

УДК 581.9

Систематика рода *Oxybasis* Kar. & Kir. (*Chenopodioideae*, *Amaranthaceae* s.l.)

А.П. Сухоруков^{1,2*}, М.А. Заика^{1,2}

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия

²Томский государственный университет, Томск, Россия

*Автор для переписки: suchor@mail.ru

Аннотация. Представлена систематика рода *Oxybasis* Kar. & Kir., основанная на результатах молекулярной филогении (ITS). К молекулярно-филогенетическому анализу впервые привлечён южноамериканский вид *O. macrosperma* (Hook. f.) S. Fuentes, который отнесён к типовой секции рода. Признаётся три секции, выделение которых поддерживается карпологическими признаками: *Oxybasis* sect. *Oxybasis*, *O.* sect. *Glaucae* (Standl.) Mosyakin и *O.* sect. *Urbicae* (Standl.) Mosyakin. Исключению из рода подлежат *Oxybasis* sect. *Thellungia* (Aellen) Mosyakin, *Oxybasis antarctica* (Hook. f.) Mosyakin (≡ *Blitum antarcticum* Hook. f.) и *Oxybasis erosa* (R. Br.) Mosyakin (≡ *Chenopodiastrum erosum* (R. Br.) Uotila).

Ключевые слова: *Chenopodioideae*, *Oxybasis*, молекулярная филогения, систематика

Финансовая поддержка: Работа выполнена в рамках проекта Российского научного фонда (грант № 22-24-00964).

В настоящее время род *Chenopodium* L. представляется полифилетическим (Fuentes-Bazan & al., 2012a), и одна из крупных клад, близких к кладе *Chenopodium* s.str., выделяется в восстановленный род *Oxybasis* Kar. & Kir. Его состав до сих пор является предметом дискуссий (ср. Fuentes-Bazan et al., 2012b; Mosyakin, 2002, 2013; Sukhorukov et al., 2013, 2018). В особенности это касается таксонов, которые не были привлечены к молекулярному анализу. Тем не менее морфолого-анатомическое строение плодов и семян является наиболее важным признаком в систематике и диагностике многих представителей *Chenopodioideae*, в том числе *Oxybasis*, а многие рассуждения и таксономические решения, основанные исключительно на морфологии (Mosyakin, 2002, 2013), являются ошибочными или подлежат существенной корректировке.

Для воссоздания филогенетических взаимоотношений между представителями рода *Oxybasis* мы использовали ядерный маркер ITS. Нами впервые получена последовательность ITS для *O. macrosperma*; остальные последовательности взяты из базы данных ГенБанка NCBI

(National Center for Biotechnology Information, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) (таблица / Table). Для анализа матрицы данных последовательностей использовался Байесовский анализ (BI) и метод максимального правдоподобия (ML). Наиболее подходящей моделью эволюции стала модель GTR+G+I. Для ML-анализа использовали RaxML Version 8 (Stamatakis, 2014), анализ BI проводили в программе BEAST 2.4.5 (Bouckaert et al., 2014).

**Номера использованных в анализе ITS-последовательностей видов
рода *Oxybasis* в базе данных NCBI**

Вид	Номера ITS-последовательностей в NCBI
<i>O. chenopodioides</i>	KU517405
<i>O. glauca</i> <u>1</u>	KY968937
<i>O. glauca</i> <u>2</u>	MH711448
<i>O. gubanovii</i>	KF514653
<i>O. macrosperma</i>	ON912116
<i>O. micrantha</i>	KF514654
<i>O. rubra</i>	KU517406
<i>O. urbica</i> <u>1</u>	KU517407
<i>O. urbica</i> <u>2</u>	KJ629057

Примечание. Полужирным шрифтом выделен *Oxybasis macrosperma*, последовательность ITS которого получена впервые.

Результаты и обсуждение

Молекулярно-филогенетическое дерево рода *Oxybasis*, по данным ядерного маркера ITS, содержит две сестринские клады (рис. 1 / Figure 1). Одна из них включает типовой вид *O. chenopodioides*, а также *O. rubra*, *O. micrantha*, *O. gubanovii* и *O. macrosperma*. Вторая клада состоит из двух подклад, каждая из которых содержит по одному виду (соответственно, *O. glauca* и *O. urbica*). На основе полученной топологии трём крупным кладам присвоен ранг секций, и новое секционное деление поддерживается также признаками строения плода и семени (см.: Sukhorukov & Zhang, 2013; Сухоруков, 2014 / Sukhorukov, 2014). Новая таксономия рода, включая синонимы, представлена ниже.

***Oxybasis* Kar. & Kir., Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. [14]: 738 (1841).**

Т у п е: *Oxybasis minutiflora* Kar. & Kir. (≡ *Oxybasis chenopodioides* (L.) S. Fuentes, Uotila et Borsch).

= *Chenopodium* [unranked] *Glaucum* Standl., North Amer. Fl. 21: 28 (1916);

≡ *Chenopodium* subsect. *Glaucum* (Standl.) A.J. Scott, Bot. Jahrb. Syst. 100: 216 (1978);

≡ *Chenopodium* sect. *Glaucum* (Standl.) Ignatov, Сосуд. Раст. Советск. Дальнего Востока 3: 22 (1988).

Т у п е: *Chenopodium glaucum* L. (≡ *Oxybasis glauca* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch).

= *Chenopodium* [unranked] *Urbicum* Standl., North Amer. Fl. 21: 11 (1916);

≡ *Chenopodium* sect. *Urbica* (Standl.) Mosyakin, Укр. бот. журн. 59: 700 (2002).

Т у п е : *Chenopodium urbicum* L. (≡ *Oxybasis urbica* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch).

Однолетники, обычно ветвистые в основании, голые или покрытые пузыревидными волосками (особенно заметными на молодых частях растения). Листья цельнокрайние, волнистые, зубчатые или лопастные. Цветки собраны в компактные соцветия; боковые веточки часто прижаты к главной оси. Околоцветник из 2–5 белоплёчатых или зелёных, свободных или в разной степени спаянных листочков. Терминальные цветки обычно двуполые, а боковые нередко бывают только женскими. Тычинок в обоеполых цветках 1–5. Стилodium (2) свободные. Перикарпий легко отслаивается, рвётся или, напротив, прилегает к семени, без папилл во внешнем слое или (*O. urbica*) с папиллами по всей поверхности, обычно 1–2-слойный и паренхимный, однако в редких случаях он состоит из нескольких одинаковых слоев (у американского таксона *O. macrosperma*). Семена мелкие (чаще до 1 мм), с соотношением длины и толщины примерно 1,5–2(2,5):1, красные или черные, их поверхность мелкоточечная или гладкая, без глубоких сот. Сталактиты в тестальном слое вертикально расположенные. Зародыш семени горизонтальный или вертикальный, нередко (у *O. rubra* и близкородственных таксонов) горизонтальный и вертикальный на одном растении (пространственная гетероспермия), у некоторых видов также зафиксирована структурная гетероспермия, выражающаяся в разной мощности внешнего слоя семенной кожуры (тесты).

В роде не менее 12 видов, распространенных в умеренной или, реже, в субтропической зоне обоих полушарий. Большая часть из них встречается в Евразии и Северной Америке, но имеются эндемики в Австралии, Новой Зеландии, Южной Африке и Южной Америке.

Oxybasis* sect. *Oxybasis

Т у п е : *Oxybasis minutiflora* Kar. & Kir. (≡ *Oxybasis chenopodioides* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch).

= *Chenopodium* subg. *Pseudoblitum* Gren. & Godr., Fl. France 3: 22 (1855);

≡ *Blitum* subg. *Pseudoblitum* (Gren. & Godr.) Schur, Enum. Pl. Transsilv.: 571 (1866);

≡ *Chenopodium* sect. *Pseudoblitum* (Gren. & Godr.) Syme in Sowerby, Engl. Bot., ed. 3, 8: 20 (1868);

≡ *Oxybasis* Kar. & Kir. sect. *Pseudoblitum* (Hook. f.) Mosyakin, Phytoneuron 56: 3 (2013).

Л е к т о т и п е (designated by Mosyakin, Укр. бот. журн. 50(6): 74 (1993): *Chenopodium rubrum* L. (≡ *Oxybasis rubra* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch).

= *Chenopodium* [unranked] *Rubra* Standl., North Amer. Fl. 21: 29 (1916).

Т у п е : *Chenopodium rubrum* L. (≡ *Oxybasis rubra* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch).

= *Chenopodium* sect. *Degenia* Aellen, Magyar Bot. Lapok 25: 56 (1927);

≡ *Blitum* sect. *Degenia* (Aellen) Mosyakin, Укр. бот. журн. 69(3): 395 (2012).

Л е к т о т и п е (designated by Wilson in Fl. Australia 4: 137 (1983)): *Chenopodium macrospermum* Hook. f. (≡ *Oxybasis macrosperma* (Hook. f.) S. Fuentes, Uotila & Borsch).

Стебли и листья зелёные, часто краснеющие, голые или с рассеянными пузыревидными волосками; листочки околоцветника белоплёнчатые; перикарпий мамиллятный; семена красные, их ультраскульптура (хотя бы в краевой части) мелкоточечная, в средней части полигональная; зародыш в пределах одного растения вертикально и горизонтально расположенный, реже имеются семена только с вертикальным или горизонтальным зародышем.

Секция включает 5 видов: *O. chenopodioides* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch, *O. gubanovii* (Sukhor.) Sukhor. & Uotila, *O. macrosperma* (Hook. f.) S. Fuentes, Uotila & Borsch, *O. micrantha* (Trautv.) Sukhor. & Uotila, *O. rubra* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch.

***Oxybasis* sect. *Glaucæ* (Standl.) Mosyakin, Phytoneuron 56: 4 (2013).**

≡ *Chenopodium* [unranked] *Glaucæ* Standl., North Amer. Fl. 21: 29 (1916);

≡ *Chenopodium* L. subsect. *Glaucæ* (Standl.) A.J. Scott, Bot. Jahrb. Syst. 100: 216 (1978);

≡ *Chenopodium* L. sect. *Glaucæ* Ignatov, Сосуд. Раст. Советск. Дальнего Востока 3: 22 (1988);

≡ *Blitum* sect. *Glaucæ* (Standl.) Mosyakin, Укр. бот. журн. 69(3): 395 (2012).

Т у п е: *Chenopodium glaucum* L. (≡ *Oxybasis glaucæ* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch).

Стебли зелёные, иногда с продольными красными полосками; листья сверху зелёные, снизу обычно белые или сероватые от густорасположенных пузыревидных волосков; листочки околоцветника зелёные; перикарпий гладкий; семена красные, их ультраскульптура (хотя бы в краевой части) мелкоточечная, в средней части полигональная; зародыш в пределах одного растения вертикально и горизонтально расположенный.

Секция включает широко распространённый вид *O. glaucæ* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch и морфологически близкие таксоны, из которых хорошо выделяется мексиканский таксон *O. mexicana* (Moq.) Sukhor. (≡ *Chenopodium mexicanum* Moq.) с ромбическими листьями. Виды из круга морфологического родства *O. glaucæ*, требующие дальнейшего изучения: *O. ambigua* (R. Br.) de Lange & Mosyakin (≡ *Chenopodium ambiguum* R. Br. ≡ *Oxybasis glaucæ* L. subsp. *ambigua* (R.Br.) Mosyakin) и *O. amurensis* (Ignatov) Mosyakin & de Lange. Их видовая принадлежность до сих пор не подвергнута серьёзной аргументации. Из Южной Африки известен таксон *Chenopodium marlothianum* Murr, который также до сих пор не изучен, но относится к кругу родства *O. glaucæ*. Образцов межсекционного гибрида *O. × schulzeana* (Murr) Mosyakin (≡ *Blitum × schulzeanum* (Murr) Mosyakin; *O. glaucæ* × *O. rubra*) мы никогда не видели.

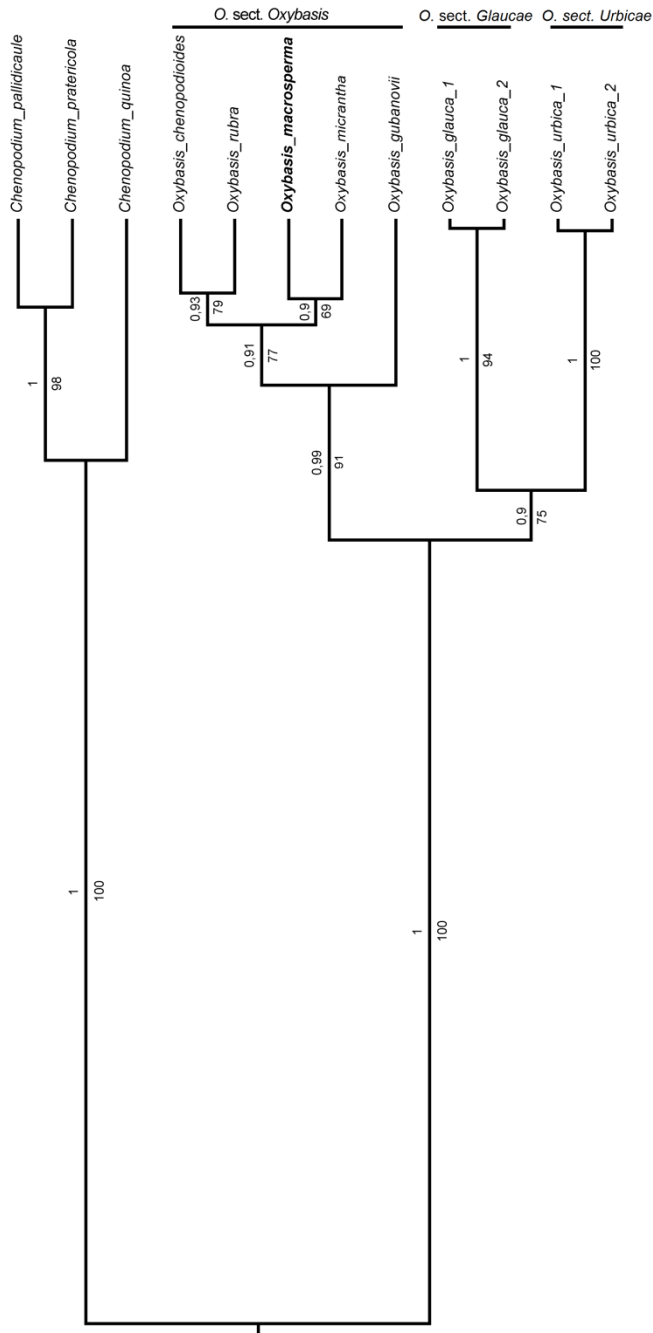


Рис. 1. Молекулярно-филогенетическое дерево рода *Oxybasis* Kar. & Kir., полученное на основе анализа BEAST. Значения над ветвями относятся к апостериорным вероятностям, полученным в результате BI-анализа (только значения $\geq 0,9$). Значения под ветвями относятся к значениям бутстрэпа, полученным в результате ML-анализа (только значения ≥ 60).

В качестве внешней группы взяты виды рода *Chenopodium*

Figure 1. Molecular phylogenetic tree of the genus *Oxybasis* Kar. & Kir., obtained from BEAST analysis. Values above the branches refer to posterior probabilities resulting from BI analysis (values ≥ 0.9 only). Values below the branches refer to bootstrap values resulting from the ML analysis (values ≥ 60 only). Species of the genus *Chenopodium* were taken as an external group

Oxybasis* sect. *Urbicae (Standl.) Mosyakin, Phytoneuron 56: 5 (2013).
 ≡ *Chenopodium* L. [unranked] *Urbica* Standl., North Amer. Fl. 21: 11 (1916);
 ≡ *Chenopodium* L. subsect. *Urbica* (Standl.) Mosyakin & Clemants, Novon 6: 400 (1996);

≡ *Chenopodium* L. sect. *Urbica* (Standl.) Mosyakin, Укр. Бот. Журн. 59: 700 (2002).

Т у п е: *Chenopodium urbicum* L. (≡ *Oxybasis urbica* (L.) S. Fuentes, Uotila & Borsch).

Стебли зелёные; листья зелёные с обеих сторон или сероватые снизу от пузыревидных волосков; листочки околоцветника зелёные; перикарпий с папиллами; семена чёрные, с полигональной ультраскульптурой; зародыш семени горизонтальный.

Эта секция включает вид *O. urbica*, широко распространённый в степях и полупустынях Евразии.

Таксоны, исключаемые из рода *Oxybasis*

Oxybasis sect. *Thellungia* (Aellen) Mosyakin, Phytoneuron 2013-56: 5 (2013). Эта сборная секция содержала два вида, оба из которых относятся к другим родам:

Oxybasis antarctica (Hook. f.) Mosyakin ≡ *Chenopodium antarcticum* Hook. f. ≡ ***Blitum antarcticum*** Hook. f. (Sukhorukov et al., 2018);

Oxybasis erosa (R. Br.) Mosyakin ≡ *Chenopodium erosum* R. Br. ≡ ***Chenopodiastrum erosum*** (R. Br.) Uotila (Uotila, 2017; Sukhorukov et al., in prep.).

ЛИТЕРАТУРА

- Сухоруков А.П. Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. Тула: Гриф & К, 2014. 400 с.
- Bouckaert R., Heled J., Kühnert D., Vaughan T., Wu C.H., Xie D., Suchard M.A., Drummond A.J. BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis // PloS Computational Biology. 2014. Vol. 10: e1003537. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>
- Fuentes-Bazan S., Mansion G., Borsch T. Towards a species level tree of the globally diverse genus *Chenopodium* // Molecular Phylogenetics & Evolution. 2012a. Vol. 62. P. 359–374. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2011.10.006>
- Fuentes-Bazan S., Uotila P., Borsch T. A novel phylogeny-based generic classification for *Chenopodium* sensu lato, and a tribal rearrangement of *Chenopodioideae* (*Chenopodiaceae*) // Willdenowia. 2012b. Vol. 42, № 1. P. 5–24. <http://dx.doi.org/10.3372/wi42.42101>
- Mossakin S.L. New nomenclatural combinations in *Blitum* L. and *Kali* Mill. (*Chenopodiaceae*): Taxa occurring in Eastern Europe // Ukr. Bot. Zhurn. 2012. Vol. 69, № 3. P. 393–396.
- Mossakin S.L. New nomenclatural combinations in *Blitum*, *Oxybasis*, *Chenopodiastrum*, and *Lipandra* (*Chenopodiaceae*) // Phytoneuron. 2013. Vol. 56. P. 1–8.
- Stamatakis A. RaxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies // Bioinformatics. 2014. Vol. 30. P. 1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>

- Sukhorukov A.P., Zhang M. Fruit and seed Anatomy of *Chenopodium* and related genera (*Chenopodioideae*, *Chenopodiaceae*/*Amaranthaceae*): Implications for evolution and taxonomy // Plos One. 2013. Vol. 8, № 4: e61906. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0061906>
- Sukhorukov A.P., Nilova M.V., Krinitsina A.A., Zaika M.A., Erst A.S., Shepherd K.A. Molecular phylogenetic data and seed coat anatomy resolve the generic position of some critical *Chenopodioideae* (*Chenopodiaceae*–*Amaranthaceae*) with reduced perianth segments // PhytoKeys. 2018. Vol. 109. P 103–128. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.109.28956>
- Sukhorukov A.P., Uotila P., Zhang M., Zhang H.-X., Speranskaya A.S., Krinitsyna A.A. New combinations in Asiatic *Oxybasis* (*Amaranthaceae* s.l.): evidence from morphological, carpological and molecular data // Phytotaxa. 2013. Vol. 144, № 1. P. 1–12. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.144.1.1>
- Uotila P. Notes on the morphology and taxonomy of *Chenopodiastrium* (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* s. lato), with two new combinations, *C. erosum* from Australia and *C. gracilispicum* from China // Ann. Bot. Fennici. 2017. Vol. 54. P. 345–352.

Поступила в редакцию 17.05.2022

Принята к публикации 20.06.2022

Цитирование: Сухоруков А.П., Заика М.А. Систематика рода *Oxybasis* Kar. & Kir. (*Chenopodioideae*, *Amaranthaceae* s.l.) // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2022. № 125. С. 3–10. <https://doi.org/10.17223/20764103.125.1>



ISSN 2076-4103 (Print)
Systematic
notes
ISSN 2411-1635 (Online)

Systematic notes..., 2022, 125: 3–10
<https://doi.org/10.17223/20764103.125.1>

Systematics of the genus *Oxybasis* Kar. & Kir. (*Chenopodioideae*, *Amaranthaceae* s.l.)

A.P. Sukhorukov^{1,2*}, M.A. Zaika^{1,2}

¹Moscow Lomonosov State University, Moscow, Russia

²Tomsk State University, Tomsk, Russia

*Author for correspondence: suchor@mail.ru

Abstract. Systematics of the genus *Oxybasis* Kar. & Kir. based on the molecular phylogeny (nrITS marker) is provided. *Oxybasis macrosperma* (Hook. f.) S. Fuentes is added to the analysis for the first time, and it belongs to the type section. In total, we accept three sections: *Oxybasis* sect. *Oxybasis*, *O.* sect. *Glaucæ* (Standl.) Mosyakin and *O.* sect. *Urbicæ* (Standl.) Mosyakin, and this subdivision is supported by the carpological characters. The following taxa were excluded from *Oxybasis*: *O.* sect. *Thellungia* (Aellen) Mosyakin, *Oxybasis antarctica* (Hook. f.) Mosyakin ($\equiv$ *Blitum antarcticum* Hook. f.) и *Oxybasis erosa* (R. Br.) Mosyakin ($\equiv$ *Chenopodiastrium erosum* (R. Br.) Uotila).

Key words: *Chenopodioideae*, *Oxybasis*, molecular phylogeny, systematics

Funding: The work was supported by the Russian Science Foundation (project No. 22-24-00964).

REFERENCES

- Bouckaert R., Heled J., Kühnert D., Vaughan T., Wu C.H., Xie D., Suchard M.A., Drummond A.J. 2014. BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 10: e1003537. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>
- Fuentes-Bazan S., Mansion G., Borsch T. 2012a. Towards a species level tree of the globally diverse genus *Chenopodium*. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 62: 359–374. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2011.10.006>
- Fuentes-Bazan S., Uotila P., Borsch T. 2012b. A novel phylogeny-based generic classification for *Chenopodium* sensu lato, and a tribal rearrangement of *Chenopodioideae* (*Chenopodiaceae*). *Willdenowia*, 42(1): 5–24. <http://dx.doi.org/10.3372/wi42.42101>
- Mossakin S.L. 2012. New nomenclatural combinations in *Blitum* L. and *Kali* Mill. (*Chenopodiaceae*): Taxa occurring in Eastern Europe. *Ukr. Bot. Zhurn*, 69(3): 393–396.
- Mossakin S.L. 2013. New nomenclatural combinations in *Blitum*, *Oxybasis*, *Chenopodiastrum*, and *Lipandra* (*Chenopodiaceae*). 2013. *Phytoneuron*, 56: 1–8.
- Stamatakis A. 2014. RaxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30: 1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Sukhorukov A.P. 2014. The carpology of the *Chenopodiaceae* with reference to the phylogeny, systematics and diagnostics of its representatives. Tula: Grif & Co. 400 p. [In Russian with English summary].
- Sukhorukov A.P. & Zhang M. 2013. Fruit and seed Anatomy of *Chenopodium* and related genera (*Chenopodioideae*, *Chenopodiaceae*/*Amaranthaceae*): Implications for evolution and taxonomy. *Plos One*, 8(4): e61906. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0061906>
- Sukhorukov A.P., Nilova M.V., Krinitsina A.A., Zaika M.A., Erst A.S., Shepherd K.A. 2018. Molecular phylogenetic data and seed coat anatomy resolve the generic position of some critical *Chenopodioideae* (*Chenopodiaceae*–*Amaranthaceae*) with reduced perianth segments. *PhytoKeys*, 109: 103–128. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.109.28956>
- Sukhorukov A.P., Uotila P., Zhang M., Zhang H.-X., Speranskaya A.S., Krinitsyna A.A. 2013. New combinations in Asiatic *Oxybasis* (*Amaranthaceae* s.l.): evidence from morphological, carpological and molecular data. *Phytotaxa*, 144(1): 1–12. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.144.1.1>
- Uotila P. 2017. Notes on the morphology and taxonomy of *Chenopodiastrum* (*Chenopodiaceae* / *Amaranthaceae* s. lato), with two new combinations, *C. erosum* from Australia and *C. gracilispicum* from China. *Ann. Bot. Fennici*, 54: 345–352.

Received 17 Mai 2022

Accepted 20 June 2022

Citation: Sukhorukov A.P., Zaika M.A. 2022. Systematics of the genus *Oxybasis* Kar. & Kir. (*Chenopodioideae*, *Amaranthaceae* s.l.). *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Krylova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta* [Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University], 125: 3–10. <https://doi.org/10.17223/20764103.125.1>