

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

*На правах рукописи*



**НУРАЛИЕВ Максим Сергеевич**

**ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ, МОРФОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ  
МИКОГЕТЕРОТРОФНЫХ ОДНОДОЛЬНЫХ ВОСТОЧНОГО ИНДОКИТАЯ**

Специальность 1.5.9 – ботаника

**Автореферат**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва – 2024

Диссертация подготовлена на кафедре высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

**Научный консультант:** **Соколов Дмитрий Дмитриевич,**  
доктор биологических наук, член-корреспондент РАН

**Официальные оппоненты:** **Гельтман Дмитрий Викторович,**  
доктор биологических наук,  
старший научный сотрудник, директор ФГБУН  
«Ботанический институт им. В.Л. Комарова  
Российской академии наук»

**Коломейцева Галина Леонидовна,**  
доктор биологических наук, ведущий научный  
сотрудник лаборатории тропических растений ФГБУН  
«Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина  
Российской академии наук (ГБС РАН)»

**Серегин Алексей Петрович,**  
доктор биологических наук,  
ведущий научный сотрудник  
кафедры экологии и географии растений  
биологического факультета ФГБОУ ВО «Московский  
государственный университет имени М.В. Ломоносова»

Защита диссертации состоится «5» апреля 2024 г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета МГУ.015.6 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, аудитория М1.

E-mail: dissovet\_00155@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/2876>

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2024 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Д.М. Гершкович

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Микогетеротрофные растения – специфическая экологическая группа высших растений, насчитывающая более 500 видов (Merckx et al., 2013a). Микогетеротрофы и паразитические растения отличаются от прочих растений способом органического питания: им свойственно получение органики исключительно из внешней среды (в противоположность самостоятельному синтезу органических веществ из неорганических, характерному для автотрофных растений), что сближает их биохимически и экологически с животными и особенно с грибами. В то время как паразитические растения являлись предметом многочисленных и разносторонних исследований в силу своего экономического значения, микогетеротрофы привлекали меньшее внимание. При этом их изучение крайне важно для понимания многих общебиологических вопросов. Микогетеротрофные растения представлены в разных линиях эволюции и таксономических группах цветковых растений. Имеют место как полностью гетеротрофные семейства и роды растений, так и роды, в которых лишь часть видов является гетеротрофными. Для микогетеротрофных растений характерны редкие и уникальные особенности морфолого-анатомического строения, организации генома, биохимии и репродуктивной биологии. Одновременно с этим, лишь малой части этого разнообразия были посвящены соответствующие детальные исследования, в то время как большая часть таких особенностей является неизвестной, либо недостаточно изученной.

Необходимость безотлагательных мер по изучению тропических микогетеротрофных растений диктуется сокращением биоразнообразия вследствие разрушения биотопов. Особенно уязвимыми являются растения с небольшим ареалом и/или низкой плотностью популяций, каковыми является большая часть из известных науке микогетеротрофов (Merckx et al., 2013b). Кроме того, микогетеротрофы тесно связаны экологически с автотрофными представителями природной флоры, и их сохранение возможно только при условии существования в нетронутом виде целых природных сообществ. Некоторые типовые локалитеты микогетеротрофных растений в настоящее время полностью уничтожены; в частности, на их месте сейчас находятся обширные водохранилища (Averyanov et al., 2007) или городская застройка (Merckx, Smets, 2014). Таким образом, для многих микогетеротрофных видов в настоящее время имеется в буквальном смысле последний шанс быть включенными в научное познание, с учетом невозможности их сохранения в культуре. Кроме того, полученные знания о распространении и биологии этих растений значительно увеличат их шансы на дальнейшее выживание, поскольку будут учтены при планировании природоохранных мероприятий.

Восточный Индокитай, включающий территорию Вьетнама, Лаоса и Камбоджи, представляет собой сравнительно слабо флористически изученную территорию в пределах тропической Азии, что видно из сопоставления плотности образцов сосудистых растений, хранящихся в мировых коллекциях (Newman et al., 2007; Middleton et al., 2019). Все три страны имеют низкое число образцов на 100 км<sup>2</sup>, при этом у Камбоджи и Лаоса оно на уровне минимального в регионе (16 и 10 образцов, соответственно), а у Вьетнама – существенно выше (43 образца). Таким образом, флора всего Восточного Индокитая нуждается в планомерном изучении, и одновременно с этим для Вьетнама имеется значительный задел флористических знаний, включающий, помимо музейных коллекций, ряд обобщающих работ (Averyanov et al., 2003, 2012, 2020; Loc et al., 2019). Следовательно, разработка представлений о разнообразии микогетеротрофных растений на данной территории является высокоактуальной и при этом реализуемой.

**Степень разработанности темы исследования.** Многие микогетеротрофные виды, роды и семейства являются на данный момент одними из наименее изученных таксонов современных покрытосеменных. Уровень мировых знаний об этих растениях разительным образом отстает от такового для фотосинтезирующих растений, причем это верно для любых аспектов их строения и жизнедеятельности. Значительная часть микогетеротрофных видов до сих пор неизвестна науке, что следует из темпов описаний новых видов таких растений. Скучными являются и имеющиеся данные об ареалах многих микогетеротрофов (например, Dančák et al., 2017, 2020c; Da Silva et al., 2020; Nuraliev et al., 2020b). Филогенетическое положение некоторых микогетеротрофных таксонов является не вполне понятным, в то время как от этих представлений зависят решения о таксономической структуре целого ряда крупных групп покрытосеменных (например, Averyanov et al., 2013; Mennes et al., 2013; APG IV, 2016; Shepeleva et al., 2020). Нехватка надежных филогенетических представлений связана с целым рядом ограничений, включающих морфологическую уникальность таксонов и отсутствие материала для молекулярно-филогенетического анализа. Важной проблемой для решения филогенетических задач являются масштабные перестройки и существенное сокращение размеров пластидного генома, характерные для нефотосинтезирующих растений, поскольку они осложняют реконструирование филогении на основе пластидных участков ДНК (Lam et al., 2016, 2018). Понимание филогении имеет также отношение к более глобальному вопросу о том, сколько раз в эволюции высших растений происходил переход к гетеротрофности. Морфология многих микогетеротрофных видов является не до конца известной даже на таком базовом уровне, как понимание плана строения цветка (т.е. числа его элементов и их расположения) (например, Van de Meerendonk, 1984; Averyanov, 2007; Rudall, 2008; Chantanaorrapint, 2018). Очевидно, это затрудняет

определение этих растений, их классификацию и включение в сравнительные анализы в масштабе покрытосеменных в целом. Низкий уровень знаний о микогетеротрофных растениях имеет целый ряд причин. Большинство микогетеротрофных видов приурочено к тропическим и субтропическим широтам (Leake, 1994; Merckx et al., 2013b; Gomes et al., 2019), при этом многие из этих видов являются редкими (Leake, 1994; Merckx et al., 2013a, 2013b). Во многих случаях эти растения являются трудными для обнаружения не только в ходе рутинных общепланетарных полевых исследований, но и при целевом поиске: микогетеротрофы в основном приурочены к сильно затененным местообитаниям, и большую часть года эти растения проводят в подземном состоянии, так как надземными у них являются только соцветия, а у орхидеи *Rhizanthella* R.S.Rogers и соцветия расположены под землей (Cheek, 2006; Cheek, Williams, 1999; Merckx et al., 2013a, 2013b). Надземные побеги многих микогетеротрофных покрытосеменных не превышают в высоту 10 см. Особую проблему для изучения микогетеротрофов представляет малая информативность исторического материала: традиционная фиксация растений методом гербаризации приводит к потере значительной части информации о строении цветков, в то время как флоральные признаки являются ключевыми для систематики этих растений; изучение строения ДНК таких образцов также затруднено, поскольку ДНК деградирует при медленной сушке сочных соцветий, и к тому же количество доступного материала на образцах микогетеротрофных видов нередко очень невелико. Наконец, микогетеротрофные растения не поддаются выращиванию в культуре традиционными методами вследствие облигатного и узкоспециализированного взаимодействия с микоризообразующими грибами (Hynson, Bruns, 2010; Yamato et al., 2011, 2014, 2016; Merckx et al., 2017; Suetsugu et al., 2022a). Как результат, понимание строения, филогенетического положения и биологических особенностей большинства известных к настоящему моменту микогетеротрофных видов невозможно без получения дополнительных сборов из природы.

**Цели и задачи исследования.** Цель настоящей работы – выявление видового и структурного разнообразия микогетеротрофных покрытосеменных растений в Восточном Индокитае. В связи с этим были поставлены следующие задачи исследования: (1) Собрать первичные данные о встречаемости микогетеротрофных таксонов во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе, в том числе осуществить их поиск и документирование в природе в ходе экспедиционных работ, провести изучение образцов в мировых коллекциях и выявить ранее известные их находки по литературным источникам. (2) Провести морфологические, номенклатурно-таксономические и молекулярно-филогенетические исследования таксонов, для которых имеются существенные пробелы в понимании их таксономического

разнообразия и распространения видов. (3) Составить список видов микогетеротрофных покрытосеменных во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе с указанием их встречаемости с точностью до провинций. Для родов и семейств, новые данные по которым были получены в ходе специальных исследований, обобщить результаты в виде таксономических обработок, включающих определительные ключи. При необходимости описать новые для науки таксоны. (4) Пересмотреть представления о специфике морфологии и распространения микогетеротрофных покрытосеменных как экологической группы.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Восточный Индокитай является одной из самых богатых микогетеротрофными растениями территорий в мире. Известное видовое разнообразие микогетеротрофов в странах и провинциях Восточного Индокитая отражает, в первую очередь, степень общей флористической изученности этих территорий.

2. Предложенные ранее причины повышенного содержания микогетеротрофных видов среди однодольных растений являются необоснованными.

**Объект исследования** – Микогетеротрофные однодольные, произрастающие на территории Вьетнама, Камбоджи и Лаоса.

**Методология и методы исследования.** Методы, использованные в настоящей работе, подробно описаны в разделе «Материалы и методы». В работе использован комплекс методов для получения разносторонней информации о строении объектов исследования: аналитическая макрофото съемка частей живых растений в условиях тропического леса, световая микроскопия, сканирующая электронная микроскопия и трансмиссионная электронная микроскопия. В целях реконструирования родственных связей между видами были построены молекулярно-филогенетические деревья по отдельным участкам ДНК. Итогом работ по каждому изученному таксону (семейству или роду) стал таксономический конспект, включающий оригинальный ключ для определения видов.

**Научная новизна.** Обновлено представления о морфологических предпосылках к микогетеротрофности и о разнообразии репродуктивной сферы микогетеротрофных покрытосеменных. Показана несостоятельность гипотезы о преобладании видов с малоцветковыми соцветиями, небольшими просто устроенными цветками и одногнездной завязью в этой группе. Получены новые данные о видовом разнообразии микогетеротрофных покрытосеменных из семейств Petrosaviaceae, Burmanniaceae, Thismiaceae, Triuridaceae, Orchidaceae во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе – то есть всех семейств однодольных, включающих

микогетеротрофные виды, известных для данной территории. Существенно уточнены или дополнены сведения о морфологии всех известных ранее вьетнамских видов Petrosaviaceae, Thismiaceae, Triuridaceae. Показана несостоятельность выделения *Petrosavia amamiensis* (Petrosaviaceae) как отдельного вида; этот вид сведен в синонимы *P. sakuraii*. Впервые достоверно показано наличие *P. stellaris*, считавшегося ранее эндемиком Малазии, во Вьетнаме. У *P. stellaris* обнаружен механизм взаимодействия тычинок с рыльцами, способствующий самоопылению. Сделаны три новые национальные находки видов *Burmannia* (Burmanniaceae): *B. itoana* и *B. lutescens* впервые приведены для флоры Вьетнама, и *B. nepalensis* – впервые для флоры Лаоса. Сделан обзор встречаемости всех видов *Burmannia* (т.е. включая фотосинтезирующие виды) в Восточном Индокитае. Проведено комплексное изучение азиатских видов рода *Thismia* (Thismiaceae). Новые молекулярно-филогенетические данные позволили впервые выявить основные группы родства в этом роде. Показано, что многие из принимаемых ранее секций рода являются немонофилетичными. Сформулированы предложения о пересмотре подразделения *Thismia* Старого Света на секции, в том числе намечена к описанию новая секция, эндемичная для Вьетнама и Таиланда. Впервые показано, что пыльцевые зерна *Thismia* организованы в квадратные тетрады, и пора занимает экваториальное положение. Это позволило установить тип пыльцевых зерен у *Thismia*, который можно охарактеризовать как одноапертурный с экваториальным положением апертуры. Данный палинологический тип является новым, впервые выявленным для семенных растений в целом. Кроме *Thismia*, он документирован только для *Burmannia*, что впервые установлено нами при анализе ранее опубликованного изображения. Описано два новых для науки вида *Thismia* из Вьетнама. Наличие *T. javanica* во Вьетнаме впервые подтверждено конкретными образцами. Границы видов в комплексе *T. javanica* проанализированы в свете новых данных о строении цветка, пыльцевых зерен и географическом распространении. На основании детального изучения морфологии цветка *Sciaphila* (Triuridaceae) сделаны выводы о разнообразии нескольких таксономически важных признаков в роде: ассоциированные с тычинками нитевидные структуры представляют собой адаксиальные придатки тычиночной нити; пыльники, имеющие двухлопастную форму, являются четырехгнездными; гинецей имеет черты кругового и неупорядоченного, но не спирального расположения плодолистиков. Вид *Sciaphila densiflora* впервые обнаружен во флоре Вьетнама; впервые выявлены стаминодии у женских цветков этого вида. На основании данных о строении цветков и соцветий продемонстрирована обоснованность выделения *Seychellaria* в качестве самостоятельного рода, отдельного от *Sciaphila*; описан новый вид *Seychellaria*, собранный нами на Мадагаскаре. Род *Cephalanthera* (Orchidaceae) впервые обнаружен

на территории Вьетнама. Описано два новых для науки вида *Didymoplexis* (Orchidaceae), а также один вид эндемичного для Вьетнама рода *Vietorchis*, ранее считавшегося монотипным. Впервые составлен список видов микогетеротрофных покрытосеменных Восточного Индокитая, приведено их распространение с точностью до провинций, сделан вывод о связи известного видового разнообразия микогетеротрофов в странах и провинциях с уровнем общефлористической изученности этих территорий.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Полученные результаты используются в справочной системе Angiosperm Phylogeny Web (Stevens, 2001-onwards), в фундаментальных сводках по флоре стран Восточного Индокитая (Averyanov, 2013b; Newman et al., 2017-onwards). Они могут быть использованы в курсах ботаники и экологии в ВУЗах и уже используются автором при чтении спецкурса по покрытосеменным растениям на кафедре высших растений биологического факультета МГУ. Результаты имеют практическую значимость для природоохранной деятельности. В частности, в работе выявлены виды, являющиеся узколокальными эндемиками. Такая информация важна для повышения охранного статуса территорий, для которых эти виды являются уникальными. Кроме того, автором определены территории с высоким разнообразием микогетеротрофных покрытосеменных, что следует рассматривать как индикатор особой ценности этих территорий для сохранения биоразнообразия и природных ландшафтов в целом. Представленные в работе качественные макрофотографии растений и наглядные карты могут быть использованы в качестве дидактических материалов в целях экологического просвещения, в том числе среди местного населения и сотрудников заповедников и национальных парков.

**Степень достоверности и апробация результатов диссертации.** Достоверность результатов и обоснованность защищаемых положений подтверждены большим массивом собранных и проанализированных данных. Результаты исследований были представлены на многочисленных научных мероприятиях – конференциях, съездах, конгрессах и симпозиумах – включая международные, а также опубликованы впоследствии в трудах конференций, съездов, конгрессов, симпозиумов, и в виде полноразмерных рецензируемых статей. Материалы диссертации в виде устных докладов доложены автором на Международном молодежном научном форуме «ЛЮМОНОСОВ-2016» (Москва, 2016); XIX International Botanical Congress, Shenzhen (Шенчжень, Китай, 2017); 7-ой конференции, посвященной памяти профессора Алексея Константиновича Скворцова (Москва, 2018); 11th Flora Malesiana Symposium (Бандар-Сери-Бегаван, Бруней, 2019); XV Делегатском съезде Русского ботанического общества и конференции

«Российская ботаника в меняющемся мире», посвященной 300-летию Российской академии наук (Санкт-Петербург, 2023). Они были также представлены на International Congress «Botanical Research in Tropical Asia» (Вьентьян, Лаос, 2015); Plant & Animal Genome Conference: PAG XIII (Сан-Диего, США, 2015); 39-й конференции-школе «Информационные технологии и системы» (Сочи, 2015); Plant & Animal Genome Conference: PAG XIV (Сан-Диего, США, 2016); 40-й конференции-школе «Информационные технологии и системы» (Санкт-Петербург, 2016); Конференции по систематике и эволюционной морфологии растений, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (Москва, 2017); XIX International Botanical Congress, Shenzhen (Шенчжень, Китай, 2017); Symposium “Plant anatomy: traditions and perspectives” (Москва, 2019); 5th Conference on Plant Genome Evolution (Сиджес, Испания, 2019). Диссертация апробирована на заседании кафедры высших растений биологического факультета МГУ 20 декабря 2023 г.

**Личный вклад автора.** Все результаты, представленные в работе, получены непосредственно соискателем или при его непосредственном участии в период с 2009 по 2023 г. Автору принадлежит выбор и обоснование темы, разработка задач и методов исследования, непосредственная подготовка и анализ материала, обобщение и изложение полученных результатов. Все описания и иллюстрации в диссертации являются оригинальными и ранее не публиковались или взяты из совместных научных работ.

**Публикации по теме диссертации.** Непосредственно по теме диссертации опубликована 21 статья, из них 21 в журналах Scopus и 20 в журналах Web of Science (3 статьи в журналах Q1).

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов, списка литературы из 512 наименований. Текст изложен на 390 страницах и содержит 95 рисунков и 11 таблиц.

**Благодарности.** Автор благодарен всем, кто так или иначе помог в выполнении работы. Автор выражает глубокую признательность своим соавторам и особенно Л.В. Аверьянову, М.Д. Логачевой, М.В. Ремизовой, Е.Э. Северовой и М.И. Щелкунову за многолетнее разностороннее сотрудничество, а также А.С. Зернову и А.К. Тимонину за полезное обсуждение и ценные замечания по тексту диссертации. Автор глубоко благодарен своему научному консультанту Д.Д. Соколову за всестороннюю поддержку, ценные идеи и предложения на всем протяжении работы. Автор глубоко признателен коллективу Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра и лично А.Н. Кузнецову и С.П. Кузнецовой, без участия которых сбор материала в природе был бы невозможен. Также автор благодарен коллективу Общефакультетской лаборатории

электронной микроскопии МГУ за помощь в работе, связанной с электронной микроскопией. Наконец, автор искренне признателен всему коллективу кафедры высших растений МГУ за доброжелательное отношение и поддержку.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Глава 1. Основные особенности микогетеротрофных растений и их разнообразие в мировой флоре**

В главе представлен обзор современного состояния представлений о таксономическом разнообразии микогетеротрофных растений, их базовых экологических и генетических особенностях и географическом распространении. Рассмотрены причины сложностей в установлении положения микогетеротрофных таксонов в системе покрытосеменных на основе морфологических данных. Подчеркнуто сходство микогетеротрофных и голопаразитических покрытосеменных и проблемы, возникающие при установлении способа гетеротрофных растений. Обобщена терминология, используемая при обозначении различных экологических групп растений, способных к получению органики от грибов. Указаны основные пробелы в понимании разнообразия и эволюции микогетеротрофных растений; продемонстрирована высокая значимость азиатских тропиков для восполнения пробелов.

### **Глава 2. Материалы и методы**

Объектом исследования явились микогетеротрофные однодольные, произрастающие на территории Вьетнама, Камбоджи и Лаоса. Эти растения относятся к семействам Petrosaviaceae, Burmanniaceae, Thismiaceae, Triuridaceae, Orchidaceae. Объем семейств принят согласно APG IV (2016) и Merckx et al. (2013a). Основные направления исследований были выстроены таким образом, чтобы составить как можно более полное и разностороннее представление об их видовом разнообразии. Сбор оригинального материала проходил в ходе полевых исследований в 27 провинциях Вьетнама, а также в Лаосе; для этого была разработана методика целевого поиска микогетеротрофных растений. Морфологическое строение образцов изучали путем анализа полученных в ходе полевых работ серий аналитических макрофотографий, при анализе фиксированного материала с использованием бинокля, а также (для Triuridaceae) с помощью сканирующей электронной микроскопии на материале после сушки в критической точке. Строение пыльцевых зерен Thismiaceae исследовали с помощью световой, сканирующей электронной и трансмиссионной электронной микроскопии. Исследование филогении Thismiaceae проводили с использованием ядерных (ITS и 18S) и митохондриального (*atp1*) участков ДНК. На основании одного из полученных молекулярно-филогенетических деревьев был проведен анализ реконструкции предковых состояний таксономически

значимых морфологических признаков. Полученные данные легли в основу таксономических конспектов, при этом для семейств Petrosaviaceae, Thismiaceae и Triuridaceae и для родов *Didymoplexiella* и *Vietorchis* из Orchidaceae полученные результаты привели к необходимости провести полные таксономические ревизии в рамках целевого региона, а для семейства Burmanniaceae и двух других родов из Orchidaceae, *Cephalanthera* и *Didymoplexis*, результаты привели к появлению новой таксономической информации об отдельных видах. Для всех изученных групп составлены определительные ключи.

### Главы 3–7

Каждая из глав 3–7 посвящена одному из пяти изученных семейств и содержит краткое изложение сведений об изученных таксонах, имеющих в литературных источниках, за которыми следуют подробные описания результатов исследований автора, а также таксономический конспект, иллюстрированный прижизненными фотографиями растений и картой распространения видов.

#### Глава 3. Семейство Petrosaviaceae

Семейство Petrosaviaceae включает два рода: автотрофный *Japonolirion* с единственным видом, эндемичным для Японии, и гетеротрофный *Petrosavia*, широко распространенный в азиатском регионе. Число видов в роде *Petrosavia* на протяжении всей истории его изучения являлось дискуссионным. Один из видов *Petrosavia* – *P. stellaris*, считавшийся ранее эндемиком Малазии – впервые обнаружен в данной работе на территории Вьетнама, причем показано, что он достаточно широко распространен в горных массивах южной части страны. Остальные представители рода относятся к группе *P. sakurarii*. Изучение массового материала, охватывающего весь ареал рода, подтвердило неправомерность выделения описанного из Китая *P. sinii* как отдельного вида, самостоятельного по отношению к *P. sakurarii*. Подробный анализ еще одного вида – *P. amamiensis*, описанного с островов Рюкю, привел к его синонимизации с *P. sakurarii*. Таким образом, показано, что род *Petrosavia* включает два вида (и, соответственно, семейство Petrosaviaceae и весь порядок Petrosaviales – 3 вида). Для двух названий – *P. sakurarii* и *P. sinii* – в результате изучения типового материала были выбраны лектотипы. Во флоре Вьетнама имеются оба вида *Petrosavia*, в то время как в Камбодже и Лаосе этот род неизвестен.

#### Глава 4. Семейство Burmanniaceae

Из восьми родов Burmanniaceae в Восточном Индокитае известен только род *Burmannia*, который включает как микогетеротрофные, так и фотосинтезирующие виды. В данной работе получены новые данные о географическом распространении нескольких видов рода, включая новые национальные находки трех микогетеротрофных видов: *B. itoana* впервые обнаружен во флоре Вьетнама (и в

целом за пределами Японии и Китая), *B. lutescens* – во флоре Вьетнама (и в целом за пределами Малазии) и *B. nepalensis* – во флоре Лаоса. Составлен список видов Burmanniaceae в Восточном Индокитае с указанием населенных стран и способа питания. В список вошло 15 видов, восемь из которых являются микогетеротрофными.

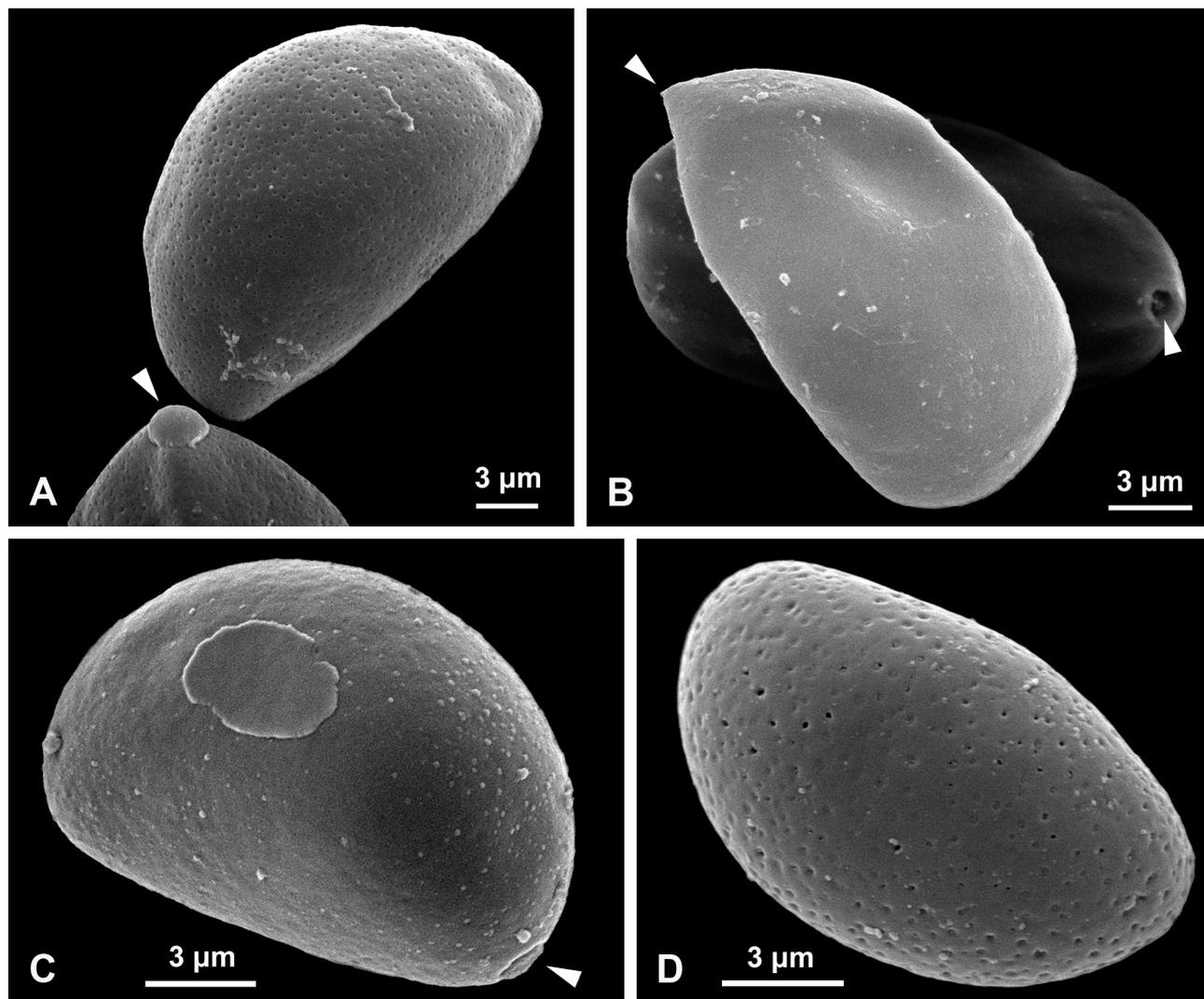
### Глава 5. Семейство *Thismiaceae*

Из пяти родов *Thismiaceae* в Восточном Индокитае известен только род *Thismia*, включающий большую часть видов семейства. Скудность и противоречивость сведений о данном роде, важных для принятия таксономических решений, привели к необходимости проведения комплексного исследования.

**Палинологическое исследование азиатских *Thismia*.** Внешнее строение пыльцевых зерен изучено на выборке из 16 образцов, относящихся к девяти азиатским видам (рис. 1). Пыльцевые зерна всех изученных образцов плосковыпуклые, вытянутые параллельно плоской стороне, однопоровые, пора расположена на острой оконечности зерна. Изученные виды различаются размером пыльцы и строением спородермы. Образцы подразделяются по типу спородермы следующим образом: спородерма псилатная (гладкая), имеющая наноперфорации (диаметром менее 0,1 мкм) и имеющая микроперфорации (диаметром до 0,4–0,5 мкм). Хотя в основном строение спородермы является видоспецифичным, два образца *T. javanica* резко различаются по этому признаку: у одного спородерма гладкая, в то время как у другого – с отчетливыми микроперфорациями. В совокупности с данными о морфологии цветка строение спородермы говорит об отсутствии четких межвидовых границ в видовом комплексе *T. javanica*.

Собранный в ходе экспедиционных работ и доставленный в лабораторные условия живой материал *T. mucronata* и *T. puberula* позволил применить фиксацию цветков, сохраняющую внутриклеточное строение. Показано, что пыльца имеет вне апертурные эутектатно-колумеллятную экзину и однородную интину; в области апертурной эктэксина тоньше, но непрерывно присутствует по всей площади, а интина двухслойная и значительно утолщена (рис. 2). При этом среди материала *T. mucronata* были выявлены недоразвитые бутоны с пыльцой на стадии тетрады. Благодаря этому установлено, что для азиатских *Thismia* характерны квадратные тетрады микроспор. Микроспоры ориентированы в тетраде таким образом, что их плоские стороны обращены к центру тетрады; плоская сторона представляет собой проксимальное полушарие, а выпуклая сторона – дистальное полушарие, при этом экваториальная плоскость проходит через границу между сторонами. Следовательно, апертюра занимает экваториальное положение. Пыльца с экваториальным положением единственной апертурой – палинологический тип, впервые обнаруженный в данной работе и неизвестный ранее ни для каких семенных растений. Помимо *Thismia*,

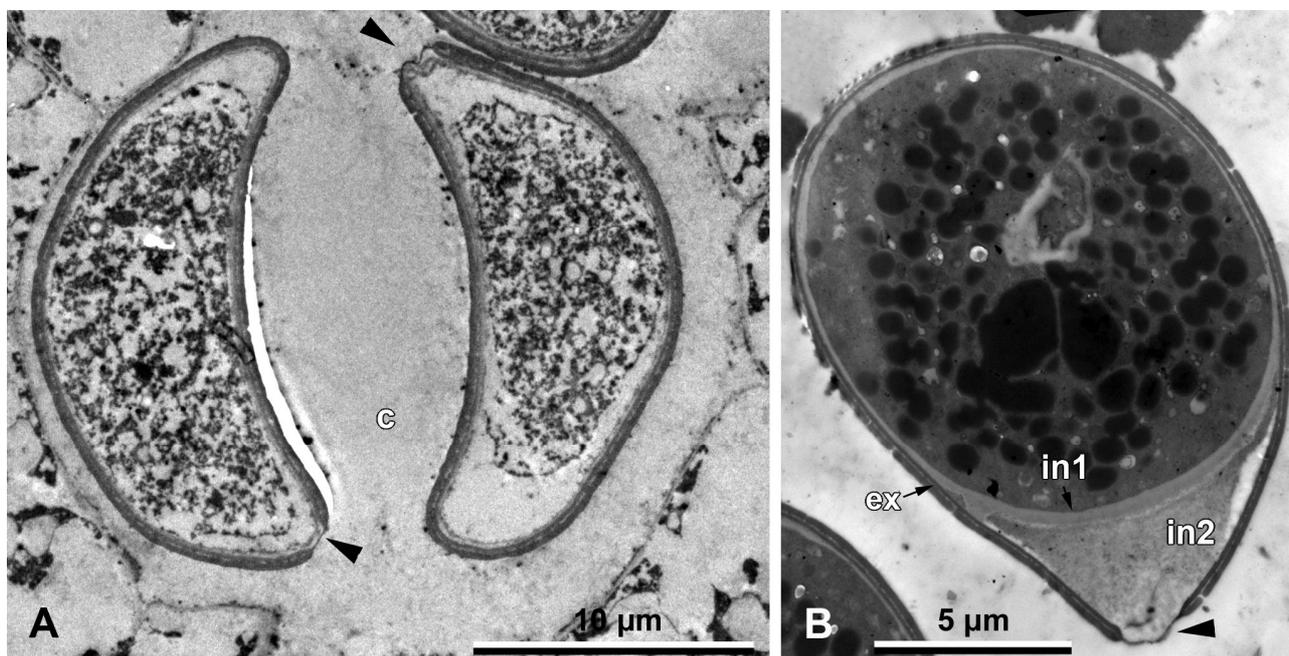
пыльца такого типа имеется у *Burmannia longifolia* (Burmanniaceae), что установлено в данной работе при изучении опубликованного ранее изображения (Caddick et al., 1998: fig. 5).



**Рис. 1.** Пыльцевые зерна *Thismia* (СЭМ). **А.** *T. angustimitra* (с мелкими перфорациями). **В.** *T. brunneomitroides* (с гладкой поверхностью). **С, Д.** Два разных образца *T. javanica* (С с гладкой поверхностью и Д с крупными перфорациями). Стрелка-указатель означает апертуру.

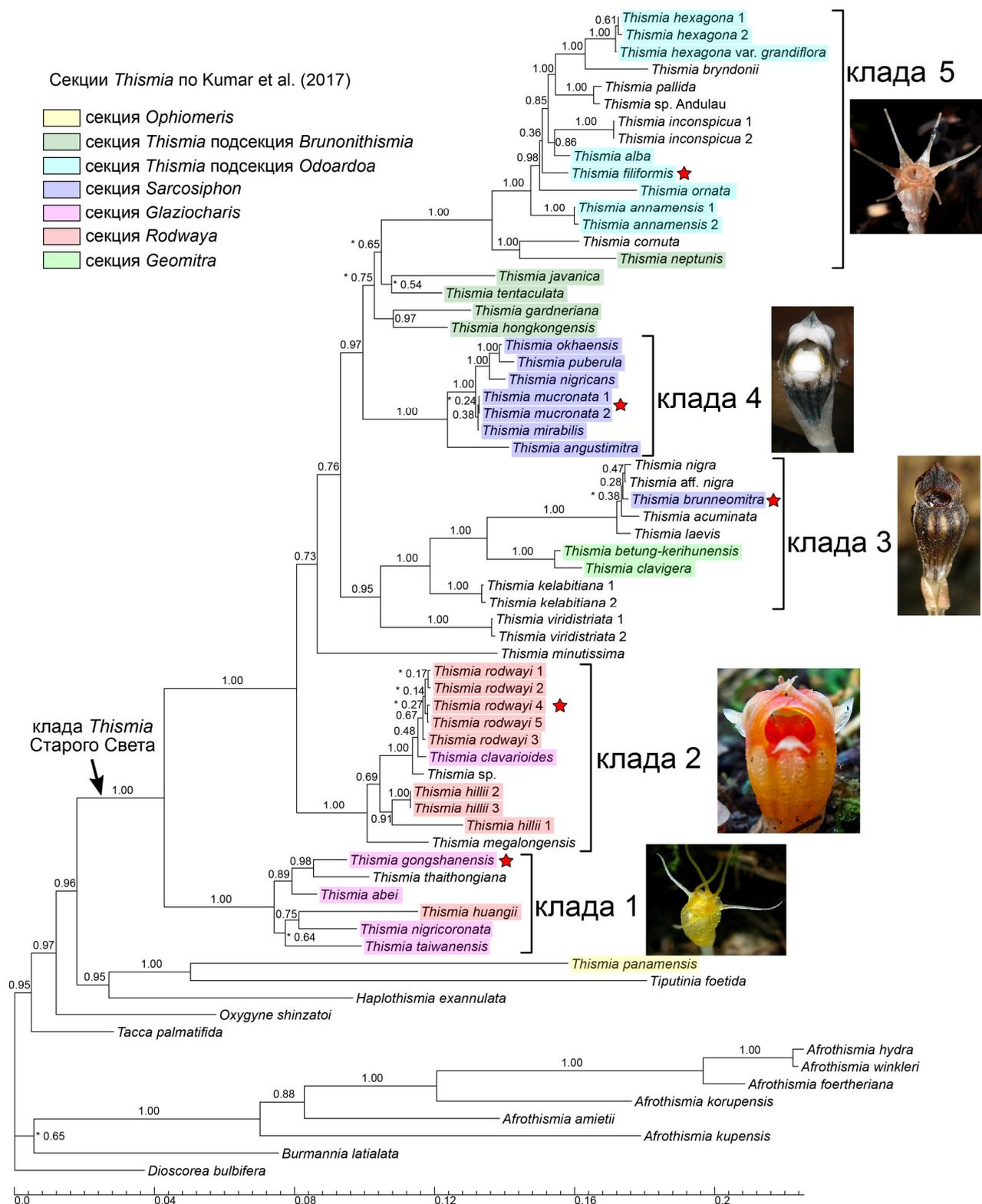
Важным результатом палинологического исследования является обнаружение у *Thismia* комплекса признаков, говорящих об отсутствии участия животных в процессе переноса пыльцы. К нему относится малый размер пыльцы, очень малый размер апертуры, слабо функционирующий гармогатный механизм, отсутствие скульптуры спородермы и полленкита. Этот результат противоречит явному энтомофильному синдрому, демонстрируемому цветками *Thismia*, а также данным прямых наблюдений за их взаимодействием с насекомыми. По всей видимости, для

этого рода характерна смешанная стратегия самоопыления и перекрестного опыления.



**Рис. 2.** Срезы пыльцевых зерен *Thismia mucronata* (ТЭМ). **А.** Микроспорогенез на стадии поздней тетрады. Апертуры находятся в экваториальном положении. **В.** Зрелая пыльца, общий вид. Стрелка-указатель означает апертуру; с: каллозная стенка; ex: эктэкзина; in: интина; in1: эндинтина; in2: эктинтина.

**Молекулярно-филогенетическое исследование рода *Thismia* в мировом объеме.** Всего в выборку вошло 42 вида рода, с фокусом на виды, произрастающие в Юго-Восточной Азии. Получены новые данные о последовательностях ДНК для 28 образцов, относящихся к 25 видам (из них для 20 видов – впервые). Результаты исследования (рис. 3) подтвердили полифилетичность рода, поскольку его неотропические виды (представленные в работе одним образцом) являются отдаленно родственными видам Старого Света, которые формируют кладу с высокими уровнями поддержки. В кладе *Thismia* Старого Света идентифицировано пять хорошо поддержанных основных клад, которые обладают достаточно компактными ареалами – иными словами, географические данные согласуются с филогенетическими. Филогенетические реконструкции свидетельствуют в пользу неудовлетворительности существующей таксономической системы *Thismia* (Kumar et al., 2017) и демонстрируют полифилетичность большинства принятых в ней секций. Полученные данные подтверждают идею о том, что многие из недавно описанных видов рода были достаточно искусственно помещены в существующие секции различными авторами, в том числе Kumar et al. (2017).

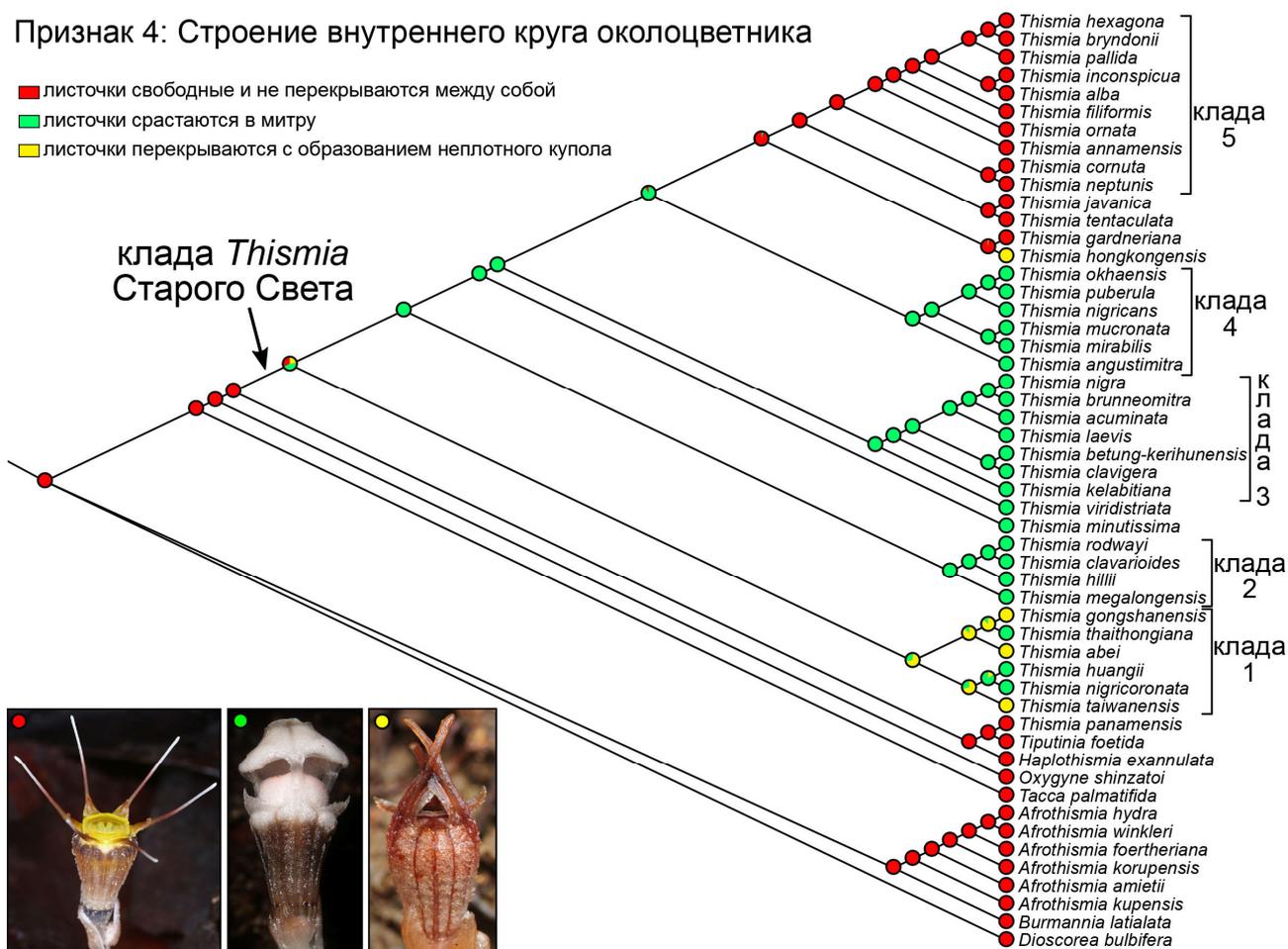


**Рис. 3.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thimiaceae, построенное методом Байеса по комбинированному набору участков ITS+18S+atp1. Числа напротив ветвей означают апостериорные вероятности (PP); звездочки перед числами означают клады, не поддержанные в анализе методом максимального правдоподобия. Виды, отмеченные красными звездами, проиллюстрированы фотографиями.

**Реконструкция эволюции морфологических признаков.** Для данного анализа было отобрано 13 признаков, некоторые которых традиционно считались таксономически важными (в частности, использовались для разграничения внутривидовых таксонов *Thismia*), а другие предложены в данной работе как имеющая потенциальную ценность впервые. В набор вошли следующие признаки: (1) строение подземной части растения, (2) тип симметрии цветка, (3) наличие трансверсальных переключин на внутренней поверхности гипантия, (4) строение внутреннего круга околоцветника, (5) наличие ямок на поверхности митры, (6) наличие придатков внутренних листочков околоцветника, (7) наличие придатков наружных листочков околоцветника, (8) наличие срастания между придатками митры, расположенными в ее центре, (9) число тычинок в цветке, (10) наличие срастания между связниками тычинок, (11) наличие межтычиночных железок, (12) наличие крыловидных придатков связника, (13) строение спородермы. Для значительной части признаков разработана оригинальная система кодирования (то есть разбиения их разнообразия в рассматриваемой выборке видов на дискретные состояния), базирующаяся на результатах детального изучения морфологии. Так, обнаружено, что для признака 4 недостаточно двух общепринятых вариантов строения – «листочки свободные» и «листочки, объединенные в митру», поскольку некоторые виды обладают подобной митре структурой, отличающейся от типичной митры отсутствием срастания между листочками. Соответственно, сформулировано три состояния этого признака: «листочки свободные и не перекрываются между собой», «листочки срастаются в митру», «листочки перекрываются с образованием неплотного купола».

Эволюция большинства изученных признаков имеет в пределах клады *Thismia* Старого Света высокую степень гомопластичности. Большинство эволюционных изменений представляет собой накопление таких состояний, которые усложняют структуру цветка. К ним относятся: возникновение зигоморфии цветка (3 раза), возникновение трансверсальных переключин внутри гипантия (но несколько раз), возникновение митры или неплотного купола (около 6 трансформаций; но также реверсия к свободным внутренним листочкам околоцветника в большой группе, содержащей кладу 5; рис. 4) и возникновение придатков наружных листочков околоцветника (4 раза). Утрата структур наблюдается значительно реже, она отмечена для придатков внутренних листочков околоцветника (4 раза). Лишь два признака демонстрируют негомопластичную эволюцию в пределах данной клады: это наличие межтычиночных железок и наличие крыловидных придатков связника (рис. 5). Эти структуры возникли у *Thismia* Старого Света единожды, причем одновременно друг с другом.

#### Признак 4: Строение внутреннего круга околоцветника



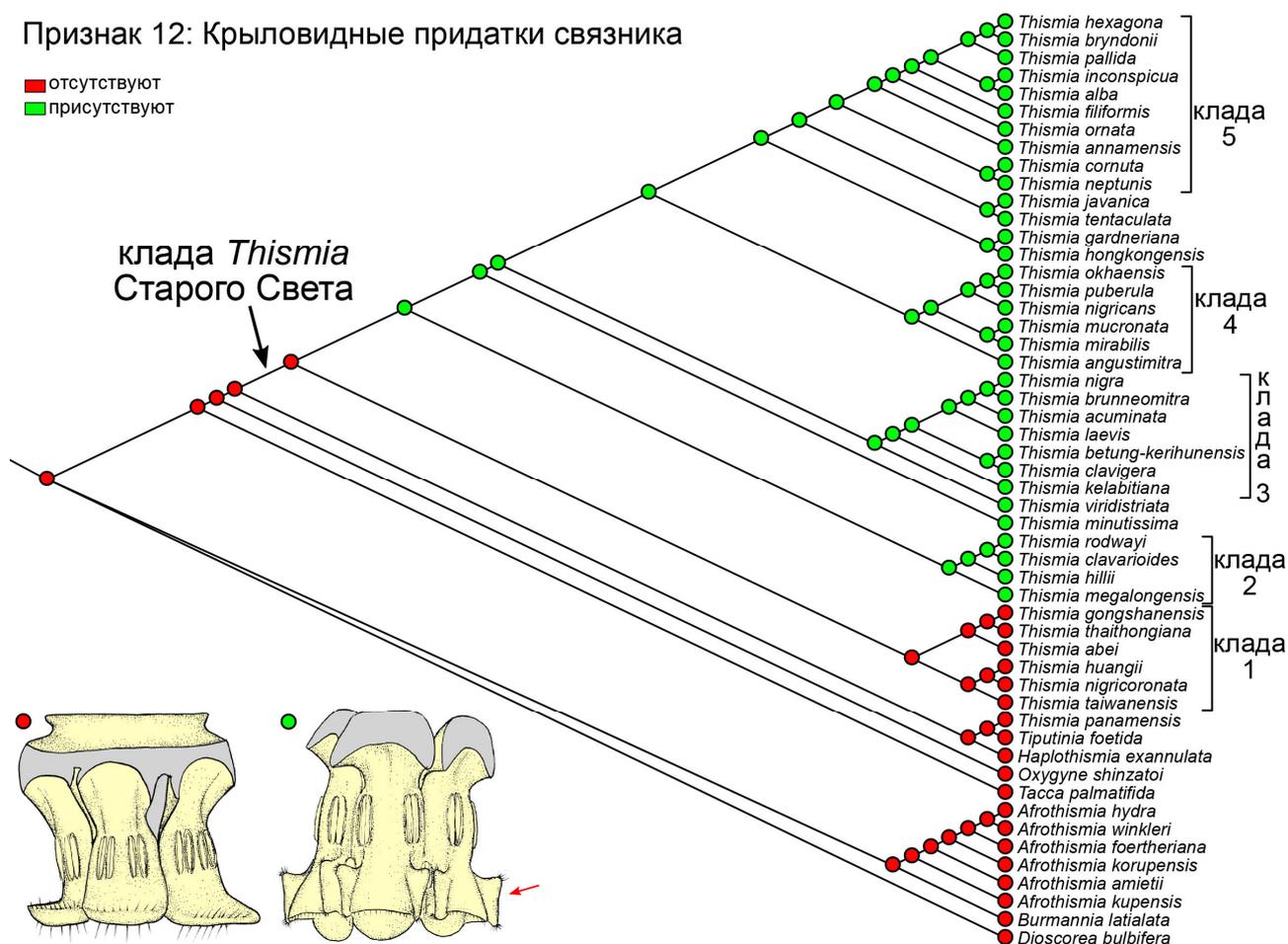
**Рис. 4.** Реконструкция предковых состояний методом максимального правдоподобия в программе MESQUITE. Вероятности состояний признаков нанесены на Байесовское дерево. Признак 4 – Строение внутреннего круга околоцветника.

**Система рода *Thismia*.** Неотропические виды *Thismia* заслуживают, по всей видимости, статуса отдельного рода. Для составления уникальных морфологических описаний пяти выявленных клад *Thismia* Старого Света в работе предложен набор из четырех структурных признаков: строение подземной части, строение внутреннего круга околоцветника, наличие придатков внутренних листочков околоцветника, наличие придатков тычинок. В качестве дополнительного признака предлагается использовать наличие трансверсальных перекладин на внутренней поверхности гипантия. Предложено новое подразделение *Thismia* Старого Света на секции, основанное на результатах филогенетического анализа. Оно включает четыре секции в измененных (по отношению к системе Kumar et al., 2017) объемах, а также одну секцию, намеченную к описанию как новую.

**Thismiaceae в Восточном Индокитае.** Согласно проведенной таксономической ревизии, семейство Thismiaceae представлено во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе одним родом (*Thismia*) и восемью видами. Два вида – *T. mucronata*

## Признак 12: Крыловидные придатки связника

■ отсутствуют  
■ присутствуют



**Рис. 5.** Реконструкция предковых состояний методом максимального правдоподобия в программе MESQUITE. Вероятности состояний признаков нанесены на Байесовское дерево. Признак 12 – Крыловидные придатки связника.

и *T. puberula* – описаны в рамках данной работы как новые для науки. Эти виды являются представителями клады 4 (согласно проведенному филогенетическому анализу), которая не соответствует ни одному из существующих внутривидовых таксонов *Thismia*. Для помещения видов этой клады в формальную систему предложена к описанию секция *Mirabilis*, nom. prov. Затем, наличие *T. javanica* в Восточном Индокитае впервые подтверждено на основе идентификации образцов. Продемонстрировано широкое распространение *T. annamensis*, известного ранее только по типовому образцу, в горных районах южного Вьетнама. Выявлены очаги разнообразия *Thismia* в Восточном Индокитае: вьетнамские заповедник Хонба и национальный парк Чуянгсин.

### Глава 6. Семейство Triuridaceae

Из девяти родов Triuridaceae в Восточном Индокитае известен только род *Sciaphila* – самый крупный в семействе. Инвентаризация этого рода как на изученной территории, так и в мировом объеме осложнена недостаточной изученностью

строения цветков многих его видов, в частности – невозможность построения диаграмм цветков. Кроме того, открытым является вопрос о таксономическом статусе рода *Seychellaria*: согласно молекулярно-филогенетической реконструкции Mennes et al. (2013), основанной на ограниченной выборке, *Sciaphila* является парафилетическим по отношению к *Seychellaria*. В работе Christenhusz et al. (2018) предложено формальное включение *Seychellaria* в род *Sciaphila*.

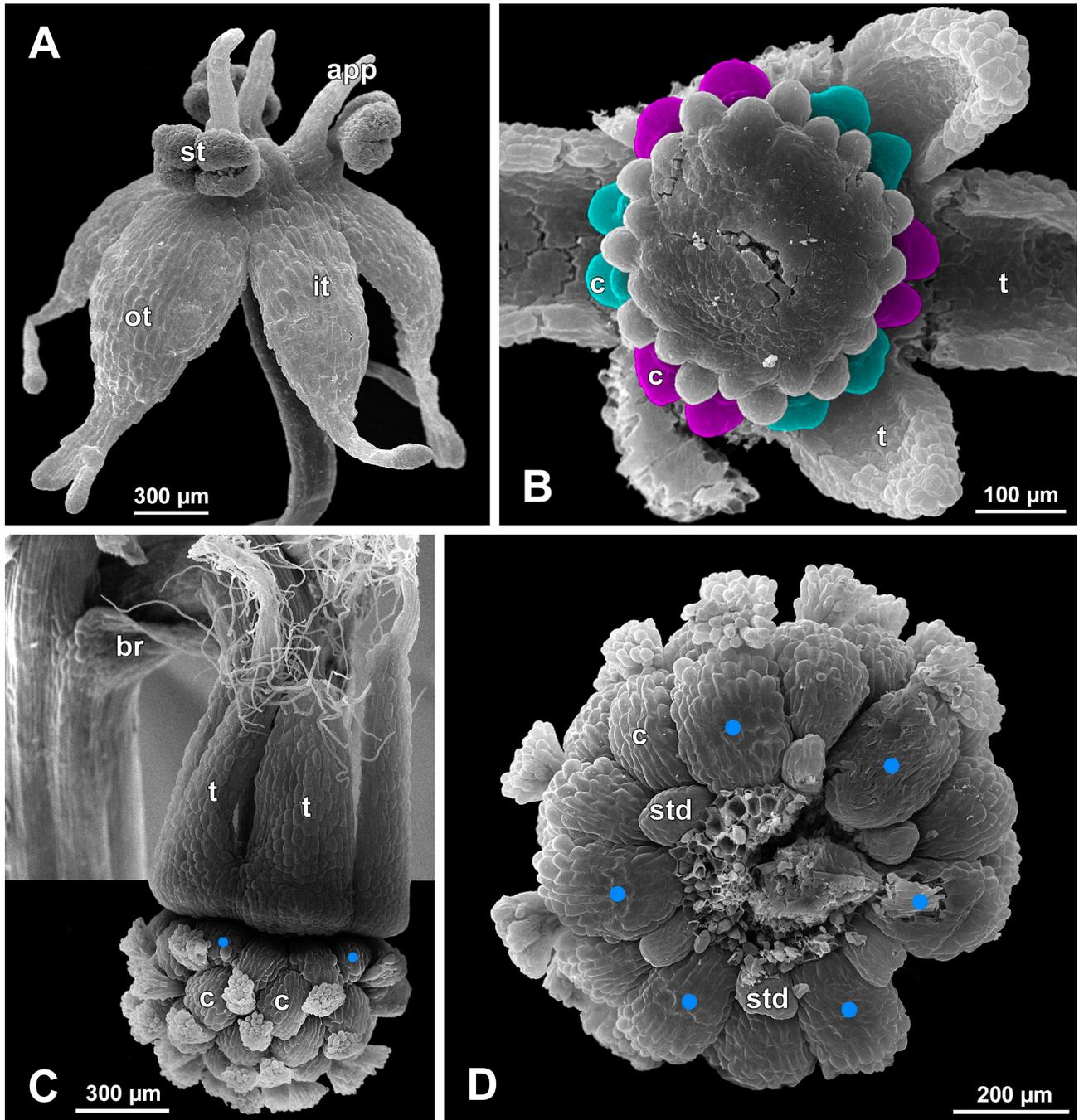
**Морфология цветков *Sciaphila*.** Изучен собранный автором материал по четырем азиатским видам *Sciaphila*: *S. arfakiana*, *S. densiflora*, *S. nana* и *S. stellata*; для каждого вида составлено подробное описание строения мужских и женских цветков.

Обнаружено, что нитевидные придатки тычинок (имеющиеся у *S. arfakiana* и части образцов *S. nana*) отходят от тычиночных нитей вблизи их оснований (рис. 6А). Это позволило опровергнуть существующие ранее интерпретации этих структур как дистальных частей тычиночных нитей либо расширений/придатков связника.

На примере *S. stellata* показано, что у видов *Sciaphila*, имеющих 2-лопастные пыльники, число гнезд пыльников (то есть микроспорангиев) невозможно с уверенностью установить на основании внешней формы. Все исследованные мужские цветки *S. stellata* обладают 2-лопастными (точнее, 2-створчатými) пыльниками, внешне сильно напоминающими 2-гнездные пыльники, в том числе закрытом и вскрывшемся состоянии. Исследование внутреннего строения пыльника выявило наличие четырех гнезд. Весьма вероятно, что у *Sciaphila* двухгнездные пыльники полностью отсутствуют, а сообщения о наличии таких пыльников в роде являются неправильной интерпретацией их формы.

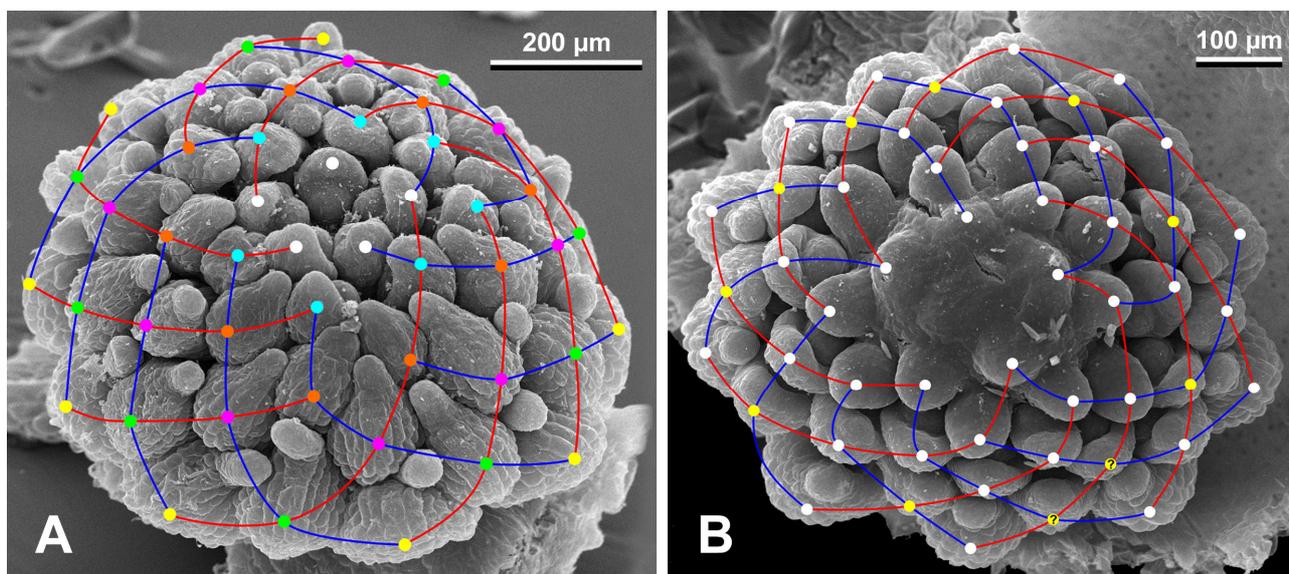
В женских цветках *S. densiflora*, ранее считавшихся морфологически строго однополыми, обнаружены стаминодии (рис. 6С,D), что делает эти цветки морфологически обоеполыми (и однополыми лишь функционально). Стаминодии имеют очень небольшой размер (намного мельче плодолистиков) и полностью скрыты между гинецеем и трубкой околоцветника в интактном цветке. Они имеют неправильную форму от эллиптической до прямоугольной. В цветке имеется шесть или семь стаминодиев; в первом случае они расположены на радиусах листочков околоцветника.

Установлен характерный для *Sciaphila* тип расположения плодолистиков в гинецее. Имеющийся материал *S. arfakiana* позволил изучить гинецей на стадии развития самых наружных плодолистиков (закладывающимися первыми). У этого вида обнаружена тенденция к наличию двух плодолистиков в секторе каждого из шести листочков околоцветника (рис. 6В). Такое строение интерпретировано как наличие внешнего круга гинецея, включающего 12 плодолистиков. У *S. densiflora* – единственного изученного вида со стаминодиями в женских цветках – самые



**Рис. 6.** Цветки *Sciaphila* (СЭМ). **A.** *S. arfakiana*, цветущий мужской цветок. **B.** *S. arfakiana*, женский цветок, развитие гинецея. **C, D.** *S. densiflora*, цветущий женский цветок (синие кружки означают наружные плодолистики; на D отделенный от околоцветника гинецей со стаминодиями). app: придаток тычинки; br: брактя; c: плодолистик; it: внутренний листочек околоцветника; ot: наружный листочек околоцветника; st, тычинка; std: стаминодий; t, листочек околоцветника.

наружные плодолистики чередуются со стаминодиями (рис. 6D), что интерпретировано как наличие внешнего круга гинецея, включающего шесть плодолистиков. Сделано предположение о том, что стаминодии у этого вида играют важную роль в передаче позиционной информации от околоцветника к гинецею. Для *S. nana* получены изображения гинецеев трех цветков на такой стадии развития, при которой все плодолистики являются заложившимися, но еще не загораживают друг друга. Филлотаксис этих гинецеев изучен методом выявления контактных парастих, по одному набору в каждом из двух направлений. В одном из цветков выявлено девять правых и девять левых парастих (рис. 7A), что соответствует круговому расположению с девятью плодолистиками в каждом круге. Во втором цветке проведено десять парастих в одном направлении и одиннадцать в другом (рис. 7B). В соответствии с неравным числом правых и левых парастих круги плодолистиков в этом гинецее визуально не выявляются, однако такой результат можно рассматривать как круговую систему с нецелой мерностью, а именно мерностью 10,5 в нескольких базальных кругах. В третьем цветке парастихи практически не удалось обнаружить, то есть расположение плодолистиков является достаточно хаотичным. Примечательно, что ни один из этих цветков не имеет гинецея с правым и левым наборами парастих, отличающимися более чем на одну парастиху. В целом, изученные примеры показывают, что разнообразие филлотаксиса плодолистиков в роде *Sciaphila* представляет собой результат баланса между круговым и неправильным (хаотичным) расположением; какие-либо признаки спирального расположения в изученном материале отсутствуют.



**Рис. 7.** Гинецеи *Sciaphila nana* с проведенными парастихами (СЭМ). **А.** Кружки разных цветов означают круги плодолистиков. **В.** желтые кружки иллюстрируют попытку выявить круг плодолистиков; такой «круг» продолжается в следующий, что соответствует представлениям о нецелой мерности.

**Род *Seychellaria* в связи с проблемой объема рода *Sciaphila*.** Для уточнения морфологии *Seychellaria* использованы данные по новому для науки виду *S. barbata*, собранному автором в ходе экспедиции на Мадагаскар. Кроме того, проведен сравнительный анализ с привлечением образцов *S. africana*, *S. madagascariensis* и *S. thomassetii* (включая типовые), хранящихся в мировых гербариях. Показано, что род состоит из четырех известных на данный момент видов; составлена сводная таблица межвидовых отличий для всех видов рода и диагностический ключ для всех видов *Seychellaria*.

Морфологические и географические данные указывают на существенные различия между *Sciaphila* и *Seychellaria*: (1) Стаминодии в мужских цветках: имеются у всех видов *Seychellaria* и неизвестны у *Sciaphila*. (2) У трех из четырех видов *Seychellaria* имеются брактеолы, при этом у двух из этих видов зарегистрировано развитие цветков в пазухах брактеол (соцветие – тирс). У *Sciaphila* брактеолы неизвестны, и соцветие – кисть (как и у видов *Seychellaria* с неветвящимся соцветием). В связи с наличием брактеол у *Seychellaria*, в отличие от *Sciaphila*, варьирует ориентация цветка по отношению к кроющей чешуе. (3) *Seychellaria* известен на островах западной части Индийского океана (Мадагаскар, Коморы, Сейшелы), а также на прилегающей к этому району части Африканского материка (в Танзании), в то время как *Sciaphila* произрастает в тропиках Западной Африки, Азии и Нового Света. Таким образом, эти роды распространены аллопатрично. В то же время, в работе показана неизвестная ранее внутривидовая вариабельность следующих признаков, что значительно снижает их потенциальную таксономическую ценность: (1) Опушение околоцветника демонстрирует межвидовую вариабельность как у *Sciaphila*, так и у *Seychellaria*. В каждом из родов имеются виды с так называемыми боролатыми верхушками листочков околоцветника (как минимум у мужских цветков). (2) Расположение плодолистиков является вариабельным на внутривидовом уровне; принципиальная организация гинецея *Sciaphila* и *Seychellaria* является, по всей видимости, сходной. Сделано заключение о целесообразности трактовки *Seychellaria* как самостоятельного рода, независимого от *Sciaphila*.

**Triuridaceae в Восточном Индокитае.** Согласно проведенной таксономической ревизии, семейство Triuridaceae представлено во Вьетнаме одним родом (*Sciaphila*) и пятью видами; в Камбодже и Лаосе это семейство неизвестно. Продемонстрировано не отмеченное ранее сходство *S. arcuata* с *S. densiflora*; при изучении типового материала *S. arcuata* обнаружены отличия, показывающие самостоятельность этих видов. *Sciaphila densiflora* впервые приводится для Вьетнама и всей континентальной Азии. Обнаружение стаминодиев в женских цветках *S. densiflora* раскрыло его ближайшее сходство с *S. tenella* (неизвестном в Восточном

Индокитае) и поставило вопрос о том, действительно ли они представляют собой два различных вида. Показано наличие среди вьетнамских образцов *S. nana* двух дискретных морфотипов, отличающихся друг от друга формой утолщений на верхушках внутренних листочков околоцветника в мужских цветках, наличием или отсутствием придатков тычинок и длиной цветоножек.

### Глава 7. Семейство Orchidaceae

Получены новые данные о разнообразии четырех родов семейства в Восточном Индокитае; пересмотрены и обобщены представления об их географическом распространении и таксономическом подразделении.

**Род *Cephalanthera*.** *Cephalanthera* включает как фотосинтезирующие, так и микогетеротрофные виды, при этом только два вида (оба – микогетеротрофные) известны в тропических широтах. Один из них – *C. ericiflora* – известен по единственному образцу из северного Лаоса. Второй, *C. exigua*, также был описан из Лаоса, и впоследствии был обнаружен в Таиланде. В данной работе обнаружена популяция *C. exigua* в южном Вьетнаме, что явилось четвертым известным местонахождением вида, находящимся в 950 км от ближайшего ранее известного и коренным образом меняющим представление об ареале вида. Обнаружена варибельность *C. exigua* по размеру медианной лопасти эпихилия губы между известными образцами, предложена гипотеза о ее возможных ее причинах.

**Род *Didymoplexiella*.** *Didymoplexiella* – полностью микогетеротрофный род, включающий восемь или девять видов. В данной работе проанализированы морфологические границы видов, указанных ранее для Восточного Индокитая и сопредельных территорий, и показано, что таксономия рода в материковой Азии основана почти исключительно на признаках губы цветка, а именно – на форме ее боковых лопастей и строении края лопастей. По результатам анализа пересмотрена видовая принадлежность значительной части известных ранее образцов, что в совокупности с собранным автором материалом позволило провести ревизию рода в Восточном Индокитае. Показано, что на данной территории произрастают три вида рода; *D. trichechus* исключен из известной флоры Вьетнама, Камбоджи и Лаоса. *Didymoplexiella laosensis* впервые выявлен для флоры Вьетнама, а также обнаружено широкое распространение этого вида в Лаосе. *Didymoplexiella ornata*, напротив, встречается в Восточном Индокитае очень редко; в частности, вопреки существовавшим ранее представлениям, мы показали, что этого вида нет среди накопленных коллекций по флоре Лаоса. Третий вид, *D. siamensis*, является наиболее широко распространенным на изученной территории.

**Род *Didymoplexis*.** *Didymoplexis* – полностью микогетеротрофный род, включающий около 20 видов. На основании изучения собранного автором материала

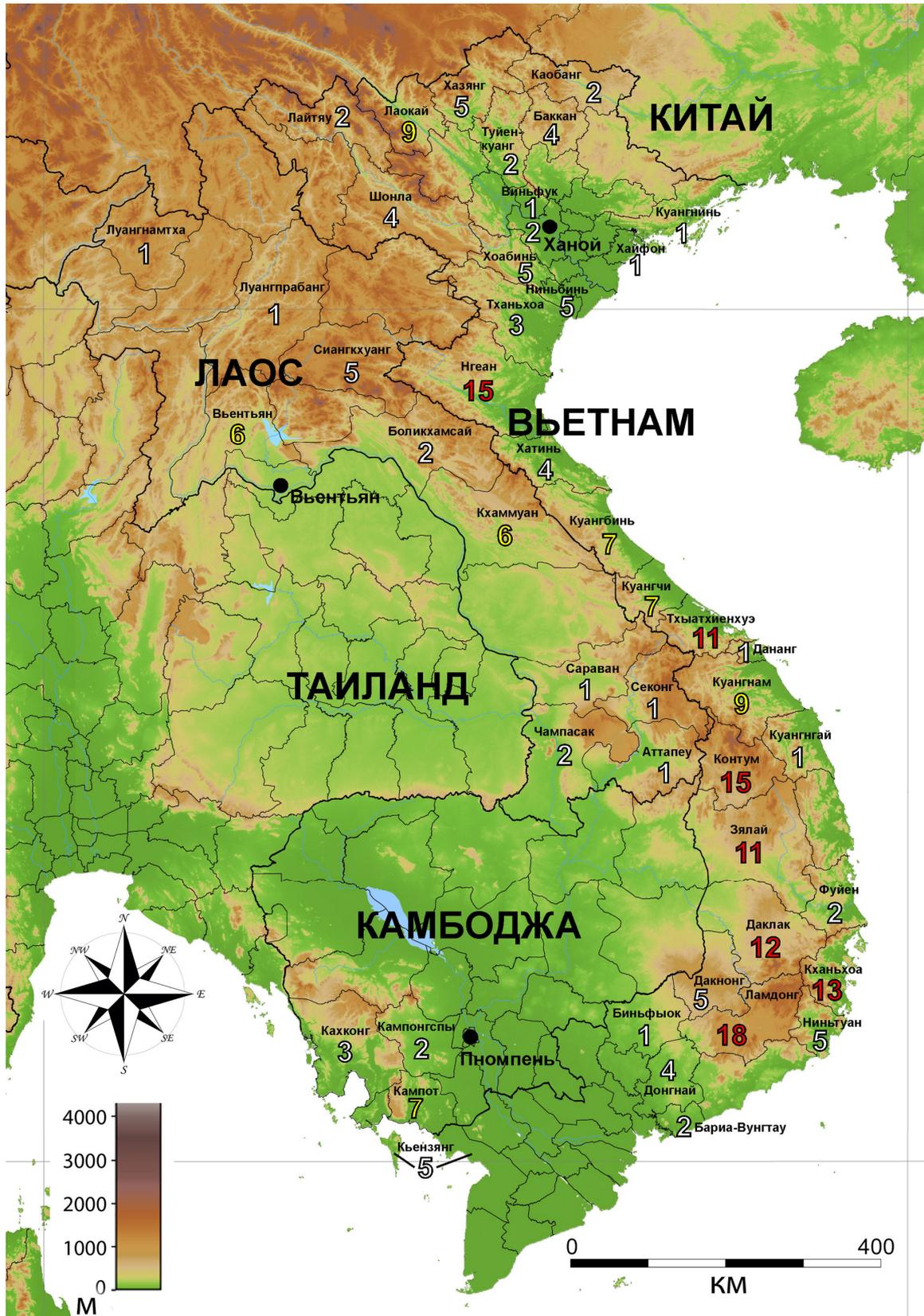
из Вьетнама описано два новых для науки вида: *D. gibbosa* и *D. holochelia*. Показано, что Вьетнам (как и Восточный Индокитай в целом) населен пятью видами рода, что делает эту страну одной из самых богатых видами *Didymoplexis* стран мира.

**Род *Vietorchis*.** Род *Vietorchis* является эндемиком Вьетнама. В ходе работы проведена полная ревизия этого рода, которая показала наличие в его составе трех видов. Один из них, *V. furcata*, описан на основании собранного автором материала как новый для науки, причем обнаружено его наличие в трех горных провинциях южного Вьетнама. Показана несостоятельность предложенного ранее объединения *Vietorchis* с родом *Silvorchis*.

### **Глава 8. Разнообразие и географическое распространение микогетеротрофных растений в Восточном Индокитае**

Обобщены сведения о видовом разнообразии микогетеротрофных покрытосеменных в Восточном Индокитае. Микогетеротрофы, относящиеся к другим группам высших растений, на этой территории не встречаются. Составлен список видов микогетеротрофных покрытосеменных во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе и приведено их распространение с точностью до административных провинций. Для видов, не охваченных в Главах 3–7, распространение подтверждено цитированием литературных источников и оригинальными находками. Во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе известно 76 видов микогетеротрофных покрытосеменных, относящихся к восьми семействам. Микогетеротрофы зарегистрированы в 34 из 63 провинций Вьетнама, в трех из 24 провинций Камбоджи и в 10 из 17 провинций Лаоса (рис. 8).

**Восточный Индокитай как один из важнейших центров разнообразия микогетеротрофов.** По данным Merckx et al. (2013b), Юго-Восточная Азия лидирует среди тропических регионов мира по разнообразию микогетеротрофных покрытосеменных и населена 169 видами. Даже если принять число известных в Юго-Восточной Азии видов приближающимся к 250 (как наиболее оптимистичная оценка прироста за последние десять лет, основанная на темпах появления новых находок), то окажется, что выявленные в данной работе 76 видов, произрастающие в Восточном Индокитае, составляют более **30%** видов данного региона (Таблица 1). При этом суммарная площадь Вьетнама, Камбоджи и Лаоса составляет лишь **17%** от общей площади суши Юго-Восточной Азии. Аналогичным образом, территория Вьетнама составляет **7%** от территории Юго-Восточной Азии и населена более чем **28%**-ми видов микогетеротрофных покрытосеменных региона. Имеющиеся в литературе сведения позволяют оценить разнообразие микогетеротрофных покрытосеменных Вьетнама и Юго-Восточной Азии относительно общего разнообразия покрытосеменных этих территорий. Флора покрытосеменных Вьетнама составляет примерно 21% от таковой Юго-Восточной Азии в целом, то есть значительно меньше,



**Рис. 8.** Видовое разнообразие микогетеротрофных покрытосеменных в провинциях Вьетнама, Камбоджи и Лаоса. Белый: 1–5 видов, желтый: 6–10 видов, красный: 11 и более видов.

чем флора микогетеротрофов (28%, см. выше). Наконец, показательным представляется сравнение долей микогетеротрофов среди покрытосеменных для этих территорий: **0,67%** для Вьетнама и **0,5%** для Юго-Восточной Азии. Сравнение этих долей демонстрирует наличие среди тропических азиатских микогетеротрофов значительного числа видов с широкими ареалами, поскольку разница между этими показателями меньше, чем разница в разнообразии микогетеротрофов на единицу площади (0,21 видов на 1 тыс. км<sup>2</sup> во Вьетнаме и 0,06 видов на 1 тыс. км<sup>2</sup> в Юго-Восточной Азии). Полученные данные свидетельствуют в пользу более высокого разнообразия микогетеротрофов во Вьетнаме, чем в Юго-Восточной Азии в целом (особенно если учесть, что данные по разнообразию покрытосеменных во Вьетнаме включают, согласно Middleton et al., 2019, несколько сотен интродуцированных видов и множество потенциальных синонимов, а в качестве разнообразия микогетеротрофов в Юго-Восточной Азии использована наша оптимистичная оценка). Выявленное в данной работе разнообразие микогетеротрофных покрытосеменных в Восточном Индокитае, и в особенности на территории Вьетнама, является примечательно высоким в сравнении с разнообразием, зарегистрированным для тропических регионов земного шара в целом.

**Таблица 1.** Статистические данные для территорий Юго-Восточной Азии.

	Вьетнам	Камбоджа	Лаос	Восточный Индокитай	Юго-Восточная Азия
Число видов микогетеротрофных покрытосеменных	69	12	25	76	250 (наша оптимистичная оценка)
Число видов покрытосеменных	10267 (Luddam et al., 2023)	3779 (Cho et al., 2016)	5030 (Jin et al., 2016)	?	50000 (оценка Middleton et al., 2019)
Доля микогетеротрофных видов среди всех покрытосеменных	0,67%	0,32%	0,5%	?	0,5%
Число видов микогетеротрофных покрытосеменных относительно такового Ю.-В. Азии	28%	5%	10%	30%	100%
Число видов покрытосеменных относительно такового Ю.-В. Азии	21%	8%	10%	?	100%
Площадь суши, тыс. км <sup>2</sup>	331	181	237	750	4494
Площадь суши относительно таковой Ю.-В. Азии	7%	4%	5%	17%	100%
Число видов микогетеротрофных покрытосеменных на 1 тыс. км <sup>2</sup>	0,21	0,07	0,11	0,10	0,06
Число видов покрытосеменных на 1 тыс. км <sup>2</sup>	31	21	21	?	11

**Возможные причины неравномерного известного разнообразия микогетеротрофов.** Полученные данные демонстрируют резко неравномерное распространение микогетеротрофов на изученной территории (Рис. 8). В частности, впервые выявлены очаги разнообразия (hotspots) микогетеротрофов в пределах Восточного Индокитая: это вьетнамские провинции Ламдонг, Контум и Нгеан. Для них насчитывается по 15 и более видов, что сравнимо с крупнейшими известными мировыми очагами. Одновременно с этим, для многих провинций выявлено нулевое или крайне низкое разнообразие. Для значительной части этих провинций такой результат не находит удовлетворительного объяснения, поскольку как их растительность (равнинные и горные тропические дождевые леса), так и контрастно высокое разнообразие в сопредельных провинциях предсказывают наличие значительного числа микогетеротрофных видов. В работе обосновывается вывод о том, что известное видовое разнообразие микогетеротрофов отражает, в первую очередь, степень общей флористической изученности стран и провинций Восточного Индокитая. Другими словами, имеющийся уровень их инвентаризации недостаточно высокий для анализа этого разнообразия в связи с природными факторами. В частности, известно, что изученность флоры Вьетнама примерно втрое-вчетверо выше, чем изученность флор Камбоджи и Лаоса (Newman et al., 2007; Middleton et al., 2019; на основании плотности образцов в мировых коллекциях); полученные данные по микогетеротрофам в общих чертах вписываются в это соотношение. Выявленное разнообразие на уровне провинций говорит о том, что не только в Камбодже и Лаосе, но и во Вьетнаме инвентаризация микогетеротрофных растений далека от завершения. Косвенным подтверждением этого вывода является четко прослеживаемая тенденция тропических микогетеротрофных видов (в целом встречающихся редко) к совместному произрастанию по несколько видов на небольшой территории. Отчасти эта тенденция может являться артефактом, связанным с методикой поисков таких растений, включающей тщательное обследование территории после обнаружение первого экземпляра.

## **Глава 9. Особенности биологии микогетеротрофных покрытосеменных**

**Неравномерная встречаемость микогетеротрофов среди однодольных и двудольных.** Анализ имеющихся в литературе статистических данных позволяет провести оценки относительного содержания микогетеротрофных растений в основных группах покрытосеменных: такие виды неизвестны среди базальных покрытосеменных, составляют 0,63% среди однодольных и 0,02% среди высших двудольных. Такое неравномерное распределение отчасти связано с обширной эволюционной радиацией некоторых микогетеротрофных линий однодольных, однако в значительной степени оно обусловлено различием в частоте возникновения микогетеротрофности: микогетеротрофность возникала около 43 раз у однодольных и

около семи раз – у высших двудольных (Merckx, Freudenstein, 2010). Примечательно, что эта ситуация резко контрастирует с встречаемостью голопаразитических видов: большая их часть относится к высшим двудольным, меньшая часть – к магнолиидам, а среди однодольных ни голопаразитические, ни гемипаразитические виды неизвестны (Nickrent, 2020).

Доминирование однодольных среди микогетеротрофных видов послужило отправной точкой гипотезы о том, что однодольные обладают рядом предпосылок к микогетеротрофности, связанных с жизненной формой и анатомическим строением (Imhof, 2010). В данной работе показана несостоятельность этой гипотезы. Ниже приведены признаки однодольных и критика их трактовки в качестве предпосылок к микогетеротрофности.

(1) Преимущественно (и исходно) травянистые жизненные формы, что является следствием отсутствия вторичного утолщения в стебле. Согласно Imhof (2010), поскольку при гетеротрофности органическое питание является лимитирующим фактором, отсутствие энергетических затрат на построение древесного стебля благоприятствует переходу к гетеротрофности. Однако эволюционное ограничение на появление микогетеротрофности у двудольных, связанное с этими признаками, нельзя считать обоснованным, поскольку эти признаки не явились препятствием появления голопаразитизма во многих линиях эволюции двудольных.

(2) Сохранение первичных тканей подземных органов на протяжении всей жизни растения: именно в первичной коре образуется микориза, в то время как в ходе вторичного утолщения первичная кора, как правило, сбрасывается, и связь с микосимбионтом теряется. Однако формирование вторичной структуры отнюдь не является универсальным для подземных органов двудольных, что ясно из многочисленных примеров. В эволюции как базальных покрытосеменных, так и высших двудольных корни, похожие по строению на корни однодольных, неоднократно возникали в качестве адаптации к определенным экологическим условиям (в особенности, у водных представителей).

(3) Вторично гоморизная корневая система. Такая система является более устойчивой к разнообразным повреждениям (по сравнению с аллоризной), поскольку каждый придаточный корень имеет непосредственную связь с проводящей системой стебля (Imhof 2010). Как и в предыдущем пункте, эта предпосылка опровергается в данной работе примерами двудольных с гоморизной корневой системой. Согласно М.В. Маркову с соавторами (2021), гоморизия особенно распространена среди двудольных-однолетников, и представление о сугубом доминировании аллоризии у двудольных является стереотипом, плохо отражающим реальное разнообразие их корневых систем. Более того, в диссертации приводятся доводы в пользу того, что у

*Thismia* (Thismiaceae) вся корневая система представляет собой главный корень и его ответвления, то есть корневая система строго аллоризная.

Если смотреть на проблему шире, то можно говорить о феномене неравномерной встречаемости микогетеротрофов у высших растений в целом: в частности, микогетеротрофность неизвестна среди папоротниковидных. Все известные к настоящему моменту спорофиты папоротниковидных являются фотосинтезирующими растениями, при этом для многих представителей характерно образование микоризы, в некоторых случаях сочетающееся с микогетеротрофностью гаметофитов (Smith, Read, 2008; Merckx et al., 2013a). Как в случае большинства линий эволюций двудольных, так и в случае папоротниковидных (а также некоторых крупных групп однодольных, таких как коммелиниды) микогетеротрофность, по всей видимости, не возникла не в силу каких-либо свойств этих групп, несовместимых с таким способом питания, а вследствие стохастического характера эволюции.

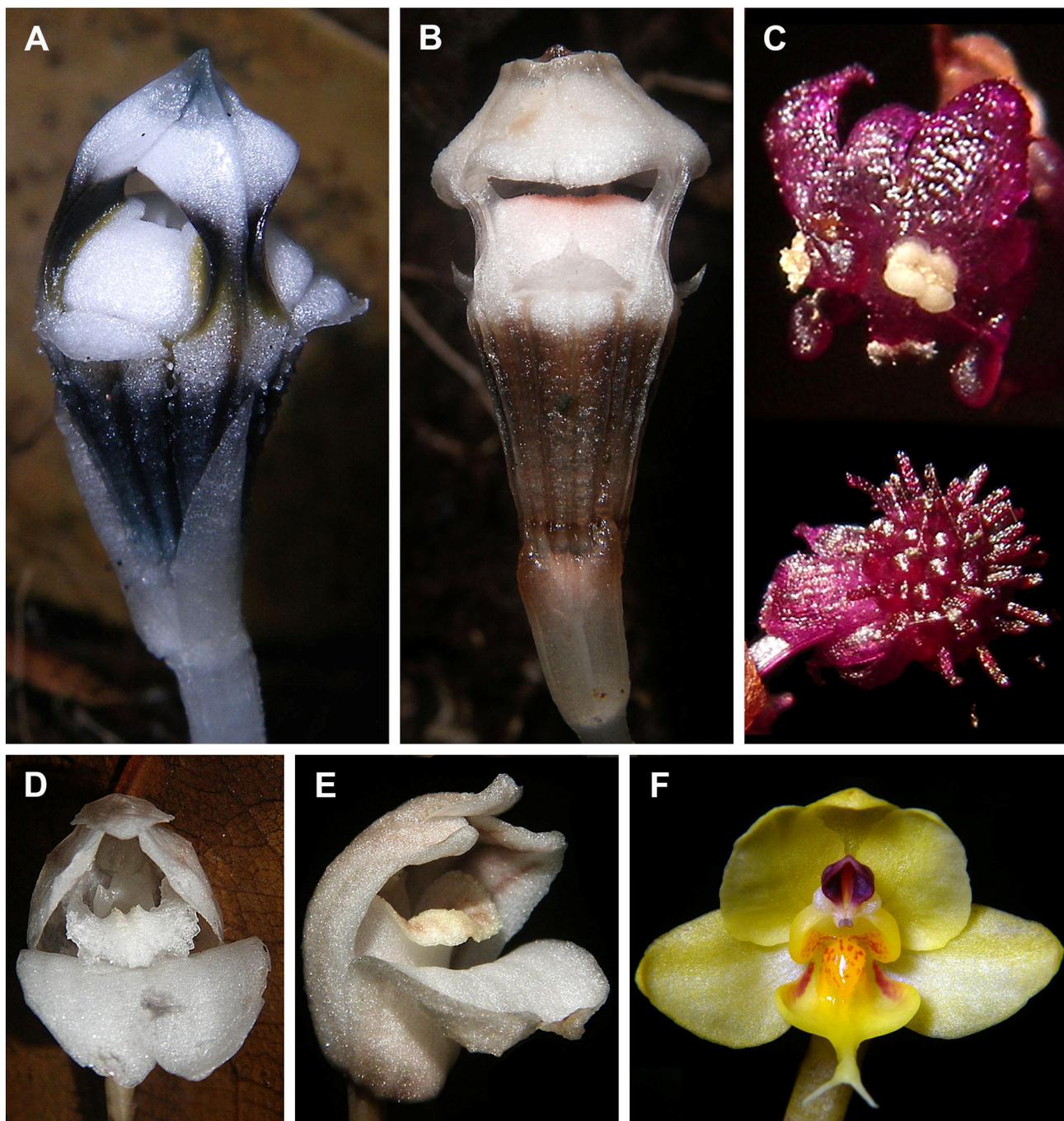
**Эволюционные тренды микогетеротрофных покрытосеменных.** Обновленные в данной работе представления о трендах морфологии микогетеротрофных покрытосеменных позволяют обсуждать «синдром микогетеротрофности». Из признаков вегетативной сферы к такому синдрому можно отнести указанные выше травянистую жизненную форму и отсутствие вторичного утолщения подземных органов. В качестве факультативного компонента синдрома можно рассматривать гоморизию. Важным компонентом синдрома является комплекс эмбриолого-экологических признаков (универсальность которых еще предстоит проверить): большое число семян в плоде, мелкий размер семян, тонкая семенная кожура, слабо дифференцированный зародыш, униполярное прорастание зародыша (трогается в рост только корневой полюс). Связанным с этим комплексом факультативным компонентом синдрома можно считать акотилию. Этот комплекс является следствием обязательного для прорастания семени контакта с грибным партнером – единственным источником органики для растения. Данные эмбриологические тренды, однако, имеются также у паразитических покрытосеменных (например, Терехин, 1977), что лишний раз подчеркивает значительную экологическую общность всех гетеротрофных растений.

Что касается морфологии цветков и соцветий, в этой сфере наличие «синдрома микогетеротрофности» гораздо менее очевидно, и предложенные ранее тренды (обобщенные Leake, 1994) не находят достаточных оснований. Хотя некоторые микогетеротрофы обладают одиночными цветками или малоцветковыми соцветиями, существует значительное число видов, соцветия которых ничуть не менее, либо даже более многоцветковые, чем у родственных им фотосинтезирующих таксонов. Аналогичным образом, хотя для многих микогетеротрофов характерны мелкие

цветки, наличие многочисленных таксонов с относительно крупными цветками не позволяет считать это свойство общим трендом микогетеротрофных покрытосеменных. Затем, идея о тенденции к упрощению строения цветка в микогетеротрофных линиях эволюции не выдерживает проверки на конкретных примерах, а все три полностью микогетеротрофных семейства – *Thismiaceae*, *Triuridaceae* и *Corsiaceae* – дают повод предположить существование обратного тренда, то есть усложнение строения цветка при переходе к микогетеротрофности. Предположение об усложнении строения цветка находит подтверждение в исследованиях репродуктивной биологии микогетеротрофов (на данный момент являющихся единичными), демонстрирующих их узкую специализацию по отношению к опылителям. Наконец, гипотеза о преобладании у микогетеротрофных покрытосеменных одногнездой завязи также не находит поддержки при последовательном рассмотрении имеющихся данных по различным таксонам. Таким образом, у микогетеротрофов не прослеживается какого-либо отчетливого общего свойства или хотя бы тренда в строении цветков и соцветий.

### **Заключение**

Проведенное исследование позволило ответить на поставленные в рамках данной работы вопросы и получить целостную картину видового и структурного разнообразия микогетеротрофных покрытосеменных растений в Восточном Индокитае. Для семейств и родов, составление характеристик которых являлись проблематичным в тех или иных аспектах, получены новые данные по морфологии цветков и соцветий, строению пыльцевых зерен, филогенетическим отношениям и географическому распространению, пересмотрены вопросы типификации и синонимии видов. Для большинства изученных таксонов это позволило провести их полные таксономические ревизии. В ходе работы описано шесть новых для науки видов (рис. 9), сделан ряд новых национальных находок. Показано отсутствие у однодольных явных морфологических предпосылок к микогетеротрофности. Обосновано представление о том, что общие эволюционных тренды микогетеротрофных покрытосеменных ограничены признаками, связанными со строением зародыша, и не включают признаки цветков и соцветий. Продемонстрирована связь известного видового разнообразия микогетеротрофов в странах и провинциях Восточного Индокитая с уровнем общефлористической изученности этих территорий.



**Рис. 9.** Цветки описанных в рамках данной работы новых для науки видов. **А.** *Thismia mucronata*. **В.** *Thismia puberula*. **С.** *Seychellaria barbata*. **Д.** *Didymoplexis gibbosa*. **Е.** *Didymoplexis holochelia*. **Ф.** *Vietorchis furcata*.

## ВЫВОДЫ

1. Во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе произрастает как минимум 76 видов микогетеротрофных покрытосеменных, относящихся к восьми семействам. Известное разнообразие этих растений на уровне провинций отражает степень общей флористической изученности территории, что говорит о значительно большем реальном разнообразии микогетеротрофных покрытосеменных в данном регионе.
2. Род *Petrosavia* (Petrosaviaceae) в мировой флоре состоит из двух видов; порядок Petrosaviales включает три вида. Растения, описанные как *Petrosavia amamiensis* и *P. sinii*, являются частью варибельного вида *P. sakurarii*.
3. Старосветские виды рода *Thismia* (Thismiaceae) представляют собой монофилетическую группу, в пределах которой имеется пять основных клад, согласующихся с морфологическими особенностями и географическим распространением видов. Для выполнения принципа монофилии таксонов внутриродовая система *Thismia* нуждается в реорганизации, включающей описание новой секции.
4. *Burmannia* (Burmanniaceae) и *Thismia* (Thismiaceae) обладают уникальным для семенных растений типом строения пыльцы: их пыльца одноапертурная с экваториальным положением апертуры. Апертура представляет собой пору.
5. Род *Seychellaria* имеет существенные морфологические отличия от *Sciaphila* (Triuridaceae): наличие брактеол (с чем связана ветвистость соцветия) и наличие стаминодиев в мужских цветках. В совокупности с аллопатричным распространением этих родов выявленные отличия противоречат идее объединения родов в один, и до появления надежных молекулярно-филогенетических данных целесообразно признавать самостоятельность рода *Seychellaria*.
6. Цветки *Sciaphila* (Triuridaceae) характеризуются следующими ранее дискуSSIONными особенностями: придатки тычинок являются частями тычинок (а не органами sui generis) и отходят от основания тычиночных нитей (и не являются продолжениями связников); пыльник имеет три или четыре микроспорангия (диспорангиатные пыльники неизвестны); расположение плодолистиков в гинецее круговое и в некоторых случаях хаотичное (признаки спирального расположения отсутствуют).
7. Переход к микогетеротрофности у покрытосеменных не влечет за собой структурные перестройки цветков и соцветий, равно как и существенные изменения их размерных характеристик.

### Список работ, опубликованных по теме диссертации

#### Статьи в рецензируемых изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI

1. Averyanov L.V., Nuraliev M.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Vietorchis furcata* (Orchidaceae, Vietorchidinae) – a new species from Southern Vietnam // *Taiwania*. – 2013. – V. 58. – N 4. – P. 251–256. [Scopus, IF = 0,29] 0,5 п.л. / 0,2 п.л.
2. Averyanov L.V., Nuraliev M.S., Maisak T.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Didymoplexis holochelia* (Orchidaceae, Gastrodiinae), a new species from northern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2019. – V. 405. – N 1. – P. 54–60. [WoS, IF=1,1] 0,7 п.л. / 0,28 п.л.
3. Averyanov L.V., Maisak T.V., Lyskov D.F., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Nuraliev M.S. *Didymoplexis gibbosa* (Orchidaceae), a new mycoheterotrophic species from southern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2022. – V. 556. – N 2. – P. 207–212. [WoS, IF=1,1] 0,6 п.л. / 0,24 п.л.
4. Averyanov L.V., Nguyen V.C., Truong B.V., Nguyen K.S., Nuraliev M.S., Nguyen C.H., Ormerod P.A., Maisak T.V., Diep D.Q., Lyskov D.F., Nong V.D. New orchids in the flora of Vietnam VII (Orchidaceae: tribes Cypripedieae, Cranichideae, Orchideae, and Collabieae) // *Phytotaxa*. – 2023. – V. 619. – N 4. – P. 255–276. [WoS, IF=1,1] 2,0 п.л. / 0,4 п.л.
5. Nuraliev M.S., Efimov P.G., Averyanov L.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Cephalanthera exigua* (Orchidaceae), a new species and genus in the flora of Vietnam // *Wulfenia*. – 2014a. – V. 21. – P. 95–102. [WoS, IF=0,4] 0,7 п.л. / 0,35 п.л.
6. Nuraliev M.S., Beer A.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Thismia mucronata* (Thismiaceae), a new species from Southern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2014b. – V. 167. – N 3). P. 245–255. [WoS, IF=1,1] 1,1 п.л. / 0,88 п.л.
7. Nuraliev M.S., Beer A.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Thismia puberula* (Thismiaceae), a new species from Southern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2015. – V. 234. – N 2. – P. 133–142. [WoS, IF=1,1] 1,0 п.л. / 0,8 п.л.
8. Nuraliev M.S., Cheek M.R., Beer A.S. *Seychellaria barbata* (Triuridaceae), a new species from Marojejy National Park, Madagascar // *Phytotaxa*. – 2016. – V. 268. – N 4. – P. 229–243. [WoS, IF=1,1] 1,5 п.л. / 1,2 п.л.
9. Nuraliev M.S., Zhang D., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. Two new records of non-photosynthetic *Burmanningia* species (Burmanningiaceae) from Laos and Vietnam // *Wulfenia*. – 2018. – V. 25. – P. 52–56. [WoS, IF=0,4] 0,4 п.л. / 0,32 п.л.
10. Nuraliev M.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Averyanov L.V. Towards inventory of non-photosynthetic plants in Vietnam: a progress report // *Wulfenia*. – 2019. – V. 26. – P. 147–154. [WoS, IF=0,4] 0,7 п.л. / 0,56 п.л.
11. Nuraliev M.S., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Flower structure and development in Vietnamese *Sciaphila* (Triuridaceae: Pandanales): refined knowledge of the morphological misfit family and implications for taxonomy // *PeerJ*. – 2020a. – V. 8. – e10205. [WoS, IF=2,7] 3,1 п.л. / 1,09 п.л.

12. Nuraliev M.S., Yudina S.V., Truong B.V., Do T.X., Luu H.T., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. A revision of the family Thismiaceae (Dioscoreales) in Cambodia, Laos and Vietnam // *Phytotaxa*. – 2020b. – V. 441. – N 3. – P. 229–250. [WoS, IF=1,1] 1,9 п.л. / 1,33 п.л.
13. Nuraliev M.S., Schori M., Tagane S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Utteridge T.M.A. *Citronella suaveolens*, a new generic record for Vietnam, with a key to Vietnamese Cardiopteridaceae // *Phytotaxa*. – 2022a. – V. 532. – N 1. – P. 67–77. [WoS, IF=1,1] 1,1 п.л. / 0,88 п.л.
14. Nuraliev M.S., Sokoloff D.D., Averyanov L.V., Remizowa M.V. How many species are there in the monocot order Petrosaviales? Synonymization of *Petrosavia amamiensis* with *P. sakurarii* // *Phytotaxa*. – 2022b. – V. 548. – N 2. – P. 277–287. [WoS, IF=1,1] 1,1 п.л. / 0,99 п.л.
15. Nuraliev M.S., Yudina S.V., Truong B.V., Dang V.S., Kopylov-Guskov Yu.O., Lyskov D.F., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Zhang D. A checklist of Burmanniaceae in Eastern Indochina with a new record from Vietnam, *Burmattia itoana* // *Phytotaxa*. – 2022c. – V. 544. – N 1. – P. 61–70. [WoS, IF=1,1] 1,0 п.л. / 0,8 п.л.
16. Nuraliev M.S., Pham V.T., Nguyen V.C., Parnell J.A.N. Sorting out *Aeginetia* (Orobanchaceae) in Indochina: *A. sessilis* is a synonym of *A. acaulis* // *Phytotaxa*. – 2023a. – V. 597. – N 4. – P. 269–279. [WoS, IF=1,1] 1,1 п.л. / 0,77 п.л.
17. Nuraliev M.S., Averyanov L.V., Nguyen K.S., Nguyen C.H., Le T.A., Maisak T.V., Lyskov D.F., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. The mycoheterotrophic genus *Didymoplexiella* (Orchidaceae) in Cambodia, Laos and Vietnam // *Phytotaxa*. – 2023b. – V. 620. – N 1. – P. 18–32. [WoS, IF=1,1] 1,5 п.л. / 0,75 п.л.
18. Remizowa M.V., Nuraliev M.S., Averyanov L.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. A revision of the family Petrosaviaceae in Vietnam // *Nordic Journal of Botany*. – 2017. – V. 35. – N 3. – P. 262–271. [WoS, IF=0,9] 1,0 п.л. / 0,4 п.л.
19. Severova E.E., Polevova S.V., Yudina S.V., Truong B.V., Do T.X., Chantanaorrapint S., Suetsugu K., Tagane S., Guo X., Schelkunov M.I., Nuraliev M.S. Palynological study of Asian *Thismia* (Thismiaceae: Dioscoreales) reveals an unusual pollen type // *Plant Systematics and Evolution*. – 2021. – V. 307. – N 5. – P. 34. [WoS, IF=1,9] 1,9 п.л. / 0,67 п.л.
20. Shepeleva E.A., Schelkunov M.I., Hroneš M., Sochor M., Dančák M., Merckx V.S.F.T., Kikuchi I.A.B.S., Chantanaorrapint S., Suetsugu K., Tsukaya H., Mar S.S., Luu H.T., Li H.-Q., Logacheva M.D., Nuraliev M.S. Phylogenetics of the mycoheterotrophic genus *Thismia* (Thismiaceae, Dioscoreales) with a focus on the Old World taxa: delineation of novel natural groups and insights into the evolution of morphological traits // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2020. – V. 193. – N 3. – P. 287–315. [WoS, IF=2,4] 2,8 п.л. / 0,84 п.л.
21. Vislobokov N.A., Nuraliev M.S. Chasmogamy and entomophily in *Burmattia disticha* (Burmantiaceae) // *Frontiers in Plant Science*. – 2023. – V. 14. – P. 1237665. [WoS, IF=5,6] 1,2 п.л. / 0,6 п.л.