., 2020).

Числа над ветвями обозначают бутстрепную поддержку.

Fig. 3. Phylogenetic tree constructed from concatenated plastid loci (66 species, 70 loci, 55,448 bp) using maximum likelihood, showing evolutionary relationships in the genus *Carex* and closely related genera. (according to Villaverde et al., 2020). Numbers above branches indicate bootstrap support.

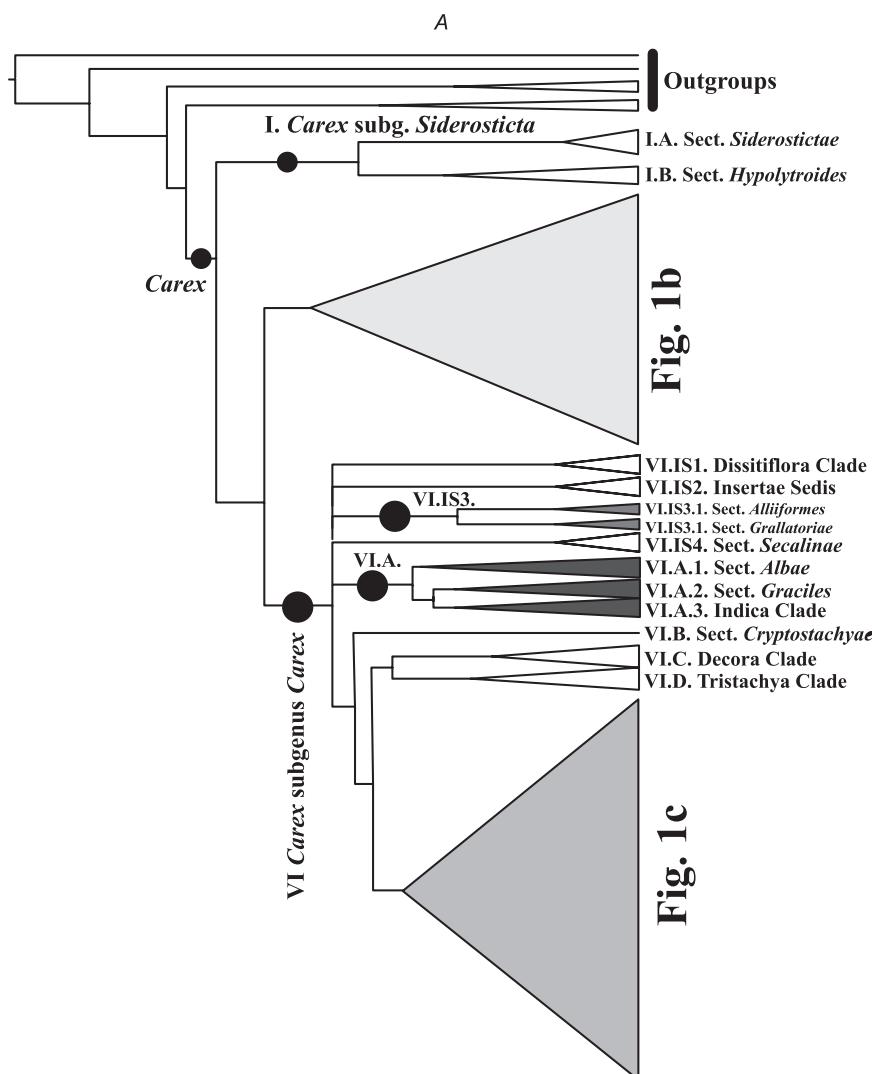


Рис. 4 (начало). Схема филогенетических отношений между внутриродовыми группами рода *Carex* (по Roalson et al., 2021).

А – базальные ветви рода *Carex* – подрод *Siderosticta*; Б – подроды *Psyllophorae*, *Euthyceras*, *Uncinia* и *Vignea*; В – подрод *Carex*. Комбинации римских цифр и букв относятся к признанным секциям/кладам.

Fig. 4. Scheme of phylogenetic relationships between intrageneric groups of the genus *Carex* (according to Roalson et al., 2021).

А – basal branches of the genus *Carex* – subgenus *Siderosticta*; Б – subgenera *Psyllophorae*, *Euthyceras*, *Uncinia* and *Vignea*; В – subgenus *Carex*. Combinations of Roman numerals and letters refer to recognized sections/clades.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам молекулярно-филогенетических исследований род *Carex* в традиционном понимании оказался парафилетической группой, а большинство подродов и секций рода – полифилетичными. Несмотря на то, что современное понимание филогении *Carex* еще недостаточно для глобального пересмотра, классификация, предложенная Villaverde et al. (2020), помогает в некоторой

степени упорядочить наши знания об основных филогенетических линиях *Carex*.

Для полного выяснения взаимоотношений видов внутри каждой линии, с одной стороны, необходимы дополнительные исследования, связанные с геномным секвенированием, с другой стороны, все эти данные требуют тщательного анализа в совокупности с традиционно используемыми морфологическими признаками, так как для многих

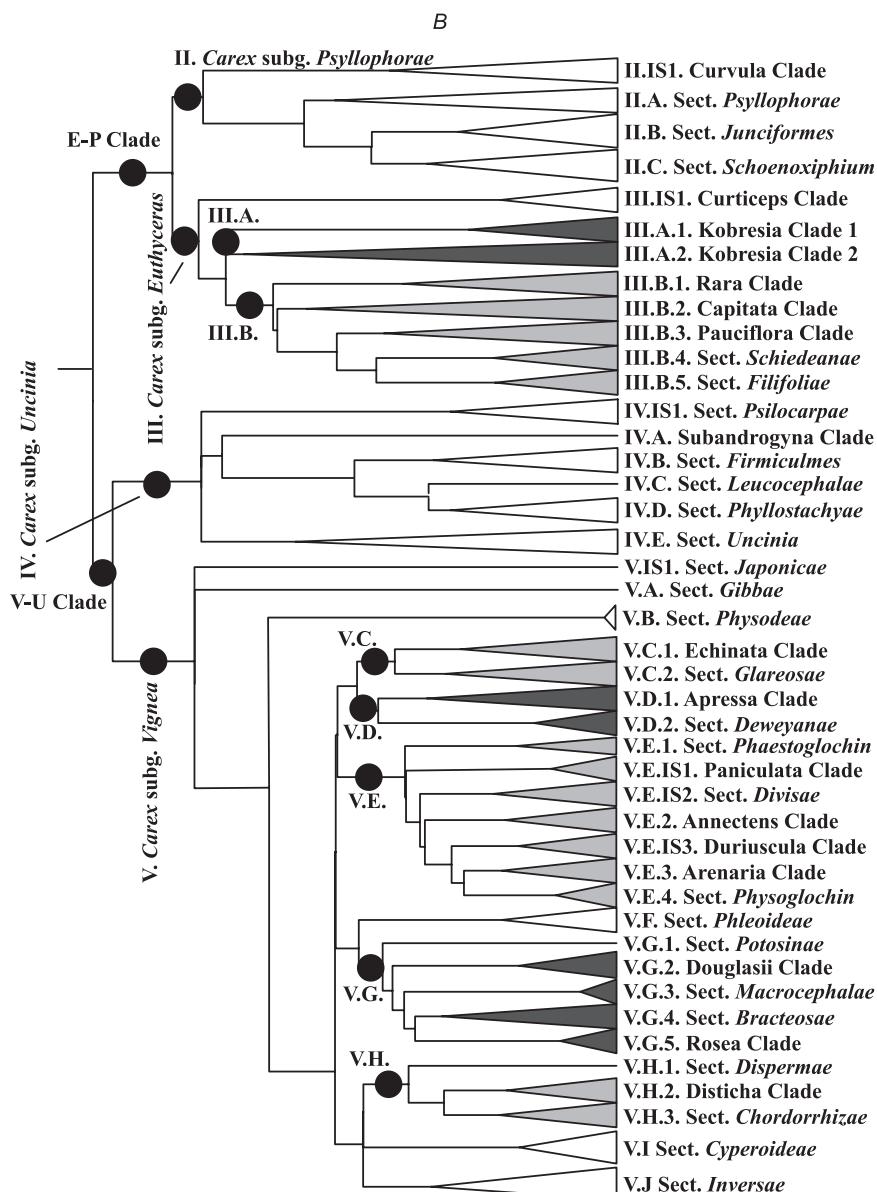


Рис. 4 (окончание).

групп, выделенных на основе молекулярно-филогенетического анализа, пока абсолютно не представляется возможным найти общие морфологические признаки для установления таксономических единиц, соответствующих полученным кладам.

Быстрый темп развития молекулярно-филогенетических методов в систематике рода *Carex* и значительные достижения в изучении филогении такого крупного и таксономически сложного рода международным исследовательским сообществом Global Carex Group служит хорошим примером передовой практики в научном мире.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Егорова Т.В. 1999. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 772 с. [Egorova T.V. 1999. The sedges (*Carex* L.) of Russia and adjacent states (within the limits of the former USSR). St. Petersburg. 772 p. (In Russian and English)].
- Кречетович В.И. 1936. Примитивны ли осоки подрода *Primocarex* Kük. Ботанический журнал. 21(4):395-424. [Kreczetowicz V.I. 1936. Are the sedges of subgenus *Primocarex* primitive? Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal. 21(4):395-424. (In Russian)].

- Dai L.-K., Liang S.-Y. 2000.** *Caricoideae*. In: L.K. Dai, S.Y. Liang (Eds.). *Flora Reipublicae Popularis Sinicae*. Pekini. 12:1-570.
- Derieg N.J., Weil S.J., Reznicek A.A., Bruederle L.P. 2013.** *Carex viridistellata* sp. nov. (Cyperaceae), a new cryptic species from prairie fens of the Eastern United States. *Systematic Botany*. 38(1):82-91. DOI: 10.2307/23362738
- Escudero M., Luceño M. 2009.** Systematics and evolution of *Carex* sect. *Spirostachyae* and *Elatae* (Cyperaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 279:163-189. DOI: 10.1007/s00606-009-0156-x
- Escudero M., Luceño M. 2011.** Taxonomic revision of the tropical African group of *Carex* sect. *Spirostachyae*. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 68(2):225-247. DOI: 10.3989/ajbm.2256
- Escudero M., Valcárcel V., Vargas P., Luceño M. 2008.** Evolution in *Carex* L. sect. *Spirostachyae* (Cyperaceae): A molecular and cytogenetic approach. *Organisms, Diversity & Evolution*. 7:271-291. DOI: 10.1016/jоде.2006.08.006
- Ford B.A., Ghazvini H., Naczi R.F.C., Starr J.R. 2012.** Phylogeny of *Carex* subg. *Vignea* (Cyperaceae) based on amplified fragment length polymorphism and nrDNA data. *Systematic Botany*. 37:913-925. DOI: 10.1600/036364412X656464
- Ford B.A., Iranpour M., Naczi R.F.C., Starr J.R., Jerome C.A. 2006.** Phylogeny of *Carex* subg. *Vignea* (Cyperaceae) based on non-coding nrDNA sequence data. *Systematic Botany*. 31:70-82. DOI: 10.1600/036364406775971813
- Gehrke B., Martín-Bravo S., Muasya M., Luceño M. 2010.** Monophyly, phylogenetic position and role of hybridization in *Schoenoxiphium* Nees (Cariceae, Cyperaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 56:380-392. DOI: 10.1016/j.ympev.2010.03.036
- Global Carex Group. 2015.** Making *Carex* monophyletic (Cyperaceae, tribe Cariceae): a new broader circumscription. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 179:1-42. DOI: 10.1111/boj.12298
- Global Carex Group. 2016.** Megaphylogenetic specimen-level approaches to the *Carex* (Cyperaceae) phylogeny using ITS, ETS, and matK sequences: implications for classification. *Systematic Botany*. 41(3):500-518. DOI: 10.1600/036364416X692497
- Govaerts R., Jiménez-Mejías P., Koopman J., Simpson D., Goetghebeur P., Wilson K., Egorova T., Bruhl J. 2024.** World Checklist of Cyperaceae. Kew: Facilitated by the Royal Botanic Gardens. URL: <http://wcsp.science.kew.org> [last accessed 31.05.2024].
- Hendrichs M., Michalski S., Begerow D., Oberwinkler F., Hellwig F.H. 2004a.** Phylogenetic relationships in *Carex*, subgenus *Vignea* (Cyperaceae), based on ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution*. 246:109-125. DOI: 10.1007/s00606-004-0127-1
- Hendrichs M., Oberwinkler F., Begerow D., Bauer R. 2004b.** *Carex*, subgenus *Carex* (Cyperaceae) – A phylogenetic approach using ITS sequences. *Plant Sys-* tematics and Evolution. 246:89-107. DOI: 10.1007/s00606-004-0128-0
- Hipp A.L., Reznicek A.A., Rothrock P.E., Weber J.A. 2006.** Phylogeny and classification of *Carex* section *Ovalis* (Cyperaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 167(5):1029-1048. DOI: 10.1086/505538
- Jiménez-Mejías P., Martín-Bravo S., Luceño M. 2012.** Systematics and taxonomy of *Carex* sect. *Ceratocystis* (Cyperaceae) in Europe: A molecular and cytogenetic approach. *Systematic Botany*. 37(2):382-398. DOI: 10.2307/41515130
- King M.G., Roalson E.H. 2008.** Exploring evolutionary dynamics of nrDNA in *Carex* subgenus *Vignea* (Cyperaceae). *Systematic Botany*. 33(3):514-524. DOI: 10.1600/036364408785679860
- Koyama T. 1962.** Classification of the family Cyperaceae (2). *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo (Botany)*. 8(4):278.
- Kükenthal G. 1909.** Cyperaceae-Caricoideae. In: H.G.A. Engler (Ed.). *Das Pflanzenreich*. IV.20. Leipzig. 824 p.
- Mackenzie K.K. 1931-1935.** *Cariceae*. North American Flora. Vol. 18. New York. 478 p.
- Márquez-Corro J.I., Jiménez-Mejías P., Helme N.A., Luceño M., Martín-Bravo S. 2020.** The systematic position of the enigmatic rare South African endemic *Carex acocksii*: Its relevance on the biogeography and evolution of *Carex* sect. *Schoenoxiphium* (Cyperaceae). *South African Journal of Botany*. 131:475-483. DOI: 10.1016/j.sajb.2020.03.027
- Naczi R.F.C. 2009.** Insights on using morphologic data for phylogenetic analysis in sedges (Cyperaceae). *The Botanical Review*. 75:67-95. DOI: 10.1007/s12229-008-9017-5
- Nelmes E. 1952.** Facts and speculations on phylogeny in the tribe Cariceae of the Cyperaceae. *Kew Bulletin*. 1951:427-436. DOI: 10.2307/4118022
- Newmaster S.G., Fazekas A.J., Steeves A.D., Janovec J. 2008.** Testing candidate plant barcode regions in the Myristicaceae. *Molecular Ecology Resources*. 8:480-490.
- Reznicek A.A. 1990.** Evolution in sedges (*Carex*, Cyperaceae). *Canadian Journal of Botany*. 68(7):1409-1432. DOI: 10.1139/b90-180
- Reznicek A.A., Ball P.W. 1980.** The taxonomy of *Carex* section *Stellulatae* in North America north of Mexico. *Contributions from the University of Michigan Herbarium*. 14:153-203.
- Roalson E.H., Columbus J.T., Friar E.A. 2001.** Phylogenetic relationships in Cariceae (Cyperaceae) based on ITS (nrDNA) and *trnT-L-F* (cpDNA) region sequences: Assessment of subgeneric and sectional relationships in *Carex* with emphasis on section *Acrocystis*. *Systematic Botany*. 26:318-341. DOI: 10.1043/0363-6445-26.2.318
- Roalson E.H., Friar E.A. 2004a.** Phylogenetic relationships and biogeographic patterns in *Carex* section *Acrocystis* (Cyperaceae) using nrDNA ITS and ETS

- sequence data. *Plant Systematics and Evolution.* 243:175-187. DOI: 10.1007/s00606-003-0089-8
- Roalson E.H., Friar E.A. 2004b.** Phylogenetic analysis of the nuclear alcohol dehydrogenase (Adh) gene family in *Carex* section *Acrocystis* (Cyperaceae) and combined analyses of Adh and nuclear ribosomal ITS and ETS sequences for inferring species relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 33:671-686. DOI: 10.1016/j.ympev.2004.08.005
- Roalson E.H., Jiménez-Mejías P., Hipp A.L., Benítez-Benítez C., Bruederle L.P., Chung K.S., Escudero M., Ford B.A., Ford K., Gebauer S., Gehrke B., Hahn M., Hayat M.Q., Hoffmann M.H., Jin X.F., Kim S., Larridon I., Léveillé-Bourret É., Lu Y.F., Luceño M., Maguilla E., Márquez-Corro J.I., Martín-Bravo S., Masaki T., Míguez M., Naczi R.F.C., Reznicek A.A., Spalink D., Starr J.R., Uzma, Villaverde T., Waterway M.J., Wilson K.L., Zhang S.R. 2021.** A framework infrageneric classification of *Carex* (Cyperaceae) and its organizing principles. *Journal of Systematics and Evolution.* 59(4):726-762. DOI: 10.1111/jse.12722
- Shekhovtsov S.V., Shekhovtsova I.N., Peltek S.E. 2012.** Phylogeny of Siberian species of *Carex* sect. *Vesicariae* based on nuclear and plastid markers. *Nordic Journal of Botany.* 30(3):343-351. DOI: 10.1111/j.1756-1051.2011.01405.x
- Shekhovtsova I.N., Shekhovtsov S.V. 2022.** On specific independence of *Carex sordida* (Cyperaceae). *Turczaninowia.* 25(3):41-56. DOI: 10.14258/turczaninowia.25.3.5
- Smith D.L., Faulkner J.S. 1976.** The inflorescence of *Carex* and related genera. *The Botanical Review.* 42:53-81.
- Starr J.R., Bayer R.J., Ford B.A. 1999.** The phylogenetic position of *Carex* section *Phyllostachys* and its implications for phylogeny and subgeneric circumscription in *Carex* (Cyperaceae). *American Journal of Botany.* 86(4):563-577.
- Starr J.R., Ford B.A. 2009.** Phylogeny and evolution in Cariceae (Cyperaceae): Current knowledge and future direction. *The Botanical Review.* 75:110-137.
- Starr J.R., Harris S.A., Simpson D.A. 2003.** Potential of the 5' and 3' ends of the Intergenic spacer (IGS) of rDNA in the Cyperaceae: New sequences for lower-level phylogenies in sedges with an example from *Uncinia* Pers. *International Journal of Plant Sciences.* 164(2):213-227. DOI: 10.1086/346168
- Starr J.R., Harris S.A., Simpson D.A. 2004.** Phylogeny of the unispicate taxa in Cyperaceae tribe Cariceae I: generic relationships and evolutionary scenarios. *Systematic Botany.* 29(3):528-544. DOI: 10.1600/0363644041744455
- Starr J.R., Harris S.A., Simpson D.A. 2008.** Phylogeny of the unispicate taxa in Cyperaceae tribe Cariceae II: The limits of *Uncinia*. In: R.F.C. Naczi, B.A. Ford (Eds.). *Sedges: Uses, diversity and systematics of the* Cyperaceae. Monographs in *Systematic Botany* from the Missouri Botanical Garden. 108:243-267.
- Starr J.R., Janzen F.H., Ford B.A. 2015.** Three new, early diverging *Carex* (Cariceae, Cyperaceae) lineages from East and Southeast Asia with important evolutionary and biogeographic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 88:105-120. DOI: 10.1016/j.ympev.2015.04.001
- Starr J.R., Naczi R.F.C., Chouinard B.N. 2009.** Plant DNA barcodes and species resolution in sedges (*Carex*, Cyperaceae). *Molecular Ecology Resources.* 9(1):151-163. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02640.x>
- Villaverde T., Jiménez-Mejías P., Luceño M., Waterway M.J., Kim S., Lee B., Rincón-Barrado M., Hahn M., Maguilla E., Roalson E.H., Hipp A.L., Global Carex Group. 2020.** A new classification of *Carex* subgenera supported by a HybSeq backbone phylogeny. *Botanical Journal of the Linnean Society.* 194(2):141-163. DOI: 10.1093/botlinean/boa042
- Villaverde T., Maguilla E., Escudero M., Márquez-Corro J.I., Jiménez-Mejías P., Gehrke B., Martín-Bravo S., Luceño M. 2017.** New insights into the systematics of the *Schoenoxiphium* clade (*Carex*, Cyperaceae). *International Journal of Plant Sciences.* 178(4):320-329. DOI: 10.1086/691144
- Villaverde T., Maguilla E., Luceño M., Hipp A.L. 2021.** Assessing the sensitivity of divergence time estimates to locus sampling, calibration points, and model priors in a RAD-seq phylogeny of *Carex* section *Schoenoxiphium*. *Journal of Systematics and Evolution.* 59(4):687-697. DOI: 10.1111/jse.12724
- Waterway M.J., Hoshino T., Masaki T. 2009.** Phylogeny, species richness, and ecological specialization in Cyperaceae tribe Cariceae. *The Botanical Review.* 75(1):138-159. DOI: 10.1007/s12229-008-9024-6
- Waterway M.J., McIntire E., Olmstead R.G. 1997.** Molecular evidence suggests that *Carex* section *Limosae* is not monophyletic. *American Journal of Botany.* 84(6):243.
- Waterway M.J., Starr J.R. 2007.** Phylogenetic relationships in tribe Cariceae (Cyperaceae) based on nested analyses of four molecular data sets. *Aliso.* 23(1):165-192. DOI: 10.5642/aliso.20072301.13
- Yano O., Ikeda H., Jin X.-F., Hoshino T. 2014.** Phylogeny and chromosomal variations in East Asian *Carex*, *Siderostictae* group (Cyperaceae), based on DNA sequences and cytological data. *Journal of Plant Research.* 127(1):99-107. DOI: 10.1007/s10265-013-0578-y
- Yelton S., Naczi R.F.C. 2001.** Sectional circumscription and relationships of gynecandrous *Carex* subgenus *Vignea* Cyperaceae based on morphology. *Systematic Botany.* 31:70-82.
- Yen A.C., Olmstead R.G. 2000.** Molecular systematics of Cyperaceae tribe Cariceae based on two chloroplast DNA regions: *ndhF* and *trnL* intron-intergenic spacer. *Systematic Botany.* 25(3):479-494. DOI: 10.2307/2666691

MOLECULAR PHYLOGENETIC METHODS IN SYSTEMATICS OF THE GENUS CAREX (CYPERACEAE)

Irina N. Shekhovtsova

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia; maklakovain@mail.ru

The genus *Carex* L. (family Cyperaceae Juss.) ranks among the largest genera in both Russian and global flora. Over the past two decades, the application of molecular genetic methods has significantly transformed our understanding of the genus's phylogeny. Initial studies revealed that the tribe Cariceae constitutes a natural group, while the genus *Carex* is paraphyletic in relation to all genera within the tribe. Therefore, an international consortium of caricologists has proposed a substantial revision of the classification of *Carex*. In this paper, we provide a brief overview of the history of molecular phylogenetic studies on the genus *Carex*. We focus on our analysis conducted during a monographic study of the genetic diversity within the most complex species complexes of the genus, particularly those prevalent in Siberia and the Far East of Russia. Additionally, we discuss the selection of universal molecular genetic markers aimed at reconstructing the phylogeny of Siberian *Carex* species.

Key words: Cyperaceae, Cariceae, *Carex*, *Cymophyllum*, *Kobresia*, *Schoenoxiphium*, *Uncinia*, overview, phylogeny, monophyly, paraphyly.

For citation: Shekhovtsova I.N. 2024. Molecular phylogenetic methods in systematics of the genus *Carex* (Cyperaceae). *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 17(4):267-280. DOI: 10.15372/RMAR20240401

ORCID ID

I.N. Shekhovtsova 0000-0002-6183-3650

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest. The author declares no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 29.12.2023

Принята к публикации / Accepted for publication 25.02.2024