

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

*На правах рукописи*

**Фомичев Константин Игоревич**

**ЭВОЛЮЦИОННАЯ МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА  
RESTIONACEAE–ANARTHROIDEAE**

Специальность 1.5.9 – ботаника

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
д.б.н., член-корр. РАН  
Д.Д. Соколов

Москва – 2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	14
Раздел 1.1. Место Restionaceae в составе порядка Poales и современные представления о системе семейства.....	14
Раздел 1.2. Анализ литературных данных по морфологии и анатомии листьев Restionaceae .....	17
Раздел 1.3. Обзор работ, посвященных морфологии соцветий Restionaceae.....	19
Раздел 1.4. Существующие данные по строению околоцветника Restionaceae ..	23
Раздел 1.5. Морфология и анатомия андрцея Restionaceae .....	26
Раздел 1.6. Морфологические особенности и эволюция гинецея и плода Restionaceae .....	28
Раздел 1.7. Становление представлений об объеме и системе <i>Anarthria</i> , <i>Hopkinsia</i> и <i>Lyginia</i> .....	34
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ .....	40
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ .....	51
Раздел 3.1. Морфолого-анатомическое строение листьев .....	51
Раздел 3.2. Морфология соцветий.....	64
Раздел 3.3. Морфолого-анатомическое строение цветков.....	85
Раздел 3.4. Морфология семян .....	121
Раздел 3.5. Развитие цветков .....	124
Раздел 3.6. Морфология плодов .....	143
Раздел 3.7. Молекулярно-филогенетический анализ Anarthrioideae на основе пластидного участка <i>trnL-F</i> .....	143
Раздел 3.8. Молекулярно-филогенетический анализ на основе ядерного участка <i>at103</i> и объединенного набора данных.....	147

Раздел 3.9. Географическое распространение критических представителей рода <i>Anarthria</i> .....	150
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ.....	152
Раздел 4.1. Морфология соцветий Anarthrioideae.....	152
Раздел 4.2. Строение и развитие околоцветника.....	158
Раздел 4.3. Редукция андроеца и гинецея в однополых цветках Anarthrioideae.....	163
Раздел 4.4. Структурное разнообразие андроеца Anarthrioideae .....	165
Раздел 4.5. Разнообразие структуры гинецея.....	168
Раздел 4.6. Морфология семян .....	175
Раздел 4.7. Сравнение филогенетических данных по Anarthrioideae, полученных в ходе изучения ядерного и пластидного участков ДНК.....	178
Раздел 4.8. Лигула как важный таксономический признак в роде <i>Anarthria</i> .....	179
Раздел 4.9. Таксономический состав комплекса <i>Anarthria gracilis</i> .....	180
Раздел 4.10. Возможная межвидовая гибридизация в роде <i>Anarthria</i> .....	182
Раздел 4.11. Описания видов из группы <i>Anarthria gracilis</i> s.l. ....	183
Раздел 4.12. Уточненный определительный ключ для видов рода <i>Anarthria</i> ....	189
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	191
ВЫВОДЫ.....	197
ЛИТЕРАТУРА.....	198
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	221

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** Развитие молекулярной филогенетики заставило серьезно переработать систему покрытосеменных растений (APG III, 2009; APG IV, 2016). Большинство принимаемых в настоящее время порядков оказались новыми и не соответствуют таксонам какого-либо ранга в предложенных ранее системах цветковых растений. Один из таких вновь очерченных порядков – Poales – представляет интерес уже потому, что к нему относится, пожалуй, наиболее важное для человека семейство – злаки.

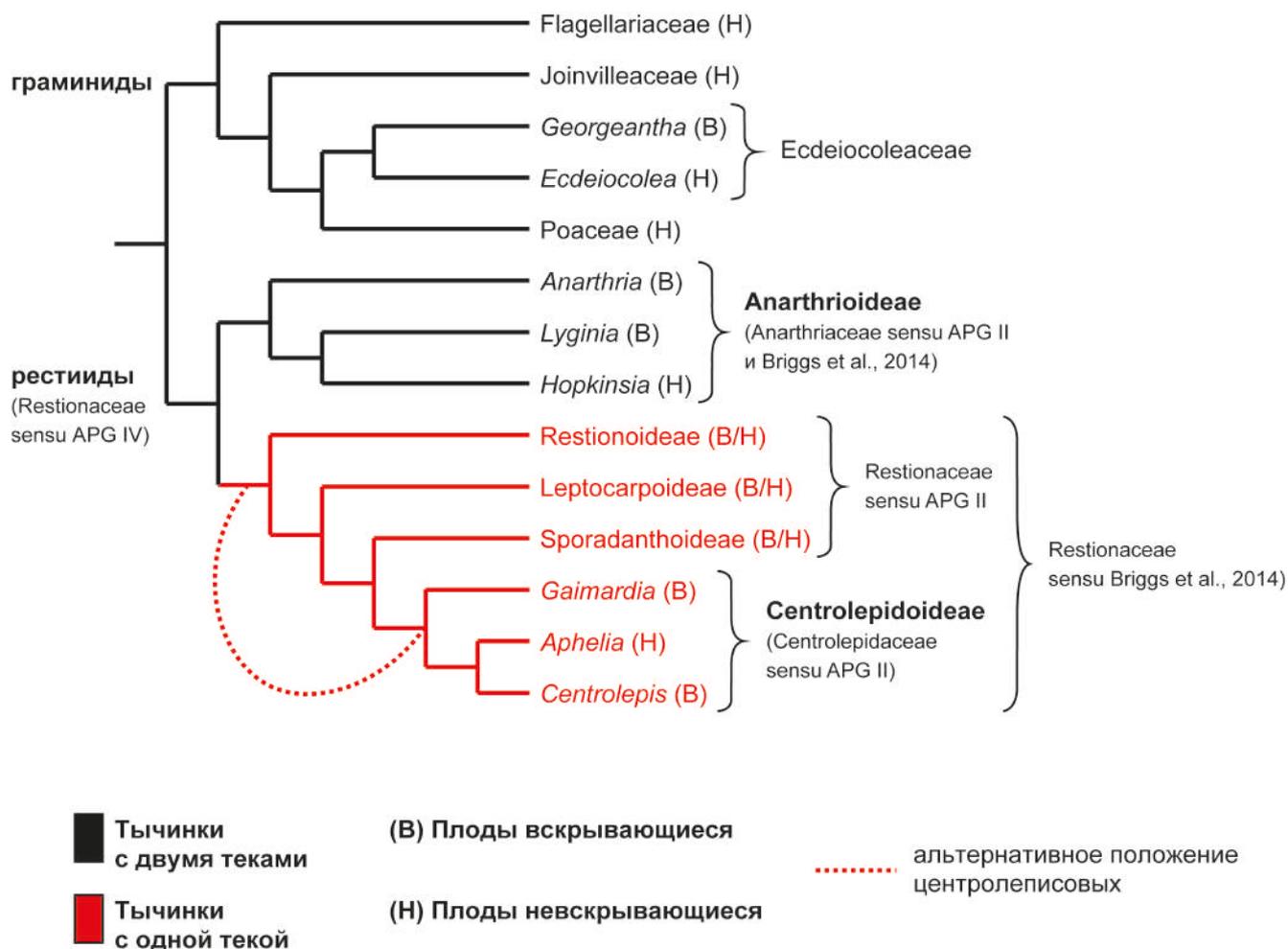
Порядок Poales, входящий в группу коммелинид, включает около трети всех видов однодольных растений, объединенных в 14 семейств (APG IV, 2016). К этому порядку относится большинство ветроопыляемых однодольных. По числу видов, широте географического распространения и роли в растительных сообществах выделяются семейства злаки (Gramineae, или Poaceae) и осоковые (Cyperaceae) как одни из наиболее продвинутых представителей ветроопыляемых Poales (Егорова, 1982; Цвелев, 1982; Tzvelev, 1989; Goetghebeur, 1998; Grass Phylogeny Working Group II, 2011; Kellogg, 2015; Saarela et al., 2018; Larridon et al., 2021; Soreng et al., 2022). Эти семейства имеют ряд общих эволюционно производных признаков, таких как наличие завязи с одной семяпочкой и невскрывающихся плодов, сильная редукция и видоизменение околоцветника и характерные для части представителей каждого семейства проростки с удлинненным мезокотилем (Cronquist, 1981; Tillich, 2007). Все это позволило, например, А. Cronquist (1981) считать, что злаки и осоковые ближе друг к другу, чем к какому-либо другому семейству однодольных, и выделять эти два семейства в особый порядок. Молекулярно-филогенетические данные (например, Davis et al., 2004; Graham et al., 2006; Givnish et al., 2010, 2018; Wu et al., 2022) не согласуются с этой гипотезой и указывают на более отдаленное родство злаков и осоковых в пределах широко понимаемого порядка Poales. Следует отметить, что это родство все же гораздо менее отдаленное, чем предполагали ранее некоторые другие авторы, например, А.Л. Тахтаджян (1987). В контексте современных представлений о филогенетическом положении осоковых

и злаков упомянутые выше черты сходства между ними приходится рассматривать как эволюционные параллелизмы. Для понимания процессов морфологической эволюции, приведших к формированию синдромов признаков, характерных для осоковых и злаков, первостепенное значение имеют знания о сравнительной морфологии представителей нескольких небольших семейств, которые по молекулярно-филогенетическим данным наиболее близки к *Superaceae* либо *Poaceae* и при этом обладают некоторыми более архаичными морфологическими особенностями.

Группа семейств, сближаемых со злаками, представлена *Restionaceae* s.l. (в понимании APG IV, 2016), *Flagellariaceae*, *Joinvilleaceae* и *Ecdeiocoleaceae* (Рис. 1). При этом *Restionaceae* s.l., или клада рестиид, представляет собой группу, сестринскую по отношению к так называемой кладе граминид, включающей *Flagellariaceae*, *Joinvilleaceae*, *Ecdeiocoleaceae* и *Poaceae* (Linder, Rudall, 2005; Briggs et al., 2010, 2014; Givnish et al., 2010, 2018). Очевидно, что изучение представителей клады рестиид очень важно для понимания ранних этапов эволюции той группы, в пределах которой возникли злаки, и, следовательно, для решения сложных вопросов морфологической интерпретации структуры соцветия и цветка злаков.

Объем семейства *Restionaceae* был и остается предметом дискуссий, но при любом его понимании большинство видов и родов семейства сосредоточено в Австралии и Южной Африке, где эти растения играют важную роль в сложении растительных сообществ. Все рестиевые (при любом понимании семейства) – ветроопыляемые растения. Важнейшая морфологическая черта, определяющая облик большинства рестиевых, – это слабое развитие листовых пластинок, в силу чего хлоренхима расположена преимущественно в стеблях. Большинство рестиевых – двудомные растения.

G. Hieronymus (1889) делил *Restionaceae* на группы *Diplantherae* и *Narplantherae*. Первая, меньшая по объему, группа включала роды с тетрапорангиатными пыльниками с двумя теками, а вторая – роды с биспорангиатными пыльниками с одной текой. D.F. Cutler и H.K. Airy Shaw (1965) выделили один из четырех известных к этому времени родов рестиевых с двумя



**Рисунок 1. Родственные связи Restionaceae и разные представления о системе группы.** Топология филогенетического дерева показана по данным V.G. Briggs et al. (2014) и T.J. Givnish et al. (2018).

теками – *Anarthria* R.Br. – в монотипное семейство Anarthriaceae на основе наличия развитой листовой пластинки и отсутствия в стебле периферического склеренхимного кольца, объединяющего проводящие пучки. Эти же авторы выделили другой род рестиевых с двумя теками – *Ecdeiocolea* F.Muell. – в семейство Ecdeiocolaceae (Cutler, Airy Shaw, 1965). Молекулярно-филогенетические данные показали, что два оставшихся рода рестиевых, имеющих тычинки с двумя теками, – *Lyginia* R.Br. и *Hopkinsia* Fitzg. – хотя и не имеют крупных листовых пластинок, формируют единую кладу с *Anarthria* (Briggs et al., 2010). При этом, помимо таких симплезиоморфий, как сходство в строении тычинок и наличие ободка вокруг апертуры пыльцевых зерен, каких-либо иных черт сходства между этими тремя родами выявить не удавалось (Briggs, Johnson, 2000; см. также: Briggs et al., 2014). На деревьях, полученных при анализе

морфологических признаков, соответствующая клада не присутствовала (Linder et al., 2000). Поскольку род *Anarthria* уже был выделен в особое семейство, было предложено выделение отдельных семейств Hopkinsiaceae и Lyginiaceae (Briggs, Johnson, 2000). В системе Angiosperm Phylogeny Group III (APG III, 2009) было принято широкое понимание Anarthriaceae с включением трех родов – *Anarthria*, *Hopkinsia*, *Lyginia*. Это было продиктовано принципиальным нежеланием принимать семейства, состоящие из одного рода (даже если он отличается большим морфологическим своеобразием), в случаях, когда топология филогенетического дерева позволяет выделение более крупных семейств (Backlund, Bremer, 1998). В последней версии системы Angiosperm Phylogeny Group (APG IV, 2016) принято еще более широкое понимание объема семейств, в рамках которого роды *Anarthria*, *Hopkinsia* и *Lyginia*, а также традиционно выделявшееся семейство Centrolepidaceae, которое характеризуется рядом эволюционно производных признаков (Sokoloff et al., 2015), включены в состав Restionaceae в качестве подсемейств Anarthrioideae и Centrolepidoideae (Christenhusz et al., 2017). В настоящей работе, если не указано иное, мы следуем объему семейств, принятому в системе APG IV.

Хотя таксономическое положение родов *Anarthria*, *Hopkinsia* и *Lyginia* продолжает обсуждаться, разногласий о месте этих родов на филогенетическом дереве Poales сейчас нет. Эти растения занимают ключевое положение в пределах крупной клады, включающей семейство злаки, и при этом обладают целым рядом плезиоморфных особенностей. С другой стороны, морфолого-анатомическая изученность родов *Anarthria* и особенно *Hopkinsia* и *Lyginia* остается совершенно недостаточной. Наша работа призвана восполнить этот пробел.

Род *Anarthria* является самым крупным родом в рассматриваемом подсемействе. Объем входящих в него видов за последние 200 лет редко становился предметом дискуссий. Анализ современной таксономической литературы (Meneu, Pate, 1999; Briggs et al., 2022a) показывает, что *Anarthria* представляет собой пример рода с ясно очерченными и хорошо изученными видами. Однако в течение XIX века (Brown, 1810; Bentham, 1878;

Nees von Esenbeck, 1841, 1846) был описан целый ряд видов *Anarthria*, не признанных последующими исследователями, причем детальная аргументация этих решений не была представлена, а специальные морфологические исследования не проводились. Кроме того, специальная таксономическая ревизия рода с использованием молекулярных данных в полном объеме никогда не осуществлялась.

**Цель и задачи исследования.** Целью работы было выявление важнейших особенностей дефинитивной структуры и развития репродуктивных органов *Restionaceae* – *Anarthrioideae*, оценка таксономической значимости признаков строения листа и уточнение объема видов в роде *Anarthria*. Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

- провести изучение анатомического строения листьев представителей всех родов *Anarthrioideae* и всех видов *Anarthria*;
- осуществить сравнительно-морфологический анализ мужских и женских соцветий у представителей всех родов *Anarthrioideae*;
- выявить особенности анатомического строения мужских и женских цветков *Anarthrioideae* с особым вниманием к реконструкции васкулатуры цветка;
- исследовать развитие мужских и женских цветков представителей *Anarthrioideae* с установлением стадий развития и их характерных особенностей;
- для сравнения изучить морфологию соцветия, строение и развитие женских и мужских цветков у *Eurychorda complanata* как одного из типичных представителей *Restionaceae* с одной текой;
- провести молекулярно-филогенетический анализ подсемейства *Anarthrioideae* с использованием двух маркеров;
- уточнить объем и диагностические признаки видов в роде *Anarthria*.

**Научная новизна.** Таксономическое положение всех трех родов *Anarthrioideae* оставалось предметом дискуссий в течение XX века вплоть до выделения трех монотипных семейств. В рамках данной работы впервые на единой методической основе проведено сравнительное изучение структуры и развития

соцветий и цветков у представителей родов *Anarthria*, *Lyginia* и *Hopkinsia*. Это первое исследование развития цветков Anarthrioideae с применением сканирующей электронной микроскопии. Анализ множества изученных признаков показал отсутствие потенциальных синапоморфий для группы Anarthrioideae в целом, однако впервые была выявлена морфологическая синапоморфия для родов *Hopkinsia* и *Lyginia*, которые образуют кладу на молекулярно-филогенетических деревьях. У этих растений длина семяпочки не превышает ее ширину, а микропиле ориентировано по направлению к дорсальной стороне плодолистика. Показано, что остальные общие признаки *Hopkinsia* и *Lyginia* могут быть интерпретированы как симплезиоморфии. Вопреки распространенным в литературе сведениям показано, что цветки представителей всех трех родов собраны в колоски и не имеют брактеол. Это положение согласуется с идеей о колоске как о едином типе цветорасположения в кладе рестиид и граминид. Показано, что гинецей *Hopkinsia* состоит из одного плодолистика, то есть является мономерным. Установлено, что в пределах порядка Poales гинецеи с одной-единственной фертильной семяпочкой появлялись не только несколько раз, но и различными морфологическими путями в ходе адаптации к ветроопылению.

Впервые на обширном материале проведено молекулярно-филогенетическое изучение рода *Anarthria*. Впервые в рамках изучения семейства Restionaceae для решения вопроса о филогенетических отношениях на уровне видов использован ядерный маркер (*at103*). Обоснован вывод о том, что материал, который традиционно относили к *Anarthria gracilis* R.Br., в действительности относится к трем отдельным видам – *A. gracilis* s.str., *A. grandiflora* Nees и *A. dioica* (Steud.) S.I.Fomichev. Все три вида формируют на молекулярно-филогенетических деревьях соответствующие клады с высокими поддержками. Оба выделенных вида были описаны в первой половине XIX века, но не принимались как самостоятельные виды в последующих таксономических сводках. Вид *A. dioica* был впервые собран в 1826 г., а затем неверно интерпретирован как вид рода *Juncus* L. (Juncaceae) и описан как *Juncus dioicus* Steud. Обнародована новая номенклатурная комбинация для этого вида в роде *Anarthria* и впервые

установлены его диагностические признаки: крайне короткая лигула и особый характер поверхности листа. Признаки строения лигулы использованы впервые в таксономии *Anarthria* и заслуживают особого внимания в ходе дальнейшего изучения рестиид. Показано, что более узкая трактовка видов в роде *Anarthria* хорошо согласуется с данными биогеографии. Исследование раскрывает внешне скрытое, но в реальности явное разнообразие в группе ветроопыляемых растений юго-западной части Австралии.

**Научная и практическая значимость работы.** Полученные данные имеют важное значения для понимания эволюции как порядка Poales, так и однодольных растений в целом. Они могут быть использованы при чтении лекций и проведении практических занятий в учебных заведениях в рамках учебных курсов по морфологии, анатомии и систематике, а также при составлении таксономических сводок. Приведенные результаты уже нашли отражение в Flora of Australia и Angiosperm Phylogeny Website, а также в Western Australia's vascular plant census, который является номенклатурной основой интернет-портала Florabase – основного ресурса по флоре Западной Австралии. Изученные особенности устройства соцветий могут в дальнейшем быть полезными в ходе исследования цветоносных структур злакоцветных, а знания о развитии и эволюции гинецея Anarthrioideae способствуют пониманию морфологических преобразований на пути возникновения одногнездных гинецеев с одной семяпочкой. Комплексный анализ семейств порядка Poales с особым акцентом на детали устройства соцветий и цветков имеет значение для морфологической интерпретации гинецея злаков – одного из самых важных в экономическом отношении семейств растений.

Полученные данные показывают, что детали строения листа, в частности наличие лигулы, являются таксономически важными признаками на уровне рода и вида и могут быть в дальнейшем использованы в изучении микросистематики и филогенетики в разных линиях эволюции Restionaceae. В целом, подробно описанные методы и подходы к изучению морфологии и филогенетики Anarthrioideae могут быть привлечены к исследованиям подобного рода всех

прочих представителей Restionaceae и остальных семейств граминид в связи с их филогенетической близостью.

Выявленное скрытое разнообразие Anarthrioideae с учетом высокой степени эндемизма флоры Австралии может быть в дальнейшем использовано для создания «Флор», атласов-определителей растений Западной Австралии, а также учтено в сводках по разнообразию растений земного шара. Прикладная значимость работы связана с такими областями, как охрана природы, экологическое просвещение и экотуризм.

**Методология и методы исследования.** Работа основана на изучении гербарных коллекций и специально собранного в природе материала. Автор имел возможность наблюдать и собирать в природе большинство видов подсемейства. В работе использованы методы сравнительной морфологии и молекулярной филогенетики. Для выполнения задач исследования были использованы общепринятые стандартные методики изготовления серийных микротомных срезов и изучения образцов с помощью сканирующего электронного микроскопа после сушки в критической точке. Исследование филогении проводилось с использованием пластидного и ядерного участков и включало выделение ДНК, амплификацию, секвенирование и последующий филогенетический анализ.

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

1. Все представители Anarthrioideae не имеют брактеол, а колосок является базовым типом цветорасположения у Anarthrioideae, как и в остальных линиях эволюции рестиид и граминид. Эти данные подтверждают идею о том, что верхняя цветковая чешуя в цветках должна быть интерпретирована не как брактеола, а как результат преобразования двух листочков околоцветника.
2. Гинецей *Hopkinsia* – мономерный, а не псевдомономерный, как у других детально изученных Restionaceae с односемянными плодами.
3. Вид *Anarthria gracilis* в своем традиционном широком понимании не является естественным таксоном и в действительности объединяет три семикриптических вида, самостоятельность которых поддерживается как

морфологическими, так и молекулярными данными, а также особенностями географического распространения.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были доложены на Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2016» (Москва, 2016), на VI Конференции Европейского общества по эволюционной биологии развития (Упсала, 2016), на V Международной Школе для молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология», посвященной памяти члена-корреспондента РАН, профессора Т.Б. Батыгиной (Санкт-Петербург, 2016), на Конференции по систематике и эволюционной морфологии растений, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (Москва, 2017), на XIX Международном ботаническом конгрессе (Шэньчжэнь, 2017), на II Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии», посвященной 90-летию со дня рождения профессора А.Г. Еленевского (Москва, 2018), на Международном симпозиуме «Plant anatomy: traditions and perspectives» (Москва, 2019), на Всероссийской научной конференции с международным участием «Флора и охрана генофонда», посвященной 80-летию со дня рождения В.С. Новикова (Москва, 2020), на Первом московском молодежном ботаническом форуме и X конференции, посвященной памяти профессора А.К. Скворцова (Москва, 2022), на V (XIII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2022).

**Публикации.** По материалам исследования опубликовано 14 работ, из них 3 – статьи в международных журналах, рецензируемых Web of Science и 11 – материалы и тезисы докладов конференций.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 221 работу (из них 29 на русском и 192 на иностранных языках). Общий объем диссертации – 243 страниц. Диссертация включает 71 иллюстрацию, 1 таблицу и 4 приложения.

**Благодарности.** Я глубоко благодарен своему научному руководителю Д.Д. Соколову за всестороннюю поддержку, ценные комментарии и предложения на всем протяжении работы, В.G. Briggs, M.D. Barrett и особенно T.D. Macfarlane (без участия которого исследование могло не состояться) за помощь в организации экспедиций, проведении полевых работ и плодотворное обсуждении результатов, К.М. Вальехо-Роман, Т.Х. Самигуллину, Г.В. Дегтяревой и Е.И. Терентьевой за помощь в работе с молекулярными методами, за их советы и поддержку, В.Р. Филину за помощь в выборе литературы, И.М. Калиниченко за помощь в составлении списка литературы, А.С. Беэру за методические указания и рекомендации по вопросам световой микроскопии и гистохимии. Выражаю свою благодарность А.К. Тимонину, М.В. Ремизовой, Е.Э. Северовой, М.С. Нуралиеву, М.Д. Логачевой, Л.В. Озеровой, А.А. Криницыной, Е.И. Курченко, Р.К. Endress, L.P. Ronse De Craene, Н.Р. Linder, К.Р. Thiele, J.J. Bruhl, R.L. Barrett за обсуждение и помощь в исследовании. С.J. French за любезно предоставленные фотографии *Hopkinsia*, сделанные в природе. Всему коллективу кафедры высших растений.

Кроме того, я благодарен сотрудникам Гербария Западной Австралии (PERTH), Гербария Московского университета (MW), Гербария высших растений Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE) и Л.В. Аверьянову за помощь в работе с коллекциями гербарных образцов, хранящихся в БИН РАН. L. Gardiner за любезно предоставленные цифровые копии голотипа *Anarthria grandiflora* (CGE), М. Vorontsova за обсуждение гербарных образцов из коллекции в Кью (K), R. Vogt и N. Turland за организацию сканирования образцов *Anarthria* из гербария Берлина (B).

Также я признателен В.С. Рылеевой, А.Г. Богданову, М.М. Широян, С.В. Полевой и Г.Н. Давидовичу за помощь в работе с микроскопами CamScan S-2, JSM 6380-LA и Quattro S в Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### Раздел 1.1. Место Restionaceae в составе порядка Poales и современные представления о системе семейства

Poales – один из крупных порядков однодольных растений. Он включает важнейшее в хозяйственном отношении семейство злаки (Poaceae, или Gramineae), а также такие крупные семейства как осоковые (Cyperaceae) и бромелиевые (Bromeliaceae). Объем порядка в современном понимании установлен на основании молекулярно-филогенетических данных. Для многих представителей порядка (но не для бромелиевых и ряда небольших семейств) характерны адаптации к ветроопылению. Одним из важнейших таксономических признаков порядка является наличие крахмалоносного эндосперма (Тимонин и др., 2009).

Самые ранние ископаемые находки представителей порядка Poales датируются поздним мелом (Herendeen, Crane, 1995; Bouchenak-Khelladi et al., 2014). Вероятно, предки злакоцветных обитали в районах с повышенной инсоляцией и высоким уровнем влажности на бедных почвах (Linder, Rudall, 2005). Уже в палеогене представители Poales начали заселять болота, леса и пустоши, а некоторые из них – приспосабливаться к эпифитному образу жизни (Linder, Rudall, 2005). По одной из гипотез, приблизительно 96–97 млн. лет назад возникли первые рестииды (Janssen, Bremer, 2004).

В пределах порядка Poales (в объеме, принятом в Angiosperm Phylogeny Group) можно выделить пять крупных групп семейств. Bromeliaceae, Rapateaceae и Turphaceae (включая Sparganiaceae) формируют граду в основании дерева порядка, так называемые базальные Poales (Linder, Rudall, 2005). Eriocaulaceae, Mayacaceae и Xyridaceae объединены в группу под общим названием «ксириды» (Linder, Rudall, 2005). По данным T.J. Givnish et al. (2018) эта группа представляет собой не кладу, а граду. Одними из характеризующих ее признаков являются энтомофилия и двойной околоцветник (Remizowa et al., 2012). В кладе циперид, включающей Cyperaceae, Juncaceae, Thurniaceae (Linder, Rudall, 2005), широкое распространение получили видоизмененный околоцветник с зачастую редуцированными

элементами, анемофилия, приуроченность к влажным местообитаниям, хромосомы с диффузной центромерой и нераспадающиеся тетрады микроспор (Козо-Полянский, 1965; Егорова, 1982; Balslev, 1998; Goetghebeur, 1998; Kubitzki, 1998; Тимонин и др., 2009). Ядро порядка образовано сестринскими по отношению друг к другу кладами рестиид, или *Restionaceae sensu APG IV* (Briggs et al., 2010, 2014; APG IV, 2016), и граминид, объединяющей *Ecdeiocoleaceae*, *Flagellariaceae*, *Joinvilleaceae*, *Poaceae* (Briggs et al., 2010). Их филогенетические связи показаны на Рисунке 1. Для представителей обеих клад характерна анемофилия.

В настоящее время среди рестиид выделяют пять подсемейств единственного семейства *Restionaceae* (APG IV, 2016; Christenhusz et al., 2017), из которых сестринским ко всем остальным является *Anarthrioideae*, согласно молекулярным данным (Briggs et al., 2010, 2014). Это единственное подсемейство, представители которого имеют пыльники с двумя теками. В остальных подсемействах пыльники с одной текой. Три подсемейства, ранее формировавшие группу *Restionaceae sensu APG III*, *Restionoideae*, *Sporadanthoideae* и *Leptocarpoideae*, различаются ареалами распространения, структурой гинецея и плода (Masters, 1878b; Linder, 1992a, 1992b; Ronse De Craene et al., 2001; 2002), а также анатомическими, фитохимическими и палинологическими признаками (Gilg, 1891; Chanda, 1966; Cutler, 1969; Harborne, 1979; Linder, 1984; Harborne et al., 1985; Linder, Ferguson, 1985; Rudall, Linder, 1988; Manning, Linder, 1990). Все представители *Restionoideae* являются эндемиками Южной Африки, при этом подавляющее большинство видов произрастает на территории Капского флористического царства (Цвелев, 1982; Dorrat-Naakasma, Linder, 2012). Для *Restionoideae* характерна тенденция к редукции колосков, наличие флавонолов и проантоцианидинов, а также присутствие в стеблях так называемых *protective cells* – выстилающих подустыичные полости лишенных хлоропластов клеток с утолщенными стенками (Cutler, 1969; Briggs et al., 2000, 2014). Пыльцевые зерна этих растений однопоровые, с небольшим колечком вокруг апертуры (Chanda, 1966; Linder, Ferguson, 1985; Briggs et al., 2014). Представители *Sporadanthoideae* встречаются в большинстве своем в Австралии, несколько видов растут в Новой Зеландии (Briggs et al., 2014). *Leptocarpoideae*

широко распространены в основном на территории Австралии и Новой Зеландии, только несколько видов встречаются на Новой Гвинее и по одному виду в Юго-Восточной Азии и Южной Америке (Briggs et al., 2014). Характерными признаками *Sporadanthoideae* считают присутствие в стеблях *protective cells*, тенденцию к редукции колосков и наличие флавоноида мирицетина (Briggs et al., 2014). Для австралийского подсемейства *Leptocarpoideae* характерно присутствие в стебле радиально вытянутых клеток паренхимы с утолщенными стенками, проходящих радиально от эпидермы, разделяя хлоренхиму на сектора (Cutler, 1969), что рассматривается как синапоморфия подсемейства (Briggs et al., 2010, 2014), а также наличие флавоноида гиполетина и флавонов (Briggs et al., 2014). Согласно одному из возможных деревьев, построенному по данным пластидных участков *rbcL*, *trnK*, *trnL-F* методом максимальной экономии (Briggs et al., 2010), клада центрорлеписовых является сестринской ко всем *Restionaceae* s.str., и в таком случае может рассматриваться как самостоятельное семейство *Centrolepidaceae* (APG III, 2009). С другой стороны, байесовский анализ указывает на помещение клады центрорлеписовых внутри *Restionaceae* s.str. как сестринской группы к кладе *Sporadanthoideae* + *Leptocarpoideae*. В этом случае эта группа рестиид представляют собой одно из подсемейств – *Centrolepidoideae* (Briggs et al., 2014). Вторая точка зрения относительно филогенетического положения и, как следствие, таксономического ранга центрорлеписовых в настоящий момент принимается большинством исследователей (Briggs et al., 2014; Hochbach et al., 2018). Характерными признаками *Centrolepidoideae* (*Centrolepidaceae* sensu APG III) являются малые размеры растений, наличие развитых листовых пластинок, моноэция и цветки с крайней степенью олигомеризации андроцея и, у части представителей, с сильно увеличенным числом плодолистиков (Sokoloff et al., 2009, 2015). Центр разнообразия центрорлеписовых находится преимущественно в Австралии, но некоторые виды встречаются в тропиках Малайзийской области, Индокитая и на острове Хайнань, а также в Новой Зеландии, Южной Америке и на Фолклендских островах (Cooke, 1998). Синапоморфией

Centrolepidoideae + [Sporadanthoideae + Leptocarpoideae] является наличие в пыльцевом зерне крупной апертуры с неровным краем (Briggs et al. 2014).

На настоящий момент к Restionaceae относят примерно 48 родов и около 543 вида (Briggs, 2020, 2022), при этом центр родового разнообразия находится в Австралии (около 29 родов и 160 видов), а центр видового разнообразия – в Южной Африке (16 родов и примерно 390 видов).

## **Раздел 1.2. Анализ литературных данных по морфологии и анатомии листьев Restionaceae**

Данные по анатомии вегетативных органов рестиид обобщены в монографии D.F. Cutler (1969). С разной степенью подробности изучены почти все выделявшиеся в то время роды, однако акцент сделан именно на изучение анатомического строения, в то время как внешнее строение листьев, в том числе наличие или отсутствие язычков, отражено фрагментарно. Листовые пластинки *Anarthria* описаны как почти или полностью унифациальные. Указано, что у вида *A. laevis* R.Br. при переходе от влагалища к пластинке первичные края листа смещаются на верхнюю сторону и сохраняются в проксимальной части пластинки, после чего исчезают. На большей же части листовой пластинки автор считает возможным выделить выступающие на верхней стороне валики как вторичные края, образованные выростами абаксиальной стороны, интерпретируя, таким образом, пластинку как унифациальную на большем своем протяжении. D.F. Cutler (1969) упоминает, что один вид рода имеет лигулу, но не называет этот вид. Особенности анатомического строения *A. scabra* R.Br. в связи с унифациальной природой листа также были отмечены K. Napp-Zinn (1974). Этот автор обращает внимание на наличие палисадной хлоренхимы по периферии пластинки и центрическое расположение проводящих пучков на границе между хлоренхимой и паренхимой. D.F. Cutler (1969) приводит результаты исследования анатомического строения влагалища *Hopkinsia*, но данных по анатомии листовой пластинки не приводится в его монографии. Для *Lyginia* указывается лишь описание

поверхности листа (Cutler, 1969). Отмечено сходство абаксиальной и адаксиальной эпидермы пластинки листа *Restionaceae s.str.* (Cutler, 1969).

Briggs et al. (2014) приводят информацию о листьях *Anarthria humilis* Nees, отмечая наличие адаксиальной поверхности в виде узкой борозды вдоль верхней стороны листовой пластинки. У *A. scabra* адаксиальный край гладкий, в то время как абаксиальный шероховатый, при этом авторы подчеркивают, что эпидерма *A. scabra* не дифференцирована на адаксиальную и абаксиальную, и трактуют пластинку этого вида как унифациальную. Дистальная часть влагалища *Lyginia imberbis* R.Br. несет ряд постепенно укорачивающихся ресничковидных эмергенцев вдоль морфологического края (границы адаксиальной и абаксиальной сторон). Пластинка листа у этого вида, согласно терминологии авторов, унифациальная и почти цилиндрическая, с узкой и неглубокой адаксиальной стороной в виде борозды (Briggs et al., 2014). Если указываемое авторами наличие узкой полосы адаксиальной поверхности соответствует действительности, то пластинку следует интерпретировать не как унифациальную, а как субунифациальную (Ozerova, Timonin, 2009). Клетки адаксиальной эпидермы *Hopkinsia* имеют более толстый слой кутикулы, чем клетки абаксиальной эпидермы. Граница между ними отмечена слегка шероховатой линией папилл. Авторы рассматривают редукцию листовой пластинки как синапоморфию для всей клады рестиид, таким образом листья с хорошо развитыми пластинками у *Anarthria* и *Centrolepidoideae* – результат двух независимых реверсий (Briggs et al., 2014).

Изучение анатомии и морфологии семядолей и листьев некоторых *Restionaceae* было проведено Н.Р. Linder а. L.R. Caddick (2001). По мнению авторов, унифациальный лист мог возникать несколько раз в эволюции клады граминида + рестииды. В качестве критериев унифациальной природы листовой пластинки использованы признаки расположения проводящих пучков, сходство эпидермы по всей поверхности пластинки и наличие лигулы. Наличие лигулы, образованной адаксиальной эпидермой при переходе дорсовентрального влагалища в пластинку, также, по мнению авторов, является одним из критериев унифациальности. В поперечном сечении пластинки большинства видов округлые,

как например у африканского *Ceratocaryum argenteum* Nees, мечевидные встречаются относительно редко, например, у *Hypodiscus willdenowia* (Nees) Mast. Также отмечены переходные формы у *Loxocarya gigas* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson, *Chordifex isomorphus* (K.W.Dixon & Menev) B.G.Briggs & L.A.S.Johnson. Авторы считают, что существует корреляция между формой поперечного сечения пластинки и особенностями организации мезофилла. В листьях с округлыми в сечении пластинками мезофилл диморфный, подразделенный на хлоренхиму и паренхиму, на границе между которыми расположены проводящие пучки, в мезофилле дорсовентральных листьев была найдена только хлоренхима, например, у *Hypolaena pubescens* Nees. В целом, для изученных африканских видов характерны округлые в сечении листовые пластинки с диморфным мезофиллом, включающим палисадную хлоренхиму и расположенную в центре листа паренхиму. У австралийских Restionaceae встречаются пластинки обоих типов (округлые в сечении и дорсовентральные) с изодиаметрическими клетками хлоренхимы. Адаксиальная эпидерма, по мнению авторов, сохраняется в виде короткой узкой полосы на внутренней части пластинки у многих видов *Anarthria*. Н.Р. Linder а. L.R. Caddick (2001) отмечают сходство анатомического строения листьев Centrolepidoideae с округлыми в сечении пластинками Restionaceae s.str.: 1–3 пучка в пластинке, диморфный мезофилл, изодиаметрические или палисадные клетки хлоренхимы. Дорсовентральную пластинку *Anthochortus graminifolius* (Kunth) Н.Р.Linder авторы трактуют как унифациальную, несмотря на форму поперечного сечения и расположение проводящих пучков рядами, а не кольцом. Важнейшим аргументом в пользу унифациальности у этого вида Н.Р. Linder а. L.R. Caddick (2001) считают именно наличие лигулы.

### **Раздел 1.3. Обзор работ, посвященных морфологии соцветий Restionaceae**

Н.Р. Linder et al. (1998b) описывают соцветия Restionaceae как колосовидные или метелковидные, не проводя детального исследования цветоносных осей. Эти же авторы отмечают, что у Restionaceae s.str. цветки могут быть одиночными, либо

чаще собраны в колоски, делая пометку, что в последнем случае такие колоски не гомологичны колоскам злаков, но сами авторы не приводят этому объяснения. Другие авторы (Meneu, Pate, 1999) также указывают на наличие колосков у Restionaceae, ссылаясь на работу R.M.T. Dahlgren a. H.T. Clifford (1982). Однако, по мнению К.А. Meneu a. J.S. Pate (1999), не для всех Restionaceae характерно наличие колосков, например, цветки *Anarthria*, *Hopkinsia*, *Lepyrodia* R.Br. и *Sporadanthus* F.Muell. собраны в рыхлые кластеры, при этом авторы не поясняют морфологическую природу таких собраний. В.G. Briggs a. L.A.S. Johnson (2000) также считали, что цветки *Hopkinsia* не собраны в колоски: цветки или кластеры цветков расположены в пазухе брактеей двух или нескольких сближенных узлов осей соцветия, терминальный цветок отсутствует. И женские, и мужские соцветия заканчиваются очень маленькими стерильными осями, несущими крошечные брактеей. Н.Р. Linder (1992a) также высказывает мнение, что женские цветки *Hopkinsia* не собраны в колоски, а цветок, по его мнению, сидит к пазухе брактеей и имеет брактеолу. Согласно Н.Р. Linder et al. (1998b), цветки в колосках Restionaceae располагаются в пазухе одной или редко двух брактеей (“Flowers aggregated into spikelets or solitary, subtended by one or rarely 2 membranous to bony bracts...”), однако они не приводят каких-либо подтверждений в пользу своей точки зрения. Казалось бы, описание расположения цветка в пазухе двух брактеей вовсе разнится с представлением о пазушном комплексе геммаксиллярных растений, для которых характерно наличие боковой структуры в пазухе одного листа вне зависимости от принадлежности кроющего листа к генеративной или вегетативной сфере растения (Гатцук, 1974). Однако кажущееся противоречие можно объяснить разным пониманием терминов в работах разных авторов. Слово «subtended» в одних работах понимается как морфологически точная характеристика и указание на пазушное положение конкретной структуры, а в других работах – как указание на расположение каких-то филломов рядом с чем-то, без ясной морфологической интерпретации. Использование нечетко определенных, а зачастую и вообще никак не определенных терминов несовместимо с их включением в кладистический анализ.

H.P. Linder et al. (1998b) отмечают наличие брактеол у многих Restionaceae, цветки которых не собраны в колоски, однако не приводят примеров таких видов, также не указывая на какие-либо данные о наличии или отсутствии брактеол у Restionaceae с так называемыми «одиночными цветками». Ряд авторов указывают на наличие брактеол у немногих рестиевых, например, у *Anarthria* и *Lepyrodia* (Masters, 1878b; Gilg-Benedict, 1930; Janchen, 1938), *Leptocarpus denmarkicus* (Suess.) V.G. Briggs (Suessenguth, 1943). Другие авторы (Цвелев, 1982; Dahlgren et al., 1985) даже отмечают, что у Restionaceae, в частности у *Anarthria* и *Lepyrodia*, число брактеол может достигать двух, что вообще характерно для немногих однодольных, например *Butomus* L., *Triantha* (Nutt.) Baker, *Tricyrtis hirta* (Thunb.) Hook. (Remizowa et al. 2013). Одновременно с этим R.M.T. Dahlgren et al. (1985) отмечают наличие профилла при основании колоска. В рамках сложившегося дискуссионного вопроса о наличии брактеол у Restionaceae P. Kircher (1986) рассматривает филломы в основании цветков *Anarthria*, *Lepyrodia* и *Sporadanthus* вовсе не как описанные ранее в литературе «профиллы» (Masters, 1878b; Gilg-Benedict, 1930; Janchen, 1938), то есть брактеолы, а как гомологи стерильных брактеей, расположенные выше фертильных цветков на оси колоска.

Колоски описываются как одно- или многоцветковые, в последнем случае нижние брактеей колоска стерильные (Dahlgren et al., 1985; Linder et al., 1998b). Целые соцветия могут включать множество колосков или быть редуцированным до одного колоска, как у австралийского рода *Alexgeorgea* Carlquist (Carlquist, 1976; Briggs et al., 1990; Menev, Pate, 1999). H.P. Linder et al. (1998b) указывают на особый характер морфологии листьев на главной оси разветвленного соцветия. Такие зачастую крупные листья могут оставаться прикрепленными к узлу главной оси соцветия или опадать (Linder et al., 1998b). Соцветие ветвится либо нет (Linder et al., 1998b). Эта формулировка, взятая из цитируемой работы, показывает, как трудно использовать данные характера цветорасположения в сравнительном анализе. Действительно, любое соцветие, имеющее один терминальный и один боковой колосок, уже можно с полным правом считать разветвленным. Для женских растений характерна тенденция к уменьшению числа цветков в колоске

вплоть до одного, например у *Hypodiscus* Nees in Lindl., *Willdenowia* Thunb. и некоторых видов *Desmocladius* Nees. У Restionaceae часто нижние чешуи в колосках стерильны (Dahlgren et al., 1985). Но в тех же колосках верхние чешуи также могут быть стерильными. P. Kircher (1986) отмечает, что у *Sporadanthus traversii* (F. Muell.) Buchanan нижняя чешуя является фертильной. В мужских соцветиях основные тренды морфологических преобразований направлены на увеличение пыльцевой продуктивности (Linder et al., 1998b). В мужских колосках, как отмечают авторы, все брактей фертильные, лишь у некоторых рестиевых, например у *Baloskion* Raf., некоторых видов *Desmocladius*, встречаются стерильные брактей. Экспонированию пыльников и распространению пыльцы также способствует редукция листочков околоцветника и брактей. Так, околоцветник мужских цветков *Willdenowia* образован шестью нитевидными элементами (Pillans, 1928; Linder et al., 1998b).

Исследование морфологии соцветий с описанием конкретных особенностей ветвления осей разных порядков было проведено P. Kircher (1986) у новозеландского вида *Apodasmia similis* (Edgar) B.G. Briggs & L.A.S. Johnson как у модельного представителя рестиевых. Как у мужских, так и у женских растений цветки располагаются в пазухах кроющих чешуй. По данным P. Kircher (1986), половой диморфизм *A. similis*, помимо различий в строении цветка, выражается и в организации соцветий. Мужские цветки собраны в колоски, число цветков в которых может достигать восьми, и каждый из них расположен в пазухе брактей (Kircher, 1986). Анализируя женские растения, этот автор отмечает, что цветки собраны в редуцированные колоски, причем, по крайней мере на первый взгляд, кажется, что эти колоски заканчиваются терминальным цветком, одновременно с этим число цветков в колосках женских соцветий меньше, чем в мужских. Анализ таких на первый взгляд терминальных цветков показал, что в действительности один из филломов, ассоциированных с цветком, является брактеей – кроющим листом цветка. Следовательно, терминальные цветки в женских соцветиях *A. similis* отсутствуют. В целом, автор описывает соцветие *A. similis* как

метелковидную полителическую синфлоресценцию с укороченными гипоподиями боковых осей.

Развитие соцветий некоторых африканских *Restionaceae* было исследовано L.P. Ronse De Craene et al. (2001, 2002). Согласно мнению этих авторов, цветки собраны в колоски и располагаются в пазухах брактей. Нижние брактей могут быть стерильными. Цветки в верхней части колоска редуцируются редко. Число цветков в колоске у разных изученных авторами видов сильно варьирует. Авторы указывают на наличие *Vorläuferspitze* у брактей, подразумевая под этим унифациальную верхушку. Однако то, что эти авторы считают *Vorläuferspitze*, может быть и *Nachläuferspitze*. *Nachläuferspitze* отличается от *Vorläuferspitze* тем, что закладывается на поздних стадиях развития филлома (Озерова, 2008). Данные L.P. Ronse De Craene et al. (2002) не позволяют установить, действительно ли короткий вырост на верхушках брактей является *Vorläuferspitze*, так как авторы не изучали развитие брактей в деталях с самых ранних стадий. У нескольких видов самые нижние цветки колоска останавливаются на ранней стадии развития и не переходят к цветению, а в редких случаях редуцируются самые верхние цветки. Число цветков в одном колоске сильно варьирует (Ronse De Craene et al., 2002). Клада *Willdenowia* отличается редукцией всех цветков колоска, кроме одного, самого верхнего, что рассматривается L.P. Ronse De Craene et al. (2002) как следствие экономии питательных веществ и предоставления их только одному цветку. Авторы, вероятно, по ошибке принимают самый верхний цветок в колоске за терминальный, который в действительности, скорее всего, является псевдотерминальным.

#### **Раздел 1.4. Существующие данные по строению околоцветника *Restionaceae***

В типе околоцветник *Restionaceae* образован шестью свободными листочками в двух кругах (Dahlgren et al., 1985; Linder et al., 1998b; Meney, Pate, 1999). Изучая цветки *Apodasmia similis*, P. Kircher (1986) обнаружил, что среди мужских цветков могут быть цветки с пятью, четырьмя и тремя листочками. В

женских цветках может быть восемь, семь, шесть и пять листочков (Kircher, 1986). Пятичленный околоцветник и у мужских, и у женских цветков встречается чаще. Внутренний и наружные листочки могут быть одинаковыми между собой или различаются. Толщина листочков может варьировать, в литературе указывают на толстые листочки в случае, если они состоят из 3–10 слоев клеток, и тонкие, если число слоев клеток не превышает пяти в толщину (Linder, 1992a, 1992b). Околоцветник в основном актиноморфный, но ввиду редукции числа элементов и различий в морфологии листочков иногда можно говорить о слабой зигоморфии. Нередко листочки описывают как пленчатые или жесткие, тогда в последнем случае листочек часто с выраженным килем на внешней стороне вдоль средней жилки (Linder et al., 1998b; Meneay, Pate, 1999; Briggs, Johnson, 2000; Briggs et al., 2014). Среди женских цветков часто встречается уплощенный в трансверсальной плоскости околоцветник с кондупликатными наружными листочками с выраженным килем (Linder et al., 1998b). Например, цветки *Elegia* L. имеют очень плотные листочки, сам цветок округлый в поперечном сечении, а внутренние листочки длиннее наружных (Linder et al., 1998b). У другого африканского рода – *Hypodiscus* – элементы околоцветника тонкие, наружные трансверсальные листочки кондупликатные, так что околоцветник приобретает сплюснутую форму, а элементы внутреннего круга равны по длине наружным листочкам (van Greuning, van der Schiff, 1974). У *Thamnochortus* P.J.Bergius и *Leptocarpus* R.Br. трансверсальные листочки расширены, так что цветок выглядит крылатым (Linder et al., 1998b; Dorrat-Haakasma, Linder, 2012). Листочки околоцветника *Cannomois* Beauv. ex Desv., *Ceratocaryum* Nees, *Desmocladius*, *Hypodiscus*, *Willdenowia* очень тонкие, пленчатые, редуцированные до мелких структур или вовсе отсутствуют (Linder et al., 1998b). Н.Р. Linder (1992a) отмечает, что редукция околоцветника зачастую идет параллельно с редукцией гинецея.

Упрощение околоцветника в связи с приспособлением к анемофилии прослеживается сразу в нескольких группах Poales (Linder, Rudall, 2005). Очевидно, что в разных линиях эволюции Poales возникшие приспособления к анемофилии выражаются различными образами. Н.Р. Linder а. P.J. Rudall (2005)

отмечают, что щетинки видоизмененного околоцветника Turphaceae и Cyperaceae способствуют распространению плода, в этом случае можно считать, что околоцветник теряет свои исходные функции, связанные с опылением, и приспособляется для выполнения новых задач. Лодикулы злаков, которые можно принимать за гомологи элементов внутреннего круга околоцветника (Kellogg, 2000), при набухании во время цветения раздвигают цветковые чешуи, открывая доступ пыльникам и рыльцам. Restionaceae можно рассматривать в качестве примера группы растений, в которой также происходили эволюционные преобразования околоцветника в связи с приспособлением к опылению ветром (Linder et al., 1998b; Meneu, Pate, 1999; Linder, Rudall, 2005). Исследования морфолого-анатомического строения листочков околоцветника были проведены для африканских и для австралийских Restionaceae (Linder, 1992a, 1992b). По мнению Н.Р. Linder (1992b), африканские Restionaceae в большей степени склонны к вариации морфологических признаков околоцветника. Для Restionoideae были выделены три возможных типа околоцветника (Linder, 1992b). Первый тип включает растения с относительно толстыми листочками, состоящими из 3–10 слоев клеток, дубильные вещества откладываются в одном или нескольких слоях, часто ткани листочков сильно лигнифицируются. Второй тип объединяет растения с тонкими листочками околоцветника, число слоев в которых менее пяти. Третий тип характерен для видов с тонкими листочками и с лигнифицированными тканями. Однако в работе, посвященной цветкам австралийских Restionaceae, Н.Р. Linder (1992a) выделяет уже пять возможных типов околоцветника. Исходным типом околоцветника для австралийских Restionaceae этот автор считает околоцветник с толстыми листочками, дубильные вещества откладываются в нескольких слоях клеток, оболочки части клеток лигнифицируются. Такой тип был отмечен автором у *Anarthria*, *Lepyrodia*, *Lyginia*, *Sporadanthus* и у многих африканских Restionaceae. Второй тип отмечен только у *Eurychorda complanata* (R.Br.) V.G.Briggs & L.A.S.Johnson. Число листочков у этого вида редуцировано до четырех, элементы околоцветника толстые, продольно сложенные. Третий тип объединяет рода *Alexgeorgea*, *Empodisma* L.A.S.Johnson & D.F.Cutler, *Hopkinsia* и

*Hypolaena* R.Br., для которых характерны тонкие листочки, околоцветник тримерный дициклический с наружными тангентальными листочками без выраженных килей. Четвертый тип был описан для рода *Leptocarpus*, в котором околоцветник представлен шестью сильно варьирующими по своей морфологии листочками. Пятый тип включает роды австралийских Restionaceae, чей околоцветник образован тонкими, более-менее редуцированными листочками, либо листочки могут вовсе отсутствовать. Этот тип рассматривается как самый эволюционно продвинутый, характерный для *Loxocarya* R.Br. и некоторых видов *Desmocladus*. Сравнивая разнообразие типов околоцветника у африканских и австралийских Restionaceae, Н.Р. Linder (1992a) высказывает мнение, что выраженная тенденция к редукции у австралийских видов связана со слабой васкуляризацией листочков околоцветника.

### **Раздел 1.5. Морфология и анатомия андроеца Restionaceae**

Тычинки в мужских цветках Restionaceae расположены на радиусах листочков внутреннего круга околоцветника, то есть являются элементами внутреннего круга андроеца (Eichler, 1875; Hieronymus, 1889; Цвелев, 1982; Dahlgren et al., 1985; Kircher, 1986; Linder et al., 1998b). Однако, анализируя строение мужского соцветия *Apodasmia similis*, Р. Kircher (1986) выявил кроме типичных цветков с тремя тычинками еще цветки, в которых дополнительно присутствует и наружный медианный стаминодий, а также обнаружил цветки с двумя тычинками, в которых исчезает один из трансверсальных элементов андроеца. В верхней же части колоска *A. similis* могут встречаться и цветки с одной тычинкой (Kircher, 1986). L.P. Ronse De Craene et al. (2001) отмечают потерю одного из трансверсальных стаминодиев в тримерном андроеце *Hypodiscus aristatus* (Thunb.) C.Krauss. Тычиночные нити Restionaceae свободные, только у *Lyginia* было отмечено срастание в единую трубку (Dahlgren et al., 1985; Kircher, 1986; Linder et al., 1998b; Briggs, Johnson, 2000). Такое явление, как пишет Р.К. Endress (1994), возможно лишь в однополых цветках. Изучая строение

мужских цветков Restionaceae, P. Kircher (1986) указывает на дорсификсный характер соединения пыльника с тычиночной нитью. Н.Р. Linder et al. (1998b) отмечают, что у большинства родов Restionaceae пыльники к моменту цветения выносятся за пределы нераскрывающегося околоцветника, но у *Elegia*, *Askidiosperma* Steud., *Leptocarpus* и *Hypolaena* к моменту созревания пыльцевых зерен пыльники остаются в пределах цветка, а доступ к внешней среде обеспечен за счет раскрывания околоцветника. Дорсификсными пыльники также считают и К.А. Менья и J.S. Pate (1999), подчеркивая, что для *Lyginia* характерен базификсный пыльник. Базификсный пыльник был отмечен и у *Anarthria* (Dahlgren et al., 1985). Н.Н. Цвелев (1982) указывает на наличие надсвязников в виде шпиковидного выроста. Проводя детальный анализ строения мужских цветков, P. Kircher (1986) отмечает, что пыльники Restionaceae с одной текой интрорзные, но у тетрапорангиатных *Anarthria scabra* и *Lyginia barbata* R.Br. пыльники экстрорзные, хотя к моменту цветения положение пыльников сильно меняется из-за изгибания тычиночной нити. R.M.T. Dahlgren et al. (1985), как и P. Kircher (1986), считают пыльники биспорангиатных Restionaceae интрорзными, однако трактуют пыльники Restionaceae с двумя теками как латрорзные. Возникновение биспорангиатных пыльников, по мнению P. Kircher (1986), происходит, вероятно, путем латеральной редукции (по Trapp, 1956), в результате чего полностью исчезает одна тека, хотя каких-либо доказательств в пользу такой интерпретации автор не приводит, но указывает на подобный путь редукции у Eriocaulaceae – семейства, также входящего в порядок Poales (Kircher, 1986). Наличие в центре мужского цветка пистиллодия было отмечено R.M.T. Dahlgren et al. (1985), с чем соглашаются и Н.Р. Linder et al. (1998b).

Как и у большинства покрытосеменных в стенке пыльника Restionaceae выделяют четыре слоя – эпидерма, эндотеций, средний слой и тапетум (Наумова, 1990б). В клетках эпидермы пыльников часто откладываются дубильные вещества (Linder et al., 1998b). Т.Н. Наумова (1990б) уточняет, что накопление таннинов в эпидермальных клетках в области связника и щели вскрывания происходит к моменту образования тетрад микроспор. R.M.T. Dahlgren и Н.Т. Clifford (1982)

указывают на спиральный характер утолщений стенок клеток эндотеция у *Hypolaena* и утолщения по типу лент у *Anarthria*, однако P. Kircher (1986) не смог подтвердить в своих исследованиях наличие у *Anarthria* эндотеция с утолщениями ленточного типа. J.C. Manning а. Н.Р. Linder (1990) изучили микроморфологические детали строения эндотеция в восьми семействах Poales, в том числе – у Restionaceae. По мнению этих авторов, для большинства представителей Restionaceae характерны клетки эндотеция со спиральными утолщениями, однако в некоторых случаях формируются незамкнутые короткие ленточные утолщения, схожие с по очертанию с кольцом (pseudoannular ribs в терминологии авторов) или настоящие кольца, как у *Anarthria*. У *Lyginia* клеточные стенки такого же типа, как у *Anarthria*, но также встречаются еще и U-образные утолщения. В рамках обсуждаемых признаков *Hopkinsia* отличается от прочих Restionaceae наличием двойных спиралей в клетках эндотеция. J.C. Manning а. Н.Р. Linder (1990) справедливо отмечают высокую степень изменчивости анализируемых ими признаков среди представителей некоторых семейств Poales, в том числе у Restionaceae. Кодирование признаков для кладистического анализа путем простой категоризации признаков с состояниями переходящего друг в друга характера создает дополнительный ряд сложностей в анализе семофилеза.

Тапетум Restionaceae – характерного для подавляющего большинства Poales секреторного типа (Furness, Rudall, 1998), клетки с тремя, реже четырьмя ядрами (Kircher, 1986). Признаки деградации тапетума начинают проявляться на стадии диад или тетрад микроспор (Наумова, 1990б).

## **Раздел 1.6. Морфологические особенности и эволюция гинецея и плода Restionaceae**

Элементарные структурные единицы гинецея покрытосеменных растений называются плодолистиками. Если в цветке только один плодолистик, гинецей считают мономерным. В некоторых группах цветковых растений имели место эволюционные переходы от синкарпного гинецея к гинецеям с одним

плодолистиком. Такой переход мог происходить двумя путями: через промежуточные стадии, включающие следы стерильных плодолистиков (псевдомономерия) или путем резкого уменьшения меризма гинецея до одного плодолистика (Соколов и др., 2017; Sokoloff, Fomichev et al., 2022). Указанное значение термина «псевдомономерия», которого мы придерживаемся, может различаться с представлениями некоторых других авторов, например L.P. Ronse De Craene et al. (2002): см. ниже. Примером группы покрытосеменных растений, в которой происходил переход к гинецеям с одним плодолистиком и одной семязпочкой, является порядок Poales.

W.R. Philipson (1985) сравнил со злаками три вида Restionaceae s.str. *Apodasmia similis*, *Lepyrodia scariosa* R.Br., *Sporadanthus traversii*. По мнению автора, гинецей *Lepyrodia* тримерный синкарпный, характерного для многих однодольных типа, а гинецеи *A. similis* и *S. traversii* – псевдомономерные. W.R. Philipson (1985) описывает два способа редукции гинецея: потеря фертильности некоторых плодолистиков и объединение плодолистиков с потерей их индивидуальности. P. Kircher (1986) отмечает, что стерилизация плодолистика начинается с потери фертильности семязпочки, после чего следует потеря гнезда плодолистика (но дорсальный пучок сохраняется) и конечная утрата всего плодолистика (вместе с его дорсальным пучком). Полости стерильных плодолистиков могут быть обнаружены на ранних стадиях развития (*Restio parvispiculus* H.P.Linder & C.R.Hardy, *Elegia capensis* (Burm.f.) Schelpe) или полностью утрачены (*Elegia cuspidata* Mast.). Аргументом в пользу наличия стерильных плодолистиков при рассмотрении сформированных цветков может служить присутствие дополнительных (по отношению к числу гнезд завязи) стилодиев и дорсальных пучков или только дорсальных пучков (Linder, 1992b).

Переход от тримерного синкарпного гинецея к псевдомономерному был показан на примере африканских Restionaceae (Ronse De Craene et al., 2001, 2002). Группа южноафриканских Restionaceae характеризуется большим разнообразием родов, демонстрирующих несколько путей редукции цветка, особенно гинецея (Ronse De Craene et al., 2002). По мнению авторов, различия в строении цветка

могут быть как следствием различных внутренних особенностей морфогенеза, так и механических воздействий развивающихся органов друг на друга. Данные по анатомии и развитию цветков позволили реконструировать эволюционные пути преобразования гинецея и выявить восемь путей его редукции. Исходным типом у африканских Restionaceae, по мнению авторов, является (I) тримерный гинецей со всеми фертильными гнездами (*Askidiosperma*, *Rhodocoma* Nees); от него берут начало следующие производные типы: (II) тримерный гинецей со стерильным абаксиальным плодолистиком и тремя стилодиями (*Platycaulos callistachyus* (Kunth) H.P.Linder, *Restio egregius* Hochst.); (III) димерный гинецей без дорсального пучка абаксиального плодолистика и с двумя стилодиями (некоторые виды *Restio* Rottb.); (IV) тримерный гинецей с двумя стерильными плодолистиками и одним тангентальным фертильным и с тремя стилодиями (*Elegia capensis*, *E. grandispicata* H.P.Linder, *Restio dispar* Mast., *Staberoha banksii* Pillans, *S. aemula* Pillans, *S. cernua* T.Durand & Schinz); (V) тримерный гинецей с фертильным медианным и стерильными тангентальными плодолистиками и тремя стилодиями (*Elegia cuspidata*, *Restio andreaeanus* (Pillans) H.P.Linder & C.R.Hardy); (VI) псевдомономерный гинецей с единственным абаксиальным плодолистиком и следами проводящих пучков редуцированных плодолистиков; (VII) димерный гинецей с одним тангентальным фертильным плодолистиком и другим латеральным стерильным, дорсальный пучок утраченного плодолистика присутствует, стилодиев два (*Elegia neesii* Mast., *E. racemosa* Pers., *Thamnochortus muirii* Pillans); (VIII) димерный гинецей с одним фертильным тангентальным плодолистиком и другим стерильным, нет следов пучка утраченного плодолистика, стилодиев два (клада *Willdenowia*); (IX) псевдомономерный гинецей с дорсальными пучками утраченных плодолистиков и одним стилодием (*Thamnochortus*). Среди перечисленных автором вариантов гинецея африканских Restionaceae только тип (VI) не был пока обнаружен у исследуемых видов. L.P. Ronse De Craene et al. (2002) интерпретируют как псевдомономерные только гинецеи с одним-единственным плодолистиком, не распространяя термин «псевдомомерия» на варианты гинецея со стерильными плодолистиками.

Н.Р. Linder (1992a) отмечает, что наличие тримерного гинецея как анцестрального типа в африканских и австралийских группах доказывает тенденцию к редукции элементов цветка в обеих группах в ходе параллельной эволюции. В пределах австралийских Restionaceae роды *Lepyrodia*, *Lyginia* и *Sporadanthus* имеют архаичный тип женских цветков, в то время как цветок *Hopkinsia* уникален по ряду признаков. Как отмечает автор, единственный фертильный плодолистик занимает, видимо, медианное абаксиальное положение, хотя в целом установить ориентацию цветка и фертильного плодолистика в нем нелегко. Данные о варьировании положения фертильного плодолистика и ранее приводились в литературе. Так, Р. Kircher (1986) указывал, что положение единственного фертильного плодолистика женского цветка *Apodasmia similis* варьирует между тангентальным и медианным, последний вариант встречается чаще. При изучении молодых цветков *Hopkinsia* Н.Р. Linder (1992a) выявил один проводящий пучок, иннервирующий единственный стилодий, но на более зрелом материале, по мере созревания завязи, дифференцируются два других пучка, идущих в дистальную часть пестика, что указывает, по мнению автора, на возможность участия трех плодолистиков в формировании завязи. Автор также отмечает, что в отличие от многих других Restionaceae рыльце *Hopkinsia* имеет множество ветвящихся выростов до трех клеток в ширину (Linder, 1992a).

Р. Kircher (1986) и Н.Р. Linder (1992b) показали, что число стилодиев у рестиевых не может быть меньше, чем число гнезд завязи, иными словами в ходе процесса редукции стадия уменьшения числа полостей предшествует стадии утраты стилодиев.

Для Restionaceae характерны свисающие, ортотропные семяпочки, расположенные по одной в каждом гнезде завязи (Kircher, 1986). Ряд авторов отмечали, что тенденция к редукции числа семяпочек коррелирует с анемофилией (см.: Linder, Rudall 2005; Linder, 1998b). S. Krupko (1962) при изучении *Hypodiscus aristatus* указывает, что семяпочка начинает развиваться как анатропная, а позже становится ортотропной. Микропиле Restionaceae (у представителей, имеющих тычинки с одной текой) образовано либо только внутренним интегументом, либо

обоими (Kircher, 1986; Наумова, 1990а; Endress, 2011). Последний вариант также прослеживается среди Centrolepidoideae (Наумова, 1990б). Семяпочки Restionaceae битегмальные, каждый интегумент состоит из двух слоев, но в области микропиле наружный интегумент может быть многослойным (Наумова, 1990а). Во внутренней эпидерме внутреннего интегумента Restionaceae накапливаются таннины со стадии сформированного зародышевого мешка (Linder, Rudall 1993; Rudall, Linder 1988). Р.К. Endress (2011) указывает на широкое распространение непольностью теннуинуцеллятных семяпочек среди однодольных, в том числе среди Poales. Это тип семяпочек характеризуется отсутствием гиподермального слоя между мегаспороцитом и апексом нуцеллуса, но наличием субэпидермальных слоев нуцеллуса по краям или в базальной области (Endress, 2011). Н.Р. Linder а. Р.Д. Rudall (1993) трактуют семяпочки *Anarthria* как теннуинуцеллятные, в основании нуцеллуса образуется гипостаза, а клетки эпидермы нуцеллуса не вытянуты радиально, в отличие от Centrolepidoideae (Hamann, 1975; Linder, Rudall, 1993) и Restionaceae s.str. (Rudall, Linder, 1988; Наумова, 1990а). Т.Н. Наумова (1990а) указывает на большое разнообразие в форме и размерах нуцеллуса среди Restionaceae, имеющих тычинки с одной текой, а также паттернов деления эпидермы нуцеллуса, характере интегументов возле микропиле, и размере зародышевого мешка на момент оплодотворения.

У большинства Restionaceae плоды – локулицидные коробочки (Hieronymus, 1889; Цвелев, 1982; Dahlgren et al., 1985; Linder et al., 1998b; Meney, Pate, 1999). Для большинства родов характерны трехгнездные коробочки, в том числе для *Anarthria* и *Lyginia*, однако, как указывают К.А. Meney а. J.S. Pate (1999) в пределах группы Restionaceae s.str. также встречаются и растения с одногнездными (*Loxocarya cinerea* R.Br., *L. magna* Meney & K.W.Dixon) и двугнездными коробочками (прочие виды *Loxocarya*, *Baloskion*, *Chordifex* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson, *Dielsia* Gilg, *Tremulina* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson, *Tyrbastes* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson). В отличие от многих других авторов (Linder et al., 1998a, Meney, Pate, 1999), R.M.T. Dahlgren et al. (1985) отмечают наличие одного семени в плодах *Anarthria*. Параллельно с коробочками среди Restionaceae встречаются и односемянные

невскрывающиеся плоды, которые интерпретируют как орешек (Hieronymus, 1889; Цвелев, 1982; Dahlgren et al., 1985; Linder et al., 1998b; Meney, Pate, 1999; Briggs, Connelly, 2022), развивающийся из одногнездного гинецея с одной семязпочкой. Вероятно, этот термин не следует применять, если гинецей не является мономерным. Семя по мере роста полностью заполняет полость плода. Такая целая структура функционирует как единица диссеминации, так как плоды не вскрываются (Meney, Pate, 1999). Ореховидные плоды характерны для *Alexgeorgea*, *Calarophus* Labill., *Desmocladus*, *Hypolaena*, *Leptocarpus*, *Winifredia* L.A.S.Johnson & V.G.Briggs (Meney, Pate, 1999). Примечательно, что у некоторых Restionaceae с ореховидными плодами выявлены приспособления к мирмекохории (Linder et al., 1998b; Meney, Pate, 1999). Например, у африканского рода *Willdenowia* цветоножки по мере созревания плода становятся мясистыми и функционируют как элайосомы (Linder et al., 1998b). Элайосомы или арилусоподобные структуры, образованные цветоножкой, также отмечены К.А. Meney и J.S. Pate (1999) у некоторых видов *Hypolaena* в Австралии. Однако ряд авторов рассматривают мирмекохорию как признак, характерный в большей степени для африканских Restionaceae (Bond, Slingsby, 1983; Dorrat-Haakasma, Linder; 2012). Н.Р. Linder et al. (1998b) отмечают, что в целом типичным способом распространения плодов Restionaceae является анемохория. Эти авторы проводят параллели между наличием ореховидного типа плода и особенностями морфологии околоцветника. К примеру, в цветках Restionaceae с ореховидными плодами околоцветник сильно редуцирован и часто пленчатый, не превышающий длины плода, а у *Thamnochortus*, *Staberoha* Kunth и *Leptocarpus* околоцветник может быть хрящевидным с килями у наружных тангентальных листочков, что делает плод крылатым (Цвелев, 1982; Linder et al., 1998b). У некоторых видов *Leptocarpus* по поверхности листочков развиваются волоски, что, согласно Н.Р. Linder et al. (1998b), способствует распространению плодов ветром. Исследования анатомии указывают на слабое развитие механических тканей или вовсе их отсутствие в перикарпии (Linder et al., 1998b). S. Carlquist (1976) не обнаружил каких-либо адаптаций к распространению плодов у *Alexgeorgea*. Этот род отличается от всех остальных Restionaceae положением

женских колосков, развивающихся на удлинённом ползучем корневище под землей, при этом только длинное рыльце выносится над уровнем почвы (Carlquist, 1976; Meney et al., 1990). S. Carlquist (1976) считает, что распространению видов этого рода способствует широко распростёртая подземная система корневищ, а также, возможно, в распространении ореховидных плодов принимают участие роющие животные. Хотя большинство современных ключей для определения Restionaceae и уделяет большое внимание признакам плода (Meney, Pate, 1990; Linder et al., 1998b; Dorrat-Haakasma, Linder; 2012), таксономическое деление Restionaceae на группу с «орешками» и группу с коробочками используется ограничено, так как переход от коробочки к «орешку» в пределах семейства происходил несколько раз. Сопоставление данных по структуре гинецея и плода и по другим морфолого-анатомическим признакам позволило сделать вывод о редукции трехгнездной завязи до одногнездной и переходе от вскрывающихся плодов к невскрывающимся, которые проходили параллельно в разных линиях эволюции Restionaceae (Linder, 1984, 1987, 1991).

## Раздел 1.7. Становление представлений об объеме и системе

### *Anarthria, Hopkinsia и Lyginia*

В начале XIX в. британский исследователь Robert Brown публикует свой труд «Prodromus Florae Novae Hollandiae et Insulae Van-Diemen» (1810). Его книга является одной из первых и важнейших работ по флоре региона, включающей описание более 2 000 видов растений флоры Австралии, из которых около половины являлись новыми для науки таксонами. Среди таких таксонов R. Brown (1810) описал и два новых рода – *Anarthria* и *Lyginia*. Название первого рода происходит от др. греч. ἀν – «без» и ἄρθρον – «сустав», по оси, несущей соцветие и образованной одним междоузлием. Стоит отметить, что этимология родового названия апеллирует к тем видам (это большинство видов рода), у которых вегетативная зона побегов с укороченными междоузлиями, а первым веточкам синфлоресценции действительно предшествует удлиненное междоузлие.

В альтернативном случае, а именно у *A. prolifera* R.Br., побеговая система образована серией розеточных участков, соединенных удлинненными междуузлиями так, что эффект «бессуставности» в этом случае не возникает. R. Brown (1810) отнес этот род к новому, описанному им же в этом же труде семейству Restiaceae (=Restionaceae, согласно современной номенклатуре). В это семейство автором были также включены роды *Restio* (сейчас все австралийские виды из этого рода исключены), *Lepyrodia*, *Lyginia*, *Loxocarya*, *Leptocarpus*, *Chaetanthus* R.Br., *Hypolaena*, *Aphelia* R.Br., *Devauxia* Beauv. ex Kunth (= *Centrolepis* Labill., согласно современной системе), *Alepyrum* Hieron. (= *Centrolepis*, согласно современной системе), *Eriocaulon* L., *Xyris* L. Два последних рода в настоящий момент относят к семействам Eriocaulaceae и Xyridaceae. R. Brown обращал внимание на следующие признаки и рассматривал их как таксономически значимые для рода *Anarthria*: однополые цветки, околоцветник из шести почти равной длины элементов, тримерный андроцей, пыльники с двумя теками, три рыльца и коробочка с тремя гнездами с одним семенем в каждом гнезде.

Активное изучение видового разнообразия *Anarthria* происходило в XIX веке, в то время как в работах XX и XXI веков объем видов этого рода крайне редко становился вопросом дискуссии. Единственным таким случаем является упоминание вида *Anarthria egrelata* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson nom. provis. (Meneu, Pate, 1999) схожего с признаваемым всеми авторами видом *A. polyphylla* Nees, но отличающегося развитием придаточных корней в надземной части побега (а точнее именуемых авторами физиономическим термином «stilt-like roots»). В настоящее время *A. egrelata* признается как форма *A. polyphylla*, произрастающая в южной части ареала (Briggs et al., 2022c).

В первом упоминании рода *Anarthria* описывается пять новых видов: *A. scabra* R.Br., *A. gracilis* R.Br., *A. laevis* R.Br., *A. prolifera* R.Br. и *A. pauciflora* R.Br. (Brown, 1810). В своих очень кратких описаниях R. Brown (1810) уделяет внимание деталям строения стебля, листа и некоторым признакам соцветий и цветков. Позже Christian Gottfried Nees von Esenbeck описал еще несколько новых видов (Nees von Esenbeck, 1841, 1846). В 1841 г. C.G. Nees von Esenbeck публикует

описание видов *A. grandiflora* Nees и *A. humilis* Nees. Для *A. grandiflora* C.G. Nees von Esenbeck (1841) приводит лишь краткое перечисление признаков. Он не проводит сравнения с другими известными к тому времени видами рода, включая и *A. gracilis*, который был описан R. Brown (1810). Еще один вид, описанный на той же странице, также без сравнения с другими видами, это *A. humilis* (Nees von Esenbeck, 1841). Диагностические признаки не ясны из этих описаний, а *A. humilis* ошибочно описывается как имеющий одну, а не две «брактеолы» (=брактеи редуцированных колосков). Чуть позже C.G. Nees von Esenbeck (1846) описывает три других вида: *A. canaliculata* Nees, *A. ischaemoides* Nees и *A. polyphylla*. Описывая *A. canaliculata* и *A. ischaemoides* по сборам J.A. Preiss, C.G. Nees von Esenbeck (1846) отмечал, что первый отличается от *A. gracilis* тем, что растения выше, цветки в два раза длиннее и листья с глубокими ложбинками. Что касается разницы в длине цветка, C.G. Nees von Esenbeck (1846) строил свое описание *A. canaliculata* только по мужским растениям. Согласно C.G. Nees von Esenbeck (1846), определительные признаки *A. ischaemoides* – это наличие более жестких и широких стеблей и более крупных женских цветков.

Уже во второй половине XIX века George Bentham публикует свой семитомный труд *Flora Australiensis*, где в том числе приводится ключ для видов и родов известных на тот момент австралийских *Restionaceae*. В роде *Anarthria* G. Bentham (1878) в качестве диагностических рассматривает такие признаки, как форма стеблей и листьев, габитус и размеры соцветий, а также число цветков. Вид *A. pauciflora*, описанный еще R. Brown (1810), в указанной работе рассматривается автором как синоним *A. prolifera* (Bentham, 1878). Этот же автор без объяснения причин поместил *A. grandiflora*, *A. canaliculata*, *A. ischaemoides* и *A. humilis* в синонимы *A. gracilis* (Bentham, 1878). В последующих сводках вид *A. humilis* был выделен отдельно от *A. gracilis* (Green, 1981; Rye, 1987; Meneay, Pate, 1999; Briggs et al., 2022a, 2022b); по-видимому, эта точка зрения уже была принята G. Hieronymus (1889). Еще один указанный G. Bentham (1878) синоним *A. gracilis* – *Juncus dioicus* Steud., материал которого был собран еще в 1826 г. известным

французским исследователем J.S.C. Dumont d'Urville во время первого путешествия «Астролябии», кульминацией которого стало определение места кораблекрушения Лаперуза. Поскольку Dumont d'Urville собрал только мужские растения, определить верную таксономическую принадлежность материала было проблематично. Материал был исследован E.G. Steudel (1855), который ошибочно отнес его к роду *Juncus* из другого семейства (Juncaceae).

Растение, ныне известное под родовым названием *Lyginia*, было описано J.-J.H. Labillardière (1806) под именем *Schoenodum tenax* Labill. Описание *S. tenax* основано на материале мужских и женских растений. В работе J.-J.H. Labillardière (1806) приводятся иллюстрации для растений обоих полов. Уже в описании *S. tenax* J.-J.H. Labillardière (1806) указывается важнейший отличительный признак – срастание тычиночных нитей в единую колонку. R. Brown (1810) выявил, что мужские и женские растения, изученные J.-J.H. Labillardière (1806), относятся не только к разным видам, но и к разным родам. В своем труде «Prodromus Florae Novae Hollandiae et Insulae Van-Diemen» R. Brown (1810) дважды упоминает *S. tenax*: один раз в качестве базинима при описании *Leptocarpus tenax* (Labill.) R.Br. с примечанием “*Schoenodum tenax femina*. Labill. nov. holl. 2. t. 229”, и второй раз в протологе *Lyginia imberbis*, указывая в качестве синонима «*Schoenodum tenax mas*. Labill. nov. holl. 2. t. 229». Как отмечают V.G. Briggs a. L.A.S. Johnson (2000), из двух образцов, использованных при описании *S. tenax*, R. Brown выбрал мужское растение в качестве лектотипа, указав на нем *Leptocarpus tenax* (Labill.) R.Br., женский же синтип отнесен к *Lyginia imberbis* (Briggs, Johnson, 2000). V.G. Briggs (2005) изучила гербарные образцы *S. tenax*, которые хранятся во Флоренции (FI), Париже (P) и Берлине (B). Материал мужских растений в FI (FI 012106) соответствует *Lyginia imberbis*. Женские растения, собранные J.-J.H. Labillardière, определенные им как *S. tenax* и хранящиеся в FI (FI 012108), ныне известны под именем *Apodasmia similis* (Hook.f.) V.G.Briggs & L.A.S.Johnson (= *Leptocarpus brownii* Hook.f.). Однако женские образцы J.-J.H. Labillardière из P (P 00748673) и B (B-W 18267-000) являются третьим таксоном – *Leptocarpus tenax* (Labill.) R.Br. Этот пример не только в общем

демонстрирует практические трудности в определении Restionaceae, но и, в частности, указывает, как половой диморфизм может усложнять идентификацию и соотнесение мужских и женских растений не просто с одним видом, но даже с одним родом.

R. Brown (1810) описывает и сам род *Lyginia*, от греч. λύγινος – «прут», по гибким побегам с редуцированными листьями. Новый род отнесен им к Restionaceae. Второй из двух видов, описанных R. Brown (1810), – *Lyginia barbata* – является типовым для этого рода (сам род и его тип являются консервированными названием и типом). Этот вид отличается наличием реснитчатого края листа и мужскими соцветиями с большим числом цветков (Brown, 1810; Briggs, Johnson, 2000). У этого рода известен орфографический вариант *Lygynia*, используемый E.G. Steudel (1821). Форма *Lyginia* R.Br. была законсервирована по предложению E. Janchen (1908), однако впоследствии эта консервация оказалась излишней (Rickett, Stafleu, 1959).

Дальнейшие исследования показали, что два описанных R. Brown вида *Lyginia* трудно разграничить между собой, в связи с чем авторы иногда объединяли эти виды и считали, что род состоит из одного вида (Briggs, Johnson, 2000). Пониманию объема видов способствовало исследование, проведенное T.L. Bell и J.S. Pate (1993), которые выделили пять морфотипов внутри рода *Lyginia*. Различия между растениями разных морфотипов касались деталей строения корневищ, высоты надземных ортотропных побегов, морфологии соцветий, количества продуцируемых семян и семязачатков, а также некоторых экологических признаков, например, чувствительности к природным пожарам. Один из выявленных морфотипов (R<sub>4</sub>) характеризуется укороченным корневищем, активным вегетативным размножением и соответствует *L. barbata*. Морфотипы R<sub>1</sub>, R<sub>2</sub> и R<sub>3</sub> интерпретируются авторами как полиморфный вид *L. imberbis*. Морфотип R<sub>5</sub> объединяет высокие дерновинные растения, чувствительные к действию пожаров и семенным размножением как способом восстановления популяции после пожара. Последний указанных морфотипов в 2000 г. описан как третий вид – *Lyginia excelsa* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson (Briggs, Johnson, 2000).

W.V. Fitzgerald (1904) описал новый род Restionaceae под именем *Hopkinsia* W.Fitzg. в честь J.M. Hopkins, возглавлявшего одно из министерств Западной Австралии и проявлявшего живой интерес к развитию сельского хозяйства в штате. Этот род отличается от прочих Restionaceae пыльниками с двумя теками и гинецеем с одним гнездом и одним рыльцем. Каждая из этих особенностей встречается у других представителей семейства, но в этой комбинации они есть только у *Hopkinsia*. W.V. Fitzgerald (1904) приводит протокол для единственного вида – *H. scabrida* W.Fitzg. В действительности этот вид уже был описан в 1873 г. под именем *Lepyrodia anoectocolea* F.Muell. (von Mueller, 1872–1874). D.F. Cutler (1967) обнародовал новую номенклатурную комбинацию для *Lepyrodia anoectocolea* F.Muell. в роде *Hopkinsia*: *H. anoectocolea* (F.Muell.) D.F.Cutler. В 2000 г. был описан второй вид – *Hopkinsia adscendens* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson (Briggs, Johnson, 2000).

Традиционно род *Anarthria* рассматривали в составе семейства Restionaceae. Однако затем *Anarthria* был выделен в особое семейство на основании анатомических признаков D.F. Cutler a. H.K. Airy Shaw (1965). В этой же работе, спустя почти 150 лет с момента описания рода, был выбран лектотип рода – *A. scabra*. B.G. Briggs a. L.A.S. Johnson (2000) считали, что различия между родами *Lyginia* и *Hopkinsia* настолько существенны, что было принято решение об описании еще двух монотипных семейств: Lyginiaceae и Hopkinsiaceae. Позже на основании молекулярных данных оба рода были включены в Anarthriaceae (Briggs et al., 2014). Все три рода являются эндемиками юго-западной части штата Западная Австралия (Linder et al., 1998a). APG IV (2016) включают анартриевые в состав Restionaceae, но такое решение поддерживается не всеми исследователями. Например, B.G. Briggs (2022) считает правомерным выделение анартриевых как самостоятельного семейства в связи с высокими значениями поддержек клады *Anarthria* + [*Hopkinsia* + *Lyginia*].

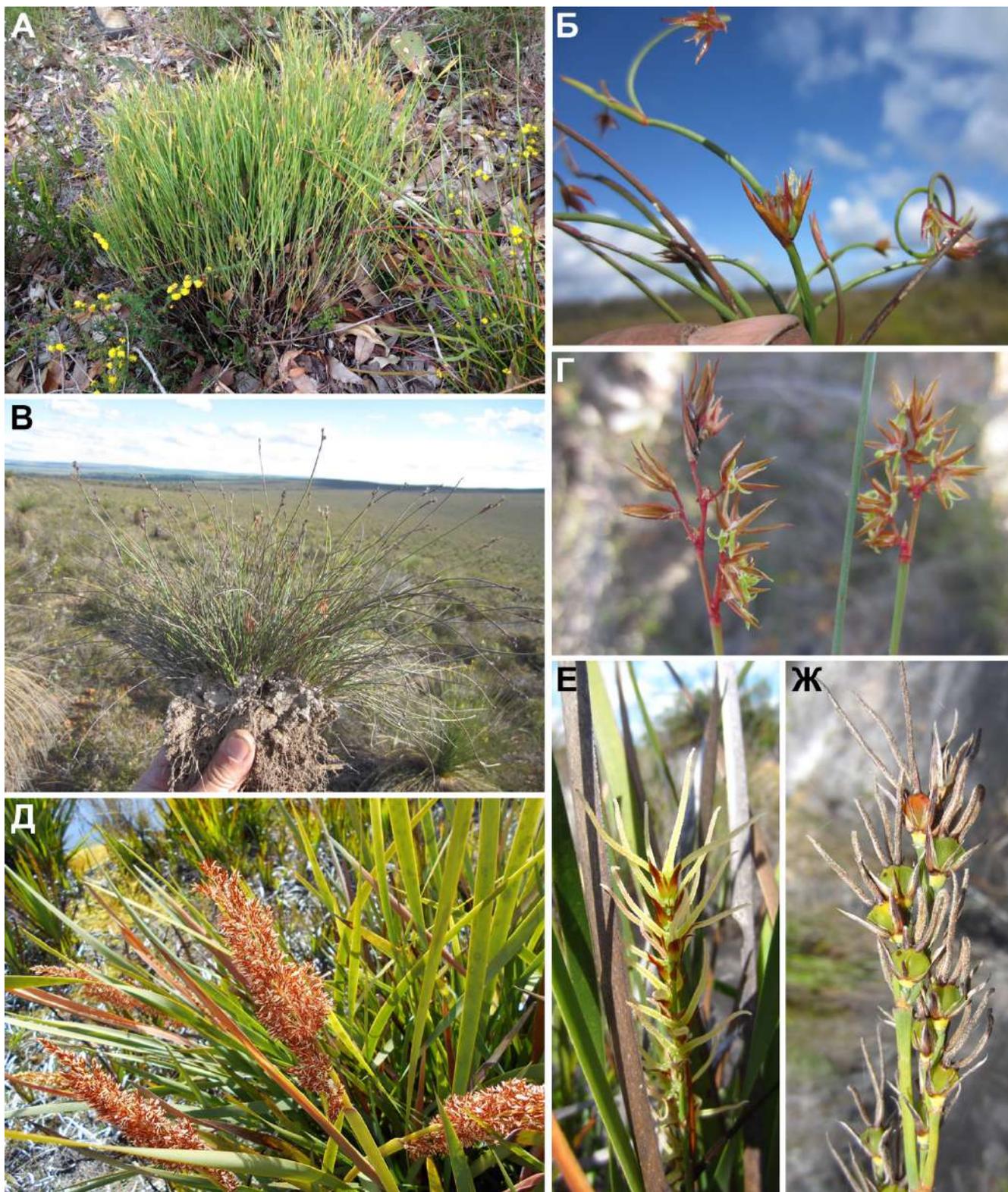
## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

С использованием гербарного материала изучены все когда-либо описанные виды Restionaceae–Anarthrioideae. Изученные образцы перечислены в Приложении 1, 2, 3. По мере наличия доступного материала, большинство из них изучены также с применением подходов световой и сканирующей электронной микроскопии и молекулярной филогенетики. В основе работы лежит использование сравнительного метода. При описании структуры гинецея использована концепция асцидиатного плодолистика и вытекающие из нее представления о зональности синкарпного гинецея (Leinfellner, 1950; Волгин, Тихомиров, 1980; Weberling, 1989). При описании структуры соцветий использован типологический подход (Troll, 1964; Weberling, 1989; Кузнецова, Тимонин, 2017).

**Сбор материала.** Представители всех трех родов Anarthrioideae являются эндемиками юго-западной части штата Западная Австралия (Рис. 2–4). Исследован материал, собранный на территории штата Западная Австралия в октябре 2014, августе 2015, сентябре 2016, ноябре 2018 и октябре 201 г. Автор принял участие в полевых работах 2015, 2016, 2018 и 2019 г. и имел возможность наблюдать все изученные виды в природе. Всего при участии автора собрано примерно 500 гербарных образцов австралийских растений, из них около 300 образцов Restionaceae, в том числе ваучерные образцы всех изученных видов. Собранный материал инсерирован в коллекции гербария Московского университета (MW) и Гербария Западной Австралии (PERTH).

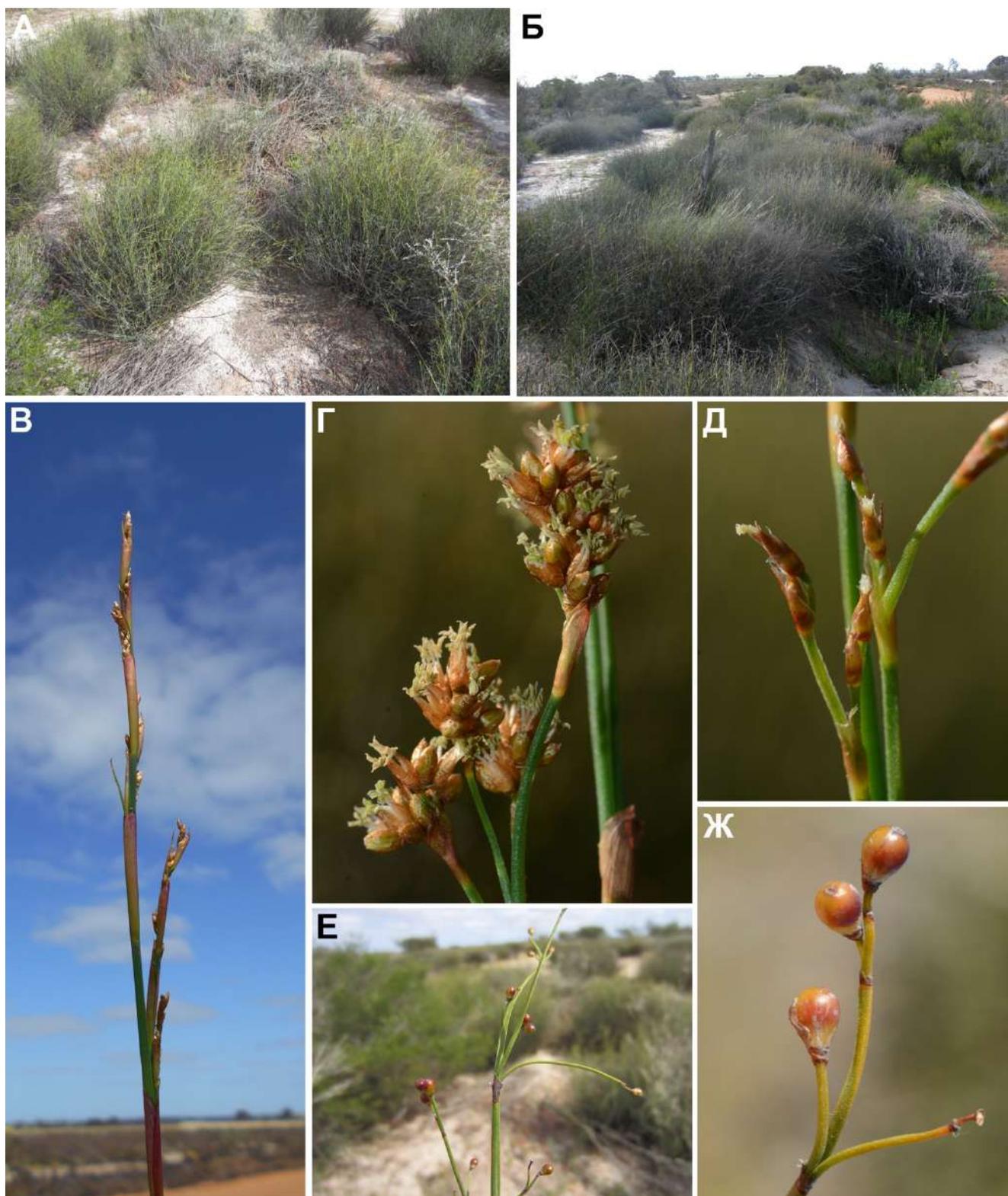
Выбор *Eurychorda complanata* как представителя Restionaceae с одной текой для сравнения (то есть внешней группы) был обусловлен 1) положением вида на филогенетическом дереве Restionaceae в основании самого крупного австралийского подсемейства Leptocarpoideae; 2) наличием репрезентативного материала для исследования анатомии и развития репродуктивных структур; 3) отсутствием полных данных об этом виде в литературе.

Для детальных анатомо-морфологических исследований использовался преимущественно фиксированный материал. Применяли следующие фиксаторы:



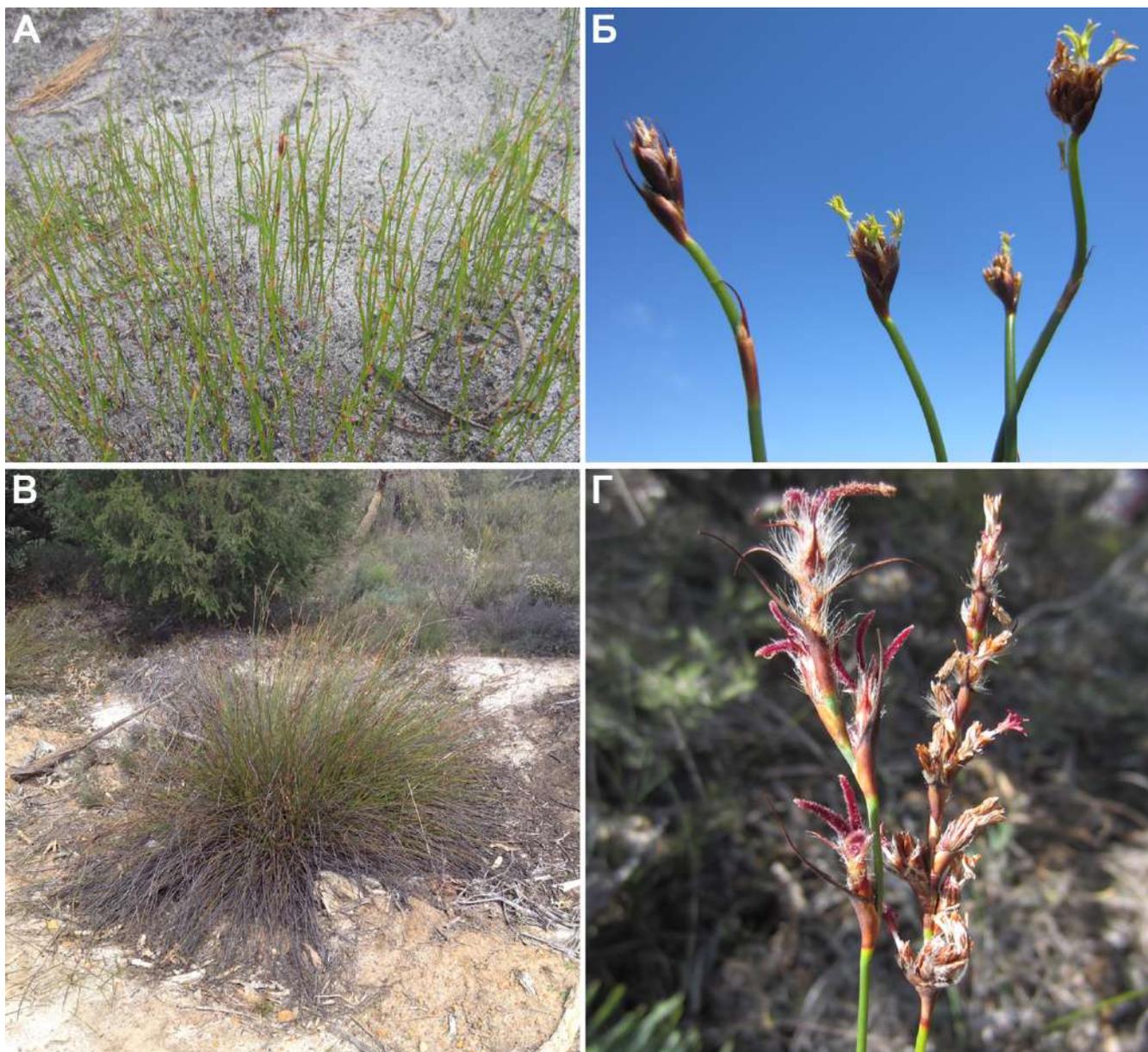
**Рисунок 2. Фотографии видов *Anarthria*, сделанные в природе в Западной Австралии. А–Б – *A. prolifera*. А – общий вид женского растения до цветения. Б – женские колоски во время цветения. В–Г – *A. humilis*. В – женское растение с соцветиями этого сезона и вскрывшимися плодами предыдущего сезона. Г – мужские соцветия во время цветения. Д–Ж – *A. scabra*. Д – мужские соцветия. Е – женское соцветие во время цветения. Ж – плоды. Фотографии: Д.Д. Соколов (Б–Г, Е–Ж), К.И. Фомичев (А, Д).**

70% этанол, фиксатор Ф.А.А., глутаральдегидный фиксатор. Фиксатор Ф.А.А. представляет собой смесь 70% этилового спирта, формалина и ледяной уксусной



**Рисунок 3. Фотографии *Hopkinsia anoetocolea*, сделанные в природе в Западной Австралии. А–Б – общий вид растения. В – мужское соцветие до цветения. Г – мужское соцветие во время цветения. Д – женские колоски во время цветения. Е–Ж – плоды. Фотографии: Д.Д. Соколов (А, Е), К.И. Фомичев (В), С.Ж. French (Г, Д), Т.Д. Macfarlane (Б, Ж).**

кислоты в соотношении 100 : 7 : 7 (Барыкина и др., 2004). После проведения фиксации необходима промывка материала, которая осуществлялась 96% раствором этанола несколькими сменами до исчезновения запаха уксусной



**Рисунок 4. Фотографии видов *Lyginia*, сделанные в природе в Западной Австралии. А–Б – *L. imberbis*. А – общий вид мужских растений. Б – мужские соцветия на стадии цветения. В–Г – *L. excelsa*. В – общий вид женского растения. Г – женское (слева) и мужское (справа) соцветия во время цветения. Фотографии: Д.Д. Соколов (А, Б, Г), К.И. Фомичев (В).**

кислоты с дальнейшим помещением материала в 70% раствор этанола. Глутаральдегидный водный фиксатор (McDowell, Trump, 1976) является смесью равных объемов 4% формалина и 1% раствора глутаральдегида, забуференной с помощью одноосновного фосфата натрия до рН 7,2–7,4 (Барыкина и др., 2004). После фиксации материал промывался тремя сменами буферного раствора (в каждой смене материал выдерживался по 1,5 часа), затем проточной водой в течение часа и проводился через водные растворы этанола возрастающей

концентрации (в 10, 20, 30% смесях по 15 мин, 40, 50, 60% смесях по 30 мин) и хранился в 70% этаноле.

**Исследование морфологических признаков с использованием гербарного материала.** PERTH является основным гербарием Западной Австралии с большим числом образцов, собранных по всем биогеографическим регионам штата. Поскольку объекты исследований являются эндемиками Западной Австралии, изучение морфологии в значительной степени основано на коллекциях PERTH. Все соответствующие образцы в Гербарии Западной Австралии были исследованы на предмет признаков, традиционно используемых в таксономии Anarthrioideae. Также были исследованы образцы, определенные ранее другими исследователями как *Anarthria gracilis* × *humilis* (Briggs 7471, 9940B), а также новые образцы такого типа (Fomichev & Macfarlane WA439). Особое внимание было уделено морфологии листьев и наличию лигулы в области влагалищно-пластиночного сочленения. Типовые образцы из коллекций европейских (B, BM, CGE, E, K, LD, LE, P) и австралийских (MEL, NSW, PERTH) гербариев были изучены непосредственно или в формате оцифрованных копий, доступных на сайтах соответствующих гербариев.

**Сканирующая электронная микроскопия.** Морфологию и развитие вегетативных и репродуктивных органов изучали при помощи СЭМ CamScan S-2 (Cambridge Instruments, Великобритания), Hitachi S405-A (Hitachi, Япония), JSM 6380-LA (JEOL, Япония), Quattro S (Thermo Fisher Scientific, США), сохраняя изображения в цифровом формате. Перед этим материал был обезвожен в последовательной серии органических соединений: 96% этанол (два раза по 30 мин), 96% этанол : 100% ацетон (1 : 1, 30 мин), 100% ацетон (три раза по 30 мин). Затем материал подвергали сушке в критической точке при помощи аппарата Hitachi HCP-2 (Hitachi, Япония) и напыляли золотом и палладием при помощи аппарата Giko IB-3 (JEOL, Япония). Исследования с помощью микроскопа Quattro S проводились без высушивания и напыления в связи с техническими возможностями микроскопа осуществлять работу с биологическими объектами с минимальной пробоподготовкой. Все методы, связанные с СЭМ, проводились на

базе Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

**Анатомические исследования.** В ходе анатомирования были применены несколько методик приготовления микропрепаратов. Часть объектов резали от руки бритвой. В целях идентификации лигнина с полученными срезами проводили тест Визнера (Romar et al., 2002). Этот тест замечателен тем, что подходит для всех лигнинов. Процедура теста заключается в обработке тканей флороглюцином и концентрированной соляной кислотой, после чего одревесневшие клеточные стенки окрашиваются в яркий пурпурно-красный цвет (Барыкина и др., 2004). Для приготовления постоянных препаратов использовали стандартные методики (Барыкина и др., 2004). Сперва материал подвергали постепенному обезвоживанию. Для этого материал, хранившийся в 70% водном растворе этанола, выдерживали в 80% растворе этанола 45 мин, после чего помещали в два 96% раствора и два 100% этанола. Далее материал последовательно помещали в смеси 100% этанол : хлороформ 3 : 1, 1 : 1, 1 : 3 и две чистые смены хлороформа и выдерживали в каждой до тех пор, пока материал не погрузится, после чего заключали в парафин. Объекты резали на ротационном микротоме МПС-2 (ТОЧМЕДПРИБОР, Украина) и автоматическом микротоме НМ 355S (Thermo Fisher Scientific, США) толщиной 15 мкм и окрашивали по Аксенову (Аксенов, 1967) или применяли комбинированную окраску с сафранином и алциановым синим (Барыкина и др., 2004), используя автоматический стейнер Varistain Gemini ES (Thermo Fisher Scientific, США), и заключали в BioMount. Также была использована методика приготовления тонких микропрепаратов с помощью Technovit 7100 (Igersheim, Cichocki, 1996). Дегидратацию и пропитывание материала проводили согласно инструкциям, предоставленным производителем. Объекты резали с помощью автоматического ротационного микротомы НМ 355S толщиной 5 мкм, окрашивали толуидиновым синим и заключали в BioMount.

**Световая микроскопия.** Детальное изучение микропрепаратов проводили при помощи световых микроскопов Микромед-2 (Микромед, Китай), СХ31 (Olympus, Япония), Axioplan 2 imaging MOT (Carl Zeiss, Германия). Фотоснимки

некоторых срезов были выполнены, используя камеры INFINITY2-3C (Lumenera, Канада).

**Выбор образцов для молекулярных исследований.** Все традиционно выделяемые виды Anarthrioideae были использованы в ходе молекулярно-филогенетического анализа. Образцы изучаемых видов были собраны в полевых условиях в силикагель или взяты из гербарных сборов. Информация о гербарных штрихкодах, коллекторе, коллекторских номерах и номерах GenBank секвенированных последовательностей генома изученных образцах приведена в Приложении 3. *Sporadanthus strictus* (R.Br.) V.G.Briggs & L.A.S.Johnson (Sporadanthoideae) был выбран в качестве внешней группы для молекулярно-филогенетического анализа в соответствии с филогенией рестиид (Briggs et al., 2014).

Были изучены нуклеотидные последовательности интрона пластидной тРНК-Leu (*trnL*) с межгенным спейсером *trnL-trnF* (*trnL-F*) и низкокопийный ядерный ген *at103*, кодирующий Mg-протопорфириновую IX монометилую эфирную циклазу (Li et al., 2008).

Пластидный участок *trnL-F* уже использовался в филогенетических исследованиях рестиид и показал свою эффективность в решении таксономических вопросов как на макросистематическом (Eldenäs, Linder, 2000; Hardy et al., 2008; Briggs et al., 2000, 2010, 2014), так и на микросистематическом уровне (Moline, Linder, 2005; Hardy, Linder, 2007; Wagstaff, Clarkson, 2012). Другими пластидными маркерами, используемыми до сих пор в филогенетических исследованиях рестиид, являются межгенный спейсер *atpB-rbcL* (Moline, Linder, 2005; Hardy, Linder, 2007; Hardy et al., 2008), полный ген *rbcL* (Moline, Linder, 2005; Hardy, Linder, 2007; Hardy et al., 2008; Briggs et al., 2010, 2014; Wagstaff, Clarkson, 2012), *matK* и фланкирующий интрон *trnK* (Moline, Linder, 2005; Hardy, Linder, 2007; Hardy et al., 2008; Briggs et al., 2010, 2014; Wagstaff, Clarkson, 2012). В рамках настоящего исследования проводились работы с участками *rbcL*, *matK*, *ycf1* и *trnL-F*, но только последний был признан надежным в контексте изучения видового разнообразия Anarthrioideae, поскольку другие пластидные маркеры были либо

слишком консервативными, либо праймеры, разработанные в более ранних исследованиях других групп растений, не подходили.

Ядерные маркеры не задействовались в более ранних молекулярно-филогенетических исследованиях австралийских *Restionaceae* на видовом уровне из-за технических проблем. Ядерные участки (экзон 6-11 *topob*, *phyB*) использовались у рестиид на уровне клады (Hochbach et al., 2018). В ходе настоящего исследования предпринимались попытки использовать несколько дополнительных ядерных маркеров, традиционно используемых в филогенетическом анализе, например, 5S нетранскрибируемый спейсер (5S-NTS) ядерной рибосомной ДНК и *phyC*, но качество полученных ПЦР-продуктов препятствовало дальнейшей работе. Предпринятые в разных лабораториях попытки секвенирования по Сэнгеру наиболее используемого ядерного маркера в филогенетике покрытосеменных, nrITS, не увенчались успехом у *Restionaceae* (M.D. Barrett, устное сообщение). Не была успешной и наша попытка работы с этим маркером. В связи с этим было принято решение использовать другой ядерный участок, *at103*, применение которого уже продемонстрировало эффективность в молекулярно-филогенетических исследованиях в других группах растений (Harpke et al., 2013; Dainou et al., 2016; Takawira-Nyenyua et al., 2018). Этот участок используется впервые в изучении рестиид и представляет собой первую попытку оценки ядерных маркеров в таксономии группы на уровне видов.

**Выделение ДНК, амплификация и секвенирование.** ДНК была выделена из сухого материала листьев и стеблей с использованием набора для выделения ДНК растений NucleoSpin (Macherey-Nagel, Германия) согласно инструкциям производителя. Для амплификации использовали набор для ПЦР Encyclo (Евроген, Россия). В соответствии с методикой P. Taberlet et al. (1991), участок пластидного межгенного спейсера *trnL-F* был амплифицирован с применением следующих праймеров:

cB49317F-1 (прямой): 5'-CGAAATCGGTAGACGCTACG-3'

fA50272R-3 (обратный): 5'-ATTTGAACTGGTGACACGAG-3'

Аmplификация ядерного гена *at103* проводилась с использованием следующих праймеров в соответствии с M. Li et al. (2008):

*at103-F* (прямой): 5'-CTTCAAGCCMAAGTTCATCTTCTA-3'

*at103-R* (обратный): 5'-TTGGCAATCATTTGAGGTACATNGTMACATA-3'

Условия ПЦР для *trnL-F* были 96 °C в течение 3 мин, 96 °C в течение 30 мин, 58 °C в течение 60 мин, затем 32 цикла 72 °C в течение 2 мин с окончательной стадией 72 °C в течение 7 мин. Для амплификации *at103* использовались следующие условия: 94 °C в течение 5 мин, 94 °C в течение 30 с, 55 °C в течение 40 с, затем 35 циклов по 72 °C в течение 60 с и окончательной стадией 72 °C в течение 10 мин. ПЦР проводили с использованием прибора Thermocycler 3000 (Biometra, Германия). Для очистки ПЦР-продукта использовали набор Cleanup Mini (Евроген, Россия) в соответствии с инструкциями, предоставленными производителем. Секвенирование ДНК проводили с помощью ABI Prism BigDye Terminator v. 3.1 с последующим анализом продукта на ABI Prism 3100-Avant Genetic Analyzer (Applied Biosystems, США). Для всех образцов были секвенированы как прямые, так и обратные цепи.

**Молекулярно-филогенетический анализ.** Выравнивание нуклеотидных последовательностей проводилось в программе MAFFT (Kato et al., 2002) и затем вручную редактировалось с помощью программы BioEdit (Hall, 1999). Построение филогенетических деревьев осуществлялось методом максимальной экономии (maximum parsimony, MP) и байесовским методом (Bayesian inference, BI). MP-анализ выполнялся в программе PAUP\* 4.0b8 (Swofford, 2003), для повышения вероятности нахождения максимально экономного дерева процедуру обмена ветвями осуществляли с помощью алгоритма реассоциации деревьев (tree bisection – reconnection, TBR). Все признаки рассматривались как равновесные. Делеции принимали за отсутствующие данные. Эвристический поиск выполнен в 500 повторностях со случайным характером включения последовательностей в анализ, причем не более чем 1 000 самых коротких деревьев были отобраны в каждой повторности. Воспроизводимость ветвлений дерева оценена методом бутстрэпа в 5 000 повторных выборках с учетом алгоритма реассоциации деревьев и

случайным добавлением таксонов, и 1 000 самых экономных деревьев из каждой повторности были отобраны. Значения поддержек бутстрэп (BS) 85–100% расценивались как сильные, 75–84% средние и менее 75% слабые (Kress et al., 2002)

Байесовский анализ (BI) выполнялся с помощью программы MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012), для каждого из анализируемых участков выбиралась оптимальная модель эволюции согласно информационному критерию Акаике (AIC) с помощью программы MrModeltest 2.4 (Nylander, 2004); модель K80+G была выбрана для *at103*, модель GTR+G использовалась как для построения дерева по *trnL-F* отдельно, так и для объединенного анализа *at103* и *trnL-F*. Байесовский анализ включал два независимых запуска с заданными 25 000 000 генерациями, число одновременно генерируемых – 4. Проводился отбор каждого тысячного из генерированных деревьев. Из полученных деревьев первые 2 000 (8%) деревьев были отброшены на стадии «burn-in». Оставшиеся деревья были использованы, чтобы построить мажоритарное консенсусное дерево.

Методы МР и BI-анализов были использованы для набора данных по пластидному участку и для объединенных данных по пластидному и ядерному участку. Число информативных сайтов было относительно низким в наборе данных по ядерному участку и его самостоятельное использование не позволило построить разрешенное дерево. Объединение пластидных и ядерных данных оправдывается тем фактом, что результаты комбинированного анализа в значительной степени соответствуют морфологическому анализу. Только для ядерных данных применялся метод главных компонент, реализованный в программе PAST 3.14 (Hammer et al., 2001), чтобы визуализировать закономерности изменения ядерного участка (Degtjareva et al., 2013). Были использованы все однозначно выровненные позиции во всех доступных последовательностях видов *Anarthria*. Использовались общие коэффициенты подобия Гауэра.

**Анализ географического распространения.** На основе GPS-координат точек сбора растений была оформлена карта ареалов. Для этих целей были задействованы данные по всем гербарным образцам, хранящимся в PERTH, некоторым образцам из прочих гербариев, а также данные по образцам, собранным

в ходе полевых исследований. Построение карт осуществлялось в программе QGIS 3.10.

**Графическая работа.** Обработка снимков СЭМ и СМ, создание оригинальных рисунков, схем и диаграмм проводилась в редакторах Adobe Photoshop, Adobe Illustrator и Microsoft PowerPoint for Mac 2011.

## ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

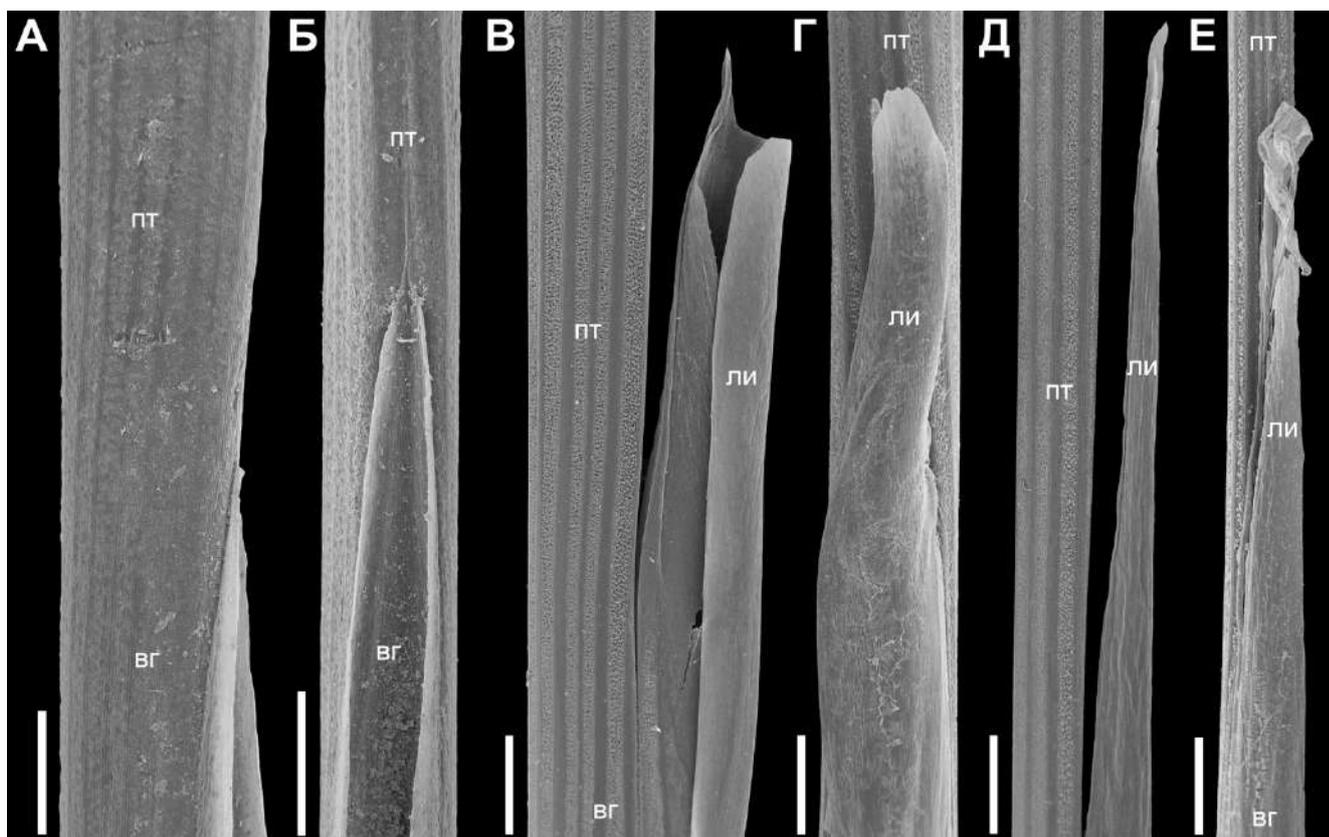
### Раздел 3.1. Морфолого-анатомическое строение листьев

В рамках исследования вопроса о таксономическом разнообразии Anarthrioideae мы изучили микроморфологические и анатомические признаки номофиллов. В анализе были использованы листовые пластинки представителей всех трех родов подсемейства. Особое внимание уделяли следующим признакам: детали устройства влагалищно-пластиночного сочленения, форма поперечного среза и детали продольного среза листовых пластинок, характер поверхности эпидермы, закономерности расположения устьиц и их положение относительно уровня основных клеток эпидермы, закономерности расположения хлоренхимы и форма ее клеток. Список изученных образцов приведен в Приложении 1.

#### Род *Anarthria*

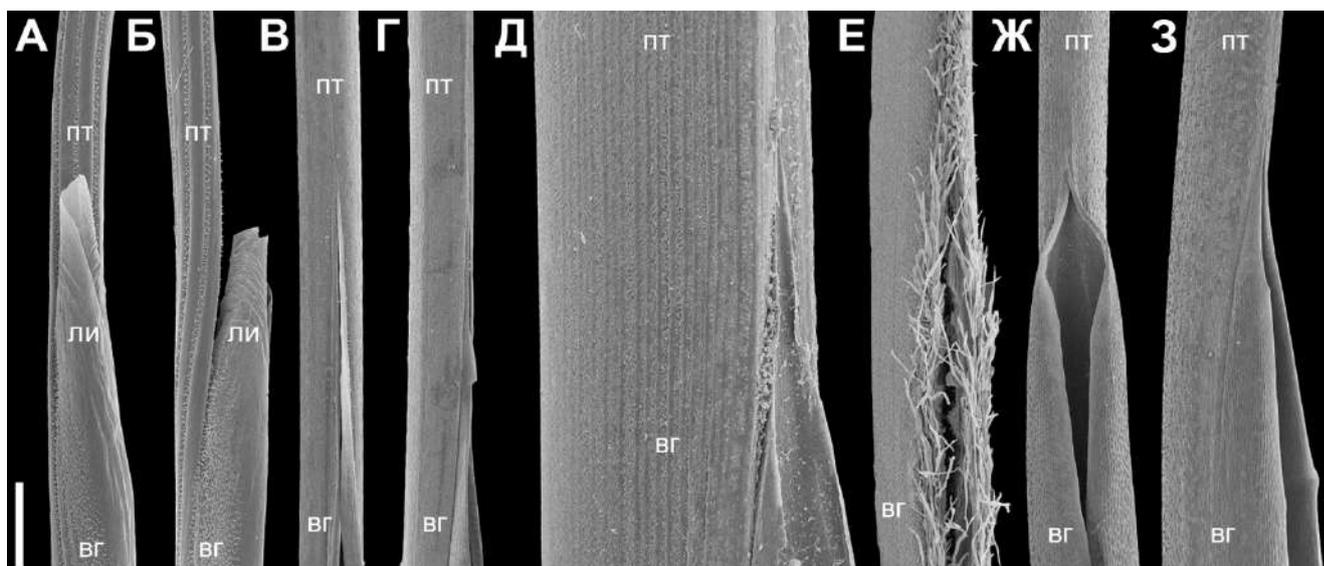
В ходе полевых работ и анализа гербарного материала мы впервые установили факт варьирования качественных признаков строения листьев в пределах вида *A. gracilis* в его традиционном понимании. Выявлены три группы образцов, которые в полной мере отвечают диагностическим признакам этого вида, приведенным в литературе (Meneu, Pate, 1999), но при этом различаются между собой. Соответствующие группы далее обозначены как *A. gracilis* sp. 1, *A. gracilis* sp. 2 и *A. gracilis* sp. 3 и в совокупности образуют комплекс *A. gracilis* (= *A. gracilis* s.l. в понимании авторов таксономических и флористических работ последних десятилетий). Исследованные образцы *A. gracilis* s.l. отличаются друг от друга деталями морфологии листьев. Описанные далее признаки позволяют с легкостью относить гербарные образцы к одной из трех групп, кроме случаев с такими образцами, у которых листья отсутствуют.

Представители группы *A. gracilis* sp. 1 имеют очень короткую лигулу (менее 0,1 мм), которая находится в месте сближения и объединения краев влагалища на верхней стороне листа в месте перехода в пластинку (Рис. 5А–Б). Листья *A. gracilis* sp. 2 и *A. gracilis* sp. 3 обладают заметной длинной лигулой,



**Рисунок 5.** Влагалищно-пластиночное сочленение листа у растений из группы *A. gracilis* s.l. А–Б – *A. gracilis* sp.1, образец *Fomichev & Macfarlane WA654*. В–Г – *A. gracilis* sp. 2, образец *Fomichev & Macfarlane WA700*. Д–Е – *A. gracilis* sp. 3, образец *Fomichev & Macfarlane WA644*. А, В, Д – вид сбоку. Б, Г, Е – вид с адаксиальной стороны. Лигула короткая, едва видимая у *A. gracilis* sp. 1 и очень длинная у *A. gracilis* sp. 2 и *A. gracilis* sp. 3. вг – влагалище; ли – лигула; пт – пластинка. Масштабный отрезок: 1 мм.

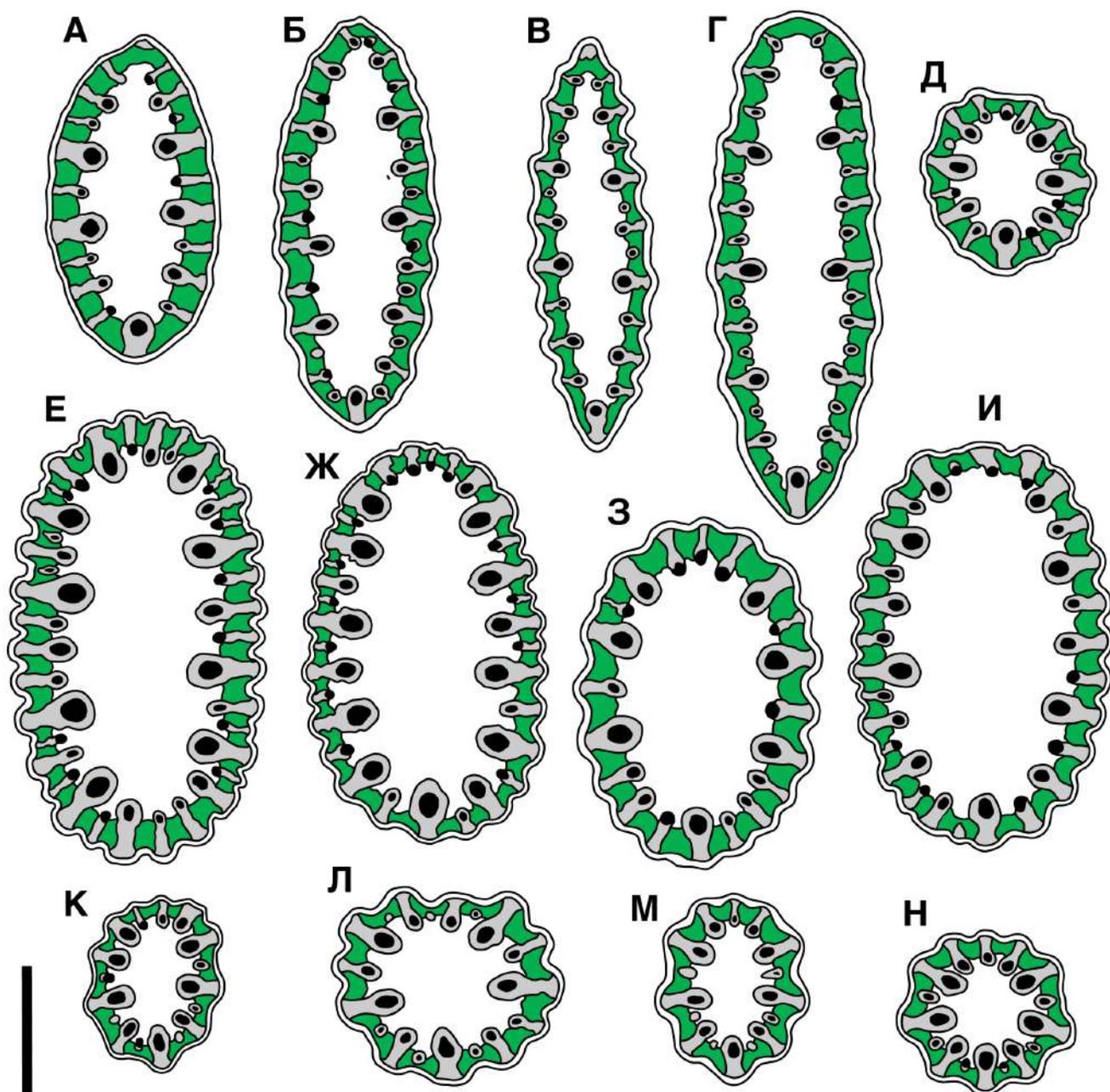
расположенной на адаксиальной стороне в переходной зоне между влагалищем и пластинкой (Рис. 5В–Е). Длина лигулы у *A. gracilis* sp. 2 достигает 5–15 мм и 5–12 мм у *A. gracilis* sp. 3. Лигула у этих растений представлена пленчатым цельнокрайним выростом, сужающимся от основания к верхушке. Схожей, но более короткой лигулой (2–2,5 мм) обладают все образцы вида *A. polyphylla* (Рис. 6А–Б). Виды *A. humilis*, *A. laevis*, *A. prolifera* и *A. scabra* имеют крайне короткую, едва видимую лигулу, менее 0,1 мм длиной (Рис. 6В–З). В рамках рассматриваемого признака, образцы *A. gracilis* sp. 1 схожи со всеми остальными видами *Anarthria*, кроме *A. gracilis* sp. 2, *A. gracilis* sp. 3 и *A. polyphylla*. Ушки у всех представителей рода отсутствуют. Наши тщательные полевые исследования множества мест произрастания изучаемых растений в юго-западной части Австралии подтверждают, что различия в соответствующих деталях строения листа постоянны в пределах всех особей популяции.



**Рисунок 6.** Влагалищно-пластиночное сочленение листа у видов *Anarthria*. А–Б – *A. polyphylla* образец *Fomichev et al. WA575*. В–Г – *A. humilis* образец *Fomichev et al. WA589*. Д – *A. laevis* образец *Fomichev & Macfarlane WA641*. Е – *A. scabra* образец *Fomichev & Macfarlane WA699*. Ж–З – *A. prolifera* образец *Sokoloff & Macfarlane WA27*. А, В, Е–Ж – вид с адаксиальной стороны. Б, Г, Д, З – вид сбоку. Лигула длинная у *A. polyphylla*, у прочих отмеченных видов крайне короткая, едва видимая. вг – влагалище; ли – лигула; пт – пластинка. Масштабный отрезок: 1 мм.

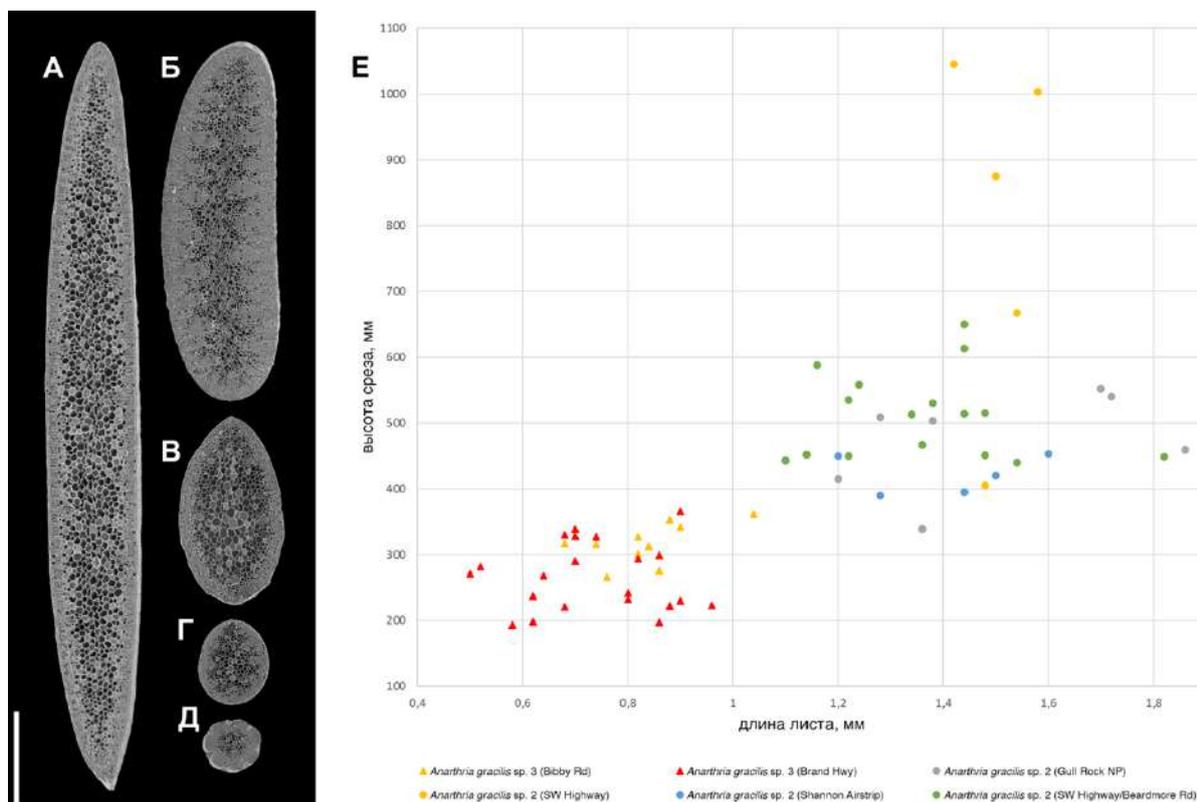
Кроме того, растения *A. gracilis* sp. 3 отличаются от растений двух других групп *A. gracilis* тем, что они в целом меньше, а их листья – короче, чем у *A. gracilis* sp. 2 (Рис. 8Е).

Среди представителей *Anarthria* можно выделить три формы поперечного сечения пластинки листа: округлая в сечении (высота примерно равна ширине), эллиптическая в сечении (высота превосходит ширину не более, чем в два раза) и мечевидная (высота более чем в два раза превосходит ширину). У *A. gracilis* sp. 1 и *A. gracilis* sp. 2 листья с латерально сплюснутыми листовыми пластинками (Рис. 7А–Г, Е–И). Пластинка *A. gracilis* sp. 2 сплюснута в меньшей степени (пластинка эллиптическая в сечении), чем у *A. gracilis* sp. 1 (пластинка мечевидная). Пластинка листа в группе *A. gracilis* sp. 3 почти округлая в сечении, что придает всему листу нитевидную форму (Рис. 7К–Н). Общий размер поперечного сечения листа у *A. gracilis* sp. 3 значительно меньше, чем в двух других группах. Среди прочих видов *Anarthria* листовая пластинка мечевидная у *A. scabra* (Рис. 8А) и *A. laevis* (Рис. 8Б), эллиптическая в сечении у *A. prolifera*



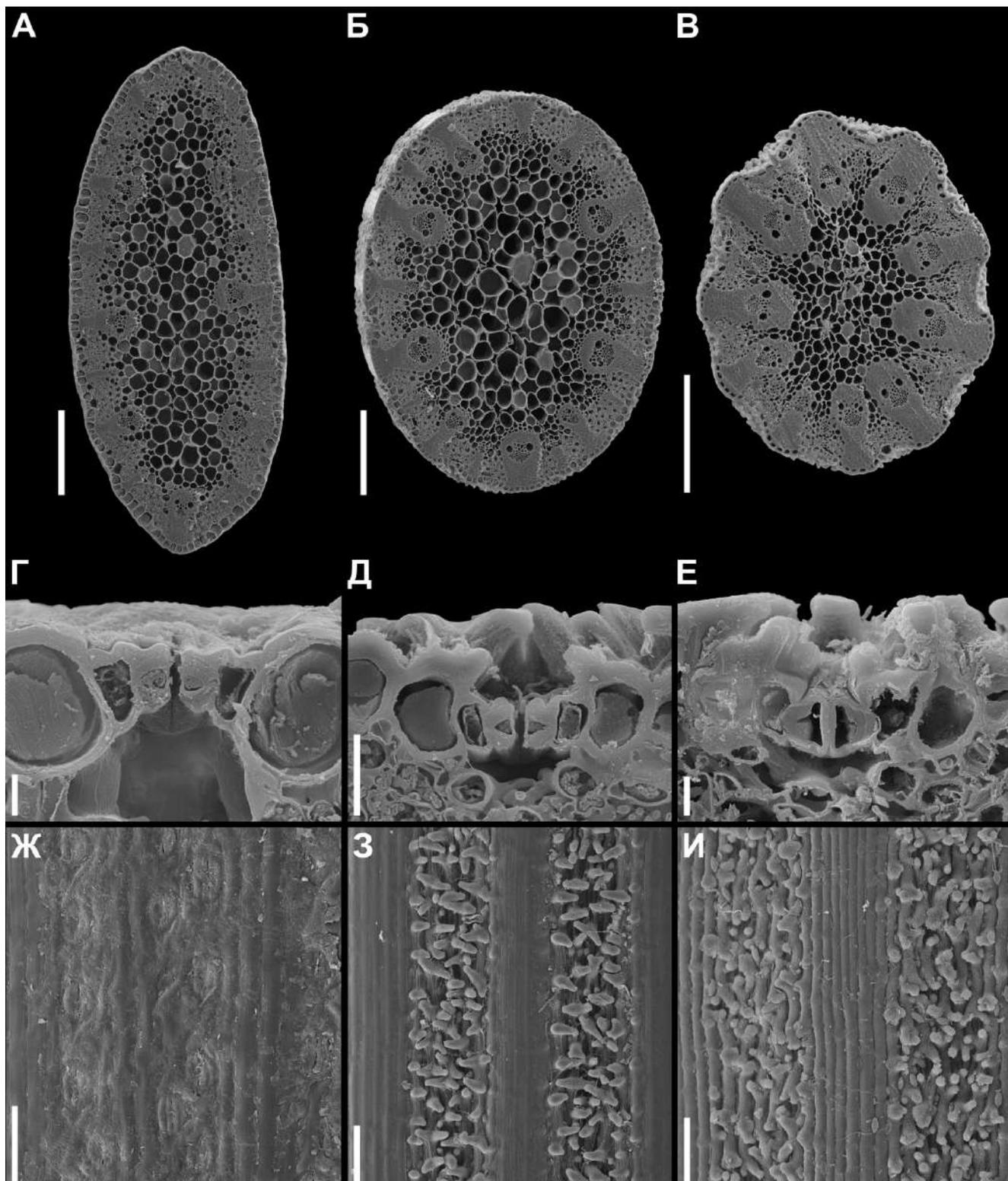
**Рисунок 7.** Схемы поперченных срезов листьев *A. gracilis* s.l., сделанных в самой широкой части пластинки. А–Г – *A. gracilis* sp. 1. Д – возможный гибрид *A. gracilis* sp. 1 и *A. humilis*. Е–И – *A. gracilis* sp. 2. К–Н – *A. gracilis* sp. 3. А – образец *Fomichev & Macfarlane* WA408. Б – образец *Fomichev & Macfarlane* WA654. В – образец *Fomichev & Macfarlane* WA655. Г – образец *Fomichev & Macfarlane* WA659. Д – образец *Fomichev & Macfarlane* WA439. Е – образец *Fomichev & Macfarlane* WA414. Ж – образец *Fomichev & Macfarlane* WA690. З – образец *Fomichev & Macfarlane* WA701. И – образец *Fomichev & Macfarlane* WA730. К – образец *Fomichev & Macfarlane* WA642. Л – образец *Fomichev & Macfarlane* WA643. М – образец *Fomichev & Macfarlane* WA647. Н – образец *Fomichev & Macfarlane* WA648. Зеленый – хлорохима; белый – эпидерма (внешний слой) и паренхима (центральная область); серый – склеренхима; черный – проводящий пучок. Масштабный отрезок: 600 мкм.

(Рис. 8В) и округлая в сечении (лист нитевидный) у *A. humilis* (Рис. 8Г) и *A. polyphylla* (Рис. 8Д).



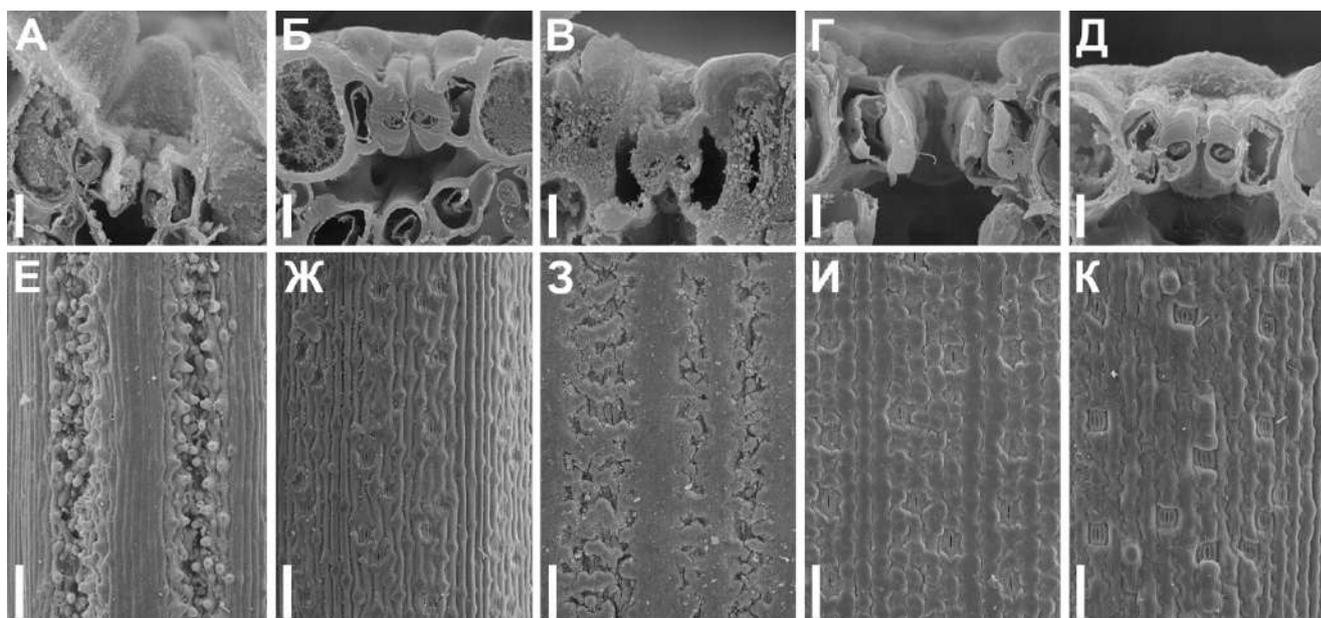
**Рисунок 8. Строение листа у представителей рода *Anarthria*.** А–Д – поперечные срезы листьев *Anarthria*, сделанных в самой широкой части пластинки листа. А – *A. scabra*, образец *Fomichev & Macfarlane WA699*. Б – *A. laevis*, образец *Fomichev & Macfarlane WA641*. В – *A. prolifera*, образец *Sokoloff & Macfarlane WA27*. Г – *A. humilis*, образец *Fomichev et al. WA589*. Д – *A. polyphylla*, образец *Fomichev et al. WA575*. Е – соотношение высоты поперечного среза пластинки длинного листа и длины самого длинного листа у *A. gracilis* sp. 2 и *A. gracilis* sp. 3. Масштабный отрезок: 1 мм.

В роде встречаются листья как с выраженной продольной ребристостью, так и листья с гладкой поверхностью (Рис. 9–10). Указанные различия, в частности, встречаются и среди выделенных трех групп в пределах комплекса *A. gracilis* (Рис. 9). У растений, которые обладают лигулой (*A. gracilis* sp. 2, *A. gracilis* sp. 3 и *A. polyphylla*) поверхность эпидермы образует продольные полосы из рядов клеток с гладкими наружными периклинальными клеточными стенками и ряды с клетками, несущими на своей поверхности папиллы (Рис. 9З–И, 10Е). Области ложбинок приходятся на участки, образованные клетками с папиллами. Ребристость у *A. gracilis* sp. 3 выражена в большей степени, чем у *A. gracilis* sp. 2. Виды *A. humilis*, *A. prolifera* и *A. scabra*, а также *A. gracilis* sp. 1 обладают листьями с гладкой поверхностью, без продольных рядов клеток с папиллами (Рис. 9А, 10Ж, И–К). При внешнем осмотре поверхности листа *A. laevis* заметны чередующиеся продольные полосы, что также обусловлено наличием участков с



**Рисунок 9.** Анатомического строения листовой пластинки *Anarthria gracilis* s.l. А, Г, Ж – *A. gracilis* sp. 1, образец *Fomichev & Macfarlane WA654*. Б, Д, З – *A. gracilis* sp. 2, образец *Fomichev & Macfarlane WA700*. В, Е, И – *A. gracilis* sp. 3, образец *Fomichev & Macfarlane WA644*. А–В – поперечные срезы листовой пластинки. Г–Е – устьице на поперечном срезе пластинки. Ж–И – вид на эпидерму пластинки с поверхности. Масштабные отрезки: А–В – 300 мкм; Г, Е – 10 мкм; Д – 30 мкм; Ж–И – 100 мкм.

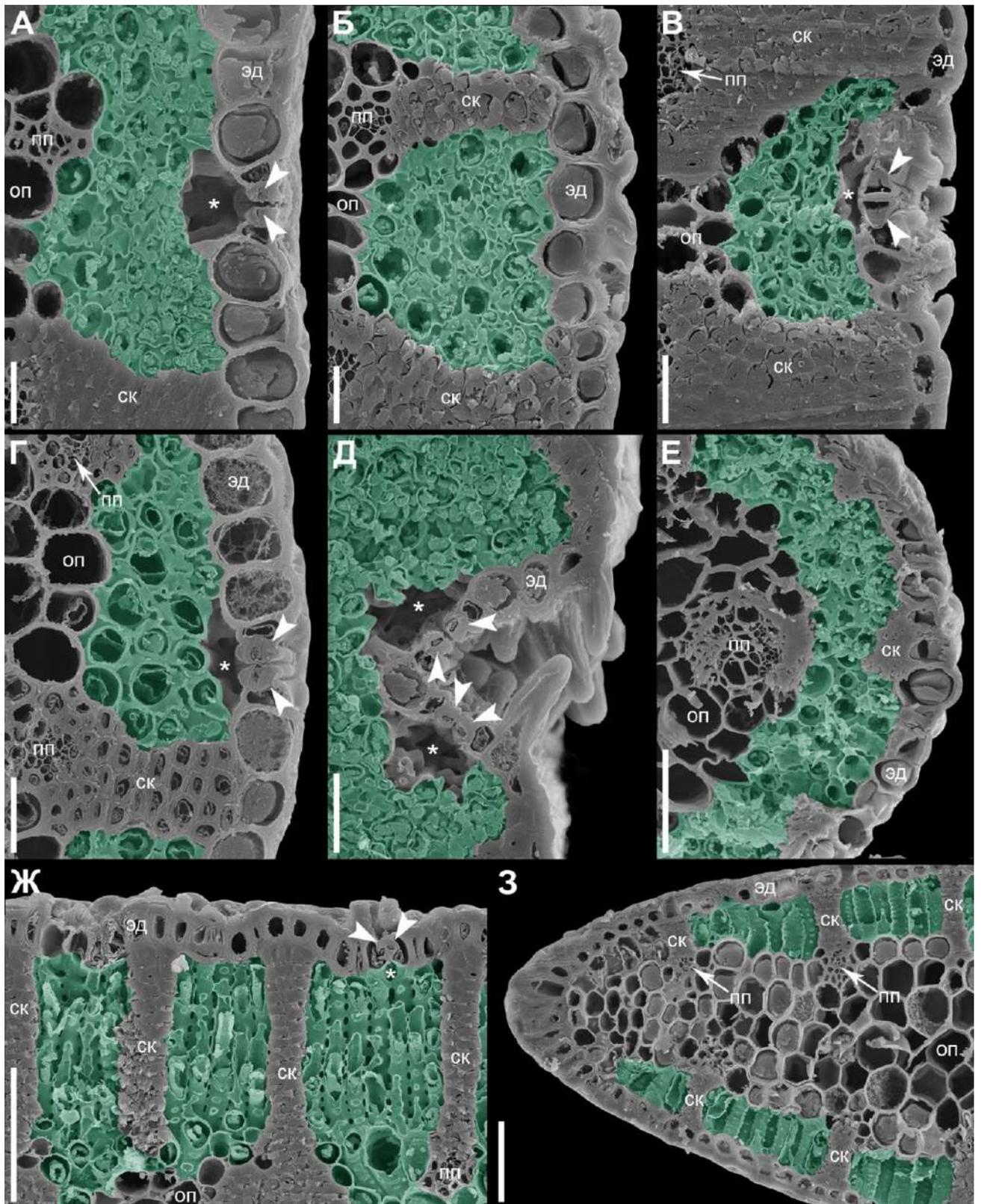
небольшими папиллами (Рис. 103), но на поперечном срезе пластинки ребристость у этого вида выражена слабо (Рис. 8Б). У всех видов устьица в листьях



**Рисунок 10.** Детали строения листовой пластинки видов *Anarthria*. А, Е – *A. polyphylla*, образец *Fomichev et al. WA575*. Б, Ж – *A. humilis*, образец *Fomichev et al. WA589*. В, З – *A. laevis*, образец *Fomichev & Macfarlane WA641*. Г, И – *A. scabra*, образец *Sokoloff & Macfarlane WA25*. Д, К – *A. prolifera*, образец *Sokoloff & Macfarlane WA27*. А–Д – устьице на поперечном срезе пластинки. Е–К – вид на эпидерму пластинки с поверхности. Масштабные отрезки: А–Д – 10 мкм; Е–К – 100 мкм.

располагаются продольными группами (Рис. 9Ж–И, 10Е–К). Устьица могут быть обнаружены у *A. gracilis* sp. 1, *A. humilis*, *A. prolifera* и *A. scabra* при внешнем осмотре поверхности листа (Рис. 9Г, 10Б, Г–Д), в то время как у *A. gracilis* sp. 2, *A. gracilis* sp. 3, *A. laevis* и *A. polyphylla* устьица скрыты среди множества папилл (Рис. 9Д–Е, 10А, В). Характерные особенности листа отмечены у *A. scabra*. В листьях этого вида морфологические края влагалища несут множество трихом (Рис. 6Е), а по краям мечевидного листа проходят ряды выступов, создавая впечатление пильчатого края. Указанные признаки не встречаются у прочих видов *Anarthria*.

Среди *Anarthrioideae* выявлены две возможные формы организации хлоренхимы: у одних видов клетки имеют цилиндрическую форму, образуя один или несколько палисадных слоев, либо клетки хлоренхимы имеют неправильную форму (Рис. 11). *A. laevis* и *A. scabra* обладают палисадной хлоренхимой, клетки которой вытянуты радиально и расположены в один слой (Рис. 11Ж–З). Антиклинальные стенки с небольшими выростами, которые контактируют с аналогичными выростами соседних клеток. Подобные клетки хлоренхимы в литературе называют термином «peg-cells» (Cutler, 1969). Все остальные виды



**Рисунок 11. Организация хлоренхимы видов *Anarthria* на поперечных срезах листовых пластинок.** А – *A. gracilis* sp. 1, образец *Fomichev & Macfarlane WA654*. Б – *A. gracilis* sp. 2, образец *Fomichev & Macfarlane WA700*. В – *A. gracilis* sp. 3, образец *Fomichev & Macfarlane WA644*. Г – *A. humilis*, образец *Fomichev et al. WA589*. Д – *A. polyphylla*, образец *Fomichev et al. WA575*. Е – *A. prolifera*, образец *Fomichev et al. WA358B*. Ж – *A. laevis*, образец *Fomichev & Macfarlane WA641*. З – *A. scabra*, образец *Fomichev & Macfarlane WA699*. оп – основная паренхима; пп – проводящий пучок; ск – склеренхима; эд – эпидерма; звездочкой отмечено положение подустычной полости; стрелками отмечены замыкающие клетки устьица. Масштабные отрезки: А–Д – 30 мкм; Е–З – 100 мкм.

*Anarthria* имеют несколько слоев клеток неправильной формы. Влагалище и пластинка гипостомные. В листьях пучки располагаются одним кольцом. Количество проводящих пучков, иннервирующих лист, варьирует в зависимости от вида. Минимальное число пучков выявлено у *A. polyphylla* (7), максимальное – у *A. scabra* (около 130).

Исследована морфология гербарных образцов из типовых коллекций названий, фигурирующих в современной таксономической литературе как синонимы *A. gracilis*. Листья оригинального материала *A. grandiflora* (CGE 05073, В 100278880, К 001056264) нитевидные, с продольной ребристостью, с заметной длинной лигулой. Оригинальный материал *A. canaliculata* (LD 1354037) и *A. ischaemoides* (LD 1746884, Р 00748637) обладает листьями с выраженной лигулой, пластинка несколько сплющена с боков и с продольными ребрами. У типового материала *Juncus dioicus* (Р 00748634, Р 00748635, Р 00748636) листья сплющенные, а лигула очень короткая.

Проведенный анализ гербарных образцов, в совокупности с полевыми наблюдениями, подтверждает, что традиционно выделяемые виды *Anarthria*, кроме *A. gracilis*, являются морфологически однородными и соответствуют описаниям определительных ключей в таксономической литературе. Исключением из этого обобщения являются образцы *Briggs 7471, 9940B* (PERTH, NSW), которые характеризуются некоторыми признаками как *A. humilis*, так и *A. gracilis* sp. 1. Листовые пластинки *Briggs 7471, 9940B* нитевидные, округлые в поперечном сечении, при этом значительно длиннее таковых у *A. humilis* и достигают 7–18 мм. Листовые пластинки схожей длины встречаются у *A. gracilis* sp. 1. Лигула в месте перехода влагалища листа в пластинку отсутствует. Основываясь на указанных морфологических признаках, образцы были идентифицированы коллектором как *A. gracilis* × *humilis*. Указанные признаки также характерны для образца *Fomichev & Macfarlane WA439* (MW), который был собран нами из той же точки.

## **Род *Hopkinsia***

### ***Hopkinsia anoectocolea***

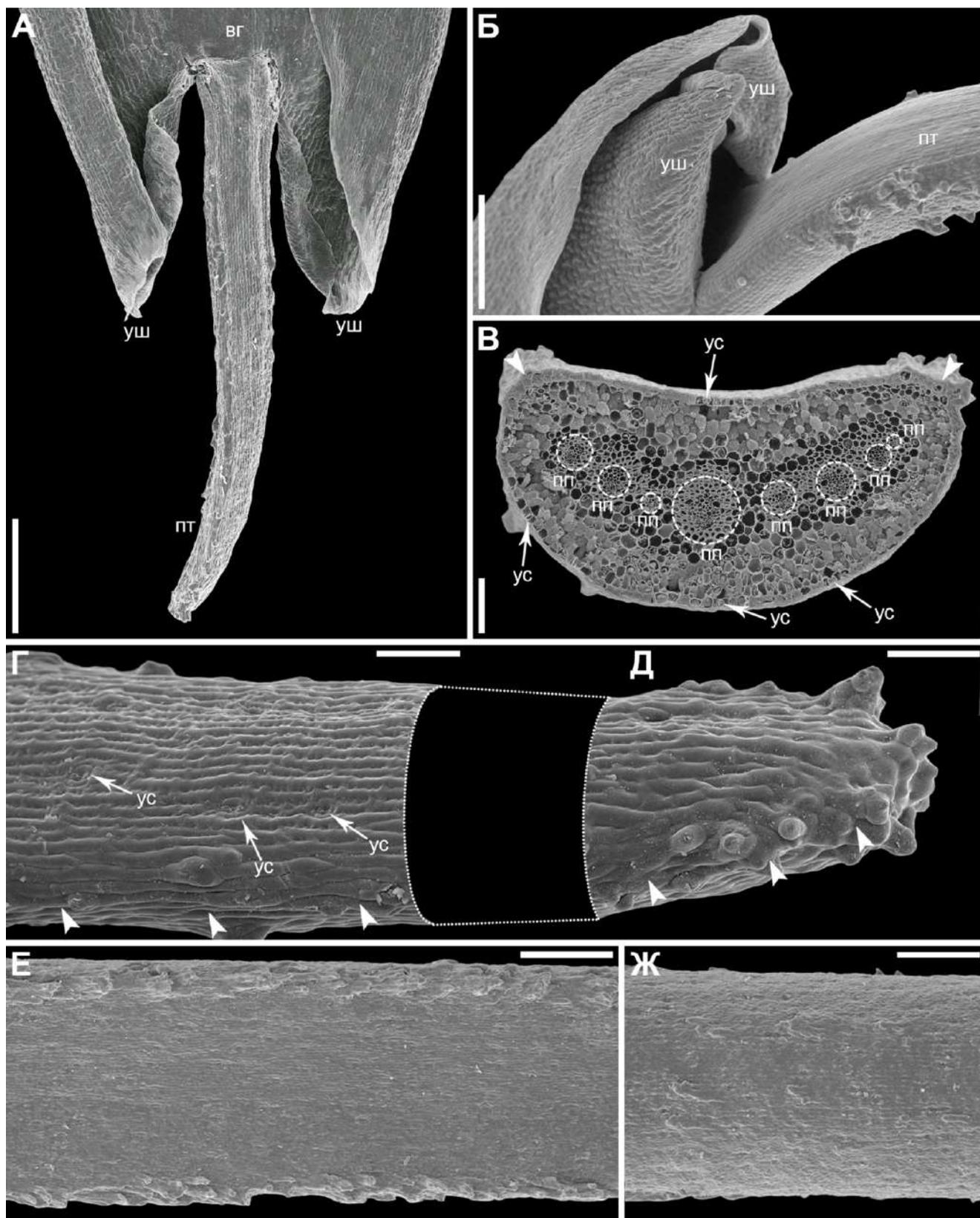
Исследование проводились на материале вида *H. anoectocolea* (Рис. 12). Листья редуцированы и представлены стеблеобъемлющим влагалищем с коротким нитевидным придатком, гомологичным листовой пластинке. Лигула отсутствует, границы между адаксиальной и абаксиальной сторонами, заметные во влагалище, продолжаются и в нижней части пластинки (Рис. 12А–Б). Дистальные края влагалища образует два ушка (Рис. 12А–Б). Ушки этого рода образованы пленчатыми выростами по обе стороны влагалищно-пластиночного сочленения. *Hopkinsia* отличается от всех прочих *Anarthrioideae* своими узкими дорсовентрально сплюснутыми листовым пластинками (Рис. 12Г–Ж). Сплюснутые пластинки характерны для обоих видов *Hopkinsia*, что можно рассматривать как внешнее проявление бифациальности листовой пластинки у этого рода. Вдоль морфологических краев пластинки проходят ряды папилл (Рис. 12Г–Д).

Эпидерма влагалища и пластинки дифференцирована на адаксиальную и абаксиальную (Рис. 13). Устьица расположены на уровне основных клеток эпидермы. Влагалище гипостомное, пластинка амфистомная. Ушки образованы преимущественно верхней и нижней эпидермой, однако непосредственно в базальной части может присутствовать однослойный мезофилл, представленный паренхимными клетками (Рис. 13Б). Под абаксиальной и эпидермой расположены 3–4 слоя клеток хлоренхимы. Клетки двух наружных слоев несколько вытянуты в вертикальном направлении, клетки нижних слоев изодиаметрические (Рис. 13Г). Акропетально ширина адаксиальной эпидермы постепенно сокращается, субэпидермальная хлоренхима возникает на адаксиальной стороне. Пластинка иннервирована 3–6 проводящим пучками, расположенными в одной плоскости (Рис. 13В). Близ верхушки латеральные пучки сливаются с медианным.

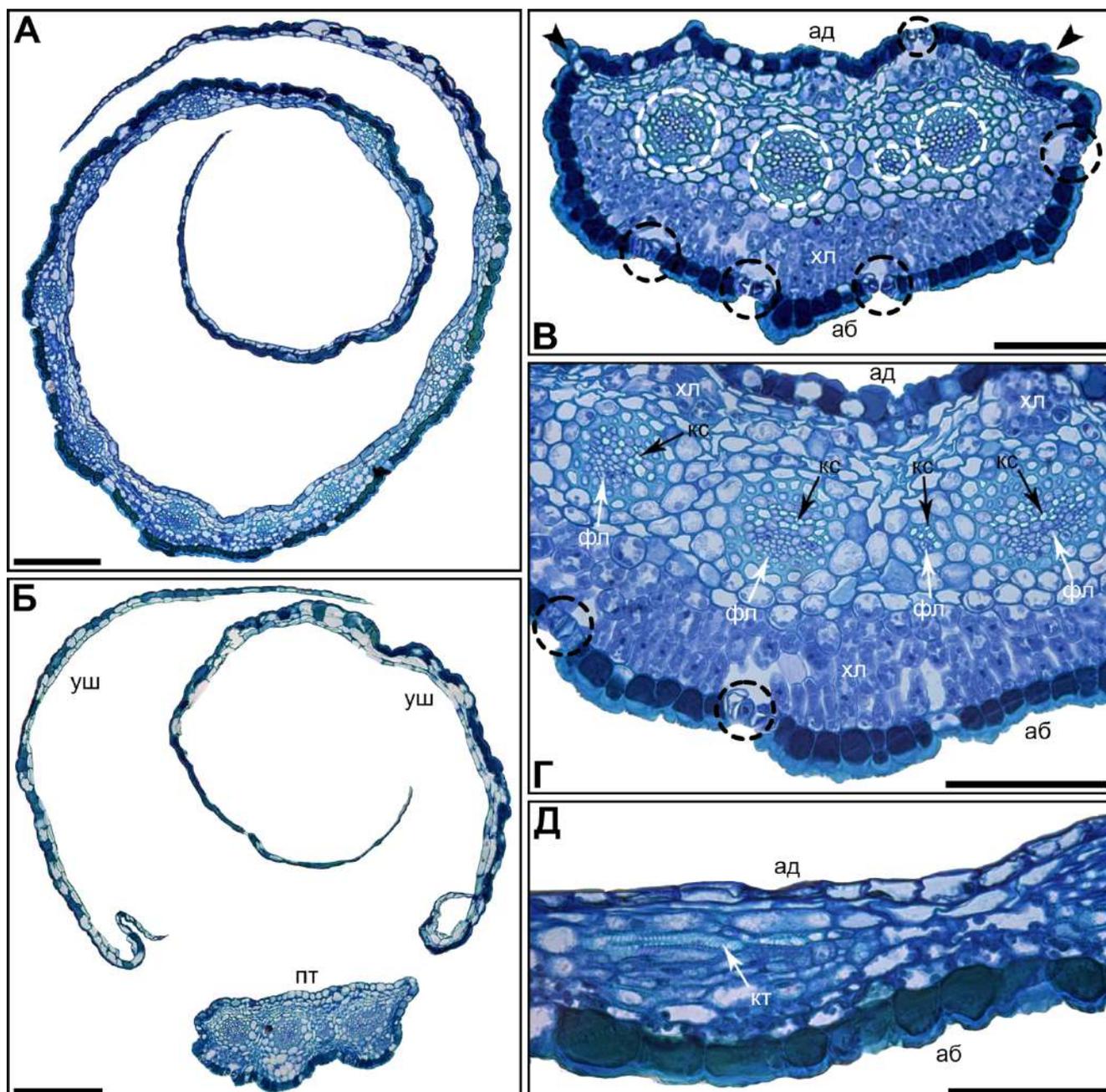
## **Род *Lyginia***

### ***Lyginia barbata***

Листья *Lyginia* редуцированы и представлены стеблеобъемлющим влагалищем с коротким цилиндрическим придатком (Рис. 14А–Б). Лигула и ушки отсутствуют. Эпидерма влагалища дифференцирована на адаксиальную и

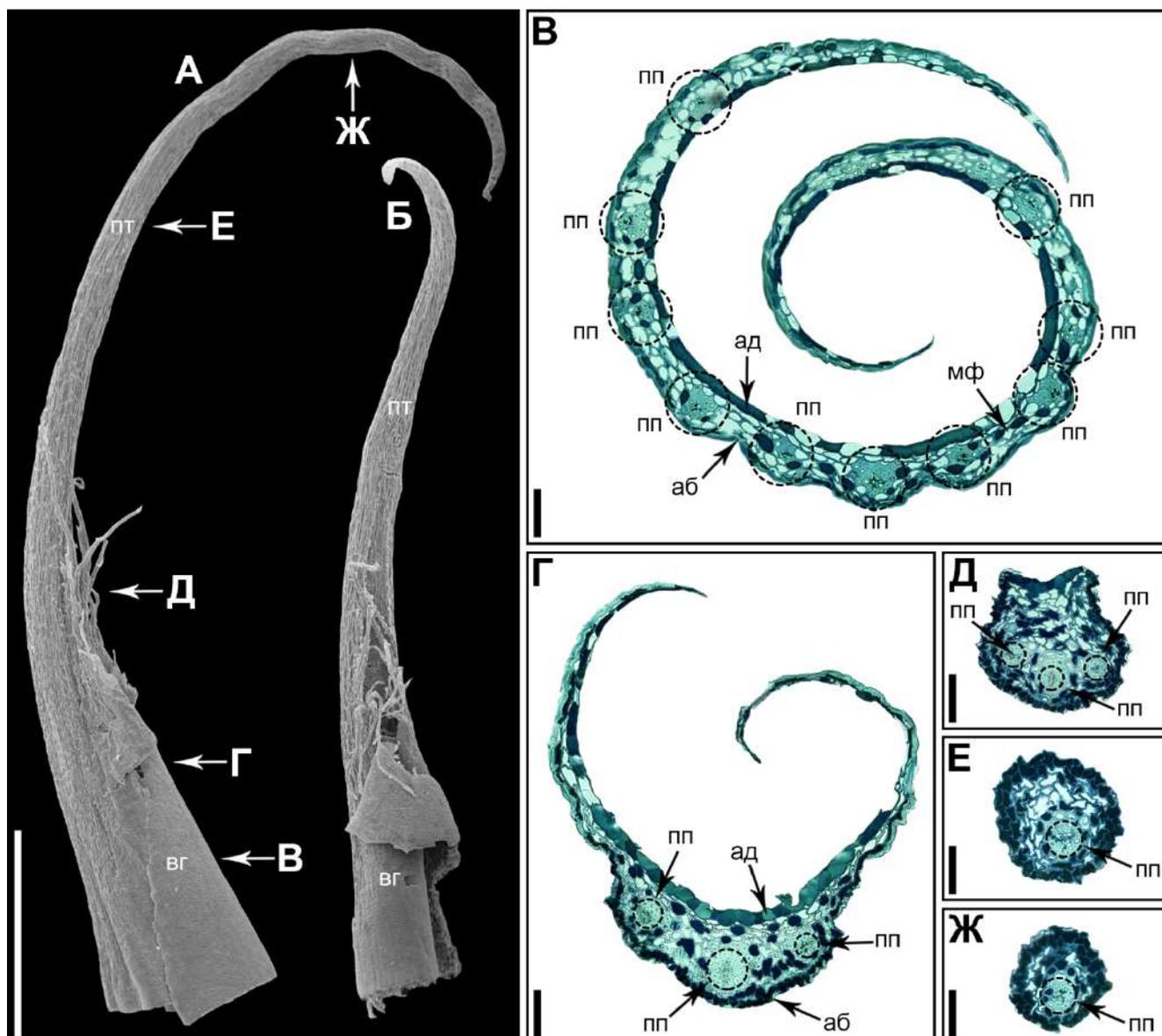


**Рисунок 12.** Морфолого-анатомические детали строения листа *Hopkinsia anoectocolea*. Образец *Fomichev et al. WA580*. А – лист с адаксиальной стороны. Б – влагалищно-пластиночное сочленение. В – поперечный срез пластинки. Г – участок адаксиальной поверхности пластинки с устьицами. Д – кончик пластинки. Е – адаксиальная поверхность пластинки. Ж – абаксиальная поверхность. вг – влагалище; пп – проводящий пучок; пт – пластинка; ус – устьице; уш – ушко. Стрелками отмечены морфологические края листа (между адаксиальной и абаксиальной сторонами). Масштабные отрезки: А – 500 мкм; Б, Е–Ж – 300 мкм; В–Д – 100 мкм.



**Рисунок 13.** Анатомическое строение листа *Hopkinsia anoectocolea*. Образец *Fomichev et al. WA580*. А – поперечный срез влагалища листа. Б – поперечный срез листа выше места перехода влагалища в пластинку листа. В–Г – поперечный срез средней части пластинки. Д – участок поперечного среза влагалища листа. аб – абаксиальная сторона; ад – адаксиальная сторона; кс – ксилема; кт – кольчатая трахеида; пт – пластинка; уш – ушко; фл – флоэма; хл – хлорофилл; белый круг – проводящий пучок; черный круг – устьице. Масштабные отрезки: А–Б – 375 мкм; В, Д – 180 мкм; Г – 200 мкм.

абаксиальную (Рис. 14В). Форма поперечного сечения пластинки базальной части округлая, слегка вогнутая с адаксиальной стороны в базальной части (Рис. 14Д), в апикальной полностью округлая (Рис. 14Е–Ж). Клетки эпидермы вогнутого участка пластинки квадратные в сечении, оптически менее плотные, чем клетки, расположенные на абаксиальной стороне. Все клетки заполнены темно-



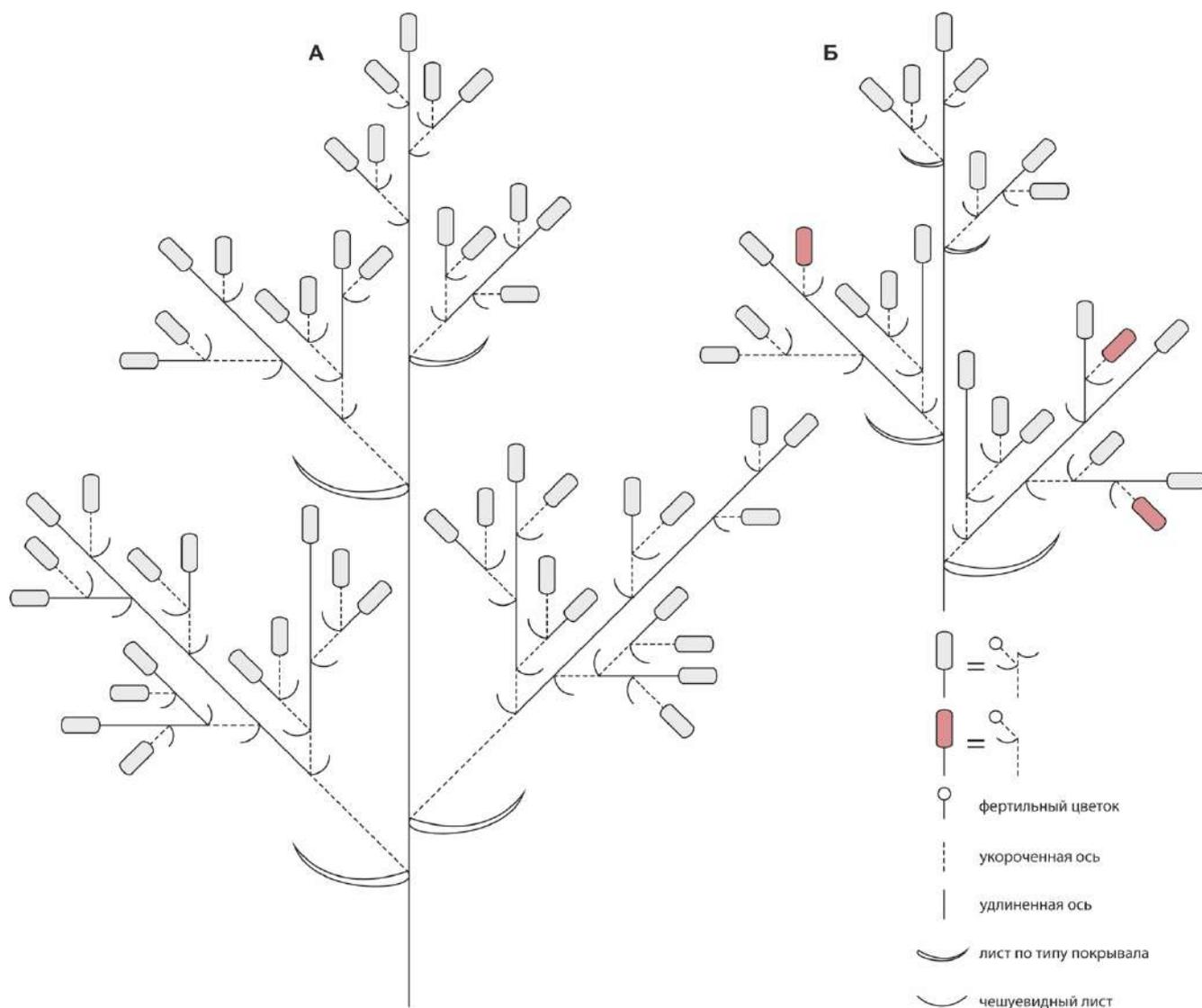
**Рисунок 14. Морфолого-анатомическое строение листа *Lyginia barbata*.** Образец *Sokoloff & Macfarlane WA26*. А – вид сбоку. Б – вид с адаксиальной стороны. В–Ж – поперечные срезы на разных уровнях, отмеченных на Рис. 14А. аб – абаксальная сторона; ад – адаксиальная сторона; вг – влагалище; мф – мезофилл; пп – проводящий пучок; пт – пластинка. Масштабные отрезки: А–Б – 1 мм; В–Ж – 500 мкм.

коричневым содержимым. Влагалище гипостомное, устьица в пластинке не обнаружены. Мезофилл сложен паренхимными клетками неправильной формы, в 7–9 слоев между обкладкой медианного пучка и адаксиальной эпидермой в базальной части пластинки. Пластинка иннервирована тремя проводящими пучками, расположенными в одной плоскости (Рис. 14Д), в апикальной части два латеральных пучка сливаются с медианным.

## Раздел 3.2. Морфология соцветий

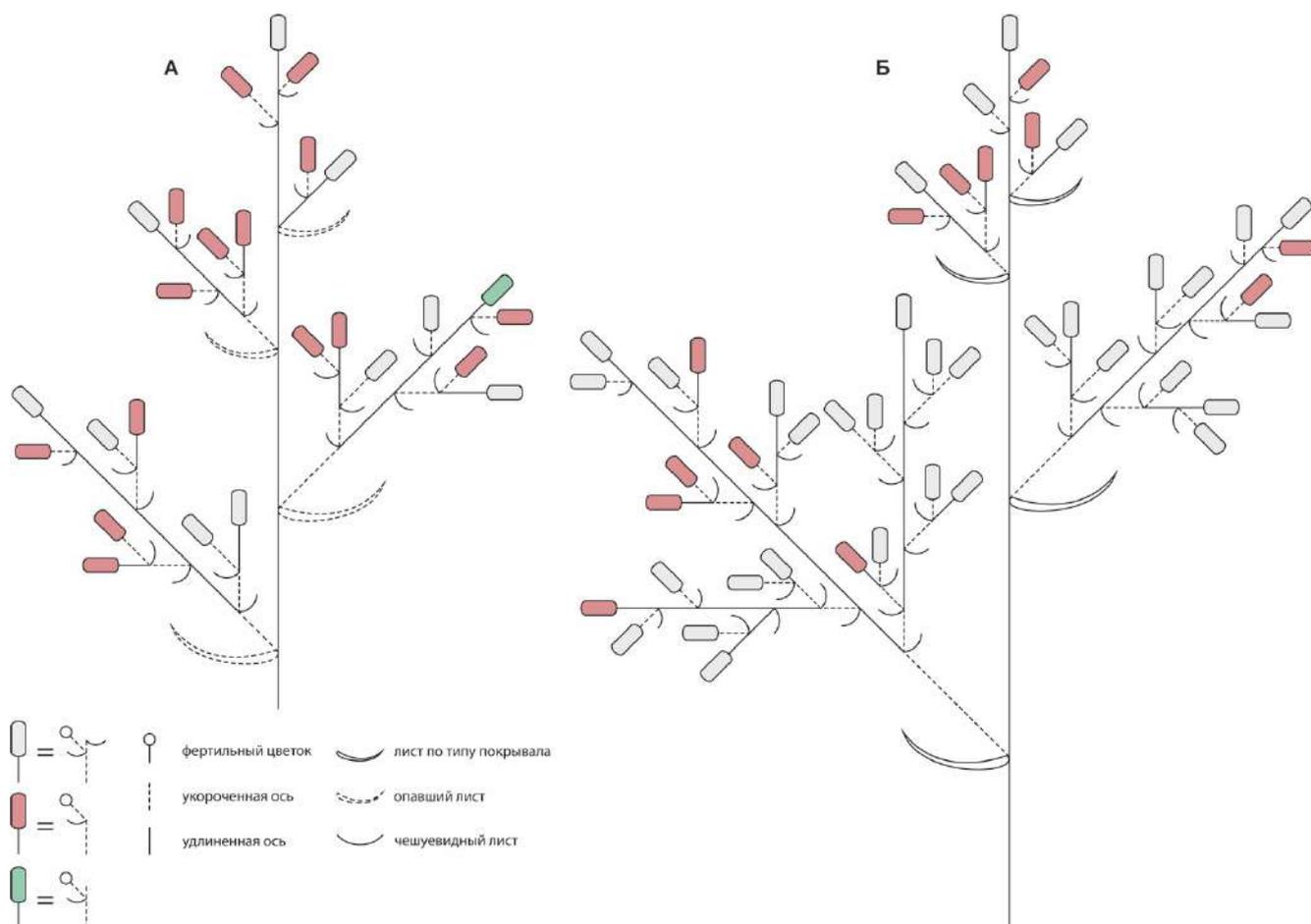
Род *Anarthria*

*Anarthria gracilis* sp. 1



**Рисунок 15.** Схемы строения синфлоресценций *Anarthria gracilis* sp. 1. А – женская синфлоресценция до начала цветения, образец *Fomichev & Macfarlane WA678*. Б – мужская синфлоресценция до начала цветения, образец *Fomichev & Macfarlane WA665*.

**Женское растение.** Изучен образец *Fomichev & Macfarlane WA678* (Рис. 15А). Главная ось синфлоресценции заканчивается одноцветковым редуцированным колоском (полителическая синфлоресценция). Из двух бракет этого колоска только в пазухе нижней развивается цветок. Междоузлия в колосках укороченные. Брактеолы отсутствуют. Таким образом устроена главная флоресценция. Ниже формируется зона паракладиев, степень разветвления которых увеличивается базипетально и достигает четвертого порядка. Ветвление



**Рисунок 16.** Схемы строения синфлоресценций *Anarthria gracilis* sp. 2. А – женская синфлоресценция на стадии цветения, образец *Fomichev & Macfarlane WA736*. Б – мужская синфлоресценция до начала цветения, образец *Fomichev & Macfarlane WA704*.

происходит в пазухах всех листьев синфлоресценции, в том числе в пазухах профиллов. Размеры листьев на главной оси соцветия уменьшаются акропетально. Каждый паракладий завершается кофлоресценцией, устройство которой повторяет строение главной флоресценции. Профиллы не имеют килей, пленчатые с неровным краем. Гипоподии чаще укороченные. Синфлоресценция организована по типу метелки из редуцированных колосков.

**Мужское растение.** Изучен образец *Fomichev & Macfarlane WA665* (Рис. 15Б). Синфлоресценция схожа с женской. Главная флоресценция и кофлоресценции – редуцированные одноцветковые колоски. Цветок развивается в основании колоска. Брактей чаще всего две, в некоторых случаях дистальная брактя не развивается.

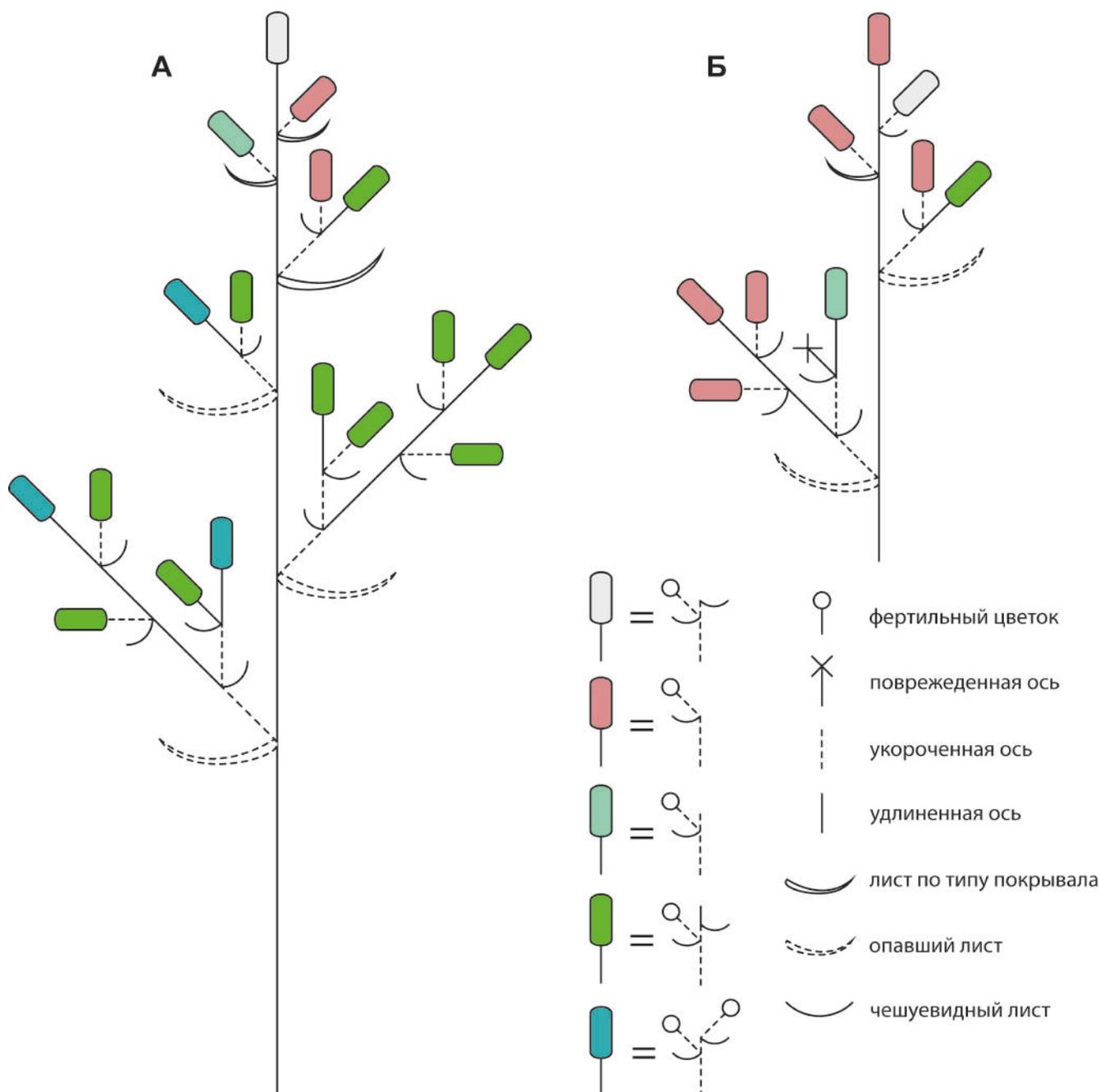
### ***Anarthria gracilis* sp. 2**

**Женское растение.** Изучен образец *Fomichev & Macfarlane WA736* (Рис. 16А). Синфлоресценция занимает терминальное положение. Главная флоресценция представлена редуцированным одноцветковым открытым колоском с двумя брактями (полителическая синфлоресценция). Фертильный цветок развивается в пазухе нижней брактей. Abortивные цветки не обнаружены. Ось колоска укороченная. Брактеолы отсутствуют. Ниже главной флоресценции развивается зона паракладиев. Степень разветвления синфлоресценции увеличивается базипетально и достигает третьего порядка. Все паракладии заканчиваются кофлоресценциями. Кофлоресценции устроены либо по типу главной флоресценции, описанной выше, либо представлены еще более редуцированными одноцветковыми колосками с одной-единственной брактеей. В некоторых кофлоресценциях встречается рудиментарная ось колоска в виде короткого шиповидного выроста. В нижней части главной оси соцветия развиваются листья по типу покрывал, которые за время цветения и формирования плодов могут опадать. Двукилевые профиллы не развиваются. Гипоподии боковых осей чаще укороченные. Все эпиподии удлинённые. Ветвление происходит в пазухах всех листьев соцветия. В целом синфлоресценция устроена по типу метелки из редуцированных колосков.

**Мужское растение.** Изучен образец *Fomichev & Macfarlane WA704* (Рис. 16Б). Синфлоресценция схожа с женской, но более разветвленная.

### ***Anarthria gracilis* sp. 3**

**Женское растение.** Изучен образец *Fomichev & Macfarlane WA649* (Рис. 17А). Синфлоресценция занимает терминальное положение. Главная флоресценция представлена редуцированным одноцветковым колоском с двумя брактями (полителическая синфлоресценция). Фертильный цветок развивается в пазухе нижней брактей. Abortивные цветки в таких группировках не обнаружены. Междоузлия колоска укороченные. Брактеолы отсутствуют. Ниже главной флоресценции формируется зона паракладиев, степень ветвления которых



**Рисунок 17.** Схемы строения синфлоресценций *Anarthria gracilis* sp. 3. А – женская синфлоресценция после цветения, образец *Fomichev & Macfarlane WA649*. Б – мужская синфлоресценция во время цветения, образец *Fomichev & Macfarlane WA650*.

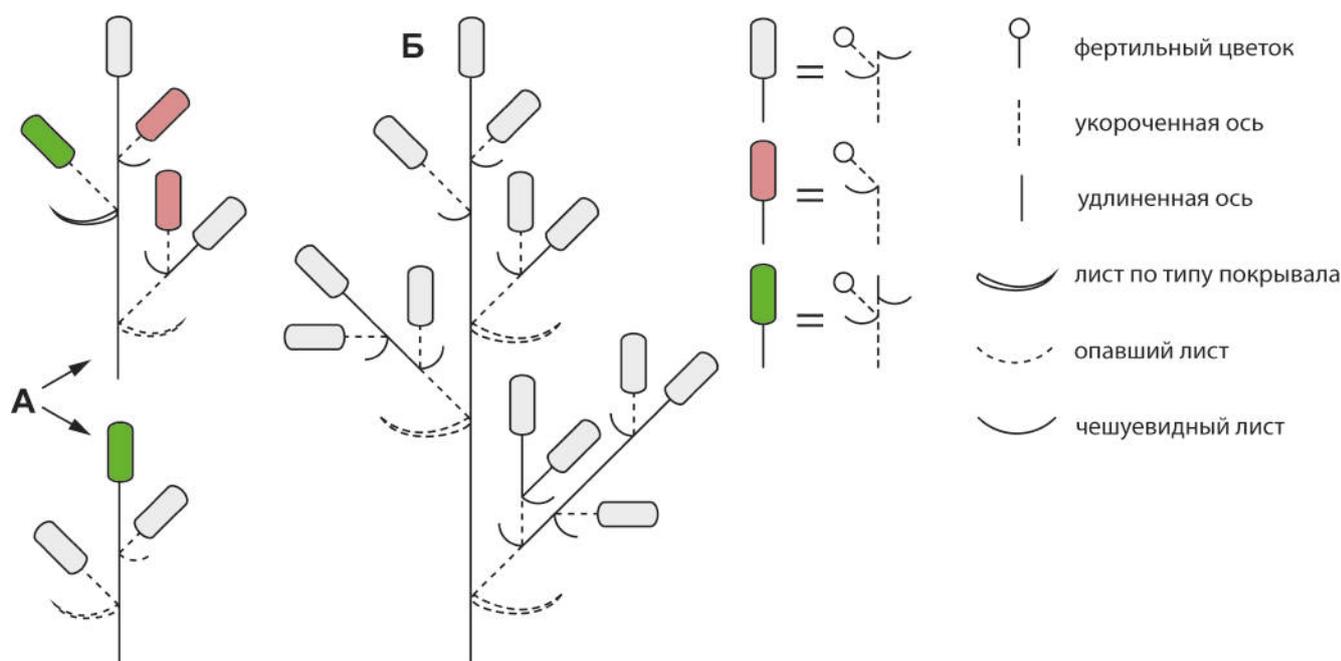
увеличивается базипетально и достигает третьего порядка. Все паракладии заканчиваются кофлоресценциями. Кофлоресценции разнообразны, различия между типами заключаются в числе фертильных цветков (до 2), наличию стерильной оси колоска в виде шиповидного выроста, числу брактеей. На главной оси соцветия в нижней части формируются листья по типу покрывал, которые в дальнейшем опадают. Двукилевые профиллы не развиваются. Гипоподии укороченные, эпиподии удлинненные. Ветвление происходит в пазухе всех листьев

соцветия. Синфлоресценция устроена по типу метелки из редуцированных колосков.

**Мужское растение.** Изучен образец *Fomichev & Macfarlane WA650* (Рис. 17Б). Соцветие устроено по типу женской синфлоресценции, но менее разветвленное.

### *Anarthria humilis*

**Женское растение.** Изучен образец *Fomichev & Macfarlane WA605* (Рис. 18А). Ось первого порядка синфлоресценции завершается терминальным открытым одноцветковым редуцированным колоском с 1–2 брактями (полителическая синфлоресценция). Брактеи располагаются на оси двурядно и представлены крошечными филломами с редуцированными пластинками. Только в пазухе нижней брактей развивается фертильный женский цветок, пазуха верхней брактей стерильная. В некоторых случаях ось колоска завершается коротким шиповидным выростом. Междуузлия в колосках всегда укороченные. Брактеолы отсутствуют. Такие конструктивные группировки формируют главное соцветие и кофлоресценции. Степень разветвленности паракладиев увеличивается базипетально. Каждый паракладий заканчивается терминальным колоском



**Рисунок 18.** Схемы строения синфлоресценций *Anarthria humilis*. А – женские синфлоресценции на стадии цветения, образец *Fomichev & Macfarlane WA605*. Б – мужская синфлоресценция на стадии цветения, образец *Fomichev et al. WA589*.

(кофлоресценцией). Листья оси первого порядка синфлоресценции отличаются от других листьев соцветия бóльшим размером, на стадии цветения такие листья опадают. Профиллы не имеют килей. Гипоподии укороченные, иногда удлиненные. Ветвление происходит в пазухах всех листьев синфлоресценции, в том числе в пазухах профиллов. В целом синфлоресценция организована по типу метелки из редуцированных колосков.

**Мужское растение.** Изучен образец *Fomichev et al. WA589* (Рис. 18Б). Мужская синфлоресценция схожа с женской, но более разветвленная.

### *Anarthria laevis*

За время пяти экспедиций нам удалось лишь один раз обнаружить *A. laevis*. Собранные растения являлись женскими и несли прошлогодние плоды. В связи с чем изучение морфологии соцветий у этого рода основывалось на доступном гербарном материале (LE 01076949, 01076953, 01076954, 01076955, 01076956, 01076959).

**Женское растение.** Главная флоральная единица устроена по типу редуцированного малоцветкового колоска. Кроющие листья цветков представлены катафиллами. Междоузлия колосков укороченные. Брактеолы отсутствуют. Ниже главной флоресценции развивается зона паракладиев. Степень ветвления паракладиев увеличивается базипетально. Гипоподии укороченные. На главной оси соцветия развиваются листья по типу покрывала, которые опадают к моменту цветения. Синфлоресценция устроена по типу метелки из колосков. Внешне схожа с соцветием *A. scabra*, но более разветвленная, несет значительно больше цветков, а сами цветки заметно меньше своими размерами.

**Мужское растение.** Синфлоресценция мужских растений схожа с женской, но более раскидистая.

### *Anarthria polyphylla*

**Женское растение.** Изучен образец *Fomichev et al. WA575* (Рис. 19). Главная флоральная единица синфлоресценции устроена по типу редуцированного



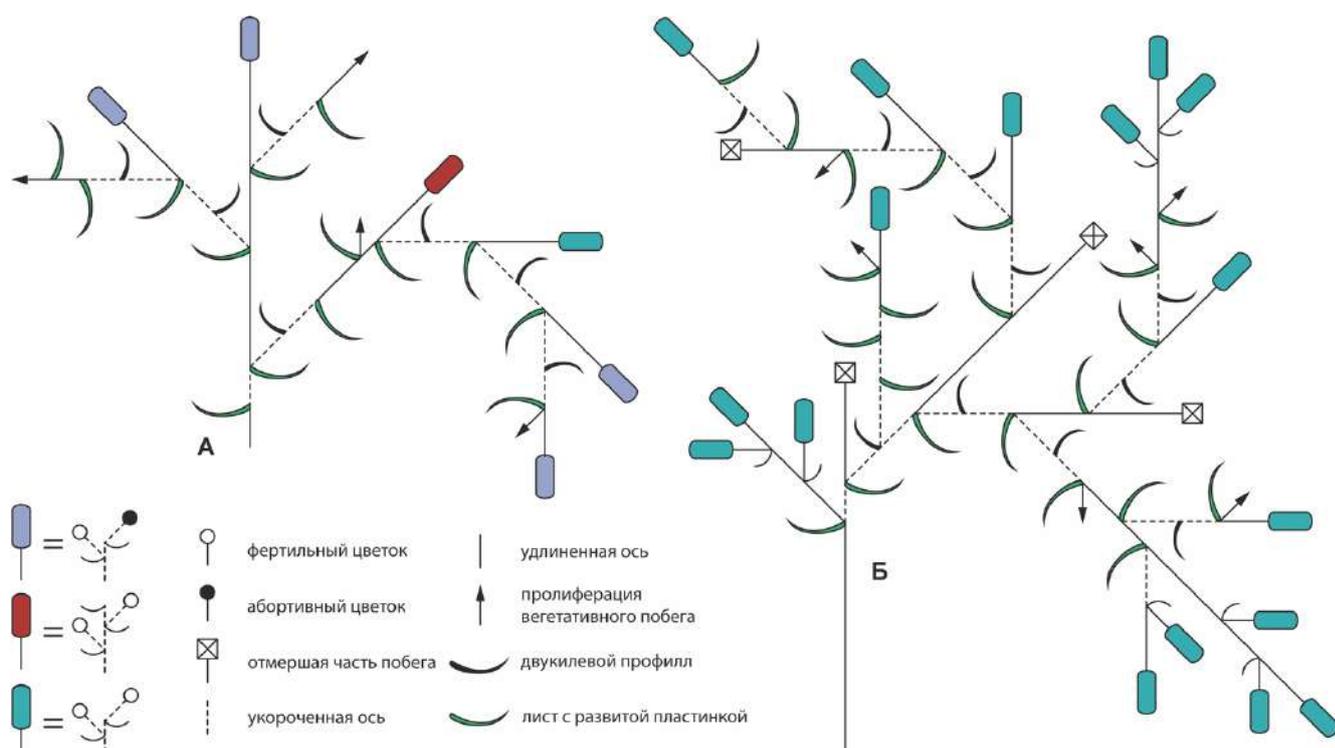
**Рисунок 19.** Схемы строения синфлоресценций *Anarthria polyphylla* после цветения. Образец *Fomichev et al. WA575*. Мужские и женские растения характеризуются единым планом строения синфлоресценций.

одноцветкового колоска (полителическая синфлоресценция). Колосок с двумя брактелями, из которых нижняя является фертильной. Abortивные цветки не обнаружены. Междоузлия колоска укороченные, брактеолы отсутствуют. Ниже главной флоресценции расположена зона паракладиев. Синфлоресценция слабо разветвлена, нижние паракладии у некоторых соцветий ветвятся лишь до образования паракладиев второго порядка. Если паракладии ветвятся, то степень ветвления увеличивается базипетально. Все паракладии заканчиваются кофлоресценциями, которые устроены по типу главной флоресценции. На главной оси соцветия развиваются листья по типу покрывала. Двукилевые профиллы не развиваются. Гипоподии укороченные, эпиподии (если присутствуют) удлиненные. Ветвление происходит в пазухах всех листьев соцветия. В целом, синфлоресценция устроена по типу редуцированной метелки из колосков.

**Мужское растение.** Изучен образец *Fomichev et al. WA575* (Рис. 19). Мужские синфлоресценции идентичны женским.

### *Anarthria prolifera*

**Женское растение.** Изучен образец *Fomichev et al. WA308* (Рис. 20А). Цветки собраны в редуцированные колоски с укороченными междоузлиями главной оси, располагаясь в пазухах брактелей. Брактеолы отсутствуют. Брактея самого нижнего цветка представлена филломом с мечевидной пластинкой, которая примерно в два раза короче, чем влагалище и незначительно превышает верхушки листочков наружного круга околоцветника пазушного цветка. Брактея следующего цветка на



**Рисунок 20. Фрагменты надземных побегов *Anarthria prolifera*.** Образец *Fomichev et al. WA308*. А – схема участка побега женского растения на стадии цветения. Б – схема участка побега мужского растения на стадии цветения.

оси колоска образована тонкой пленчатой чешуей, не превышающей в высоту пазушный цветок. Крупных листьев по типу покрывал не обнаружено. В зависимости от числа фертильных цветков колоски могут быть либо двухцветковыми, либо одноцветковыми. В последнем случае развивается только нижний цветок на оси. Однако в пределах соцветия одноцветковые колоски встречаются чаще двухцветковых. В некоторых двухцветковых колосках также имеется крошечная брактя третьего цветка, развитие которого останавливается еще на ранних стадиях. В большинстве случаев каждый колосок располагается терминально на оси какого-либо порядка и предваряется удлиненным междоузлем, однако иногда ниже терминального колоска может развиваться сидячий латеральный колосок. В целом, надземная часть побеговой системы характеризуется высокой степенью ветвления. Боковой побег начинается с укороченного гипоподия, двукилевого профилла и укороченного эпиподия. Обычно у профилла отсутствует пазушная почка, но в некоторых случаях ветвление может происходить и в пазухе первого листа бокового побега. В этом случае плоскость дистихии бокового побега отклоняется от исходной плоскости

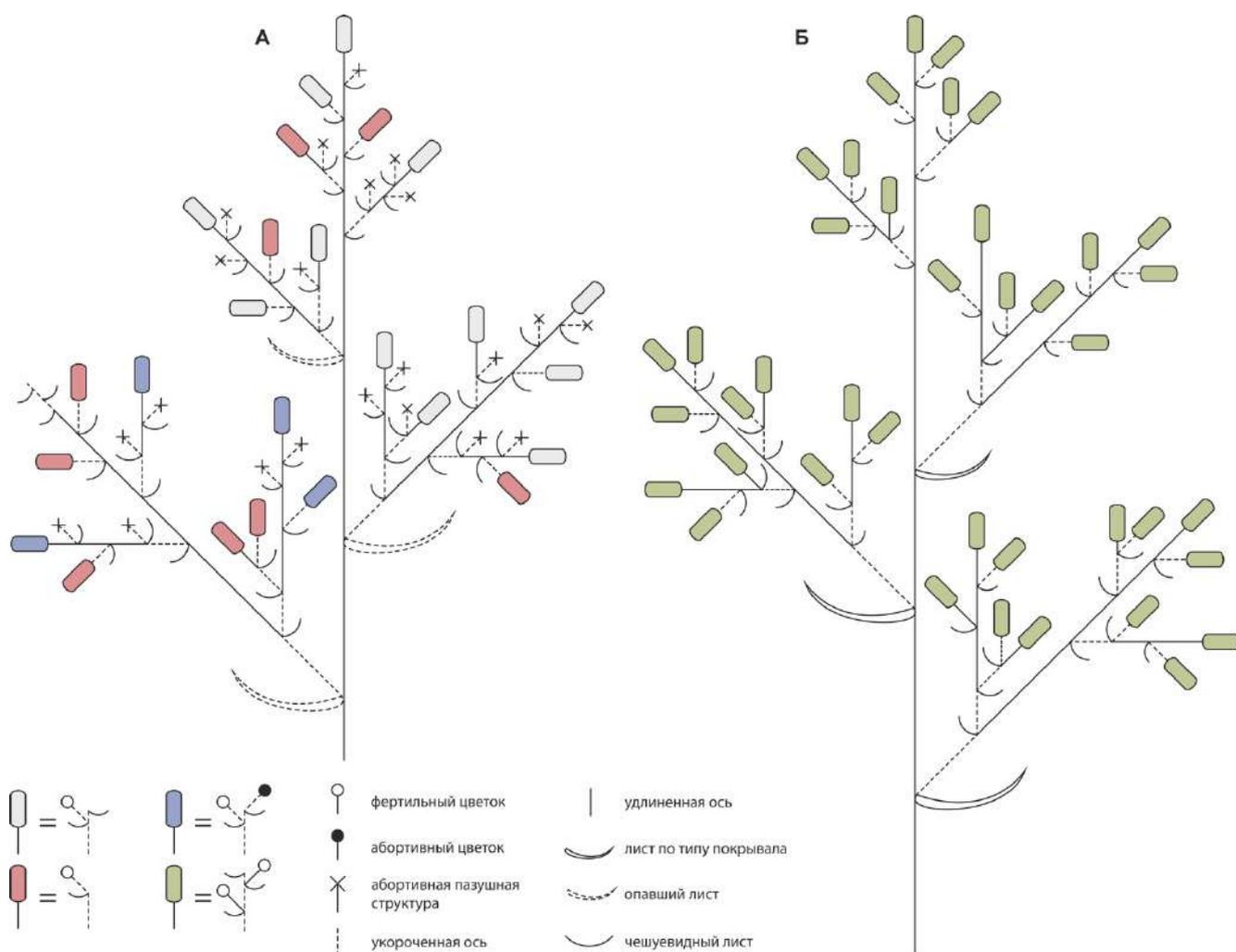
филлотаксиса материнской оси примерно на 45°. В остальных случаях ветвление начинается в пазухе следующего, второго на оси, листа, расположенного в узле после укороченного эпиподия, без отклонения от плоскости дистихии материнского побега. Подобные особенности морфологии осей побега повторяются несколько раз на осях последующих порядков, в результате чего образуется компактная розетка из двурядно расположенных и регулярно чередующихся профиллов и вторых листьев на оси (которые представляют собой листья срединной формации). Этот порядок ветвления соответствует одному из вариантов монохазия – серпу. Розетки листьев описанного типа могут располагаться как при основании надземной части, так и значительно выше. В течение вегетационного периода старые модули надземной части побега постепенно отмирают и опадают, вместе с этим формируются новые розетки.

**Мужское растение.** Изучен образец *Fomichev et al. WA308* (Рис. 20Б). В целом соцветие устроено аналогично женским, однако в пределах мужского соцветия латеральные колоски встречаются значительно чаще, более того, часто развивается до двух латеральных колосков. Ножки колосков в таких группировках всегда удлиненные.

Понятие синфлоресценции в ее классическом понимании не может быть применено ни к мужским, ни к женским растениям *A. prolifera*, хотя у всех остальных видов рода закономерности цветорасположения мужских и женских могут быть описаны в терминах типологического подхода (Troll, 1964).

### *Anarthria scabra*

**Женское растение.** Изучен образец *Sokoloff & Macfarlane WA25* (Рис. 21А). Потенциально каждый надземный побег заканчивается синфлоресценцией. Ось первого порядка заканчивается открытым одноцветковым редуцированным колоском (полителическая синфлоресценция). Ось колоска несет 1–2 тонкие пленчатые брактеи: нижняя брактея с пазушным фертильным цветком, верхняя брактея может не развиваться. Если она есть, то либо в редких случаях в ее пазухе находится абортивный цветок, либо пазушная структура отсутствует. Брактеолы

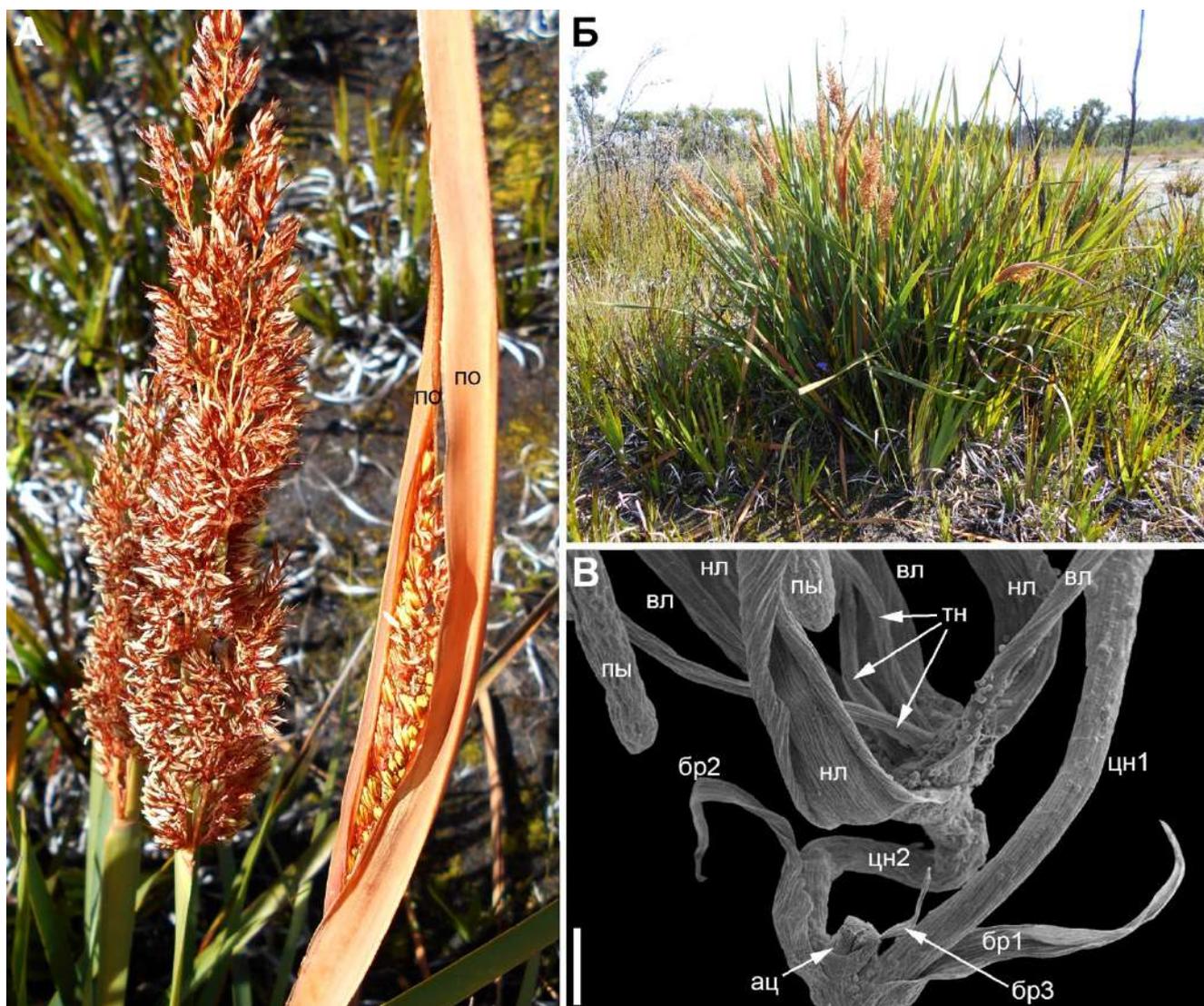


**Рисунок 21.** Схемы строения синфлоресценций *Anarthria scabra*. Образец *Sokoloff & Macfarlane WA25*. А – женская синфлоресценции на стадии цветения. Б – мужская синфлоресценция до начала цветения.

отсутствуют. Таким образом устроен терминальный колосок – главное соцветие и кофлоресценции. Синфлоресценция сильно разветвлена и включает паракладии 1–4 порядков. Одни кофлоресценции в пределах соцветия сидячие, а другие – на удлиненных ножках. Степень разветвленности паракладиев увеличивается базипетально. В дистальных узлах некоторых паракладиев, непосредственно перед кофлоресценциями могут закладываться 1–3 листа, несущих abortивные пазушные структуры. В подобных участках паракладиев прослеживается тенденция к укорачиванию междоузлий. Нижние три листа главной оси синфлоресценции (крюющие листья самых крупных паракладиев первого порядка) отличаются от остальных листьев в пределах всего соцветия. Они образованы крупными листьями, дифференцированными на влагалище и мечевидную пластинку, при этом отношение длины пластинки к длине влагалища уменьшается от нижних

листьев к верхним. К моменту цветения эти листья опадают. Все остальные листья синфлоресценции, в том числе и не имеющие килей профиллы, образованы тонкими пленчатыми филломами с неровными краями. Все гипоподии укороченные. В пазухе профиллов всегда происходит ветвление, поэтому из узлов базальной зоны синфлоресценции может, как кажется на первый взгляд, выходить сразу 3–4 оси, относящиеся к разным порядкам ветвления. В целом, синфлоресценция организована по типу метелки из колосков.

**Мужское растение.** Изучены образцы *Sokoloff & Macfarlane WA25*, *Fomichev & Macfarlane WA699* (Рис. 21Б, 22). Главное отличие от женского соцветие заключается в строении главной флоресценции и кофлоресценций, которые устроены следующим образом. Ось первого порядка заканчивается открытым зонтиком (полителическая синфлоресценция). Число фертильных цветков в пределах зонтика 1–3, но чаще всего встречаются дву- и трехцветковые зонтики (Рис. 23В). Цветок в пазухе самой верхней брактей может быть абортивным, а иногда он вовсе не развивается. Каждый цветок развивается в пазухе тонкой пленчатой брактей с неровным верхним краем. Филлотаксис спиральный. Базальное междуузлие зонтика (между узлом с нижней фертильной брактеей и узлом с последующей брактеей) удлиненное. У большинства зонтиков цветоножка самого нижнего цветка на некотором протяжении прирастает к оси зонтика (конкаулесценция), при этом выше места физического отхождения цветоножки от главной оси зонтика все последующие междуузлия укороченные. Цветоножки нижних цветков прямые, цветоножка самого верхнего фертильного цветка часто изгибается зигзагообразно. Брактеолы отсутствуют. В остальном мужская синфлоресценция схожа с женской, но более разветвленная и имеет большее число паракладиев. В целом, синфлоресценция организована по типу метелки из зонтиков.



**Рисунок 22.** Мужские растения *Anarthria scabra*. Образец *Fomichev & Macfarlane WA699*. А–Б – фотографии, сделанные в природе в Западной Австралии. А – соцветие во время цветения с опавшими покрывалами (слева) и чуть более молодое соцветие с покрывалами (справа). Б – общий вид мужского растения во время цветения. В – СЭМ-изображение зонтика. ац – abortивный цветок; бр1, бр2, бр3 – последовательные брактей; вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; пы – пыльник; тн – тычиночная нить; цн – цветоножка. Масштабный отрезок: 300 мкм.

## Род *Hopkinsia*

### *Hopkinsia adscendens*

**Женское растение.** Этот виден известен лишь из нескольких популяций. Исследованная нами в природе популяция была образована мужскими растениями, поэтому изучение женских соцветий выполнялось по гербарным коллекциям (NSW 391375). Синфлоресценция внешне схожа с женскими соцветиями *H. apoectocolea*. Главная флоральная единица и кофлоресценции устроены по типу редуцированного одноцветкового колоска с укороченными междоузлиями.

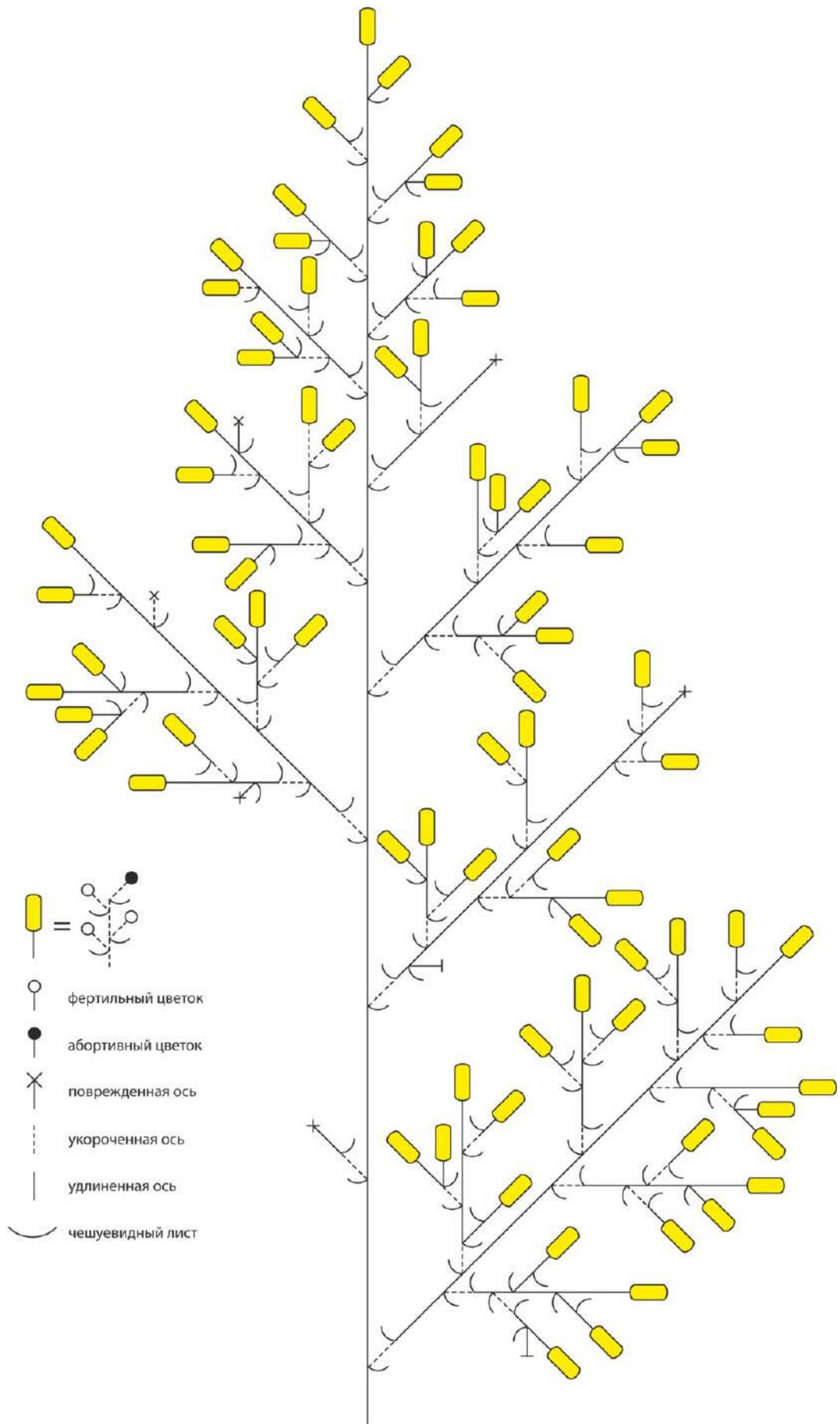


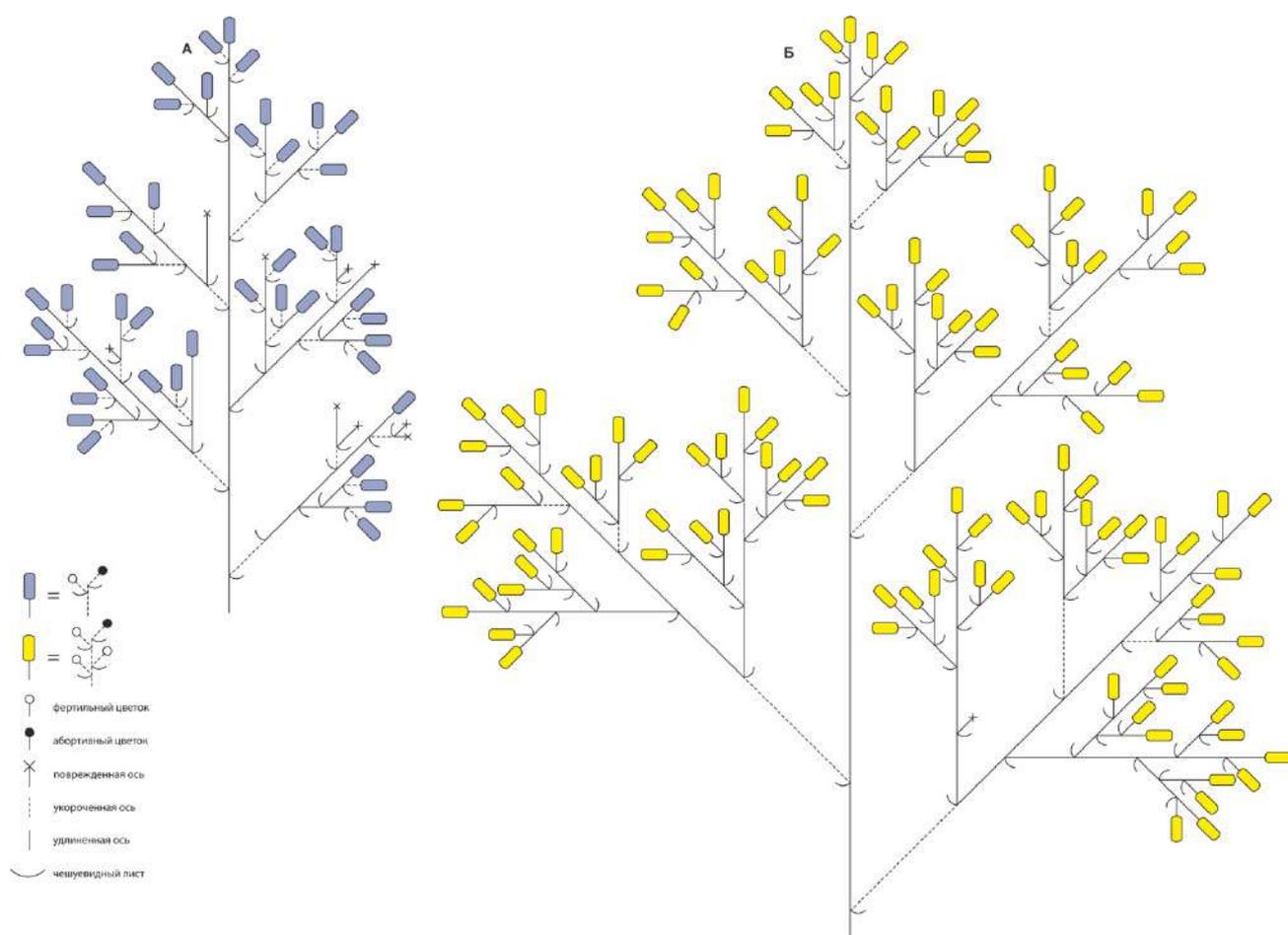
Рисунок 23. Схемы строения мужской синфлоресценции *Hopkinsia adscendens* на стадии цветения. Образец *Fomichev & Macfarlane WA389*.

по типу редуцированного одноцветкового колоска с укороченными междоузлиями. Ось колоска как минимум с двумя брактями.

**Мужское растение.** Изучен образец *Fomichev & Macfarlane WA389* (Рис. 23). Синфлоресценция занимает терминальное положение. Главная флоресценция устроена по типу открытого колоска (полителическая синфлоресценция). Цветки развиваются в пазухе нижних брактей, иногда присутствует стерильная дистальная брактя. Ось колоска с укороченными междоузлиями. Брактеолы отсутствуют. Брактеи пленчатые, треугольной формы. Ниже главной флоресценции расположена зона паракладиев, в целом соцветие сильно разветвлено. Степень ветвления паракладиев увеличивается базипетально так, что самые нижние паракладии могут нести паракладии четвертого порядка. Все паракладии заканчиваются кофлоресценциями с (2)3–4 фертильными цветками. В некоторых случаях присутствует дистальный abortивный цветок. Листья на главной оси соцветия представлены катафиллами. Двукилевые профиллы не развиваются. Гипоподии чаще укороченные, эпиподии удлиненные. Ветвление происходит в пазухе всех листьев, кроме некоторых профиллов. Синфлоресценция устроена по типу метелки из колосков.

### ***Hopkinsia anoetocolea***

**Женское растение.** Изучен образец *Fomichev et al. WA580* (Рис. 24А). Каждый надземный побег завершается синфлоресценцией. Ось первого порядка у соцветия заканчивается главной флоресценцией – редуцированным открытым одноцветковым колоском с 2–3 кроющими листьями (полителическая синфлоресценция). Брактеи расположены спирально на оси колоска и не имеют ни лигулы, ни ушек, а представлены лишь тонким пленчатым филломом с неровным верхним краем. Только в пазухе нижней брактей развивается фертильный женский цветок. Остальные брактей несут в пазухах abortивные цветки, развитие которых останавливается на стадии заложения листочков околоцветника или раньше. Междоузлия в таких колосках всегда укороченные. Брактеолы отсутствуют. Под главной флоресценцией формируется зона паракладиев, разветвленных в разной



**Рисунок 24.** Схемы строения соцветий *Hopkinsia anoetocolea*. Образец *Fomichev et al. WA580*. А – женская синфлоресценция на стадии цветения. Б – мужская синфлоресценция на стадии цветения.

степени. Самый верхний паракладий первого порядка неразветвленный, ниже закладываются разветвленные паракладии, несущие паракладии второго и третьего порядков. Таким образом, степень разветвленности увеличивается базипетально. Каждый паракладий заканчивается редуцированным одноцветковым колоском – кофлоресценцией. Листья главной оси соцветия, кроме самых верхних, и первые листья базальных паракладиев низких порядков с короткой пластинкой. Двукилевые профиллы развиваются лишь на ветвящихся паракладиях. Прочие профиллы не имеют килей, пленчатые, с неровным краем. На изученном материале гипоподий и эпиподий осей первого и второго порядка разветвленных паракладиев, а также гипоподий базального паракладия второго порядка самого нижнего паракладия синфлоресценции укорочены. В первом случае ветвление внешне выглядит как трихотомическое (с учетом того, что третье междуузлие самого нижнего паракладия синфлоресценции незначительно

удлинено), во втором случае – как дихотомическое. Другие междоузлия синфлоресценции, кроме междоузлий редуцированных колосков, удлиненные. Филлотаксис синфлоресценции спиральный, направление основной генетической спирали может быть как по часовой стрелке, так и против. Ветвление происходит в пазухах всех листьев синфлоресценции, кроме двукилевых профиллов. Синфлоресценция организована по типу метелки.

**Мужское растение.** Изучен образец *Fomichev et al. WA580* (Рис. 24Б). Устройство в общем аналогично женскому соцветию. Принципиальное отличие проявляется в строении главной флоресценции и кофлоресценций, которые представлены редуцированным открытым 2–3 цветковым колоском с 3–4 брактелями.

## Род *Lyginia*

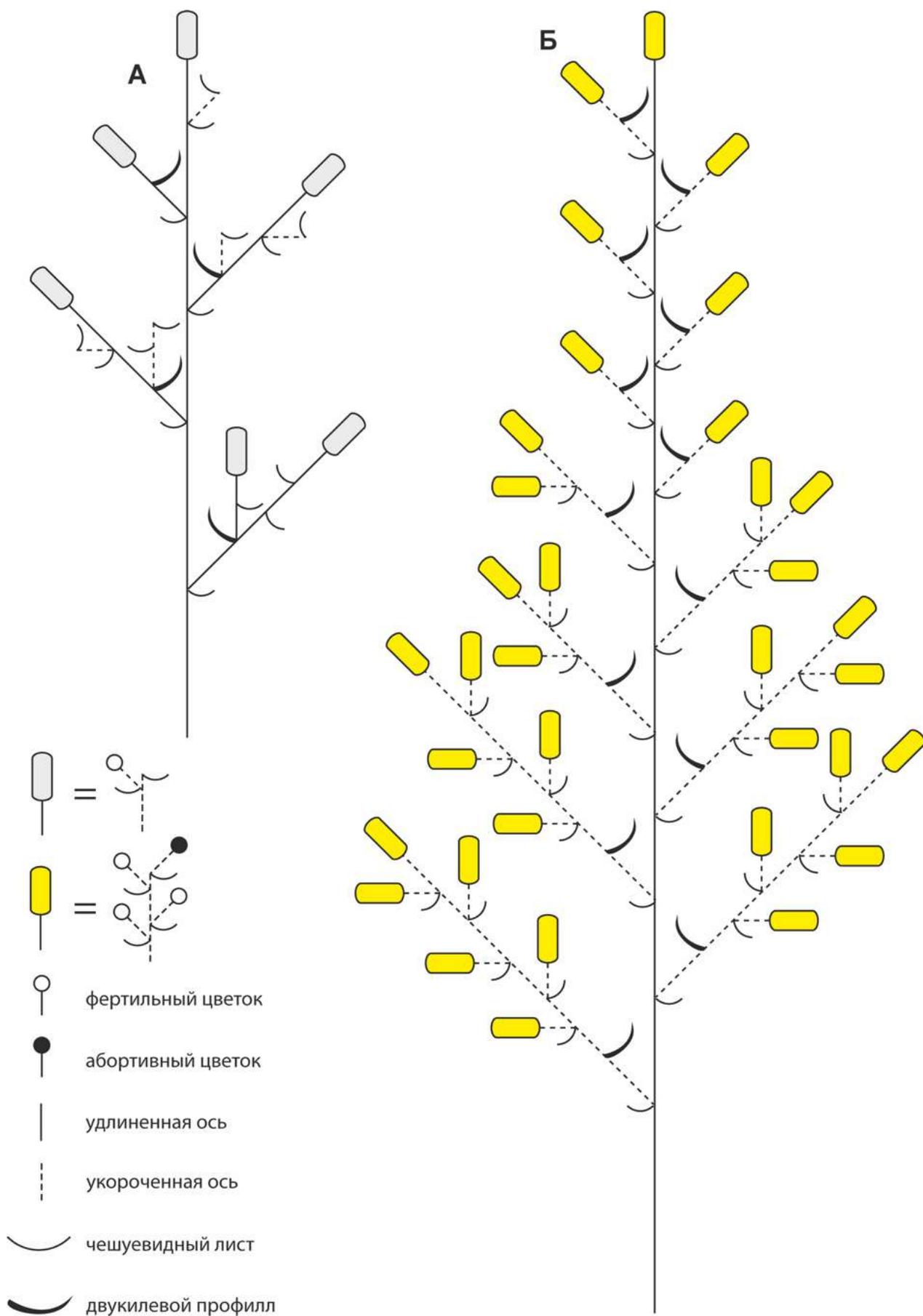
### *Lyginia excelsa*

**Женское растение.** Изучен образец *Fomichev et al. WA572* (Рис. 25А). Потенциально каждый надземный побег заканчивается синфлоресценцией. Ось первого порядка заканчивается одноцветковым колоском с двумя разновеликими брактелями (полителическая синфлоресценция). Нижняя брактель значительно превосходит размерами верхнюю. Фертильный женский цветок развивается в пазухе нижней брактели, пазуха верхней чешуи стерильная. В некоторых колосках верхняя брактель не развивается. Междоузлия колосков относительно короткие (длина незначительно превышает ширину или равна ей). Брактеолы отсутствуют. Такие структурные группировки формируют главную флоресценцию и кофлоресценции. Ниже главного соцветия расположено несколько неразветвленных паракладиев первого порядка. Некоторые синфлоресценции развивают под главным соцветием стерильные латеральные оси с укороченным гипоподиом и крошечным профиллом без выраженных килей. Листовая серия нижерасположенных фертильных латеральных колосков начинается с двукилевого профилла, после которого следуют 1–2 крошечных листа, сложенных продольно вдвое (стерильные нижние брактели) и брактель, несущая в пазухе цветок (т.е.

кофлоресценция – одноцветковый колосок). Ниже зоны неразветвленных паракладиев развиваются разветвленные паракладии, несущие паракладии второго порядка, таким образом, степень разветвленности синфлоресценции увеличивается базипетально. Оси второго порядка синфлоресценции (кроме стерильных латеральных осей главной флоресценции) начинаются с адоссирированного двукилевого профилла, гипоподий и эпиподий удлиненные. Каждый паракладий заканчивается редуцированным одноцветковым колоском, ниже которого на оси паракладия формируются стерильные латеральные оси с 1–2 крошечными чешуями и укороченными междуузлиями. Филлотаксис синфлоресценции спиральный, ход спирали может быть направлен как по часовой стрелке, так и против. Ветвление происходит только в пазухе листьев на главной оси синфлоресценции или в пазухах двукилевых профиллов осей второго порядка. В целом, синфлоресценция устроена по типу метелки, габитуально создающей впечатление сложного колоса.

**Мужское растение.** Изучен образец *Fomichev et al. WA571* (Рис. 25Б). Главная ось синфлоресценции завершается редуцированным колоском из 4 цветков (полителическая синфлоресценция). Междуузлия таких колосков укороченные. Брактеолы отсутствуют. Таким образом устроены главная флоресценция. Ниже главного соцветия формируется зона паракладиев, степень ветвления которых достигает второго порядка. Каждый паракладий заканчивается кофлоресценцией. Колоски кофлоресценций несут (2)3–4 фертильных цветка, в некоторых колосках в пазухах дистальных брактеей присутствует один абортивный цветок. Двукилевые профиллы развиваются только на осях паракладиев первого порядка, в их пазуха ветвление не происходит. Все оси паракладиев укороченные. В целом, синфлоресценция устроена по типу метелки, габитуально создающей облик сложного колоса.

*Lyginia imberbis* и *L. barbata* морфологически очень близки к *L. excelsa* и имеют сходное с ним строение соцветий. Мы приводим детальное описание для *L. excelsa* – вида, по которому нами был собран наиболее обширный материал в природе.



**Рисунок 25. Схемы строения синфлоресценций *Lyginia excelsa*. А – женская синфлоресценция на стадии цветения, образец *Fomichev et al. WA572*. Б – мужская синфлоресценция на стадии цветения, образец *Fomichev et al. WA571*.**

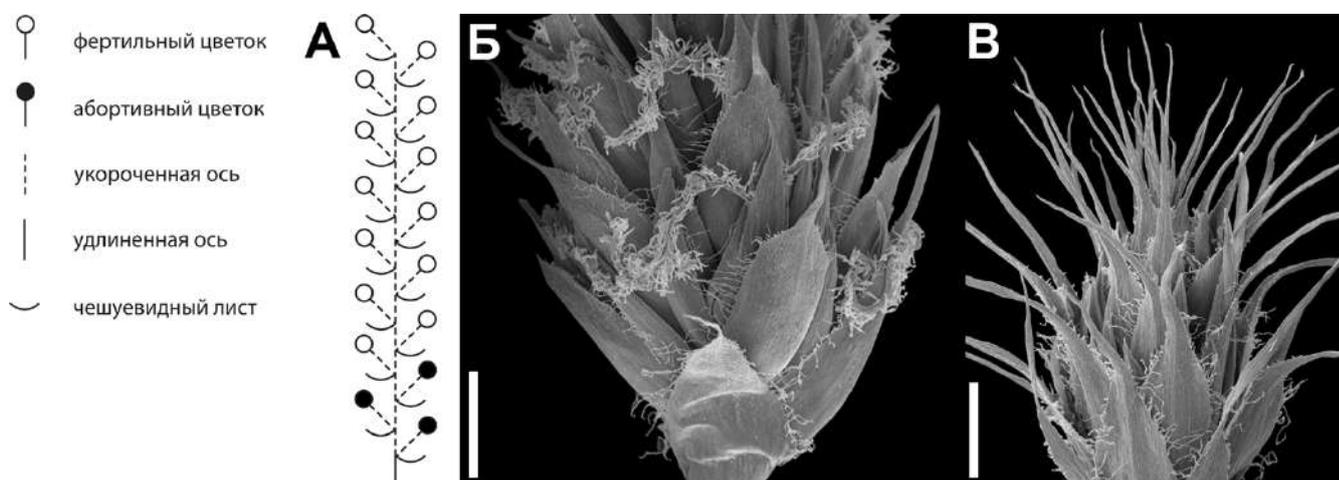
Вопрос о границах видов в роде *Lyginia* выходит за рамки нашей работы, поскольку его решение требует привлечение всего арсенала методов молекулярной ботаники, используемого для тонких исследований в области микроэволюции.

## Род *Eurychorda* (внешняя группа)

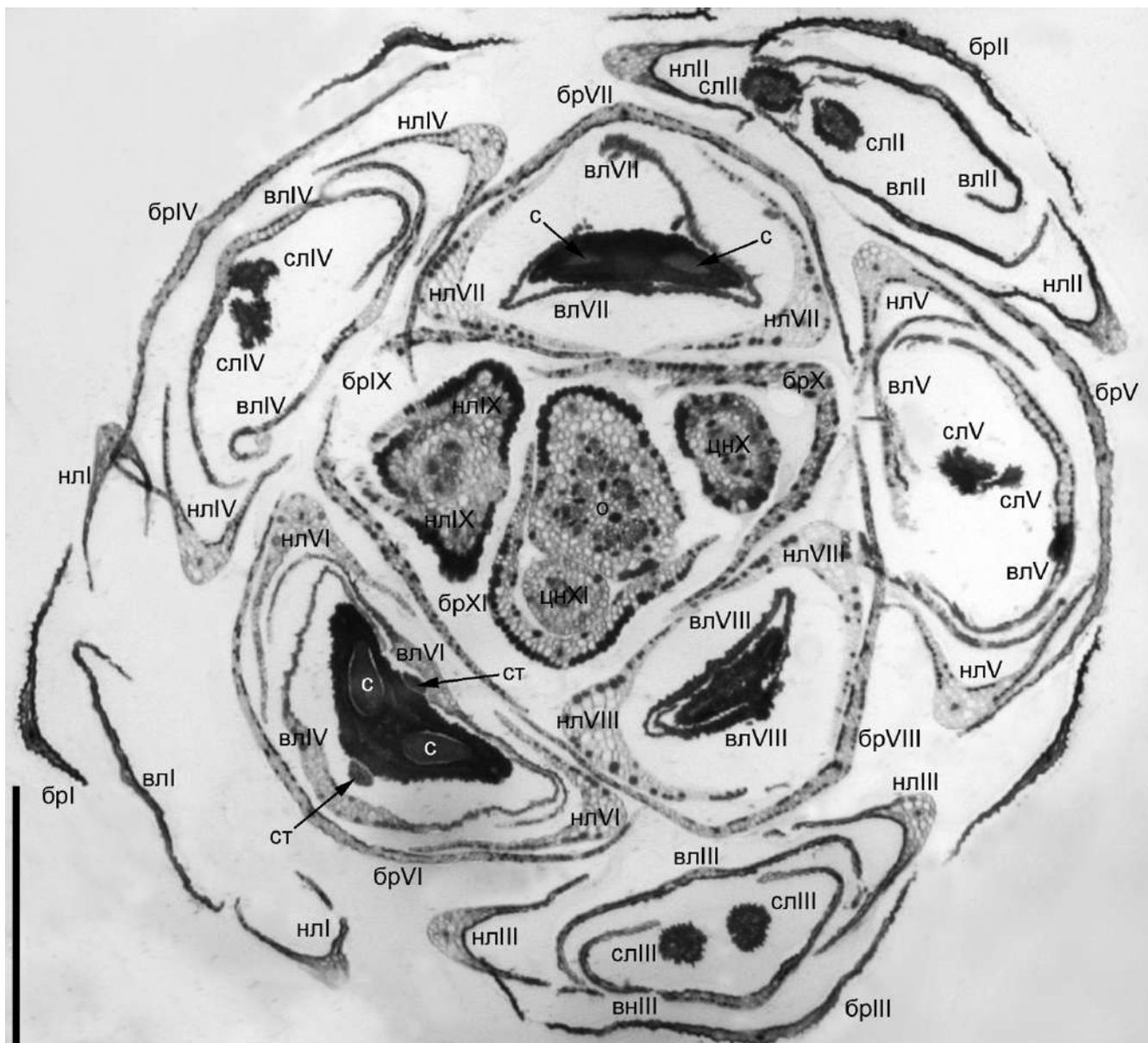
### *Eurychorda complanata*

**Женское растение.** Изучен образец *Briggs 10166* (Рис. 26Б, 27). Цветки собраны в многоцветковые колоски, располагаясь в пазухах продолговатых брактеей с длинной пластинкой в виде узкого цилиндрического выроста, равной примерно 3/4 длины листа. По краю брактеей развивается ряд трихом. Цветки в колосках располагаются спирально, междуузлия укороченные. Брактеолы отсутствуют. В пазухе нескольких нижних брактеей располагаются abortивные цветки. Такие колоски образуют главное соцветие и кофлоресценции.

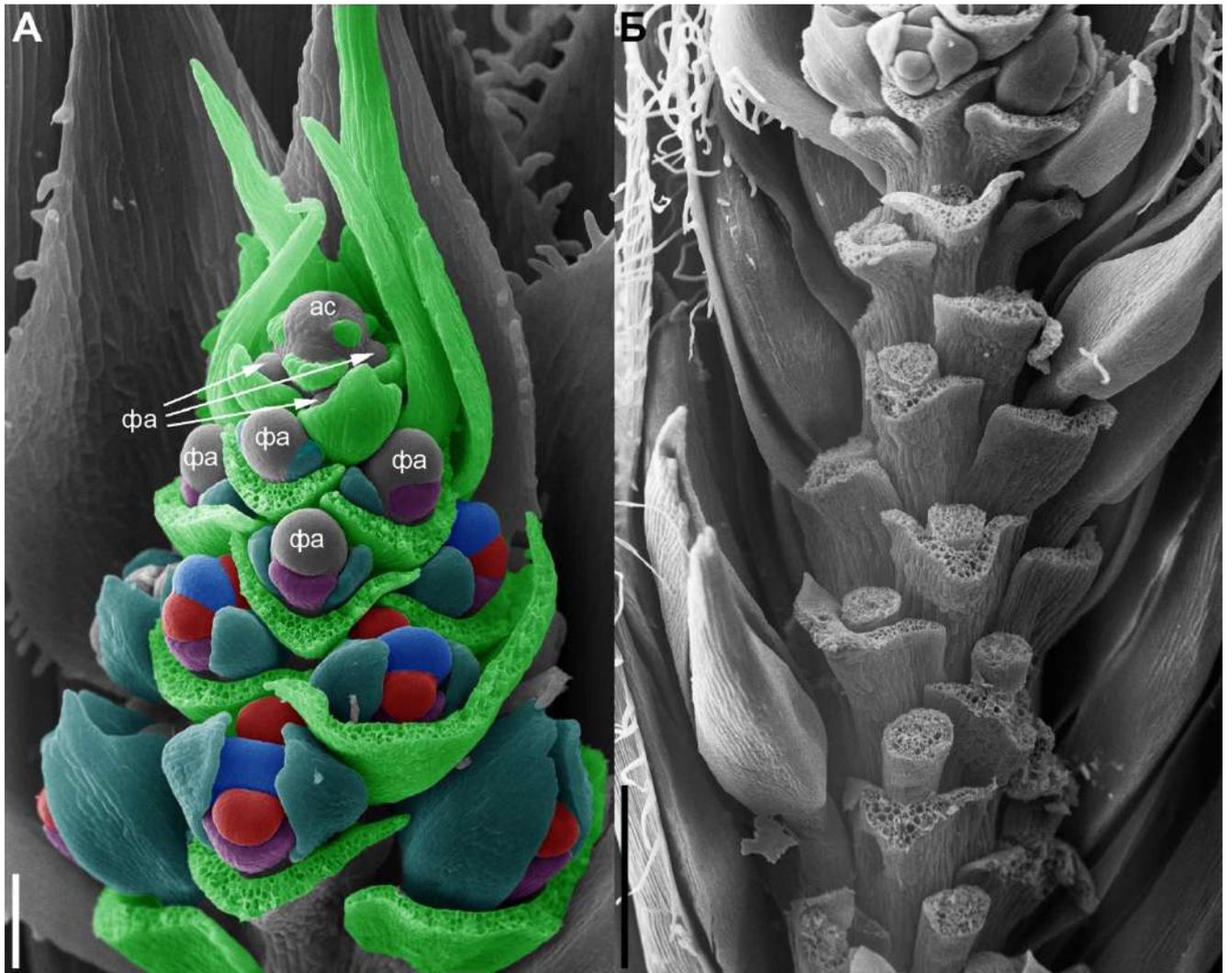
**Мужское растение.** Изучен образец *Briggs 10166* (Рис. 26В, 28). Принципиальных отличий от женского растения в строении колосков не обнаружено.



**Рисунок 26.** Колоски *Eurychorda complanata*. Образец *Briggs 10166*. А – схема. Б – СЭМ-изображение женского колоска после цветения. В – СЭМ-изображение мужского колоска во время цветения. Масштабный отрезок: 1 мм.



**Рисунок 27.** Поперечный срез женского колоска *Eurychorda complanata*. Образец *Briggs 10166*. Римскими цифрами пронумерованы структуры цветков и их брактей в порядке их заложения. бр – брактя; вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; о – ось соцветия; с – семяпочка; сл – стилодий; ст – стаминодий; цн – цветоножка. Масштабный отрезок: 1 мм.



**Рисунок 28. Фрагмент мужского колоска *Eurychorda complanata*. Образец *Briggs 10166*. А – апекс колоска. Б – участок колоска ниже апекса. Часть цветков удалена. ас – апекс соцветия; фа – флоральный апекс. Цифровое окрашивание: зеленый – брактя; бирюзовый – наружный листочек; фиолетовый – внутренний листочек; красный – андроцей; синий – гинецей. Масштабные отрезки: А – 100 мкм; Б – 300 мкм.**

### Раздел 3.3. Морфолого-анатомическое строение цветков

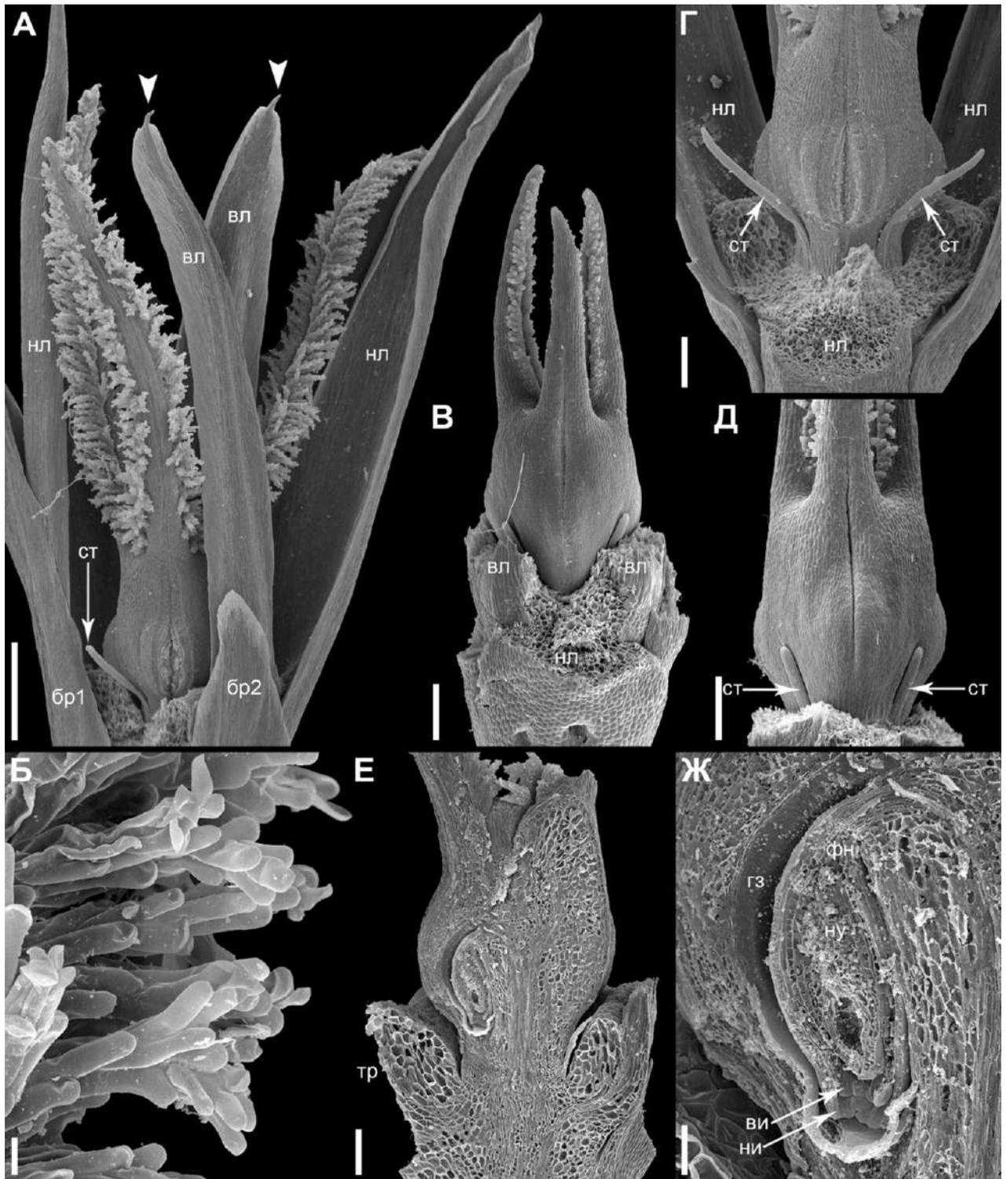
#### Род *Anarthria*

#### *Anarthria prolifera*

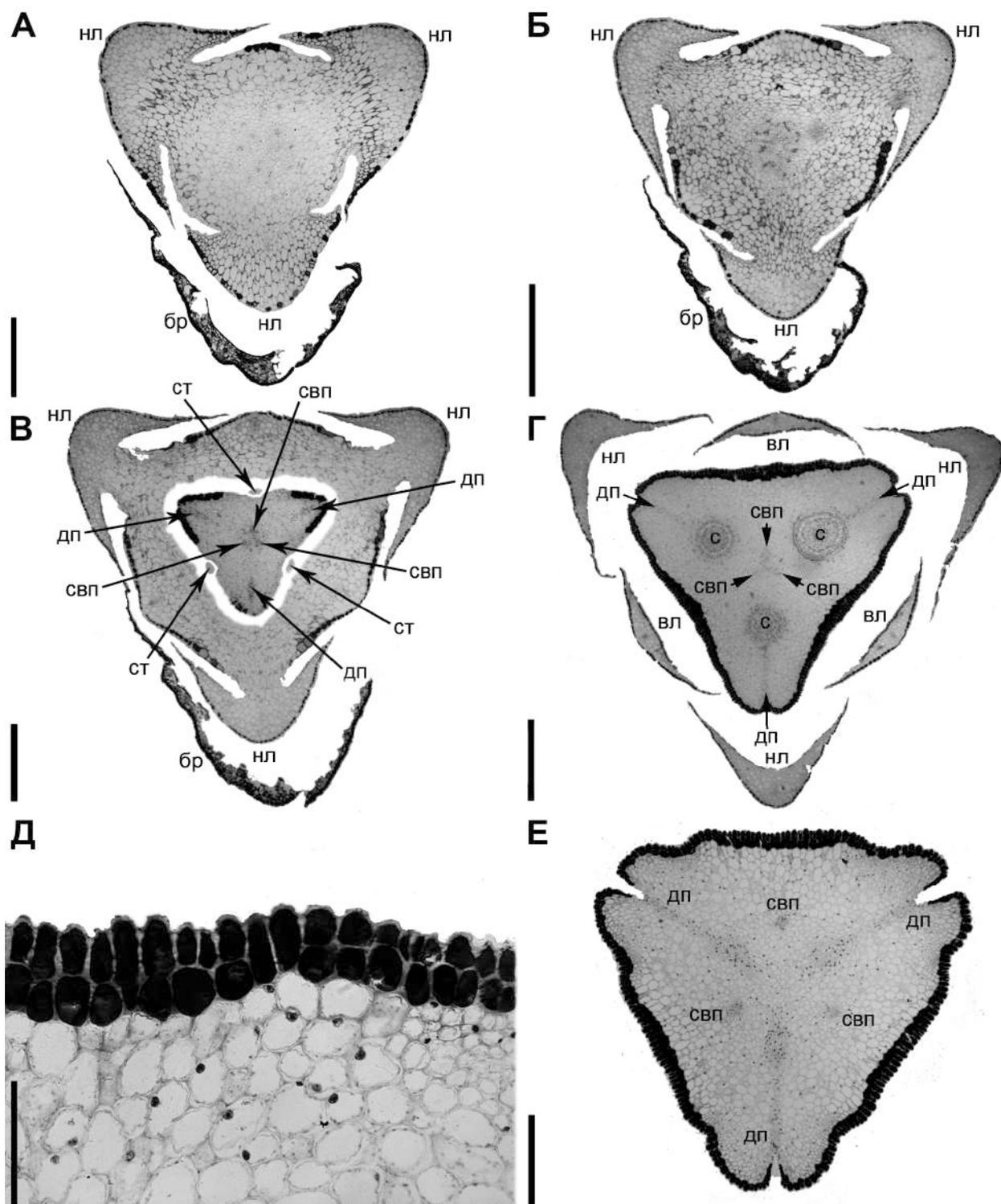
**Женский цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA308* (Рис. 29–31, 32А–В, 33). Цветки актиноморфные, тримерные, тетрациклические (Рис. 29–31). Околоцветник состоит из двух кругов. Основания листочков объединены в короткую трубку с утолщенной внутренней частью (Рис. 29Г, Е, 30В). Только область вблизи средней жилки каждого наружного листочка принимают участие в формировании трубки околоцветника, так как края наружных листочков отделяются от цветоложа ниже основания трубки. Два листочка наружного круга занимают тангентально-адаксиальное положение, третий – медианно-абаксиальное (Рис. 30А–Г). Два внутренних листочка в тангентально-абаксиальном положении, а третий внутренний – в адаксиальном. Ни наружные, ни внутренние листочки не перекрывают друг друга своими краями в бутоне. Листочки наружного круга сложены V-образно вдоль в поперечном сечении (Рис. 30Г), без короткого выроста на верхушке листочка (Рис. 29А). Внутренние листочки околоцветника не сложены вдоль (Рис. 30Г), несут на верхушке короткий цилиндрический апикальный вырост. Внутренние листочки короче наружных элементов околоцветника. Околоцветник раскрывается ко времени цветения.

Андроцей представлен тремя нитевидными стаминодиями, расположенными на радиусах внутренних листочков (Рис. 29В–Д, 30В).

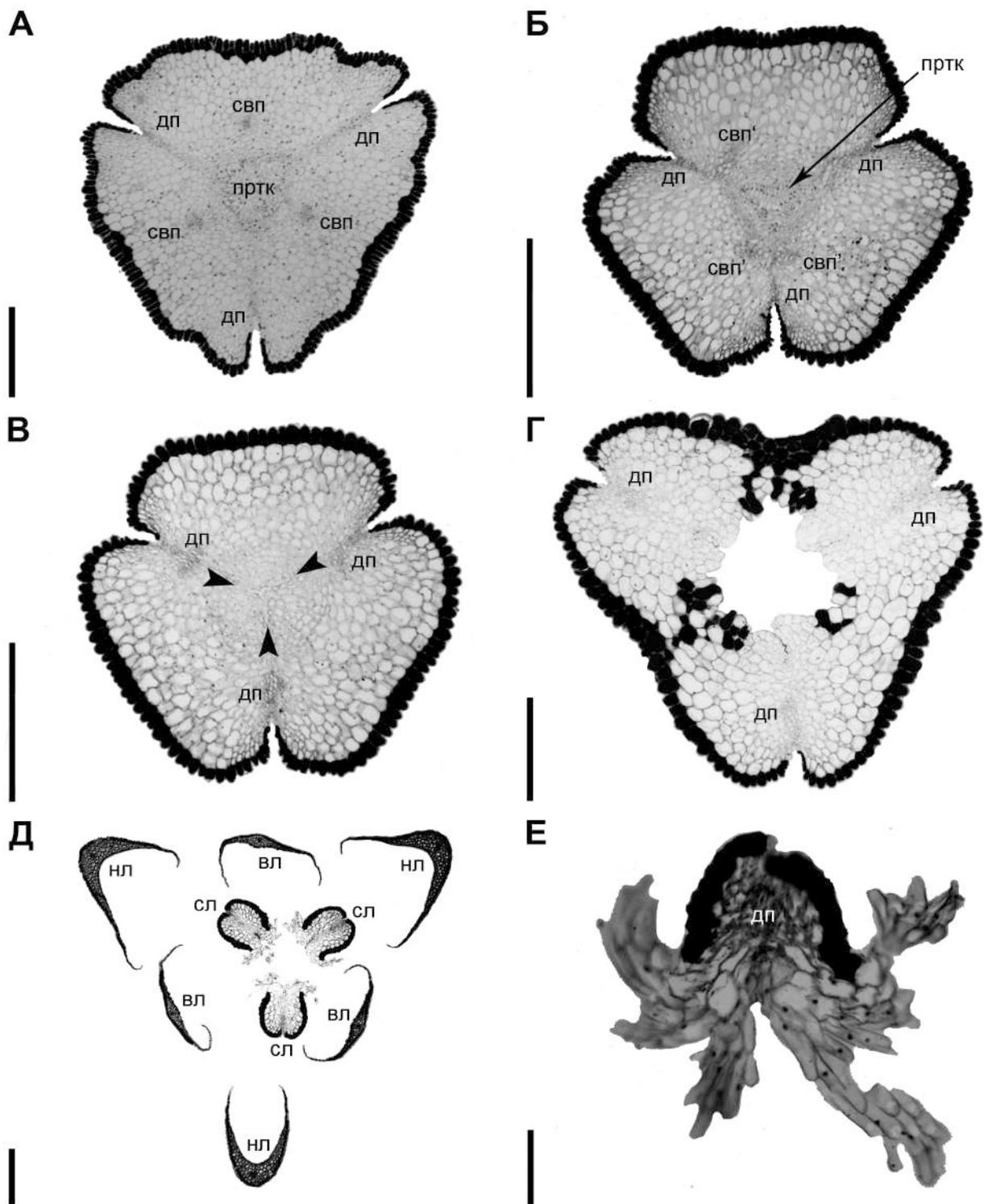
Гинецей расположен на гинофоре, длина которого равна длине трубки околоцветника (Рис. 29Г, Е, 30В). В поперечном сечении гинецей треугольный, с неглубокими бороздками на каждой поверхности в местах, где стаминодии примыкают к ножке гинецея (Рис. 30В). Гинецей синкарпный, с верхней завязью, из трех плодолистиков, расположенных на радиусах наружных листочков (Рис. 29В–Е, 30Г). Синасцидиатная и симпликатная зоны относительно равны друг другу (Рис. 30–31), длинная асимпликатная зона представлена тремя стилодиями (Рис. 29А, 31Д). Каждый плодолистик имеет продольную борозду на своей



**Рисунок 29. Морфология цветка *Anarthria prolifera*. Образец *Fomichev et al. WA308*. А – цветок на стадии цветения со свободными частями наружных листочков, по одному листочку из внутреннего и наружного кругов околоцветника удалены. Б – детали рыльцевой поверхности. В – цветок до цветения с удаленными свободными частями листочков. Г – нижняя часть цветка с частично отпрепарированной трубкой околоцветника. Д – цветок до цветения с полностью удаленным околоцветником, включая трубку. Е – базальная часть продольно разрезанного цветка, свободные части листочков удалены. Ж – участок завязи с гнездом и свисающей семязпочкой. бр1, бр2 – первая и вторая брактей колоска; ви – внутренний интегумент; вл – внутренний листочек; гз – гнездо завязи; ни – наружный интегумент; нл – наружный листочек; ну – нуцеллус; ст – стаминодий; тр – трубка околоцветника; фн – фуникулус; стрелками отмечены короткие выросты внутренних листочков. Масштабные отрезки: А – 1 мм; Б – 30 мкм; В, Д–Е – 300 мкм; Г – 500 мкм; Ж – 100 мкм.**



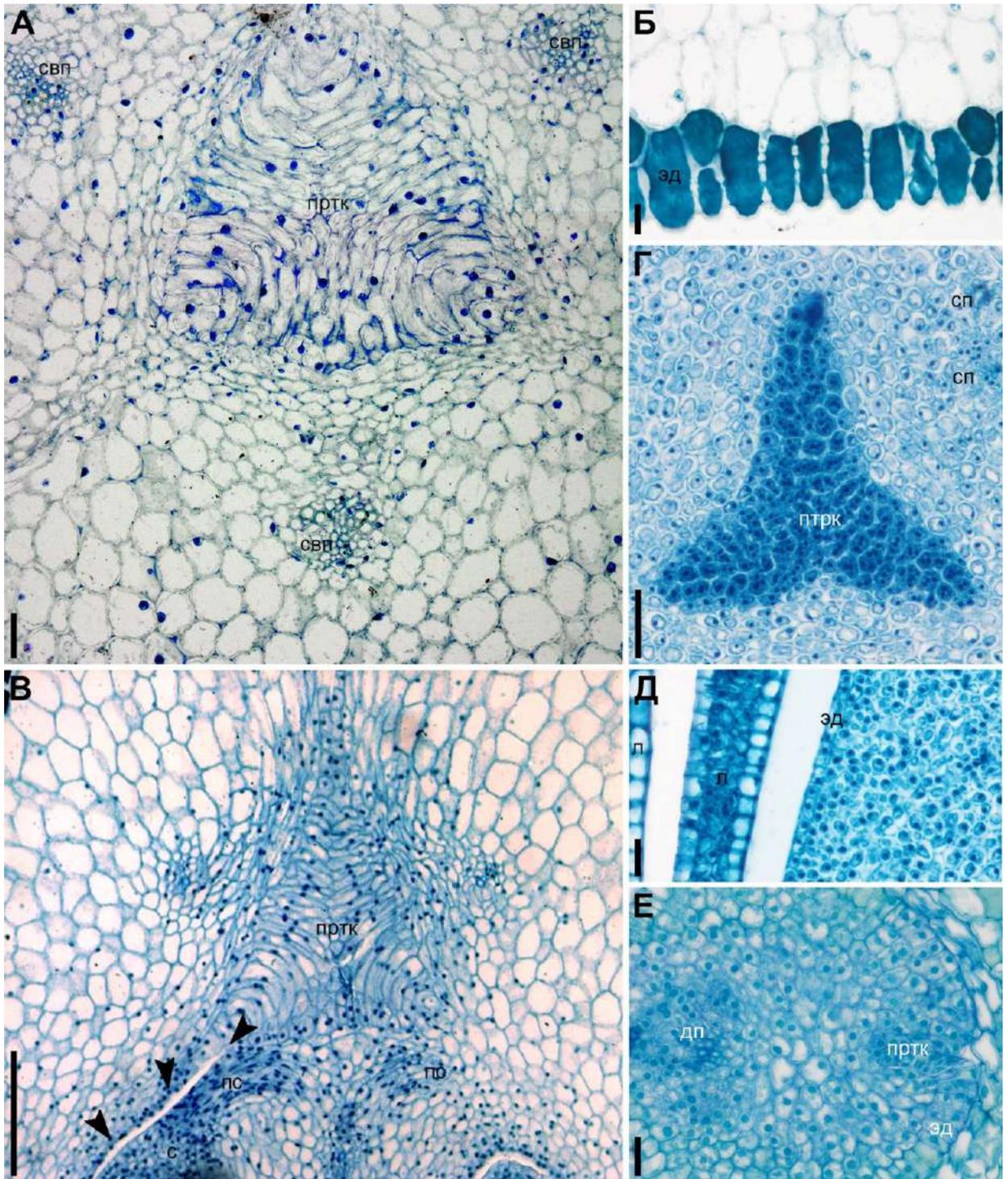
**Рисунок 30.** Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Anarthria prolifera*. Образец *Fomichev et al. WA308*, продолжение на Рис. 31. А – уровень обособления краев листочков наружного круга околоцветника. Б – формирование проводящей системы гинецея, включая три дорсальных пучка плодолистиков на радиусах наружных листочков и три синвентральных (гетерокарпеллятных) пучка на радиусах внутренних листочков. В – уровень обособления гинецея от околоцветника, все листочки объединены в трубку. Г – срез через синасцидиатную зону гинецея с шестью свободными листочками и тремя гнездами с одной семечкой в каждом. Д – увеличенное изображение многослойной эпидермы гинецея между соседними плодолистиками с отложениями дубильных веществ в протопластах. Е – средняя часть симплекатной зоны, листочки не показаны. бр – брактя; дп – дорсальный пучок; нл – наружный листочек; с – семечка; свп – синвентральный (гетерокарпеллятный) пучок; ст – стаминодий. Масштабные отрезки: А–Г, Е – 500 мкм; Д – 100 мкм.



**Рисунок 31. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Anarthria prolifera*.** Образец *Fomichev et al. WA308*, начало на Рис. 30. А – средняя часть цветка, симпликатная зона с проводниковой тканью в виде единого тяжа в центре цветка, околоцветник не показан. Б – средняя часть цветка, симпликатная зона, пучки разделившихся вентральных пучков сливаются с дорсальными пучками плодолистиков, околоцветник не показан. В – верхняя область симпликатной зоны, околоцветник не показан. Г – верхняя область симпликатной зоны с брюшным швом, околоцветник не показан. Д – верхняя область цветка, асимпликатная зона с тремя отдельными стилодиями. Е – увеличенное изображение стилодия. вл – внутренний листочек; дп – дорсальный пучок; нл – наружный листочек; пртк – проводниковая ткань; свп – синвентральный (гетерокарпеллятный) пучок; свп' – дериват разделившегося синвентрального пучка; сл – стилодий; стрелками отмечены внутренние края плодолистиков. Масштабные отрезки: А–Д – 500 мкм; Е – 100 мкм.

медианной (дорсальной) линии вдоль синасцидиатной и симпликатной зоны. Синасцидиатная зона почти треугольная в поперечном сечении с углами, ориентированными на среднюю линию плодолистиков. Завязь трехгнездная, форма поперечного сечения гнезда округлая (Рис. 30Г) Выше уровня прикрепления семязпочек внутреннее пространство гинецея полностью постгенитально зарастает с образованием проводниковой ткани (Рис. 30Е, 31А–Д). Выше места прикрепления семязпочек проходят три самостоятельных тяжа проводниковой ткани, сопряженных с каждым плодолистиком и, вероятно, образованных производными его внутренней эпидермы. Особенности морфологии клеток паренхимы на этом уровне говорят о вероятном отсутствии процессов постгенитального срастания в центре гинецея, и поэтому мы предполагаем, что здесь находится самая верхняя часть синасцидиатной зоны. Отдельные тяжи проводниковой ткани вскоре объединяются в общий тяж, формируя компитум (Рис. 31А–Б, 32А). Этот уровень определенно принадлежит симпликатной зоне. Компитум присутствует почти вдоль всей длины симпликатной зоны. Он более-менее треугольный в поперечном сечении с углами, ориентированными на средние линии плодолистиков. Проводниковая ткань состоит из клеток внутренней эпидермы плодолистиков, радиально удлиненных, принимая характер палисадной ткани (Рис. 32А). Эти клетки имеют крупные заметные ядра. В верхней части симпликатной зоны внутреннее пространство гинецея с трехлучевой полостью (Рис. 31В), которая выше становится более округлой в сечении и далее открывается между стилодиями. Воспринимающая поверхность рыльца присутствует вдоль всей длины асимпликатной зоны (Рис. 29А). Тут плодолистики подковообразные в поперечном сечении, с многоклеточными рыльцевыми выростами вдоль обоих краев брюшного шва (Рис. 31Д–Е).

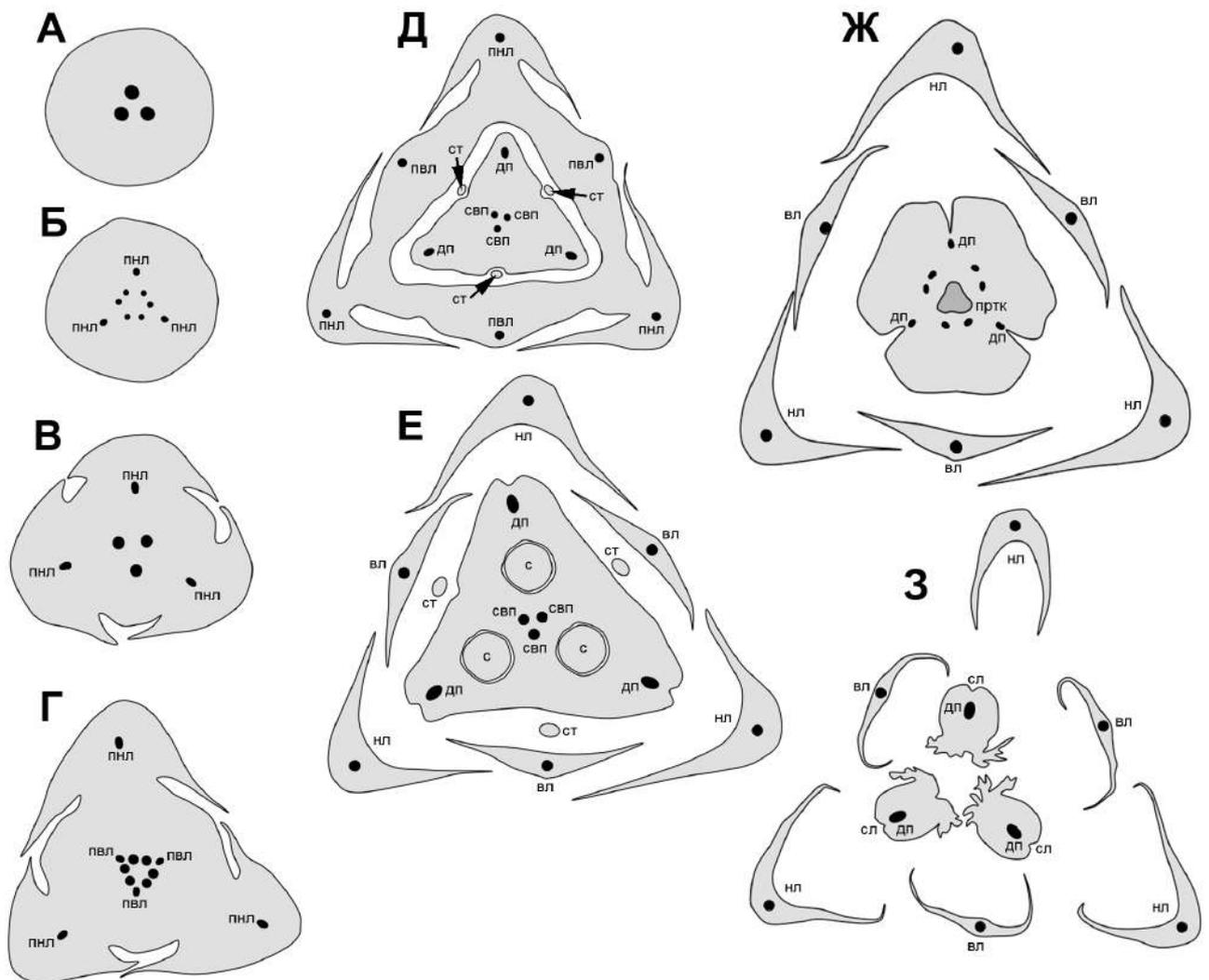
Клетки адаксиальной и абаксиальной эпидермы листочков околоцветника, как и клетки наружной эпидермы гинецея, заполнены дубильными веществами, поэтому протопласты почти черные. В асимпликатной зоне гинецея только дорсальная эпидерма с дубильными веществами (Рис. 31Д–Е). Наружная эпидерма гинецея в основном двуслойная или даже многослойная (Рис. 30Д, 32Б).



**Рисунок 32.** Детали строения проводниковой ткани и эпидермы женских цветков *Anarthroideae*. А–В – *Anarthria prolifera*, образец *Fomichev et al. WA308*. Г–Д – *Lyginia excelsa*, образец *Fomichev et al. WA572*. Е – *Hopkinsia anoectocolea*, образец *Fomichev et al. WA580*. А – участок поперечного среза цветка в симпликатной зоне с проводниковой тканью. Б, Г – участок периферической части гинецея с эпидермальными клетками, поперечный срез. В – детали продольного среза в месте перехода синасцидиатной зоны в симпликатную. Синасцидиатная зона трехгнездная. В этой области гнезда очень узкие, только одно из них видно в плоскости среза (отмечено стрелками). Внутренняя область симпликатной зоны выполнена проводниковой тканью, образованной внутренней эпидермой гинецея. Д – периферическая часть гинецея и два листочка. Е – область гинецея выше гнезда завязи. дп – дорсальный пучок; л – листочек; пртк – проводниковая ткань; пс – проводящий пучок семяпочки (прокамбиальный тяж); с – семяпочка; свп – синвентральный (гетерокарпеллятный) пучок; сп – септальный пучок (прокамбиальный тяж); эд – эпидерма. Масштабный отрезок: 20 мкм.

Доказательством того, что это действительно многослойная эпидерма, а не отложение дубильных веществ в субэпидермальных слоях, является четкое расположение клеток в радиальных рядах и периодически встречающиеся радиально вытянутые клетки, которые в два раза длиннее остальных клеток и выровнены с двумя рядами остальных клеток.

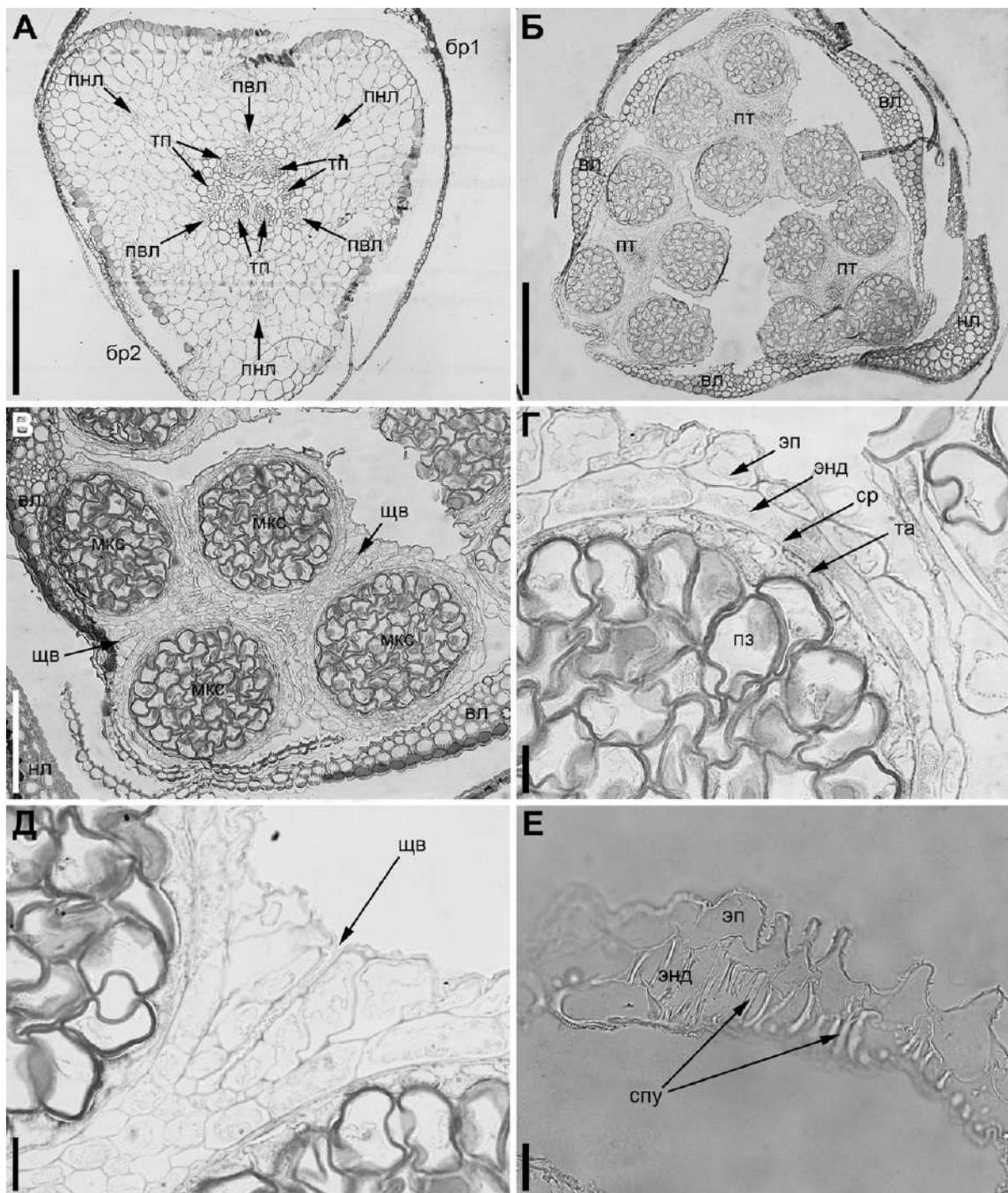
Васкулатура цветоножки восходит к трем проводящим пучкам, расположенным на радиусах наружных листочков околоцветника (Рис. 33А).



**Рисунок 33. Схематические изображения серийных поперечных срезов женского цветка *Anarthria prolifera*. Образец *Fomichev et al. WA308*. А – цветоножка. Б – верхняя область цветоножки, чуть ниже места обособления листочков наружного круга околоцветника, обособление листочков наружного круга. В – начало обособления наружных листочков. Г – средняя часть трубки околоцветника, обособление пучков внутренних листочков околоцветника. Д – верхняя часть трубки околоцветника, базальная часть гинецея, стаминодии неваскуляризованы. Е – синасцидиатная зона, все листочки свободные. Ж – симпликатная зона. З – асимпликатная зона. вл – внутренний листочек; дп – дорсальный пучок; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пнл – пучок наружного листочка; пртк – проводниковая ткань; с – семяпочка; свп – синвентральный (гетерокарпеллятный) пучок; сл – стилодий; ст – стаминодий. Масштабный отрезок: 1 мм.**

Каждый такой пучок претерпевает трифуркацию, разделяясь на два латеральных пучка, отходящих друг от друга в трансверсальной плоскости, и один медианный, резко отклоняющийся центрифугально в радиальном направлении, иннервируя наружный листочек (Рис. 33Б–В). Тангентальные пучки соседних плодолистиков сливаются попарно, таким образом, васкулатура вновь реорганизуется в три центральных проводящих пучка, расположенных теперь на радиусах внутренних листочков околоцветника (Рис. 33В). Далее преобразования васкулатуры проходят схожим образом, описанным выше. Каждый из трех пучков разделяется на два латеральных, которые попарно сливаются с такими же дериватами, и один медианный пучок, иннервирующий внутренний листочек (Рис. 33Г). Стаминодии не васкуляризованы (Рис. 33Д). В результате таких преобразований в основание гинецея входят три пучка, расположенные на радиусах плодолистиков. Каждый такой пучок делится на два тангентальных пучка и один медианный. Тангентальные пучки соседних плодолистиков сливаются в синцентральные гетерокарпеллятные пучки гинецея, а каждый медианный становится дорсальным пучком в каждом плодолистике (Рис. 33Д–Е), продолжаясь вверх и иннервируя стилодий (Рис. 33Д–З). После иннервации семянчиков синцентральные пучки продолжают в симпликатную зону, в дистальной части которой каждый делится тангентально на пучки (Рис. 33Ж), которые затем объединяются с дорсальными пучками.

**Мужской цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA308* (Рис. 34, 35). Цветки актиноморфные, тримерные, тетрациклические. Околоцветник состоит из двух кругов (Рис. 34А–Б). Основания листочков объединены в короткую трубку с утолщенной внутренней частью. Только область вблизи средней жилки каждого наружного листочка принимают участие в формировании трубки околоцветника, так как края наружных листочков отделяются от цветоложа ниже основания трубки. Два листочка наружного круга занимают тангентально-адаксиальное положение, третий – абаксиальное. Два внутренних листочка в тангентально-абаксиальном положении, а третий внутренний – в адаксиальном. Ни наружные, ни внутренние листочки не перекрывают друг друга своими краями в бутоне.



**Рисунок 34. Особенности анатомического строения мужского цветка *Anarthria prolifera*.** Образец *Fomichev et al. WA308* на серии поперечных срезов до цветения. А – уровень обособления наружных листочков околоцветника. Б – уровень цветка выше связника, отмечены три тычинки, расположенные на радиусах внутренних листочков, один наружный листочек не показан. В – увеличенно изображение тычинки, отмечены четыре микроспорангия с пыльцевыми зернами внутри. Г – детали строения стенки пыльника до цветения, клетки эндотеция еще без спиральных утолщений, средний слой облитерирован, начало деградации тапетума. Д – увеличенно изображение места вскрывания пыльника продольной щелью. Е – стенка вскрывшегося пыльника со спиральными утолщениями в эндотеции. бр1, бр2 – первая и вторая брактей колоска; вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пз – пыльцевое зерно; пнл – пучок наружного листочка; пт – пучок тычинки; спу – спиральные утолщения; ср – средний слой; та – тапетум; тп – тангентальный пучок; щв – щель вскрывания; энд – эндотеций; эп – эпидерма. Масштабные отрезки: А–Б – 500 мкм; В – 200 мкм; Г–Е – 20 мкм.

Листочки наружного круга сложены V-образно вдоль в поперечном сечении, без короткого выроста на верхушке листочка. Внутренние листочки околоцветника не сложены вдоль, несут на верхушке короткий цилиндрический апикальный вырост. Околоцветник раскрывается к цветению.

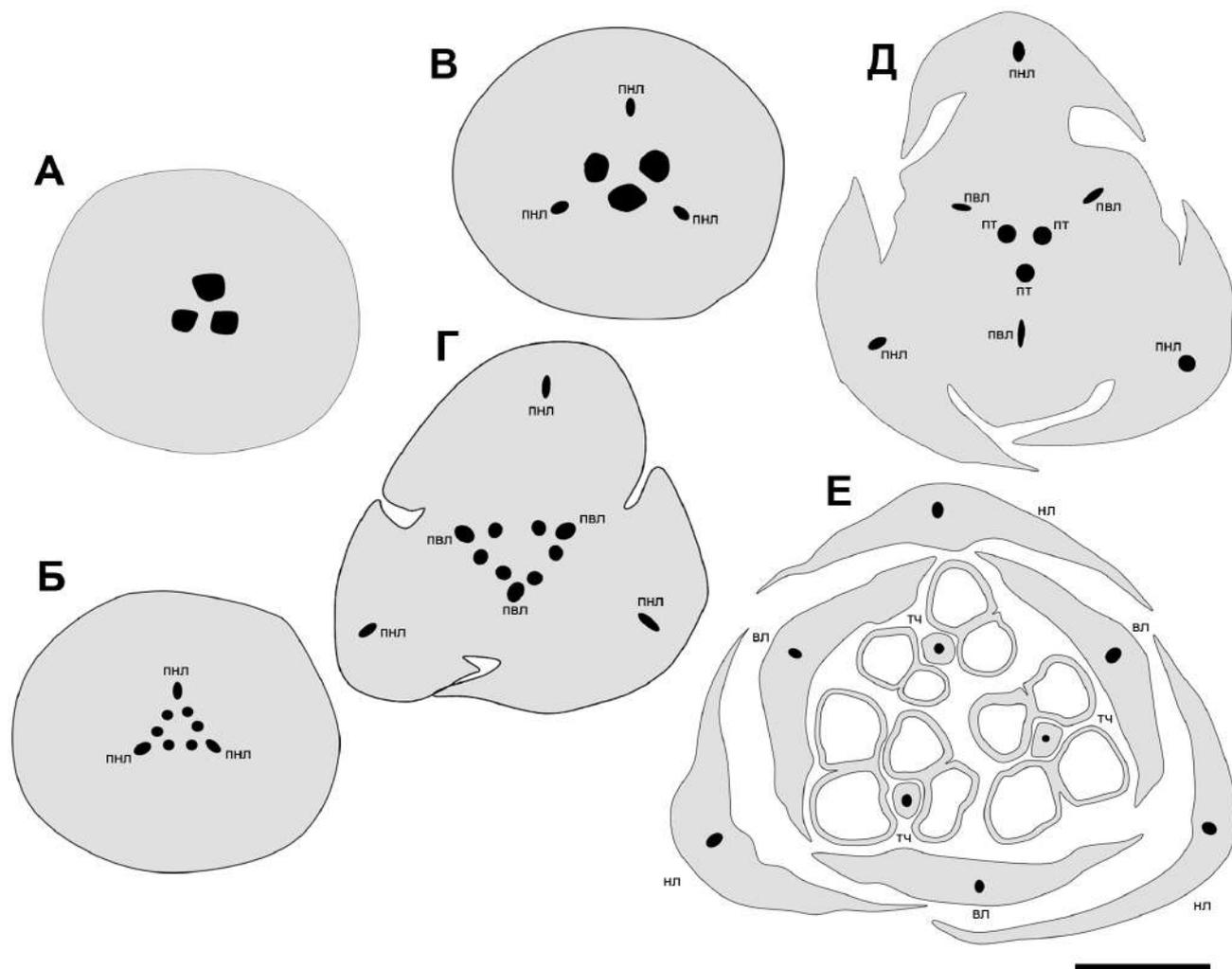
Три тычинки расположены на радиусах внутренних листочков околоцветника (Рис. 34Б). Каждый элемент андроеца дифференцирован на пыльник и тычиночную нить. Пыльники с двумя теками, тетраспорангиатные (Рис. 34В). Вскрывание пыльников происходит продольной щелью между двумя микроспорангиями теки (Рис. 34Д). Пыльники экстрорзные, но по мере развития значительно смещаются относительно своего первоначального места заложения. Тычиночные нити свободные на всем своем протяжении. Теки прикрепляются к связнику примерно на уровне нижней трети своей длины. Наружный слой стенки пыльника образован эпидермальными клетками прямоугольной или неправильной в поперечном сечении формы (Рис. 34Г). К моменту вскрывания клетки наружного слоя стенки пыльника сильно сжимаются, в результате чего на поперечном срезе эпидерма образует гребни (Рис. 34Е). В месте вскрывания пыльников эпидермальные клетки на внешней стороне несут множество мелких гребней. Стенки клеток эндотеция с утолщениями в виде узких лент (Рис. 34Е). Средний слой облитерирован (Рис. 34Г). Тапетум секреторного типа, его клетки крупные, прямоугольные на поперечном срезе (Рис. 34Г), с крупными ядрами. По мере развития пыльцевых зерен клетки тапетума начинают деградировать, что выражается в разрушении клеточных стенок и ядер.

В центре цветка присутствует пистиллодий в форме крошечного недифференцированного бугорка.

Дубильные вещества откладываются в протопластах клеток наружной эпидермы листочков наружного и внутреннего кругов околоцветника (Рис. 34А–Б), а также в небольшом числе клеток внутренней эпидермы листочков, и в некоторых клетках эпидермы пыльников.

Васкулатура цветка восходит к трем проводящим пучкам цветоножки, расположенным на радиусах наружных листочков околоцветника (Рис. 35А).

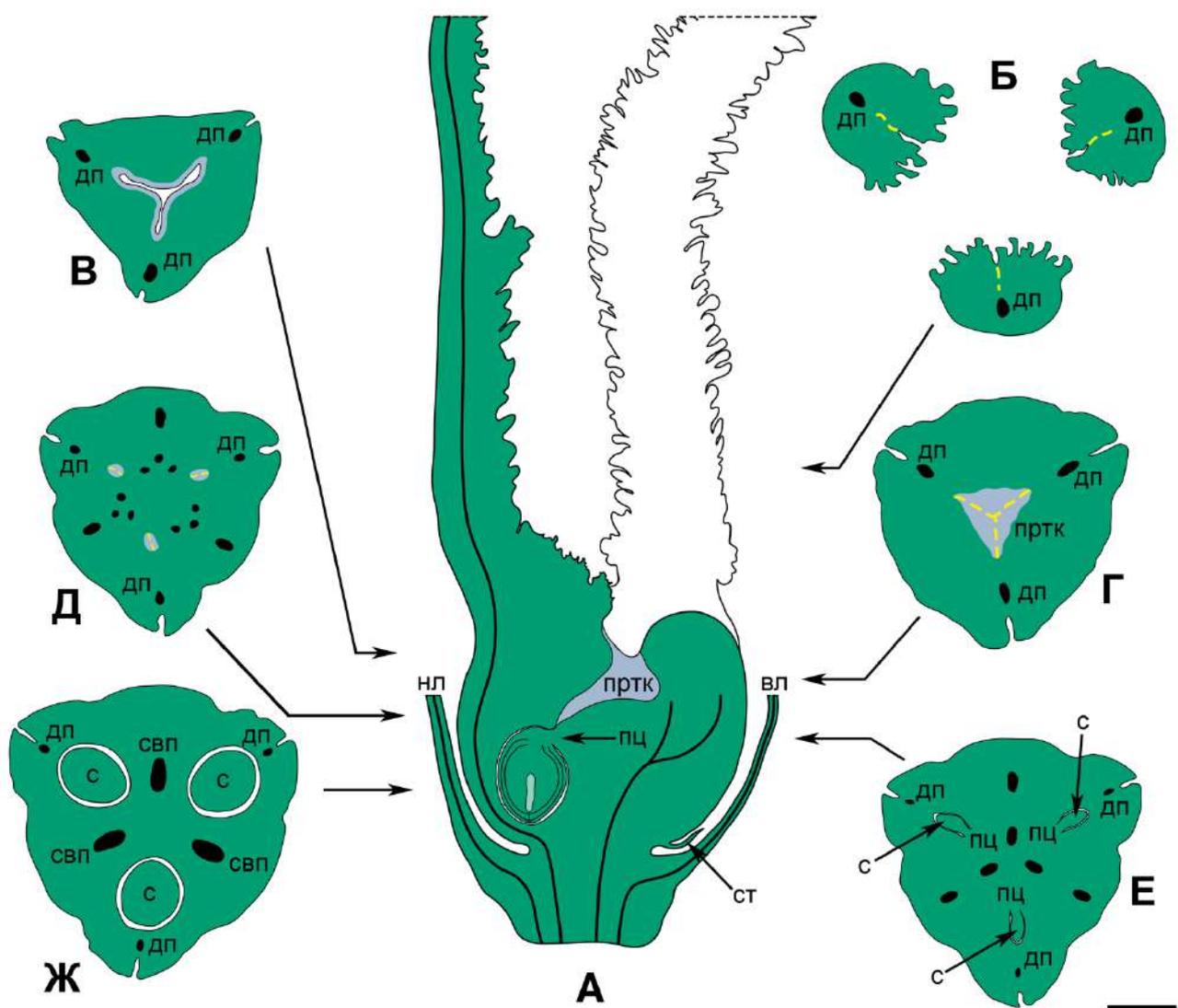
Каждый пучок разделяется на три (Рис. 35Б). Один резко отклоняется в медианной плоскости и уходит на наружный листочек, два других расходятся тангентально и сливаются с соседним тангентальными пучками. Таким образом вновь образуется три пучка на радиусах внутренних листочков (Рис. 35В). Далее пучки вновь трифуркируют (Рис. 35Г), по одному пучку уходят радиально во внутренние листочки, остальные попарно сливаются (Рис. 35Д). Андроецей васкуляризован тремя пучками – по одному пучку в каждой тычинке (Рис. 35Е).



**Рисунок 35. Схематические изображения серийных поперечных срезов мужского цветка *Anarthria prolifera*. Образец *Fomichev et al. WA308*. А – цветоножка. Б – средняя область цветоножки, обособление пучков листочков наружного круга. В – верхняя область цветоножки, чуть ниже места обособления листочков наружного круга околоцветника. Г – уровень обособления наружных листочков, обособление пучков внутренних листочков. Д – нижняя часть цветоножки, обособление пучков тычинок. Е – уровень цветка чуть ниже связника, отмечены три пыльника, все листочки околоцветника свободные. вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пнл – пучок наружного листочка; пт – пучок тычинки; тч – тычинка. Масштабный отрезок: 500 мкм.**

## *Anarthria scabra*

**Женский цветок.** Изучен образец *Fomichev & Macfarlane WA699* (Рис. 36). *A. scabra* в общих чертах морфологически и анатомически схожи с цветками *A. prolifera*, но отличаются перечисленными ниже признаками. У этого вида женские цветки являются одними из самых крупных среди Restionaceae – до 2 см длиной. В цветках *A. scabra* идиобласты с дубильными веществами, наряду с эпидермальными клетками, также встречаются и среди субэпидермальных паренхимных клеток. Трубка околоцветника у этого вида отсутствует. Анализ материала по прочим видам рода выявил, что в остальных случаях трубка околоцветника также отсутствует.



**Рисунок 36.** Анатомия гинецея *Anarthria scabra*. Образец *Fomichev & Macfarlane WA699*. А – продольный разрез. Б–Ж – поперечные срезы. дп – дорсальный пучок; вл – внутренний листочек околоцветника; нл – наружный листочек околоцветника; пртк – проводниковая ткань (выделена серым); пц – плацента; с – семязпочка; свп – синвентральный пучок; ст – стаминодий; желтая пунктирная линия – область постгенитального срастания. Масштабный отрезок: 1 мм.

Васкулатура гинецея восходит к трем дорсальным и трем синвентральным пучкам в синасцидиатной зоне гинецея. Каждый синвентральный пучок в верхней части синасцидиатной зоны делится на два в радиальной плоскости. Далее в симпликатной зоне в два соседних гнезда завязи внутренний пучок отделяет пучки, иннервирующие семяпочки, и продолжается выше. В верхней части симпликатной зоны наружный и внутренний пучки, расположенные в области септ, ветвятся и затем слепо оканчиваются. Наружные листочки иннервированы 5 или 7 пучками, внутренние листочки – 1 пучком.

## **Род *Hopkinsia***

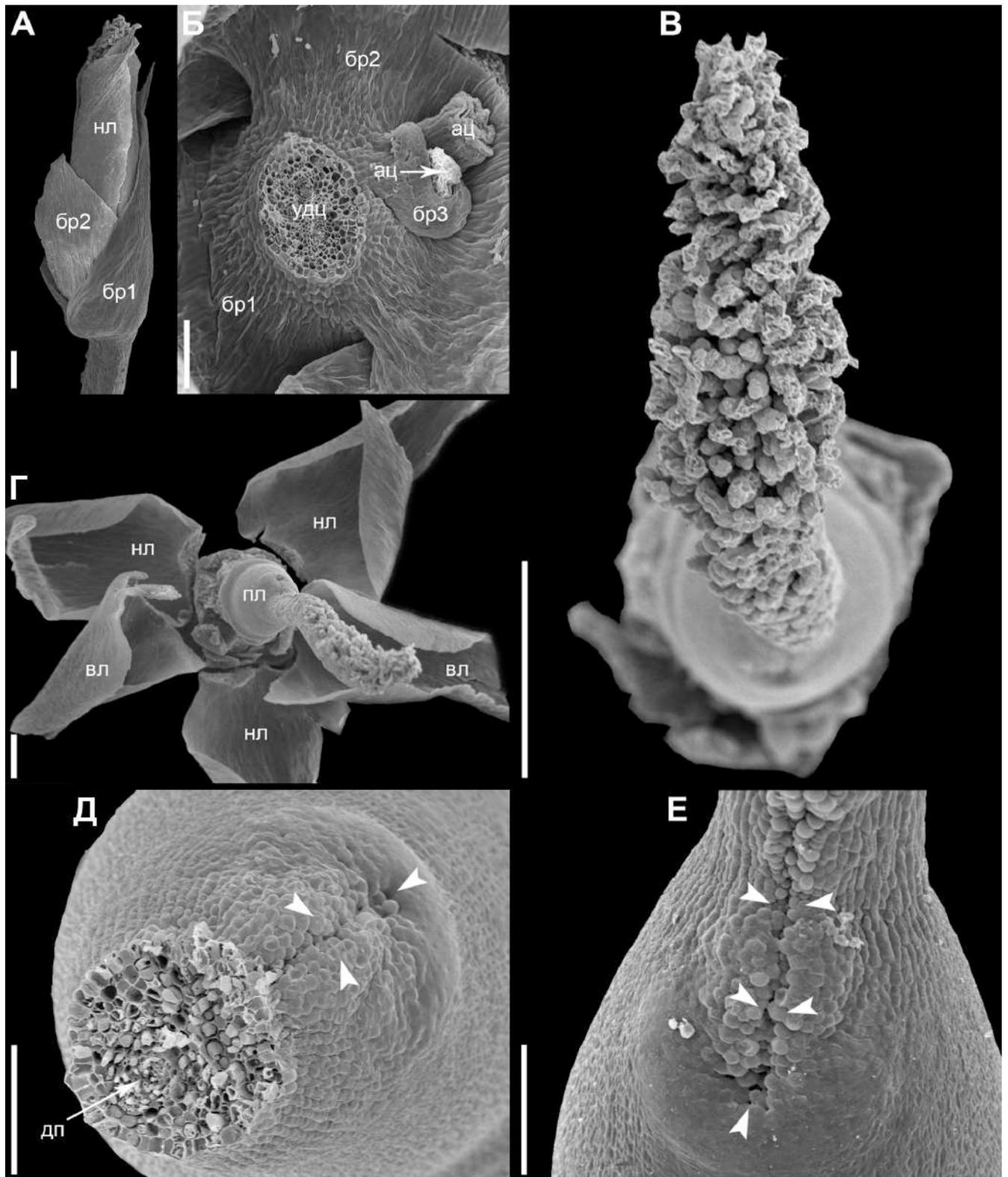
### ***Hopkinsia anoectocolea***

**Женский цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA580* (Рис. 32Д–Е, 37–40). Околоцветник актиноморфный, тримерный и состоит из двух кругов, по три листочка в каждом (Рис. 37Г, 38Г–Д, 39). Почкосложение черепитчатое или скрученное. Два листочка наружного круга в тангентально-адаксиальном положении, а третий – в абаксиальном (Рис. 38Г). Два листочка внутреннего круга в тангентально-абаксиальном положении, а третий – в адаксиальном (Рис. 38Г). Трубка околоцветника отсутствует. Листочки обоих кругов относительно широкие и с узкими основаниями, тоньше, чем у двух других родов, примерно в шесть клеток толщиной. Наружные листочки немного длиннее внутренних (Рис. 37А). Околоцветник остается закрытым во время цветения, в то время как белое рыльце выставляется наружу (Рис. 37А).

Эпидермальные клетки обеих сторон листочков содержат дубильные вещества в протопластах.

Андроцей образован тремя стаминодиями, расположенными на радиусах внутренних листочков. Стаминодии эллиптические в поперечном сечении и слегка вытянутые, булавовидной формы.

Гинецей состоит из одного плодолистика, который может занимать либо медианно-абаксиальное, либо тангентально-адаксиальное положение в цветке. Завязь верхняя. Плодолистик со сравнительно короткой фертильной асцидиатной

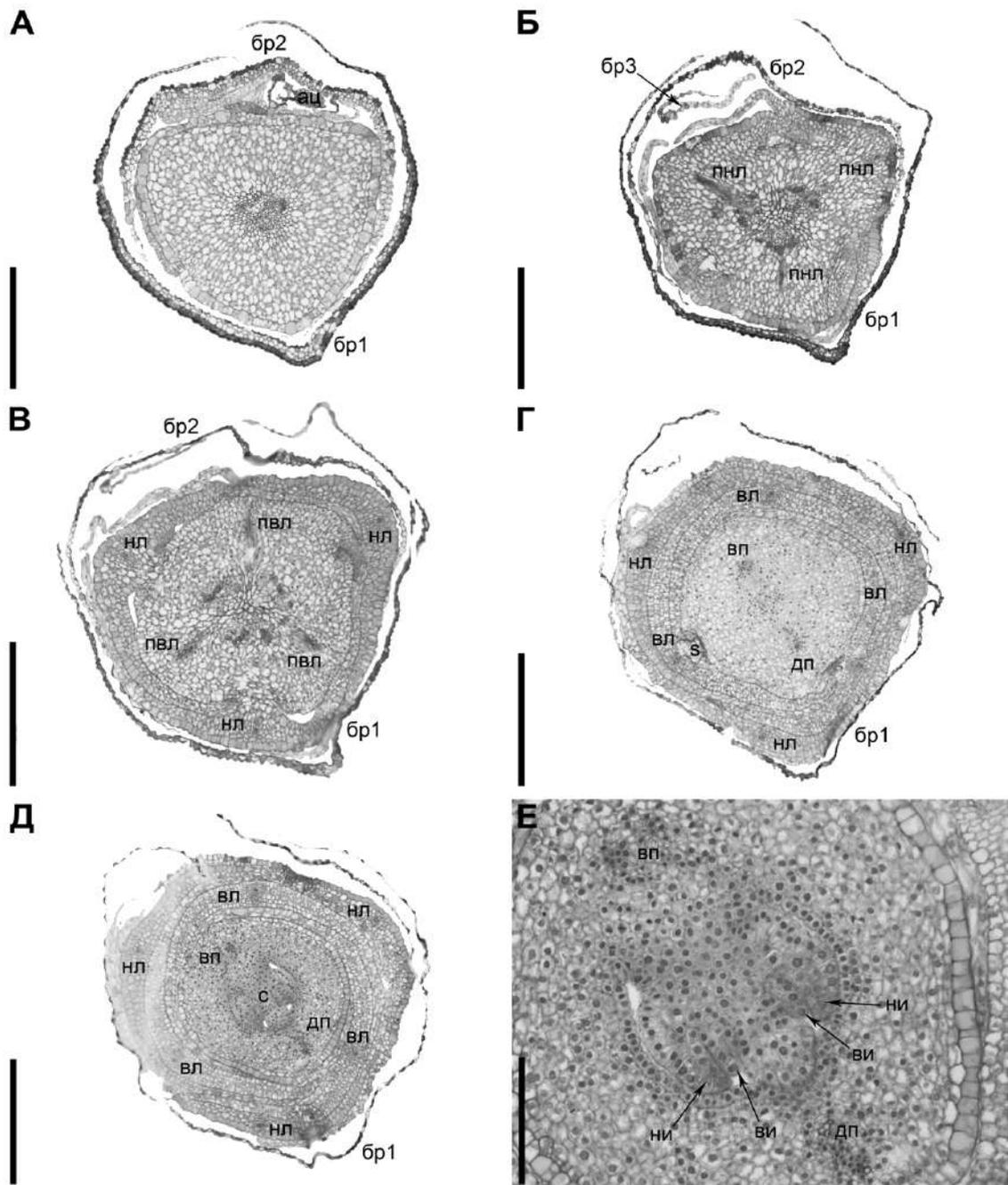


**Рисунок 37. Женский колосок и цветок *Hopkinsia anoetocolea*.** Образец *Fomichev et al. WA580*. А – женский колосок перед цветением с одним развитым цветком в пазухе нижней брактей. Б – вид сверху на колосок с удаленным развитым цветком и интактными abortивными цветками. В – рыльце. Г – цветок во время цветения со вскрытым околоцветником. Д – гинецей с удаленным стилодием. Е – нижняя часть гинецея с брюшным швом. ац – abortивный цветок; бр1, бр2, бр3 – последовательные брактей колоска; дп – дорсальный пучок; нл – наружный листочек; пл – плодолистик; удц – удаленная цветоножка; стрелками отмечены границы брюшного шва. Масштабные отрезки: А, Г – 100 мкм; Б – 300 мкм; В – 400 мкм; Д–Е – 120 мкм.

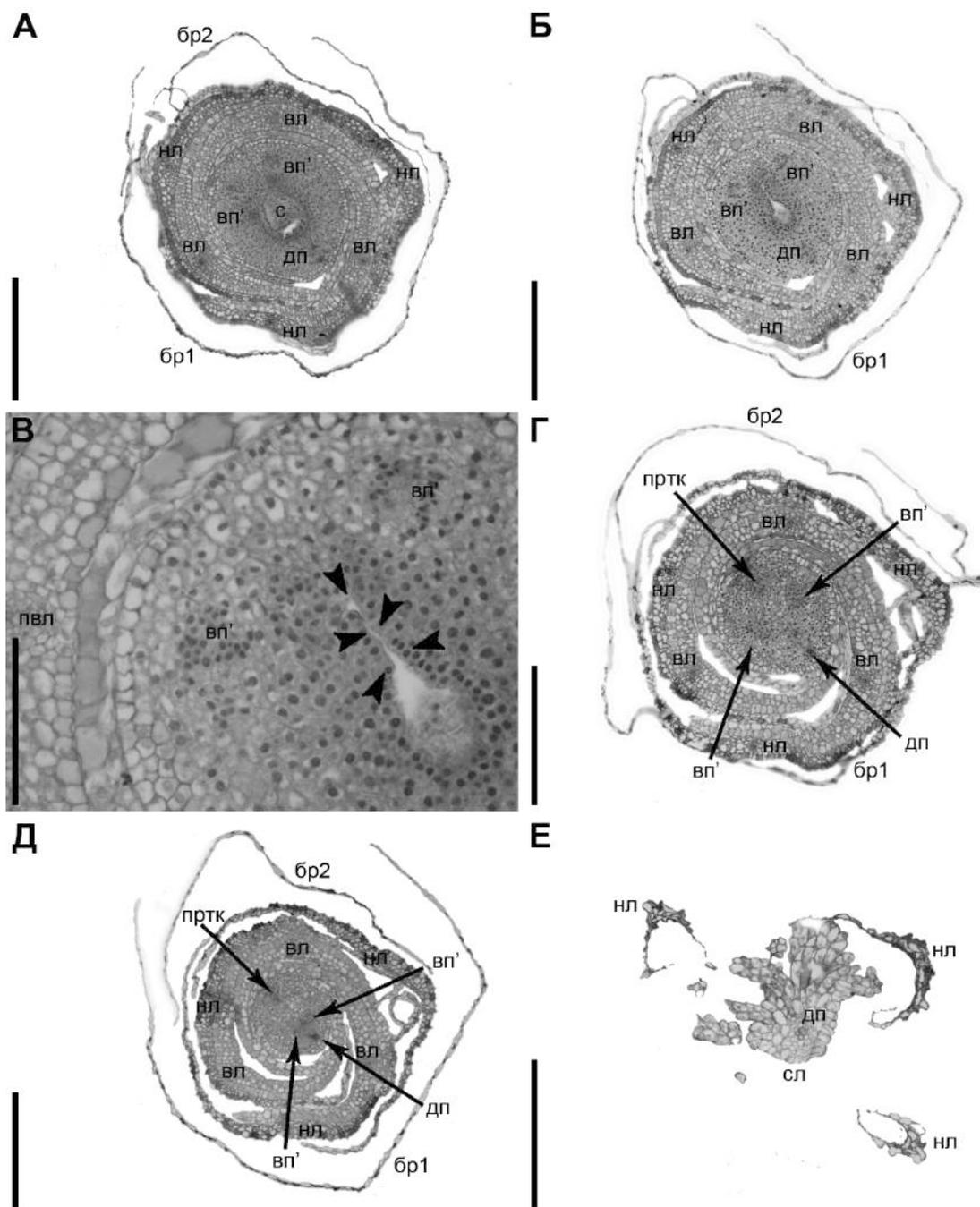
зоной, в то время как стерильная пликатная зона очень длинная (Рис. 37Г–Е). Одногнездная завязь полностью заполнена семяпочкой, прикрепленной на вентральной стороне (Рис. 38Д–Е). Узкий канал проходит вверх над гнездом завязи в верхней части асцидиатной зоны (Рис. 39Б–В). В вентральной части этого канала происходит частичное постгенитальное срастание краев. Тут же дифференцируется проводниковая ткань. Она продолжается вверх в пликатную зону, где проводниковая ткань присутствует вокруг брюшного шва (Рис. 32Е). Внутренняя полость в пликатной зоне отсутствует (Рис. 37Д, 39Г–Е).

Короткая проксимальная часть пликатной зоны без рыльцевых выростов. (Рис. 37Г–Е). Брюшной шов хорошо прослеживается снаружи гинецея (Рис. 37Д–Е). На вентральной стороне стилодия развивается множество многоклеточных выростов (Рис. 37В, 39Е). Кортекс плодолистика сложен изодиаметрическими паренхимными клетками, эпидермальные клетки с дубильными веществами (Рис. 38Е).

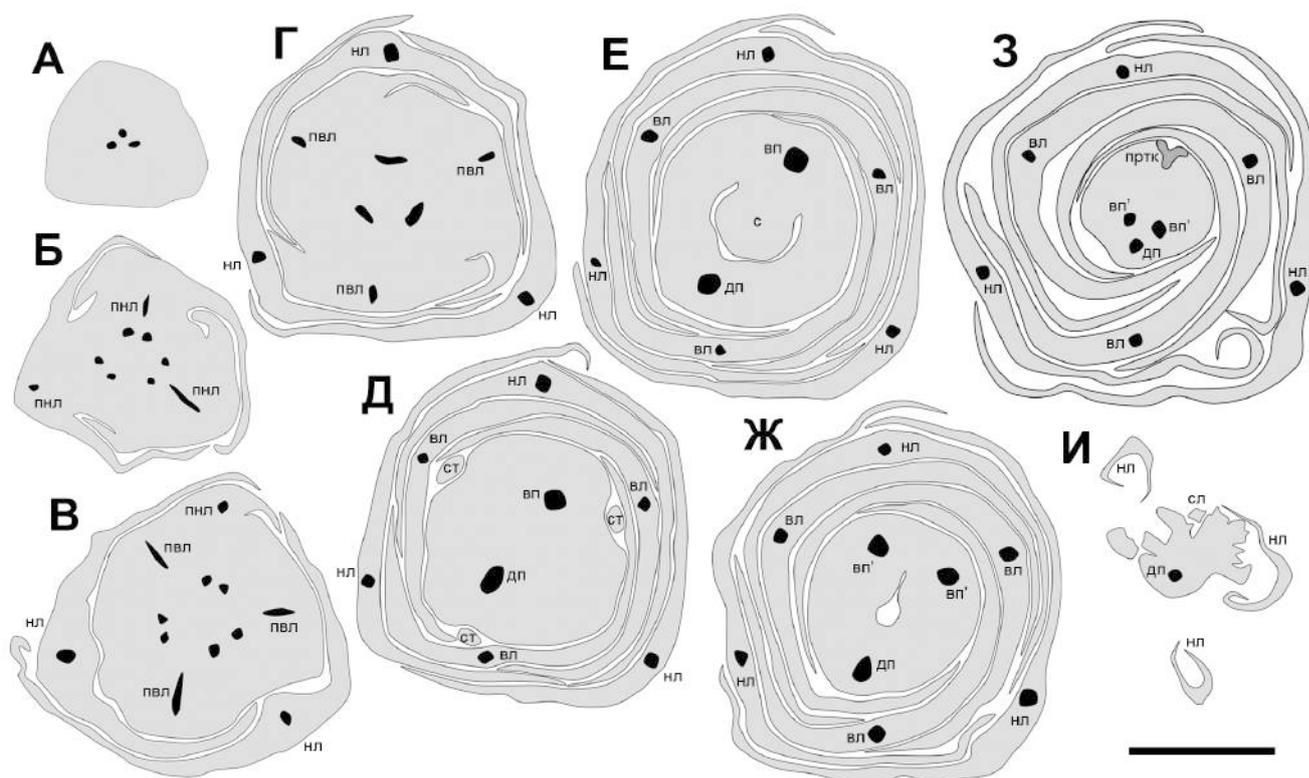
Проводящая система цветка восходит к трем пучкам, которые расположены на радиусах наружных элементов околоцветника и иннервируют укороченную цветоножку (Рис. 40А). В результате трифуркации каждого пучка образуются один медианный, иннервирующий филлом наружного круга, и два трансверсальных деривата (Рис. 40Б). Новая триада пучков, расположенных теперь на радиусах листочков внутреннего круга околоцветника, формируется за счет попарного слияния трансверсальных дериватов соседних пучков цветоножки друг с другом. В ходе дифференциации васкулатуры внутреннего круга наблюдаются те же закономерности, что и в случае с наружным кругом (Рис. 40В). В базальную часть единственного плодолистика входят три пучка, расположенные на радиусах наружного круга (Рис. 40Г). Акропетально один из пучков бифуркирует в тангентальной плоскости, его дериваты сливаются с пучками, не претерпевшими бифуркацию. В результате плодолистик иннервируется уже двумя проводящими пучками, один из которых является дорсальным, а другой – вентральным (Рис. 40Д). В верхней части асцидиатной зоны напротив халазы вентральный пучок разделяется в трансверсальной плоскости на два равновеликих пучка (Рис. 40Ж),



**Рисунок 38. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Hopkinsia anoectocolea*.** Образец *Fomichev et al. WA580*, продолжение на Рис. 39. А – базальный участок колоска с почти отделившейся фертильной брактеей и цветоножкой в пазухе. Б – базальный участок цветка, выше abortивного цветка, выделение пучков наружных листочков. В – базальный участок цветка, обособление наружных листочков, выделение пучков внутренних листочков. Г – базальный участок асцидиатной зоны, все листочки свободные, на срезе виден только один стаминодий из-за слегка косо го прохождения плоскости среза. Д – средний участок асцидиатной зоны с одной семяпочкой, прикрепленной в поперечной зоне. Е – тот же уровень с деталями раннего развития семяпочки. бр1, бр2, бр3 – последовательные брактей колоска; ви – внутренний интегумент; вл – внутренний листочек; вп – вентральный пучок; дп – дорсальный пучок; ни – наружный интегумент; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пнл – пучок наружного листочка; с – семяпочка. Масштабные отрезки: А–Д – 300 мкм; Е – 100 мкм.



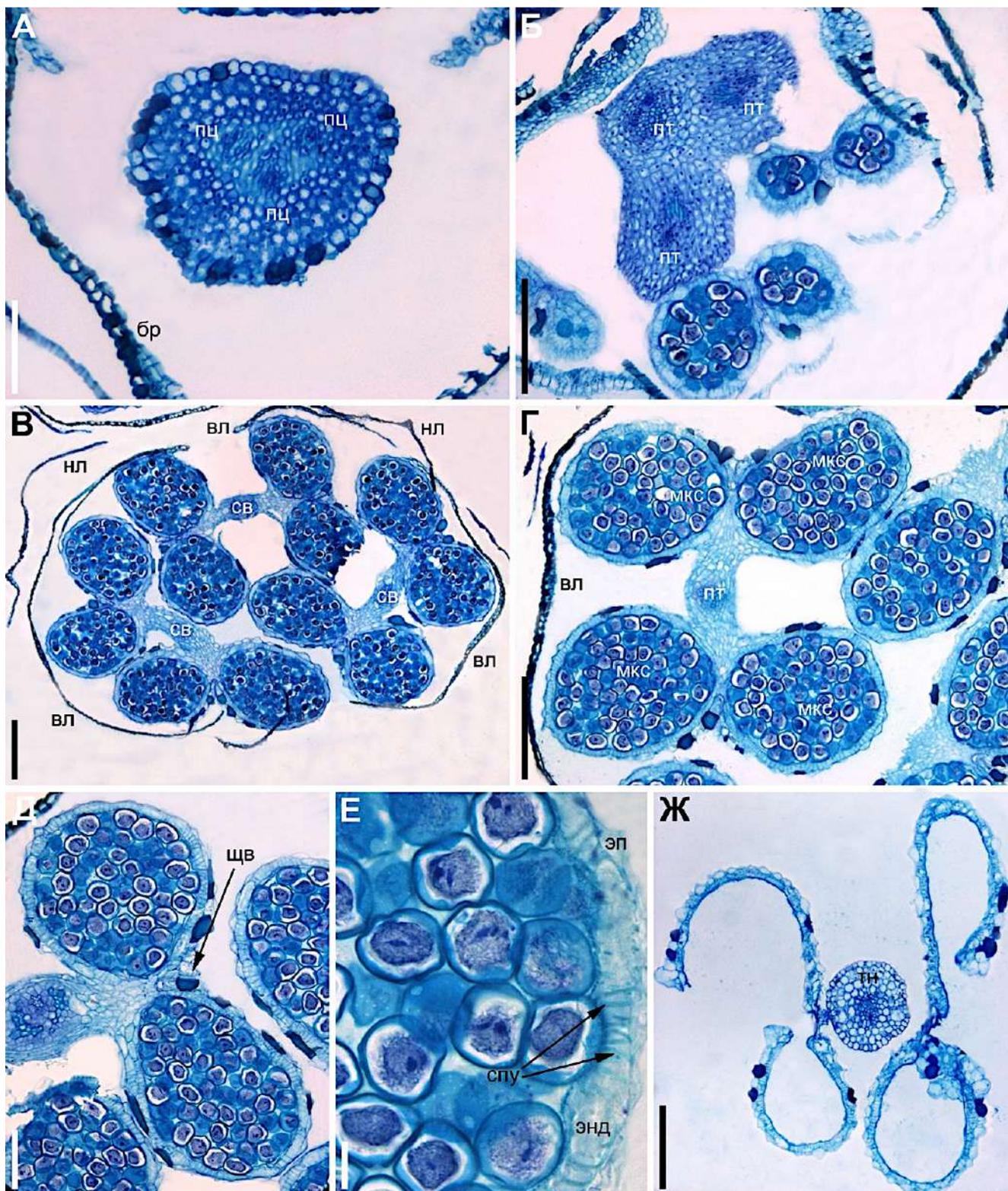
**Рисунок 39. Схематические изображения серийных поперечных срезов женского цветка *Hopkinsia anoetocolea*. Образец *Fomichev et al. WA580*. А – цветоножка. Б – базальный участок цветоложа, обособление листочков наружного круга околоцветника и выделение их пучков. В – выделение пучков внутренних листочков. Г – обособление внутренних листочков околоцветника, формирование трех пучков гинецея на радиусах наружных листочков. Д – базальная часть гинецея, все листочки свободные, отмечены три стаминодия на радиусах внутренних листочков, формирование двух пучков гинецея – дорсального и вентрального – после бифуркации одного из трех пучков на Г и слияния его дериватов с другими двумя пучками гинецея. Е – асцидиатная зона, срез через единственное гнездо завязи с семязпочкой, прикрепленной в поперечной зоне. Ж – нижняя часть пликатной зоны, бифуркация вентрального пучка в тангентальной плоскости. З – средняя часть пликатной зоны, сближение дериватов вентрального пучка с дорсальным пучком. И – верхняя часть пликатной зоны. вл – внутренний листочек; вл – вентральный пучок; вл' – дериват вентрального пучка; дп – дорсальный пучок; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пвл – пучок наружного листочка; пртк – проводниковая ткань; с – семязпочка; сл – стилодий; ст – стаминодий. Масштабный отрезок: 300 мкм.**



**Рисунок 40. Восходящая серия поперечных срезов женского цветка *Hopkinsia anoectocolea*. Образец *Fomichev et al. WA580*, начало на Рис. 38. А – верхняя область асцидиатной зоны, бифуркация вентрального пучка. Б – нижняя область пликатной зоны. В – срез через пликатную зону. Г, Д – средняя часть цветка, пликатная зона. Е – верхняя часть цветка, пликатная зона, рыльце. бр1, бр2, бр3 – последовательные брактей колоска; вл – внутренний листочек; вп' – дериват разделившегося вентрального пучка; дп – дорсальный пучок; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пртк – проводниковая ткань; сл – стилодий; стрелками отмечена внутренняя поверхность плодолистика. Масштабные отрезки: А–Б, Г–Е – 300 мкм; В – 100 мкм.**

которые далее сливаются с дорсальным пучком, иннервирующим стилодий (Рис. 403). На поперечном срезе дорсальный пучок располагается на абаксиальной стороне плодолистика.

**Мужской цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA580* (Рис. 41–42). Цветки актиноморфные, тримерные, трициклические. Околоцветник сложен двумя кругами листочков по три элемента в каждом круге (Рис. 41В, 42Д). Два наружных листочка в тангентально-адаксиальном положении, а третий в абаксиальном. Два внутренних листочка в тангентально-абаксиальном положении, а третий внутренний – в адаксиальном. Трубка околоцветника отсутствует. Обособление листочков от цветоложа происходит сначала с краев, в то время как средняя часть отделяется выше (Рис. 42Б–В). Листочки обоих кругов тонкие, толщина в области средней жилки достигает трех слоев клеток (Рис. 41В). Околоцветник остается



**Рисунок 41.** Особенности анатомического строения мужского цветка *Hopkinsia anoectocolea* на серии поперечных срезов. Образец *Fomichev et al. WA580*. А – цветоножка, три пучка на радиусах наружных листочков околоцветника. Б – базальная часть андроцея. В – средняя часть андроцея, три тычинки на радиусах внутренних листочков. Г – увеличенное изображение тычинки. Д – увеличенное изображение теки, отмечена продольная щель вскрывания теки. Е – детали строения стенки пыльника. Ж – вскрывшаяся тычинка после цветения. бр – брактя; вл – внутренний листочек; мкс – микроспорангий; нл – наружный листочек; пт – пучок тычинки; пц – пучок цветоножки; св – связник; спу – спиральные утолщения; тн – тычиночная нить; щв – щель вскрывания; энд – эндотей; эп – эпидерма. Масштабные отрезки: А, Д – 100 мкм; Б–Г, Ж – 200 мкм; Е – 20 мкм.

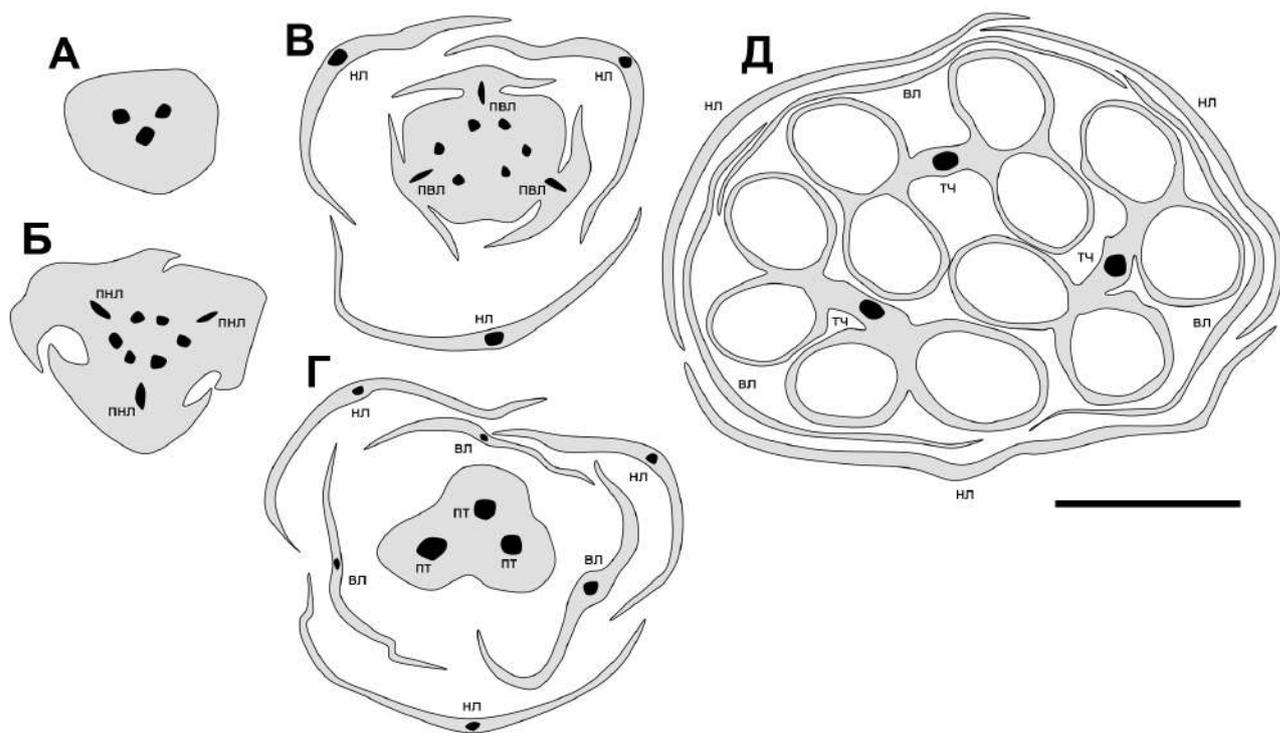
закрытым в момент цветения, а белые пыльники выставляются из околоцветника.

Три элемента андроеца расположены в одном круге на радиусах внутренних листочков околоцветника (Рис. 42Г–Д). Тычинки дифференцированы на пыльники и тычиночные нити. Пыльники с двумя теками, тетраспорангиатные (Рис. 41В–Г, 42Д). Вскрывание происходит продольными щелями, проходящими между двумя микроспорангиями одной теки (Рис. 41Д). Пыльники экстрорзные. Связник расположен в средней части пыльника (Рис. 41Г). Надсвязник отсутствует, верхушки тек с роговидными придаткам. Тычиночные нити не срастаются в колонку, а лишь при основании объединены на очень коротком протяжении (Рис. 41А–Б, 42Г). Наружный слой стенки пыльника образован эпидермальными клетками округлой/прямоугольной формы на поперечном срезе (Рис. 41Е). Только небольшая часть клеток эпидермы накапливает дубильные вещества в протопластах (Рис. 41Г–Д, Ж). К моменту цветения эпидерма не деградирует. Клетки эпидермы в области вскрывания с множеством мелких зубцов. Клетки однослойного эндотеция с утолщенными стенками в виде узких спиралей (Рис. 41Е). Средний слой деградирует по мере развития стенки пыльника. Тапетум секреторного типа, его клетки крупные, прямоугольной формы на поперечном срезе с крупным ядром. По мере развития пыльцевых зерен клетки тапетума начинают деградировать, что выражается в разрушении клеточных стенок и ядер.

Элементы гинецея отсутствуют в мужских цветках даже в редуцированной форме.

Эпидерма листочков обоих кругов и некоторые эпидермальные клетки пыльников содержат дубильные вещества в протопластах (Рис. 41).

Васкулатура цветоножки восходит к трем проводящим пучкам, расположенных на радиусах наружных листочков околоцветника (Рис. 42А). Каждый такой пучок трифуркирует, образуя два пучка, отходящих тангентально, и медианный, резко отклоняющийся в радиальном направлении в наружный листочек (Рис. 42Б). Латеральные пучки объединяются на радиусах внутренних листочков, а затем вновь каждый дает радиально отходящий пучок во внутренний листочек и два тангентальных (Рис. 42В), которые в результате объединяются,



**Рисунок 42. Схематические изображения серийных поперечных срезов мужского цветка *Hopkinsia anoetocolea*. Образец *Fomichev et al. WA580*. А – цветоножка, три пучка на радиусах наружных листочков околоцветника. Б – базальный участок цветоложа, начало обособления наружных листочков и выделение их пучков. В – начало обособления внутренних листочков и выделение их пучков, наружные листочки свободные. Г – базальная часть андроцея, пучки трех тычинок на радиусах внутренних листочков. Д – средняя часть андроцея. вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пнл – пучок наружного листочка; пт – пучок тычинки; тч – тычинка. Масштабный отрезок: 500 мкм.**

образуя на радиусах наружных листочков три пучка андроцея (Рис. 42Г). Эти пучки тремя отдельными тяжами входят в короткую колонку андроцея, затем каждый направляется в свободные части тычиночных нитей, продолжаясь в связник (Рис. 42Д).

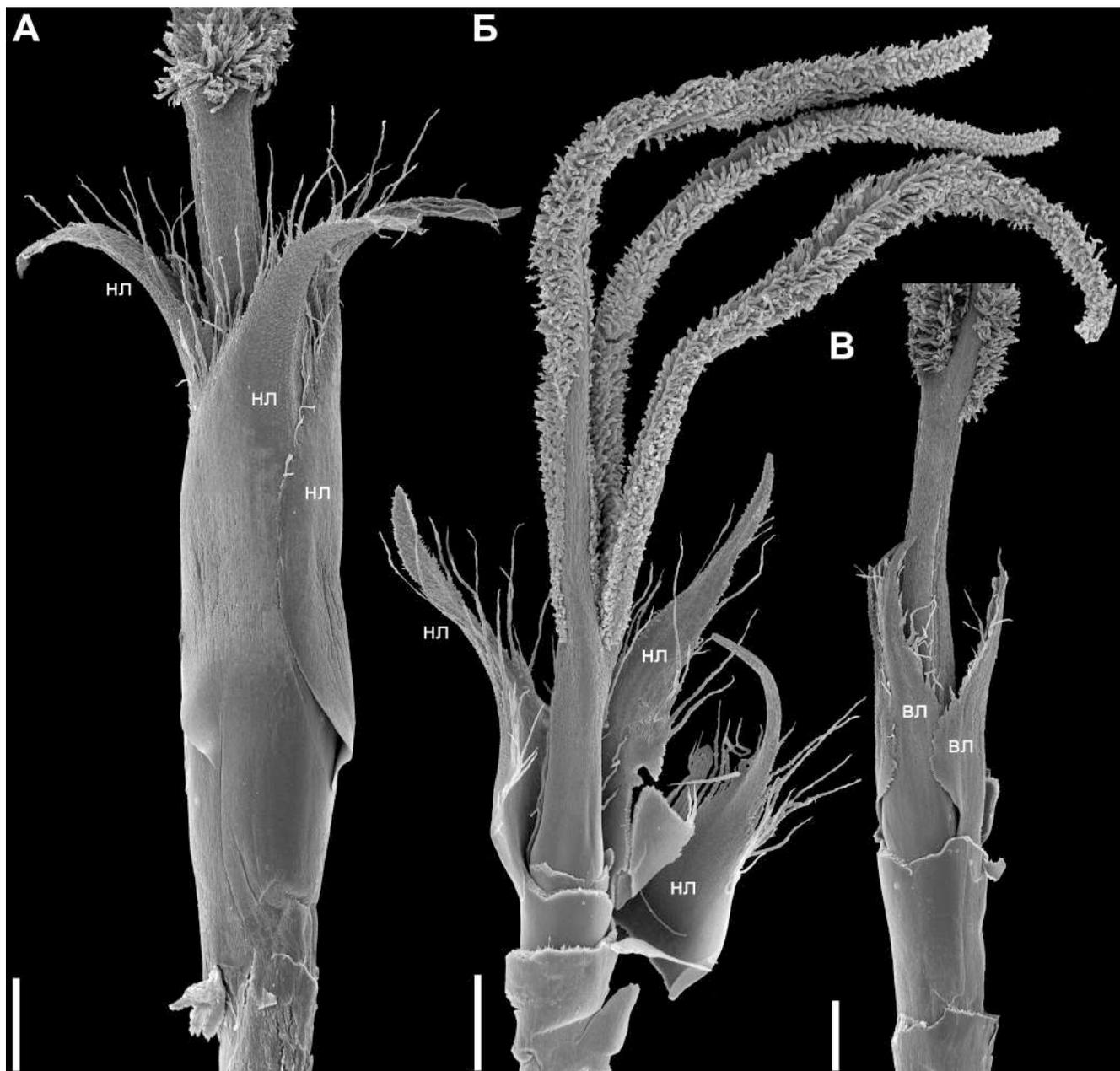
## Род *Lyginia*

### *Lyginia excelsa*

Для изучения анатомического строения и развития женских и мужских цветков *Lyginia* были привлечены два разных вида, что продиктовано нехваткой материала для исследования на одном виде или пребыванием растений в разных фазе на момент наших полевых исследований. Следует отметить, что все выделяемые в настоящее время виды рода *Lyginia* очень близки по макроморфологии репродуктивных органов.

**Женский цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA572* (Рис. 32Б–Г, 43–46).

Цветки актиноморфные, тримерные, трициклические. Околоцветник состоит из двух кругов. Два листочка наружного круга занимают тангентально-адаксиальное положение, третий – абаксиальное. Два внутренних листочка в тангентально-абаксиальном положении, а третий внутренний – в адаксиальном. Трубка околоцветника отсутствует. Обособление листочков от цветоложа происходит сначала с краев, в то время как средняя часть отделяется выше. Почкосложение



**Рисунок 43.** Морфология женского цветка *Lyginia excelsa*. Образец *Fomichev et al. WA572* с вниманием к устройству околоцветника. А – интактный околоцветник во время цветения, листочки внутреннего круга околоцветника скрыты под листочками наружного круга. Б – цветок с удаленными внутренними листочками и частично вскрытым наружным кругом. Б' – цветок с удаленными наружными листочками, внутренний круг интактный. вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек. Масштабный отрезок: 1 мм.

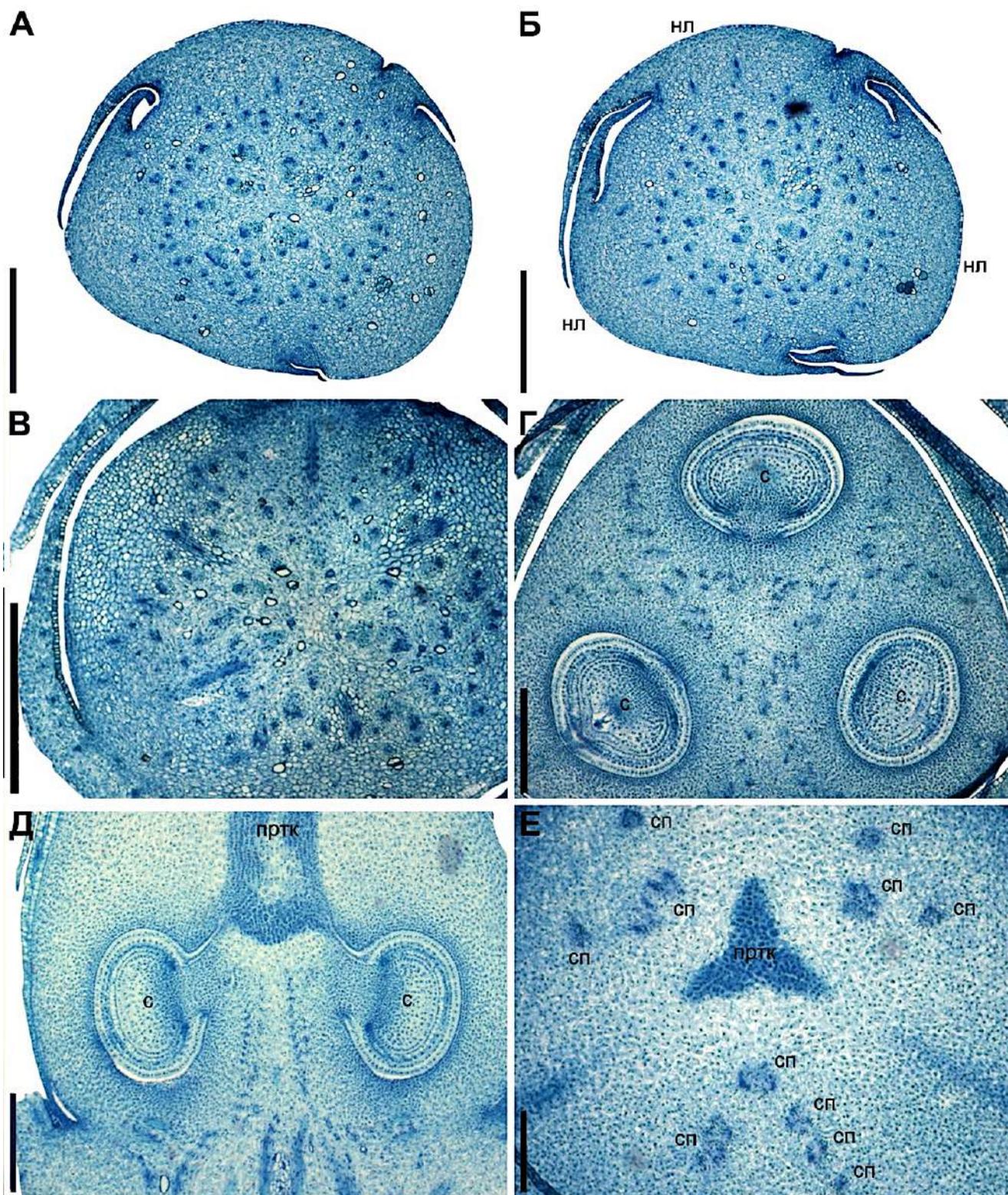


**Рисунок 44. Морфология гинецея *Lyginia excelsa*.** Образец *Fomichev et al. WA572*. А – общий вид гинецея (кроме дистальных частей рылец). Б – детали рыльцевой поверхности. В – поперечный срез через симпликатную зону. Г – завязь крупным планом и базальная часть симпликатной зоны с узкой бороздой вдоль дорсальной стороны плодолистика. Д – продольный разрез базальной части гинецея с одним из трех гнезд завязи. Е – гнездо завязи с семяпочкой (вторая половина разрезанного вдоль гинецея на Д). ви – внутренний интегумент; вл, внутренний листочек; ка – канал, ведущий из гнезда завязи в симпликатную зону; ни – наружный интегумент; ну – нуцеллус; пртк – проводниковая ткань; с – семяпочка. Масштабные отрезки: А, Г – 1 мм; Б–В – 100 мкм; Д – 300 мкм; Е – 30 мкм.

наружного круга черепитчатое. Листочки внутреннего круга в основании не перекрываются друг с другом своими краями, но выше почкосложение становится либо черепитчатым, либо скрученным. Внутренние листочки короче наружных и заканчиваются на уровне симпликатной зоны гинецея (Рис. 43). И внутренние, и наружные листочки с заостренными верхушками (Рис. 43). Листочки покрыты по краям длинными волосками, исключая их нижнюю часть и верхушки. Внутренние листочки короче наружных элементов околоцветника (Рис. 43А). Околоцветник остается закрытым в момент цветения, за исключением верхушек наружных листочков (Рис. 43А), и бордовые рыльца выставляются из околоцветника.

Элементы андроеца в женских цветках отсутствуют даже в редуцированной форме.

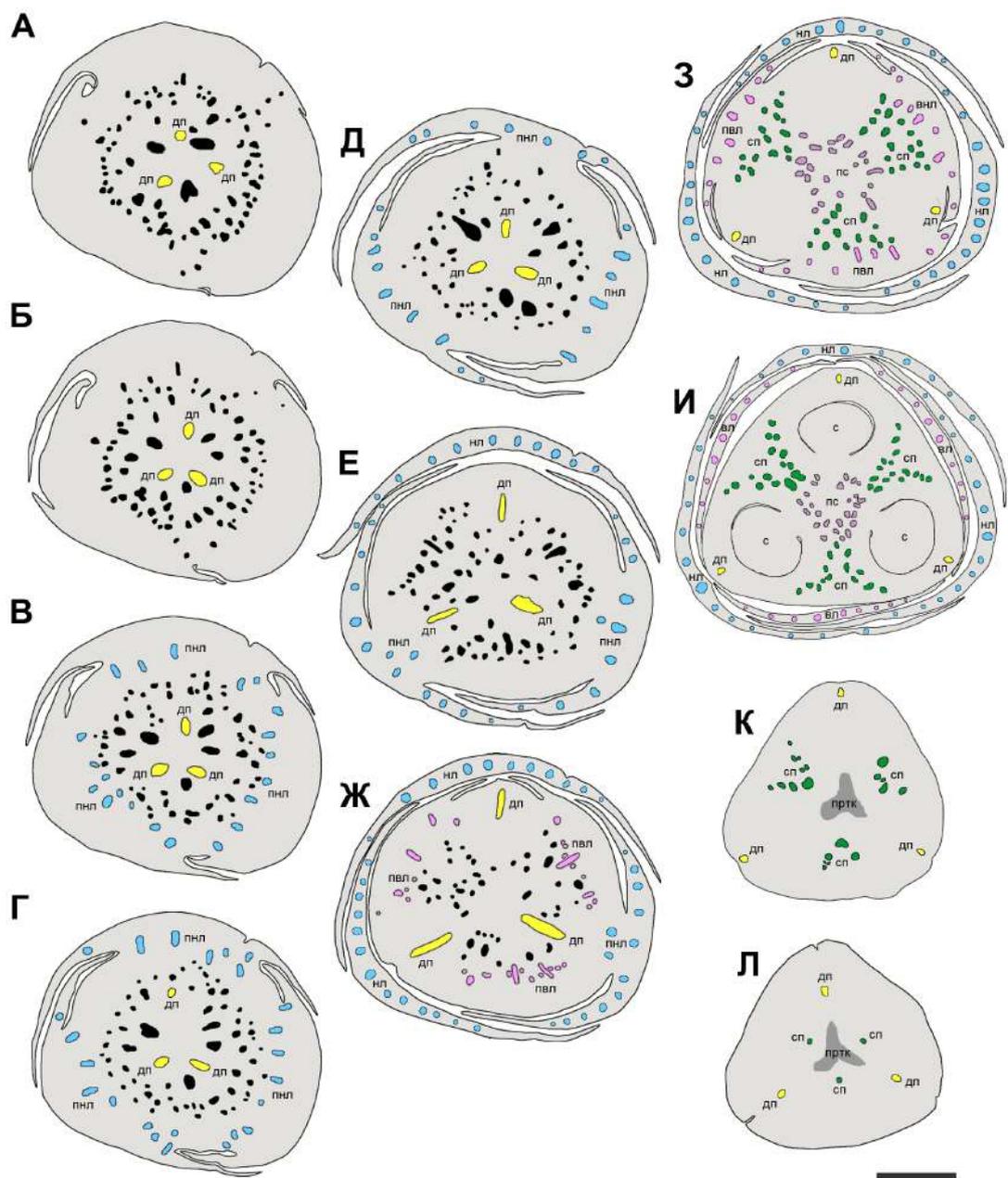
Завязь верхняя, без гинофора (Рис. 44Д, 45Д). Гинецей синкарпный, с короткой синасцидиатной зоной, формирующей завязь, и длинными симпликатной и асимпликатной зонами (Рис. 44–45). Стилодия три (Рис. 43Б). Синасцидиатная зона округло-треугольная в поперечном сечении. Завязь трехгнездная с тремя эллиптическими в поперечном сечении гнездами (Рис. 45Г). Каждое гнездо полностью заполнено семязпочкой, которая прикрепляется вентрально, ближе к верхней части гнезда (Рис. 44Д–Е, 45Г–Д). Выше места прикрепления семязпочек каждый плодолистик имеет короткий и узкий канал, идущий от гнезда вверх и к центру гинецея (Рис. 44Е). Каналы достигают массивного тяжа проводниковой ткани в симпликатной зоне (Рис. 45Д). Длинная симпликатная зона без внутренней полости, так как полностью зарастает постгенитально с образованием проводниковой ткани (Рис. 44В), тяж которой трехлучевой на поперечном сечении, каждый луч расположен на радиусах плодолистиков (Рис. 45Е). Вся симпликатная зона функционирует как компитум. Клетки проводниковой ткани почти изодиаметрические в поперечном сечении и образуют более двух слоев клеток (Рис. 32Г). Таким образом, по всей видимости, клетки внутренней эпидермы гинецея делятся в ходе дифференциации проводниковой ткани. Каждый плодолистик имеет продольную борозду вдоль дорсальной поверхности симпликатной зоны. Воспринимающая поверхность рылец проходит вдоль всей



**Рисунок 45.** Особенности анатомического строения женского цветка *Lyginia excelsa*. Образец *Fomichev et al. WA572* на поперечных (А–Г, Е) и продольном (Д) срезах. А–В – базальная часть завязи, обособление листочков наружного круга околоцветника. Г – базальная часть цветка, средняя часть синасцидиатной зоны. Д – продольный срез через два плодолостика, отмечены верхняя завязь и латеральное прикрепление семяпочек. Е – средняя часть цветка, симпликатная зона с тремя группами септалных пучков. нл – наружный листочек; пртк – проводниковая ткань; с – семяпочка; сп – септалный пучок (прокамбиальный тяж). Масштабные отрезки: А–В – 500 мкм; Г–Д – 250 мкм; Е – 100 мкм.

длины асимпликатной зоны. Многоклеточные выросты рыльца расположены по обеим сторонам брюшного шва (Рис. 43Б, 44Б).

Васкулатура женского цветка *Lyginia* характеризуются большим числом проводящих пучков, анастомозирующих друг с другом (Рис. 46). На момент цветения большинство из них представлены прокаम्биальными тяжами. Из цветоножки в цветоложе входит множество пучков/прокамбиальных тяжей, среди которых можно выделить три группы проводящих пучков, центрифугально отделившихся от основного массива проводящей системы и входящих в наружные листочки (Рис. 46В–Д). В один наружный листочек может входить до тринадцати пучков, расположенных дугой на поперечном сечении. Уже в ходе обособления наружных листочков от цветоложа в проводящей системе цветка выделяются следующие три группы пучков, по девять тяжей в пределах каждой, которые в дальнейшем будут иннервировать внутренние листочки (Рис. 46Ж–З). Остальные пучки направляются в гинецей. Все множество прочих проводящих пучков гинецея можно подразделить на три типа: центральные, септальные и дорсальные. Дорсальные пучки начинают отклоняться центрифугально на уровне отделения от цветоложа наружных листочков (Рис. 46А). В синасцидиатной зоне множество пучков, кроме дорсальных, расположены в центре гинецея и в септах (Рис. 46И). Центральные пучки идут как единый массив, который далее делится на три группы пучков, каждая из которых иннервирует семязпочку (Рис. 46З–И). Септальные пучки в виде трех многопучковых массивов достигают симпликатной зоны, однако только часть из них доходит до области компитума. Здесь расположение пучков становится V-образным в поперечном сечении, далее пучки внутри каждой группы начинают сливаться (Рис. 46К). Таким образом, васкулатура симпликатной зоны представлена тремя дорсальными пучками, расположенными на радиусах наружных листочков, и тремя септальными пучками на радиусах внутренних листочков (Рис. 46Л). В асимпликатной зоне каждый стилодий иннервируется одним дорсальным пучком.

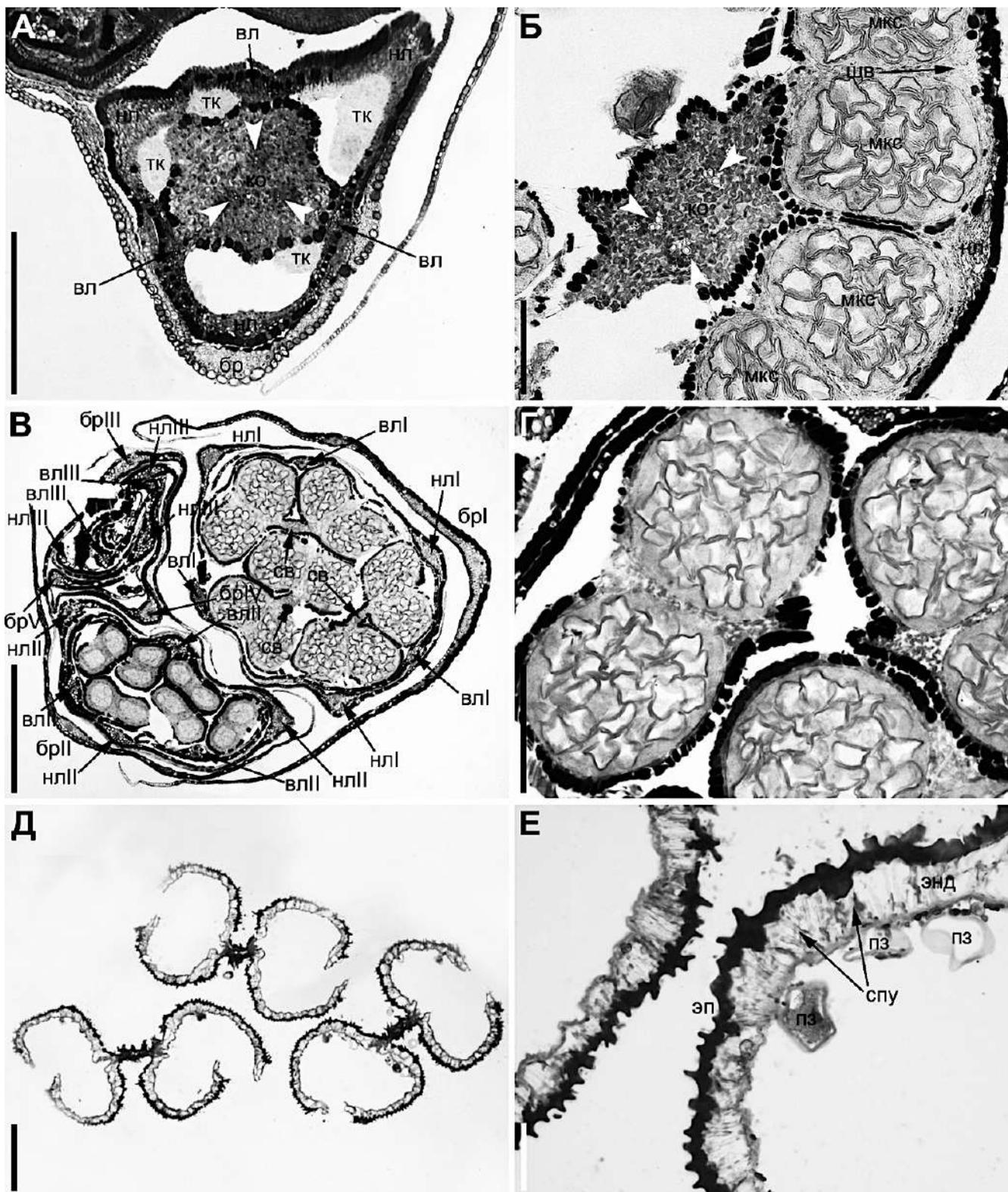


**Рисунок 46. Схематические изображения серийных поперечных срезов женского цветка *Lyginia excelsa*. Образец *Fomichev et al. WA572*. А – базальная часть цветоложа, начало обособления наружных листочков околоцветника, обособление трех дорсальных пучков плодолистиков на радиусах наружных листочков. Б – уровень чуть выше А, продолжение обособления наружных листочков от цветоложа. В – выделение пучков наружных листочков в цветоложе. Г – вхождение проводящих пучков в наружные листочки. Д – начало отклонения дорсальных пучков в радиальном направлении. Е – полное обособление одного из наружных листочков (при учете косо го прохождения плоскости среза). Ж – начало обособления внутренних листочков от цветоложа и выделение их пучков из центрального массива проводящей системы. З – продолжение обособления внутренних листочков, в центре цветка общий массив пучков делится на три группы пучков на месте септ и центральную группу пучков, которые выше будут иннервировать семяпочки. И – средняя часть синасцидиатной зоны, отмечены три гнезда завязи на радиусах наружных листочков с одной семяпочкой в каждом. К – средняя часть симпликатной зоны. Л – верхняя часть симпликатной зоны. дп – дорсальный пучок (выделен желтым); нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка (выделен розовым); пнл – пучок наружного листочка (выделен голубым); пртк – проводниковая ткань; пс – пучок семяпочки (выделен темно-розовым); с – семяпочка; сп – септальный пучок (выделен зеленым). Масштабный отрезок: 250 мкм.**

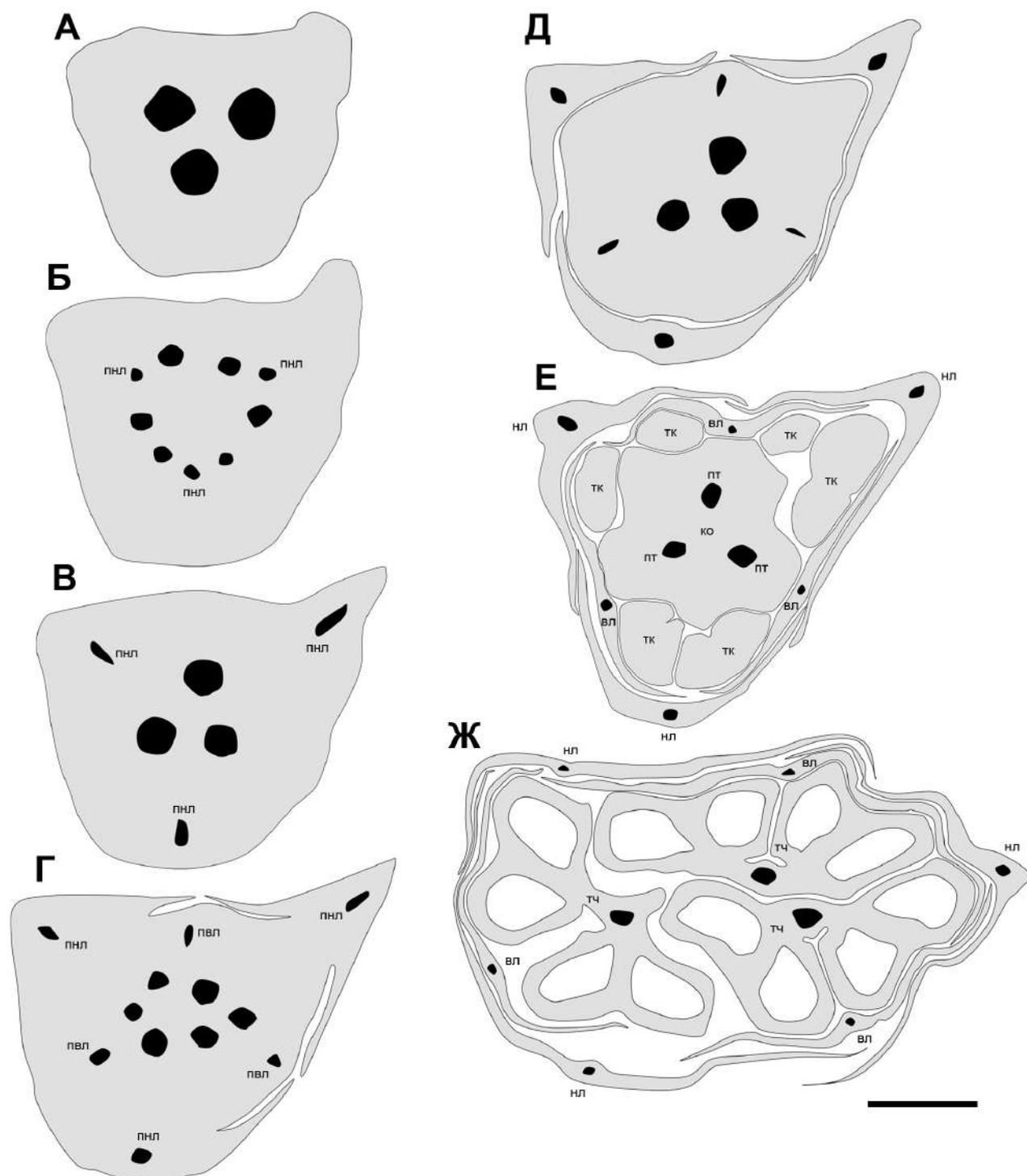
## *Lyginia imberbis*

**Мужской цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA109* (Рис. 47–48). Цветки актиноморфные, тримерные, трициклические (Рис. 47А). Околоцветник состоит из двух кругов. Два наружных листочка в тангентально-адаксиальном положении, а третий – в абаксиальном. Два внутренних листочка в тангентально-абаксиальном положении, а третий внутренний – в адаксиальном. Трубка околоцветника отсутствует. Обособление листочков от цветоложа происходит сначала с краев, в то время как средняя часть отделяется выше. Почкосложение наружного круга черепитчатое. Почкосложение листочков внутреннего круга черепитчатое. Околоцветник остается закрытым в момент цветения, а светло-зеленые пыльники выставляются из околоцветника.

Три элемента андроеца расположены в одном круге на радиусах внутренних листочков (Рис. 47В). Тычинки дифференцированы на пыльники и тычиночные нити. Пыльники с двумя теками, тетраспорангиатные (Рис. 47В). Вскрывание происходит продольными щелями, расположенными между двумя микроспорангиями одной теки (Рис. 47Б). Пыльники экстрорзные. Надсвязник отсутствует, верхушки тек с роговидными придаткам. Пыльники прикрепляются к дистальной части колонки (Рис. 47А–Б). Следы постгенитального срастания отсутствуют. Примерно на уровне нижней трети пыльников колонка делится на три доли, каждая из которых формирует связник. Наружный слой стенки пыльников образован эпидермальными клетками (Рис. 47Е). До цветения клетки эпидермы изодиаметрические на поперечном срезе, большая часть клеток содержит дубильные вещества в протопластах. После вскрывания эпидерма становится заметно ребристой из-за высыхания и все клетки почти черные за счет отложения дубильных веществ. Поперечные срезы демонстрируют множество мелких зубцов на поверхности внешних стенок клеток эпидермы в области вскрывания. Клетки эндотеция со спиральными утолщениями стенок (Рис. 47Е). Средний слой деградируют по мере развития стенки пыльника. Тапетум секреторного типа, его клетки крупные, прямоугольные на поперечном срезе, с крупными ядрами, окружают материнские клетки микроспор одним слоем. По мере развития



**Рисунок 47.** Особенности анатомического строения мужского цветка *Lyginia imberbis* на серии поперечных срезов. Образец *Fomichev et al. WA109*. А – базальная часть андроцея с колонкой. Б – средний уровень колонки. В – срез трехцветкового колоска. Г – увеличенно изображение пыльника. Д – вскрывшиеся пыльники после цветения. Е – увеличенное изображение стенки пыльника с Д. Римскими цифрами пронумерованы структуры цветков и их брактей в порядке их заложения. бр – брактя; вл – внутренний листочек; ко – колонка; мкс – микроспорангий; нл – наружный листочек; пз – пыльцевое зерно; св – связник; спу – спиральные утолщения; тк – тека; энд – эндотеций; эп – эпидерма; стрелками отмечены три проводящих пучка колонки на радиусах внутренних листочков. Масштабные отрезки: А – 250 мкм; Б, Г–Д – 100 мкм; В – 500 мкм; Е – 20 мкм.



**Рисунок 48. Схематические изображения серийных поперечных срезов мужского цветка *Lyginia imberbis*. Образец *Fomichev et al. WA109*. А – цветоножка, отмечены три пучка на радиусах наружных листочков околоцветника. Б – цветоножка, трифуркация пучков с выделением пучков наружных листочков. В – цветоножка, слияние тангентальных пучков с Б. Г – нижний уровень завязи, начало обособления наружных листочков, выделение пучков внутренних листочков. Д – нижний уровень завязи, образование пучков тычинок на радиусах внутренних листочков, наружные листочки свободные. Е – базальная часть андроцея с колонкой, все листочки свободные. Ж – средняя часть цветка, выше колонки на уровне связника. вл – внутренний листочек; ко – колонка андроцея; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пнл – пучок наружного листочка; пт – пучок тычинки; тк – тека; тч – тычинка. Масштабный отрезок: 500 мкм.**

пыльцевых зерен клетки тапетума начинают деградировать, что выражается в разрушении клеточных стенок и ядер.

Элементы гинецея полностью отсутствуют в мужских цветках.

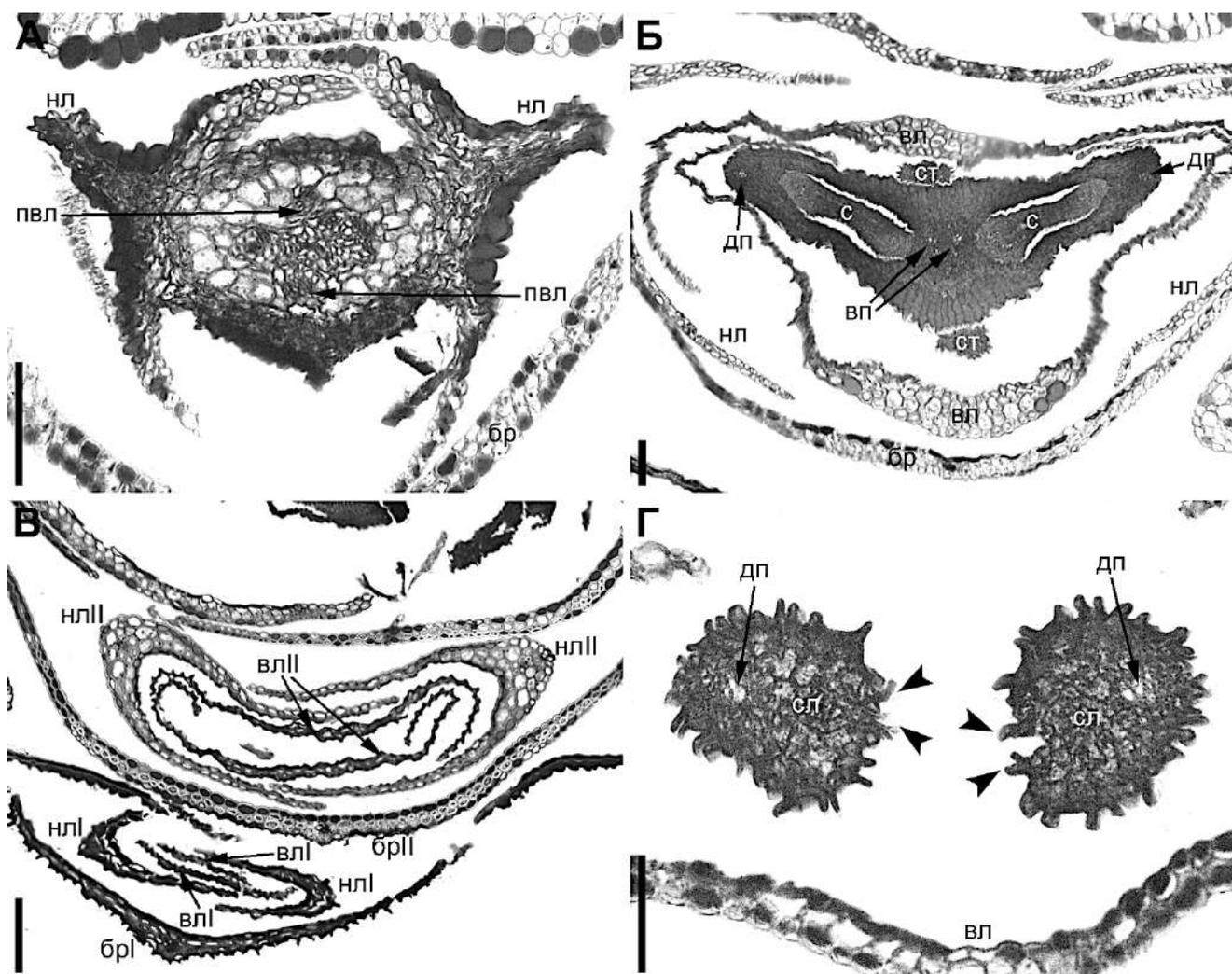
Клетки адаксиальной и абаксиальной стороны наружных и внутренних листочков околоцветников, эпидерма пыльников и колонки с отложениями дубильных веществ в протопластах (Рис. 47).

Васкулатура цветоножки восходит к трем проводящим пучкам, расположенным на радиусах наружных листочков околоцветника (Рис. 48А). Каждый такой пучок трифуркирует, образуя два пучка, отходящих тангентально, и медианный, резко отклоняющийся в радиальном направлении в наружный листочек (Рис. 48Б). Латеральные пучки объединяются на радиусах внутренних листочков (Рис. 48В), а затем вновь каждый дает радиально отходящий пучок во внутренний листочек и два тангентальных (Рис. 48Г), которые в результате объединяются, образуя на радиусах наружных листочков три пучка андроцея (Рис. 48Д). Эти пучки тремя отдельными тяжами входят в колонку андроцея (Рис. 48Е), а затем каждый направляется в связник (Рис. 48Ж).

## **Род *Eurychorda* (внешняя группа)**

### ***Eurychorda complanata***

**Женский цветок.** Изучен образец *Briggs 10166* (Рис. 49–50). Цветки зигоморфные, димерные, тетрациклические (Рис. 49Б). Околоцветник состоит из двух кругов. Основания листочков не объединены в трубку. Листочки наружного круга занимают трансверсальное положение, а листочки внутреннего – медианное. При рассмотрении серии поперечных срезов цветка в направлении снизу вверх обособление наружных листочков околоцветника от цветоложа начинается с краевых участков (Рис. 49А). Края адаксиального внутреннего листочка околоцветника всегда охватывают края абаксиального внутреннего листочка в бутоне. Листочки наружного круга сложены V-образно вдоль в поперечном сечении (Рис. 49В). Средняя линия наружных листочков околоцветника в виде

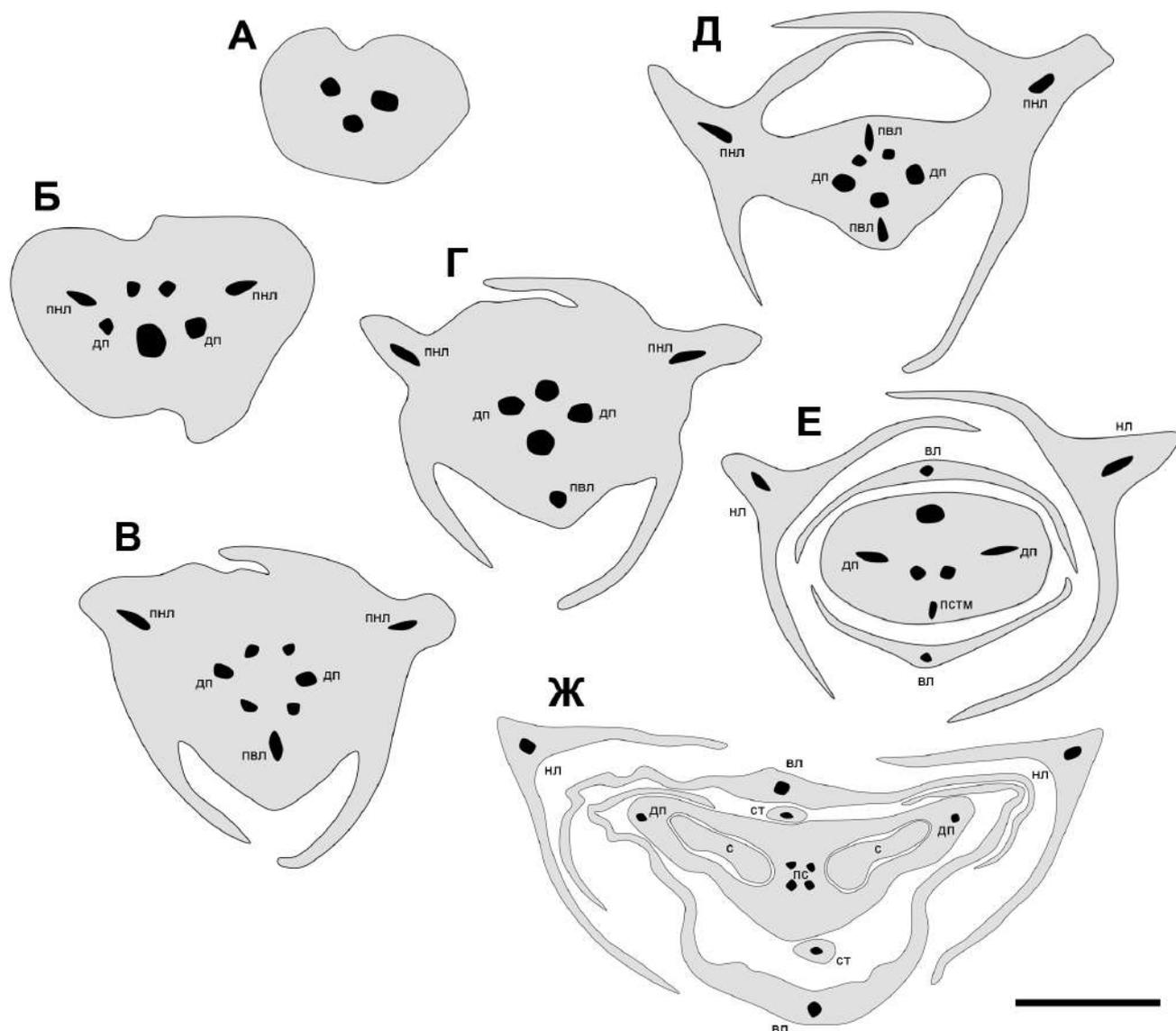


**Рисунок 48.** Особенности анатомического строения женского цветка *Eurychorda complanata* на серии поперечных срезов. Образец *Briggs 10166*. А – базальный участок цветоложа, начало обособления двух наружных листочков. Б – синасцидиатная зона димерного гинецея. В – верхняя часть околоцветника, выше гинецея. Г – асимплекатная зона с двумя стилодиями. Римскими цифрами пронумерованы структуры цветков и их брактей в порядке их заложения. вл – вентральный пучок; дп – дорсальный пучок; вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; с – семяпочка; сл – стилодий; ст – стаминодий; стрелками отмечены границы брюшного шва. Масштабные отрезки: А, В – 100 мкм; Б, Г – 50 мкм.

крыловидного выроста. Внутренние листочки околоцветника не сложены вдоль. Околоцветник не раскрывается к цветению.

Андроцей образован двумя стаминодиями с длинными тычиночными нитями и крошечными пыльниками (Рис. 49Б). Они занимают медианное положение в цветке.

Гинецей синкарпный, с верхней завязью, из двух плодолистиков, расположенных на радиусах наружных листочков (Рис. 49Б). Завязь двугнездная (Рис. 49Б). Дорсальные стороны плодолистиков слегка сдвинуты к адаксиальной



**Рисунок 50.** Схематические изображения серийных поперечных срезов женского цветка *Eurychorda complanata*. Образец *Briggs 10166*. А – цветоножка. Б – выделение дорсальных пучков плодолистиков и пучков наружных листочков в ходе трифуркации двух адаксиально-трансверсальных пучков цветоножки. В – начало обособления наружных листочков от цветоножки, трифуркация медианного пучка цветоножки с выделением пучка внутреннего абаксиального листочка. Г – попарное слияние двух адаксиально-трансверсальных и двух абаксиально-трансверсальных пучков с В. Д – трифуркация адаксиально-медианного пучка с выделением пучка внутреннего адаксиального листочка. Е – все листочки свободные, трифуркация двух медианных пучков с выделением пучков стаминодиев и вентральных пучков гинецея. Ж – синасцидиатная зона гинецея с двумя трансверсальными плодолистиками. вл – внутренний листочек; дп – дорсальный пучок; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пнл – пучок наружного листочка; пс – пучки семяночек; пстм – пучок стаминодия; с – семяночка. Масштабный отрезок: 200 мкм.

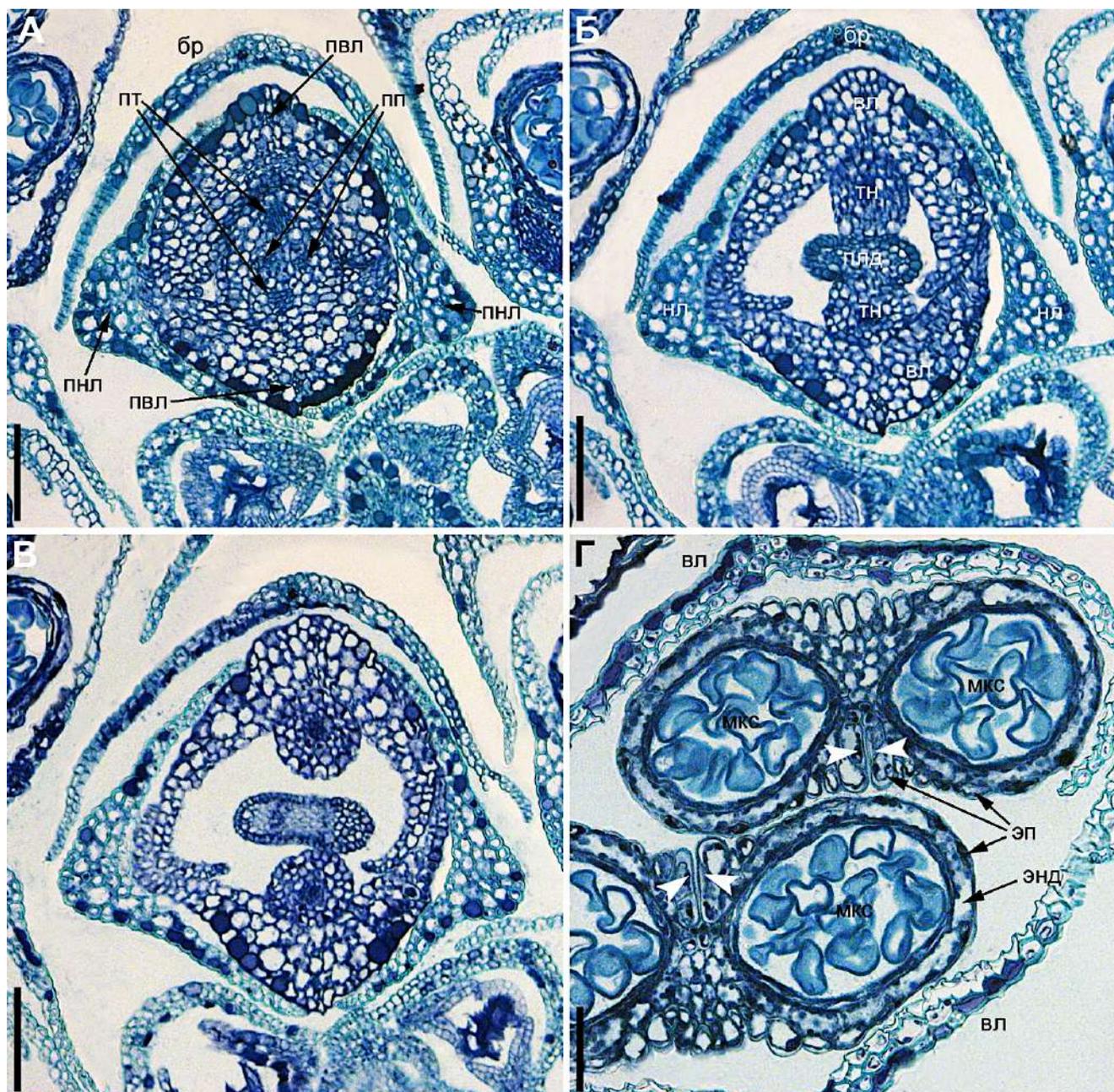
стороне, из-за чего цветки немного зигоморфные. Длинная асимпликатная зона представлена двумя стилодиями (Рис. 49Г). Воспринимающая поверхность стилодия образована многоклеточными волосками, расположенными вдоль брюшного шва по всей длине асимпликатной зоны.

Клетки адаксиальной и абаксиальной эпидерм листочков околоцветника заполнены дубильными веществами, из-за чего протопласты почти черные. Наружная эпидерма гинецея в большинстве своем двуслойная или даже многослойная.

Основание цветка иннервировано тремя проводящими пучками (Рис. 50А). Из них два пучка расположены тангентально-адаксиально, а третий занимает медианное положение. Тангентальные пучки трифуркируют (Рис. 50Б), в результате чего по одному пучку направляется в наружные листочки околоцветника, два пучка, расположенным адаксиально, сливаются, а другие два абаксиальных пучка-деривата трифуркации становятся дорсальными пучками плодолистиков (Рис. 50Б). Медианный абаксиальный пучок также разделяется на три тяжа (Рис. 50В), один из которых иннервирует абаксиальный внутренний листочек, а остальные два вновь сливаются вместе. Те же закономерности происходят и при обособлении пучка адаксиального внутреннего листочка (Рис. 50Г–Д). Каждый из пары медианно расположенных пучков вновь трифуркирует (Рис. 50Е), медианные дериваты иннервируют стаминодии, а четыре трансверсальных пучка входят в основание гинецея вместе с двумя дорсальными пучками (Рис. 50Ж). Каждый стилодий васкуляризован одним (дорсальным) проводящим пучком.

**Мужской цветок.** Изучен образец *Briggs 10166* (Рис. 51–52). Цветки актиноморфные, димерные, тетрациклические (Рис. 51). Околоцветник состоит из двух кругов. Листочки до основания свободные. Два наружных листочка занимают трансверсальное положение, а внутренние листочки расположены в медианной плоскости (Рис. 51Б). Адаксиальный внутренний листочек охватывает своими краями абаксиальный внутренний листочек. Листочки наружного круга сложены V-образно вдоль в поперечном сечении (кондупликатные). Средняя линия наружных листочков в виде крыловидного выроста. Внутренние листочки также сложены вдоль. Околоцветник не раскрывается к цветению.

Две тычинки расположены в медианной плоскости цветка, напротив внутренних листочков (Рис. 51Б–Г). Тычинки дифференцированы на тычиночную



**Рисунок 50.** Особенности анатомического строения мужского цветка *Eurychorda complanata* на серии поперечных срезов. Образец *Briggs 10166*. А – верхняя часть цветоложа, обособление внутренних листочков околоцветника. Б – обособление тычиночных нитей от пистиллодия. В – базальная часть андроеца с двумя тычиночными нитями напротив внутренних листочков и димерным пистиллодием в центре цветка. Г – срез андроеца выше уровня связника, две биспорангиатные тычинки. бр – брактя; вл – внутренний листочек; мкс – микроспорангий; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; плд – пистиллодий; пнл – пучок наружного листочка; пп – пучок пистиллодия; пт – пучок тычинки; тн – тычиночная нить; энд – эндотеций; эп – эпидерма; стрелками отмечена продольная щель вскрывания пыльника. Масштабные отрезки: А–В – 100 мкм; Г – 50 мкм.

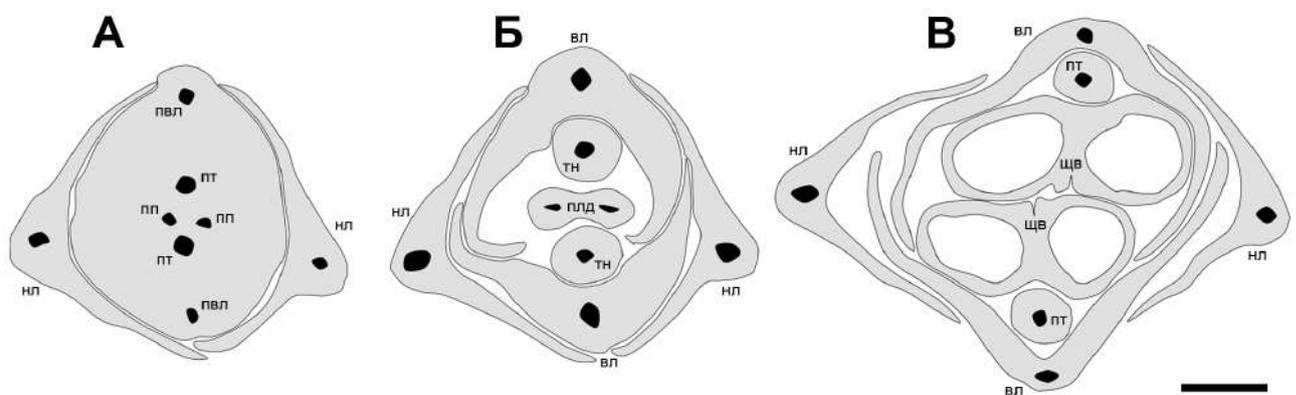
нить и пыльник. Пыльники биспорангиатные, с одной текой (Рис. 51Г). Вскрывание происходит продольной щелью, ориентированной к центру цветка, то есть пыльники интрорзные. Место соединения пыльника с тычиночной нитью расположено примерно в середине пыльника или несколько смещено к его

основанию. Тычиночные нити свободные на всем своем протяжении (Рис. 51Б–В). Наружный слой стенки пыльника сложен сильно уплощенными клетками эпидермы (Рис. 51Г), в области продольной щели пыльника клетки эпидермы крупные, неправильной формы. В месте вскрывания пыльников эпидермальные клетки на внешней стороне несут множество мелких гребней. В клетках эндотеция не было выявлено утолщений клеточной стенки. Сами клетки эндотеция крупные, прямоугольные на поперечном срезе. Средний слой облитерирован. На исследованном материале не удалось обнаружить следов тапетума.

Гинецей представлен пистиллодием из двух сросшихся редуцированных плодолистиков (Рис. 51Б–В).

Дубильные вещества откладываются в клетках наружной и внутренней эпидерм листочков околоцветника, также в эпидерме пистиллодия и эпидерме пыльников (Рис. 51).

Листочки околоцветника и тычинки васкуляризованы каждый одним проводящим пучком (Рис. 52). Пистиллодий васкуляризован двумя пучками, расположенными на радиусах редуцированных плодолистиков (Рис. 52Б).



**Рисунок 51.** Схематические изображения серийных поперечных срезов мужского цветка *Eurychorda complanata*. Образец *Briggs 10166*. А – обособление внутренних листочков, наружные листочки свободные. Б – базальный участок андроцея, димерный пистиллодий в центре цветка. В – средняя часть андроцея ниже уровня связника, две тычинки напротив внутренних листочков околоцветника. вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; пвл – пучок внутреннего листочка; пп – пучок пистиллодия; пт – пучок тычинки. Масштабный отрезок: 100 мкм.

## Раздел 3.4. Морфология семян

### Род *Anarthria*

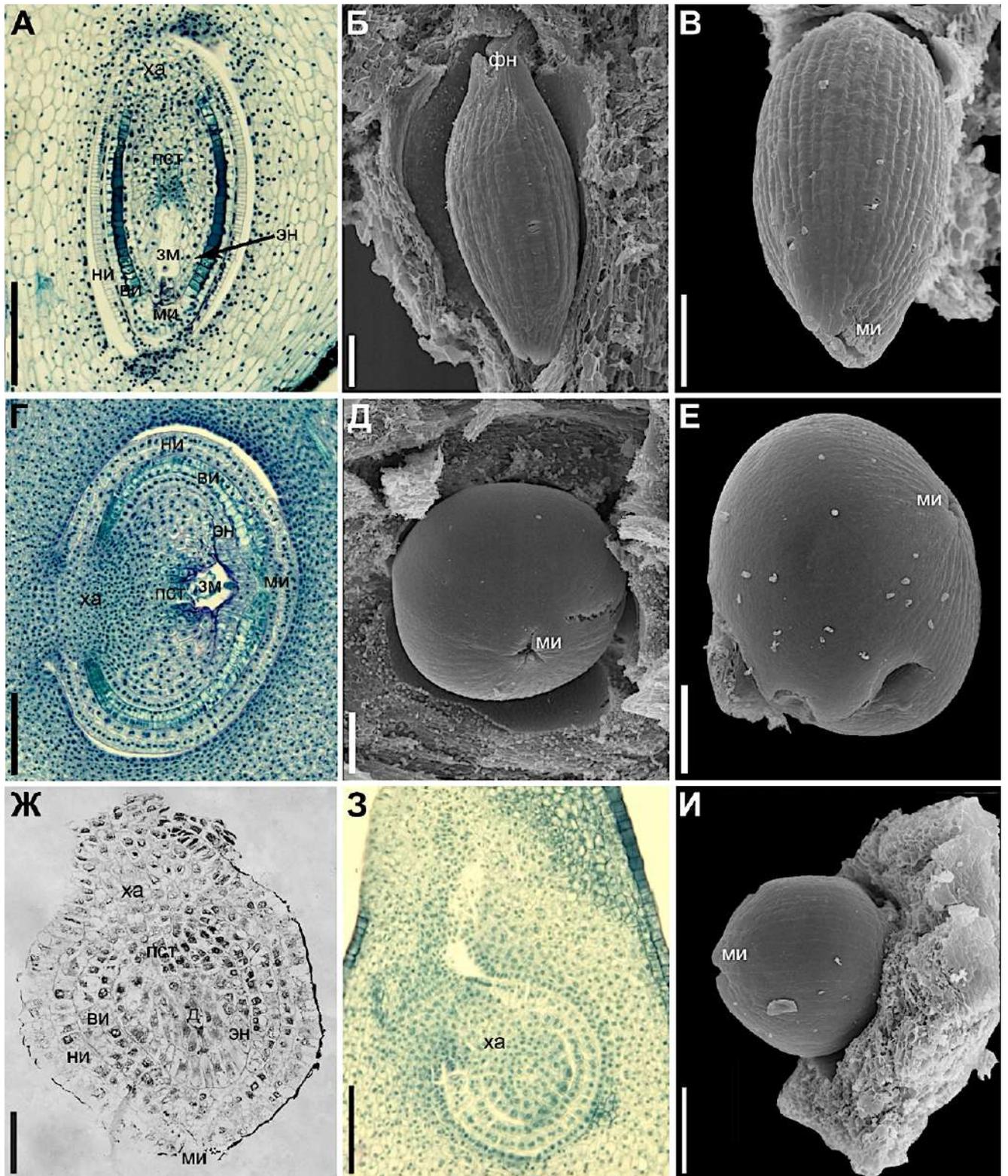
#### *Anarthria prolifera*

Изучен образец *Fomichev et al. WA308* (Рис. 53А–В). Семяпочки ортотропные, свисающие на коротком фуникулусе, таким образом микропиле ориентировано к основанию гинецея (Рис. 53А). Семяпочки значительно удлиненные, соотношение длины к ширине примерно 2 : 1 или более. Семяпочки битегмальные и неполностью tenuinuцеллярные (терминология по Endress, 2011). Оба интегумента состоят из двух слоев клеток (Рис. 53А). Эпидермы интегументов отличаются друг от друга размерами и формой клеток, а также характером гистологического окрашивания. Дубильные вещества откладываются во внутренней эпидерме внутреннего интегумента в протопластах относительно крупных прямоугольных клеток. Наружная эпидерма внутреннего интегумента сложена мелкими прямоугольными клетками. Внутренняя эпидерма наружного интегумента имеет узкие и продольно удлиненные клетки с крупными ядрами. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента удлиненные в радиальном направлении, также имеют крупные ядра. Оба интегумента принимают участие в образовании микропиле. Наружный интегумент длиннее, чем внутренний (Рис. 53В). Наружный интегумент на верхушке слегка лопастный. Клетки эпидермы нуцеллуса на микропилярном полюсе радиально не удлиненные. Клетки нуцеллуса от халазы до зародышевого мешка образуют постамент (Рис. 53А).

### Род *Hopkinsia*

#### *Hopkinsia anoectocolea*

Изучен образец *Fomichev et al. WA580* (Рис. 53Ж–И). Семяпочка ортотропная, изодиаметрической формы, латерально прикрепленная к вентральной области гнезда завязи (Рис. 53Ж). Халазально-микропилярная ось отклоняется примерно на 45° от продольной оси плодолистика. Семяпочки битегмальные (Рис. 53Ж). Оба интегумента состоят из двух слоев, которые почти идентичны друг



**Рисунок 52. Семяпочки Anarthrioideae.** А–В – *Anarthria prolifera*, образец *Fomichev et al. WA308*. Г–Е – *Lyginia excelsa*, образец *Fomichev et al. WA572*. Ж–И – *Hopkinsia anoectocolea*, образец *Fomichev et al. WA580*. А – продольный срез через базальный участок гинецея. Б, В – частично вскрытый гинецей со свисающей семяпочкой. Г – продольный срез через базальный участок гинецея. Д, Е – частично вскрытый гинецей с латерально прикрепленной семяпочкой. Ж – продольный срез через семяпочку. З, И – вид сбоку на прикрепление семяпочки. вн – внутренний интегумент; д – мегаспора на стадии диады; зм – зародышевый мешок; ми – микропиле; ни – наружный интегумент; пст – постамент; фн – фуникулус; ха – халаза; эн – эпидерма нуцеллуса. Масштабные отрезки: А – 200 мкм; Б–Е, З–И – 100 мкм; Ж – 50 мкм.

другу по форме и размеру клеток, однако клетки наружной эпидермы наружного интегумента немного вытянуты в радиальном направлении. В дистальной и проксимальной частях наружного интегумента присутствует третий слой клеток. Наружный интегумент на верхушке лопастный (Рис. 53И). Клетки эпидермы нуцеллуса в дистальной части семяпочки радиально удлиненные. Так как материал по этому виду находился на более ранних стадиях развития, чем по другим видам, не все признаки нуцеллуса были доступны для описания. Однако клетки, формирующие постамент, явно присутствуют (Рис. 53Ж). Срезы молодого плода *Hopkinsia* демонстрируют, что положение микропилярного полюса остается неизменным, и семя сохраняет округлую форму семяпочки.

## Род *Lyginia*

### *Lyginia excelsa*

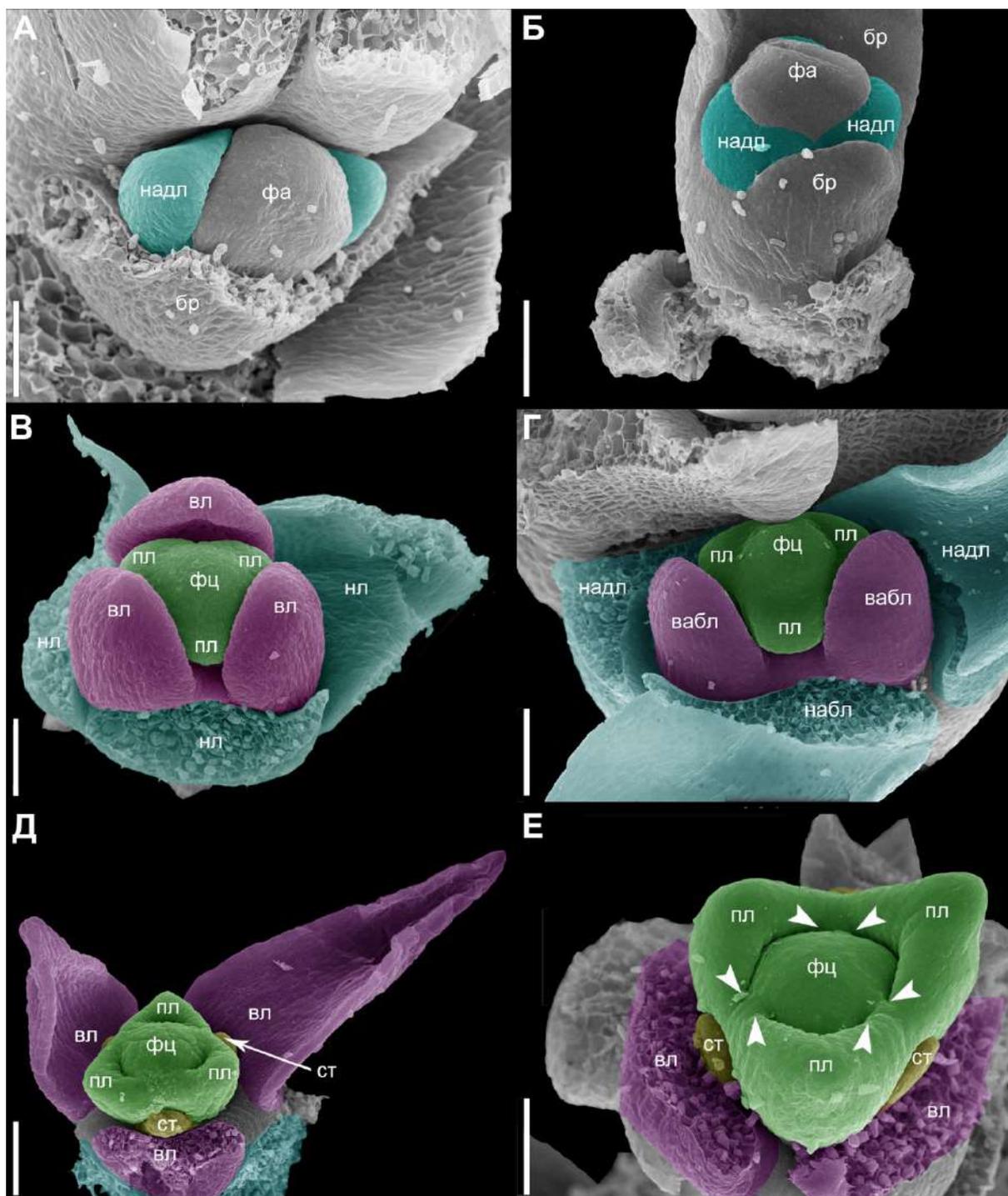
Изучен образец *Fomichev et al. WA572* (Рис. 53Г–Е). Семяпочки ортотропные, прикрепленные к вентральной стороне гнезда завязи. Таким образом, микропиле ориентировано к дорсальной стороне плодолистика. Семяпочки короткие и широкие (соотношение длины к ширине 1 : 1,4). Семяпочки битегмальные и неполностью тенуинуцеллятные (Рис. 53Г). Оба интегумента состоят из двух слоев клеток, кроме области микропиле, где присутствует третий слой. Третий слой также есть в проксимальной части наружного интегумента. Различий клеток интегументов в гистологической окраске не было выявлено. Оба интегумента принимают участие в образовании микропиле. Наружный интегумент длиннее внутреннего. Наружный интегумент слегка лопастный в области микропиле. Оба интегумента принимают участие в образовании микропиле (Рис. 53Е). От зародышевого мешка к халазе проходит постамент в виде нескольких рядов клеток (Рис. 53Г). Халазальная часть нуцеллуса состоит из множества мелких клеток. Периферическая часть нуцеллуса (примыкающая к внутреннему интегументу) образована относительно крупными клетками.

### Раздел 3.5. Развитие цветков

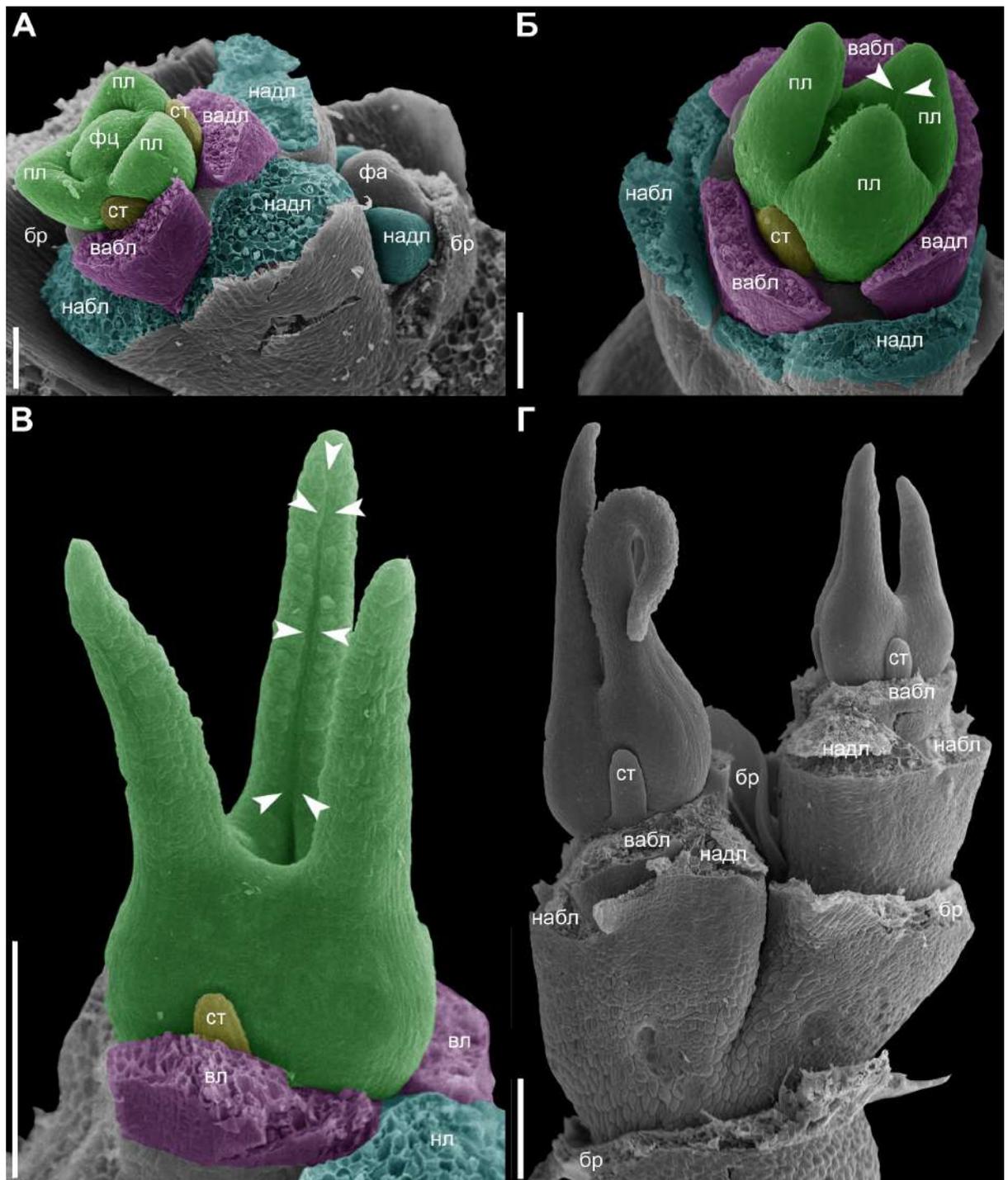
#### Род *Anarthria*

#### *Anarthria prolifera*

**Женский цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA308* (Рис. 54–55). Развитие женского цветка начинается с формирования округлого флорального примордия в пазухе брактей. Первыми закладываются два адаксиальных наружных листочка в виде двух полукруглых валиков на периферии флорального апекса (Рис. 54А), который к этому моменту приобретает треугольную форму, так как зачатки двух наружных адаксиальных листочков вместе с флоральным апексом слегка вытянуты в трансверсальном направлении. В это время брактей уже полностью окружает развивающийся пазушный цветок. Абаксиальный листочек закладывается позже (Рис. 54Б). К этому моменту в следующем, выше расположенном узле колоска, уже начинает развиваться кроющий лист следующего цветка как относительно широкий вырост, равный двум третям высоты наружных листочков околоцветника соседнего цветка. Элементы внутреннего круга появляются на периферии флорального апекса между уже обособившимися элементами наружного круга околоцветника (Рис. 54В). У второго на оси колоска цветка первыми закладываются два абаксиальных листочка внутреннего круга (Рис. 55А). Три элемента андроеца закладываются на радиусах внутренних листочков околоцветника и полностью прикрыты ими (Рис. 54Д–Е). Сначала элементы андроеца растут усиленно в ширину, в результате чего приобретают уплощенную форму (Рис. 54Е). Позже развитие сконцентрировано на росте в продольном направлении (Рис. 55В–Г). Затем элементы андроеца останавливаются в росте, пыльники не формируются, каждый стаминодий представлен тонкой короткой нитью. На самых ранних стадиях развития гинецей состоит из массивной выпуклой центральной части и трех расположенных на периферии бугорков (Рис. 54В). В силу сложностей морфологической интерпретации массивной центральной части здесь и далее для нее будет использован нейтральный термин «флоральный центр». Детально этот вопрос



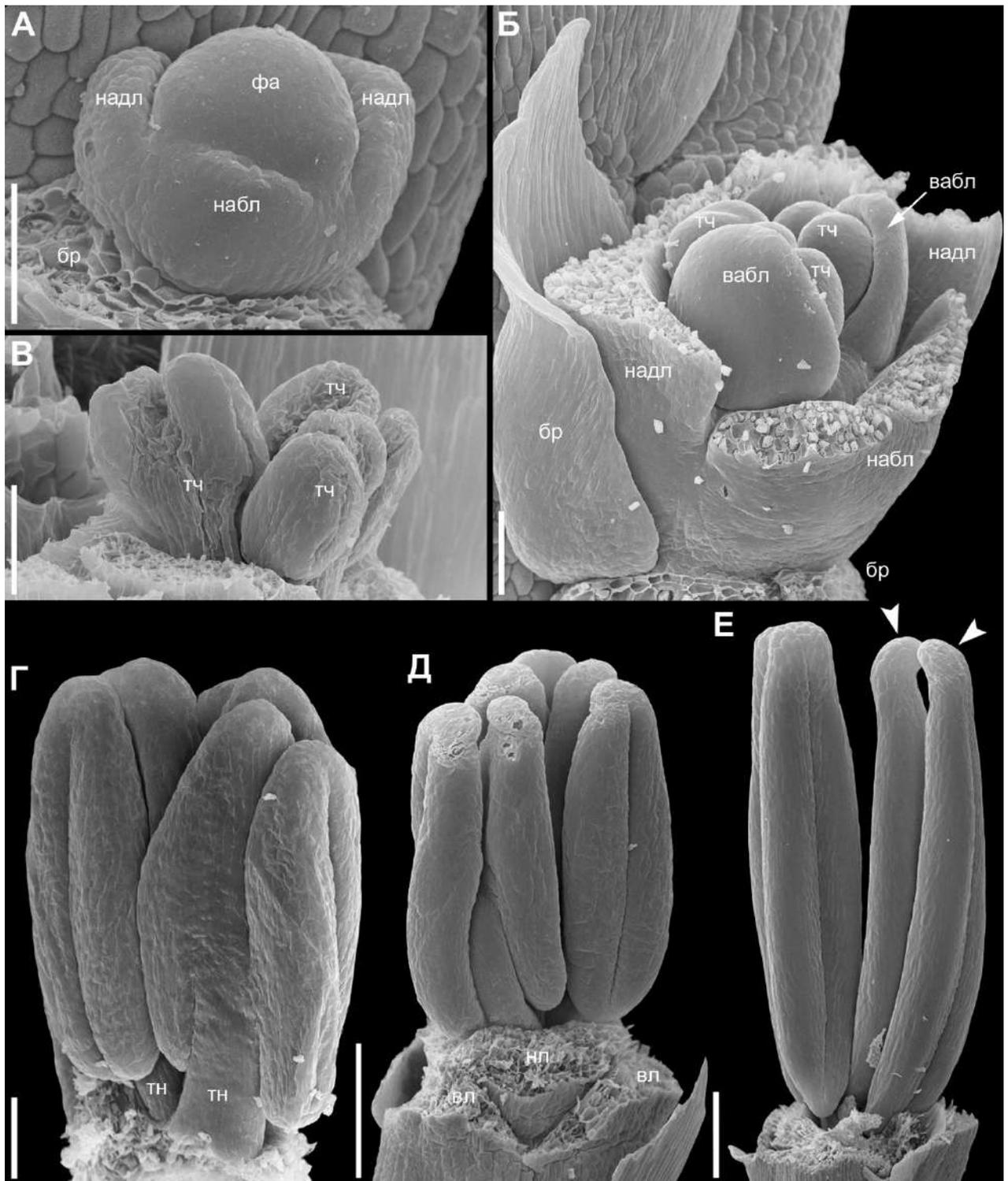
**Рисунок 53.** Ранние стадии развития женского цветка *Anarthria prolifera*. Образец *Fomichev et al. WA308*. А – заложение двух наружных адаксиальных листочков верхнего цветка колоска. Б – заложение наружного абаксиального листочка у нижнего цветка колоска, меньшая брактя в нижней части изображения принадлежит следующему узлу на оси колоска. В – цветок с двумя чередующимися кругами околоцветника с гинецеем на ранней стадии развития, стаминодии скрыты внутренними листочками. Г – верхний цветок колоска с молодыми плодолистиками и задержанным в развитии внутренним адаксиальным листочком. Д, Е – последующие стадии развития гинецея, стаминодии на радиусах внутренних листочков. бр – брактя; вабл – внутренний абаксиальный листочек; вл – внутренний листочек; набл – наружный абаксиальный листочек; надл – наружный адаксиальный листочек; нл – наружный листочек; пп – плодолистик; ст – стаминодий; фа – флоральный апекс; фц – флоральный центр; стрелками отмечены септы синкарпного гинецея. Цифровое окрашивание: бирюзовый – наружный листочек; фиолетовый – внутренний листочек; желтый – андроцей; зеленый – гинецей. Масштабный отрезок: 100 мкм.



**Рисунок 54.** Поздние стадии развития женского цветка *Anarrhtria prolifera*. Образец *Fomichev et al. WA308*. А – заложение наружных адаксиальных листочков у верхнего пазушного цветка во время раннего роста плодолистиков у нижнего цветка. Б – начало срастания краев плодолистиков в асимплекатной зоне. В – дифференциация поверхности рыльца и продольный рост стаминодиев, рост двух плодолистиков проходит интенсивней третьего. Г – женский колосок с двумя развитыми цветками, отмечена третья брактя между цветками. бр – брактя; вабл – внутренний абаксиальный листочек; вадл – внутренний адаксиальный листочек; набл – наружный абаксиальный листочек; надл – наружный адаксиальный листочек; пл – плодолистик; ст – стаминодий; фа – флоральный апекс; фц – флоральный центр; стрелками отмечены края плодолистиков. Цифровое окрашивание: бирюзовый – наружный листочек; фиолетовый – внутренний листочек; желтый – андроцей; зеленый – гинецей. Масштабные отрезки: А–Б – 100 мкм; В–Е – 300 мкм.

разбирается в главе «Обсуждение». Вскоре происходит частичное отделение каждого плодолистика от флорального центра полукруглой бороздой (Рис. 54Г–Е). Объединение трех борозд не происходит, образовавшиеся три гнезда синкарпного гинецея остаются изолированными друг от друга септами (Рис. 54Е). После определения контуров гнезд завязи плодолистки начинают усиленно расти в вертикальном направлении (Рис. 55А–Б), что выражается в развитии асимплекатной зоны, вместе с этим разрастаются края каждого плодолистика, постепенно они сближаются и затем постгенитально срастаются, образуя брюшной шов (Рис. 55Б–В). К моменту постгенитального срастания краев плодолистиков происходит развитие папилл на вентральной поверхности стилодиев, маркируя дифференциацию воспринимающей поверхности рыльца (Рис. 55В). Верхушки плодолистиков молодого гинецея немного различаются по длине (Рис. 55Г). Положение более короткого плодолистика не фиксировано. В одних цветках он тангентально-адаксиальный, в других – медианно-абаксиальный. Выраженный продольный рост стаминодиев происходит несколько позже, после смыкания краев плодолистиков (Рис. 55В–Г).

**Мужской цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA308* (Рис. 56). Два наружных адаксиальных листочка закладываются на флоральном апексе самыми первыми (Рис. 56А). На этой стадии кроющий лист уже полностью окружает пазушный цветок. Наружный абаксиальный листочек появляется позже. Во внутреннем круге адаксиальный листочек закладывается значительно раньше двух абаксиальных. Три тычинки развиваются на радиусах внутренних листочков в форме бугорков. Каждая тычинка закладывается отдельным примордием, окружающим флоральный центр. Позже начинают дифференцироваться элементы пыльников (Рис. 56Б). За счет неравномерного роста у зачатка тычинки формируется по две теки, разделенные продольной бороздой, особенно выраженной на внешней стороне будущего пыльника (Рис. 56В). Примерно в это же время дифференцируется тычиночная нить в виде короткой ножки. Ее рост на ранних стадиях развития андроцея сравнимо задерживается относительно развития пыльников (Рис. 5Г). Во время дальнейшего продольного роста происходит



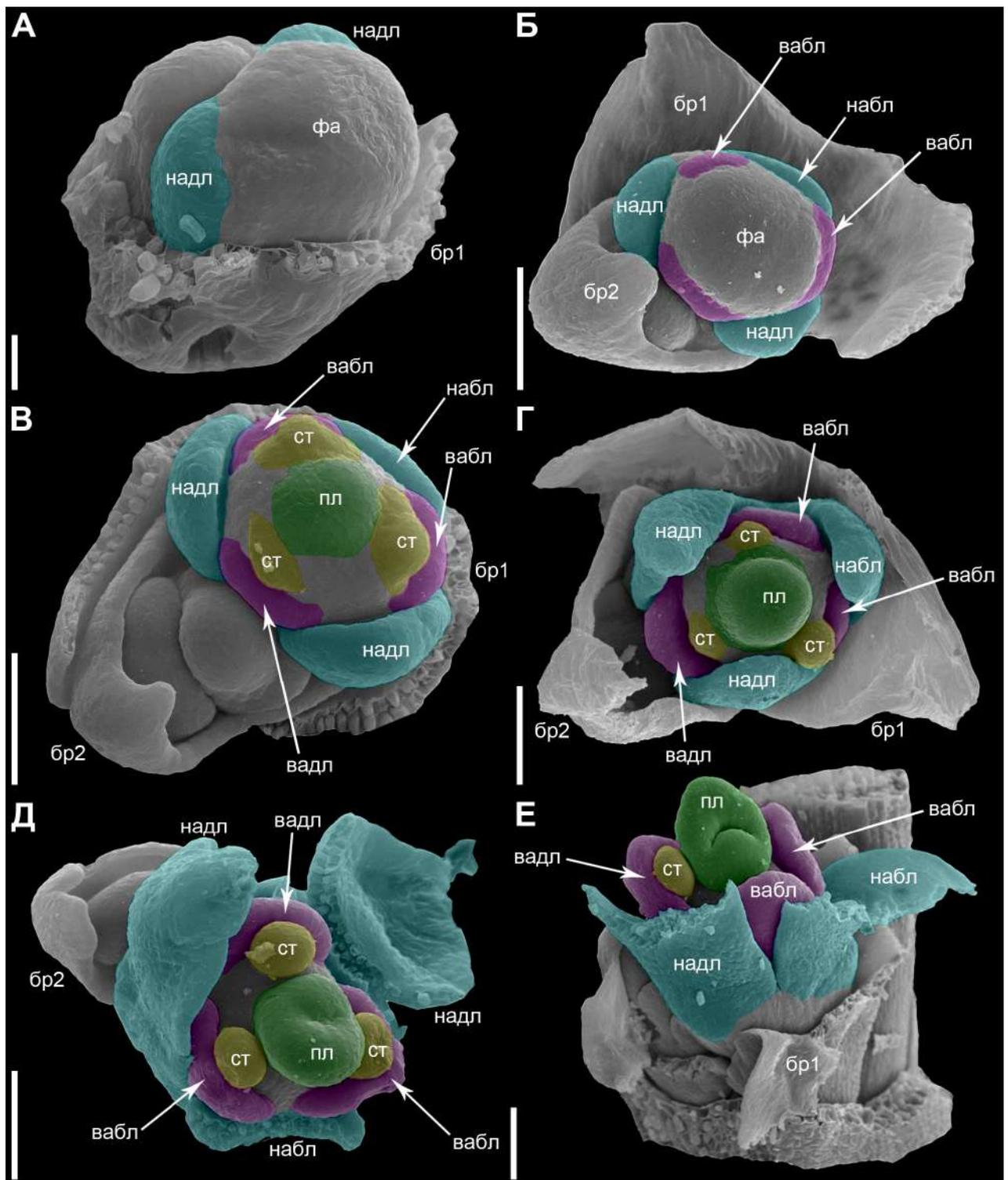
**Рисунок 55.** Развития мужского цветка *Anarthria prolifera*. Образец *Fomichev et al. WA308*. А – заложение листочков наружного круга околоцветника у верхнего цветка на оси колоска. Б – дифференциация примордиев тычинок, внутренний адаксиальный листочек сильно задерживается в развитии относительно двух других внутренних абаксиальных листочков и скрыт адаксиальной тычинкой, отмечена третья брактя колоска. В – формирование тычиночных нитей. Г–Е – последовательные стадии продольного роста пыльников. бр – брактя; вабл – внутренний абаксиальный листочек; набл – наружный абаксиальный листочек; надл – наружный адаксиальный листочек; тн – тычиночная нить; тч – тычинка; фа – флоральный апекс; стрелками отмечены роговидные придатки на верхушках тек. Масштабные отрезки: А–Г – 100 мкм; Д–Е – 300 мкм.

деление каждой теки на два микроспорангия, разделенные друг от друга продольной бороздкой, не достигающей до основания и верхушки тек. Тычиночная нить растет по мере удлинения пыльников, не опережая продольный рост пыльников (Рис. 56В–Е). Верхушки тек развиваются в изогнутую рогоподобную структуру (Рис. 56Е). Выраженный рост тычиночных нитей происходит довольно поздно, к моменту раскрытия бутона во время цветения.

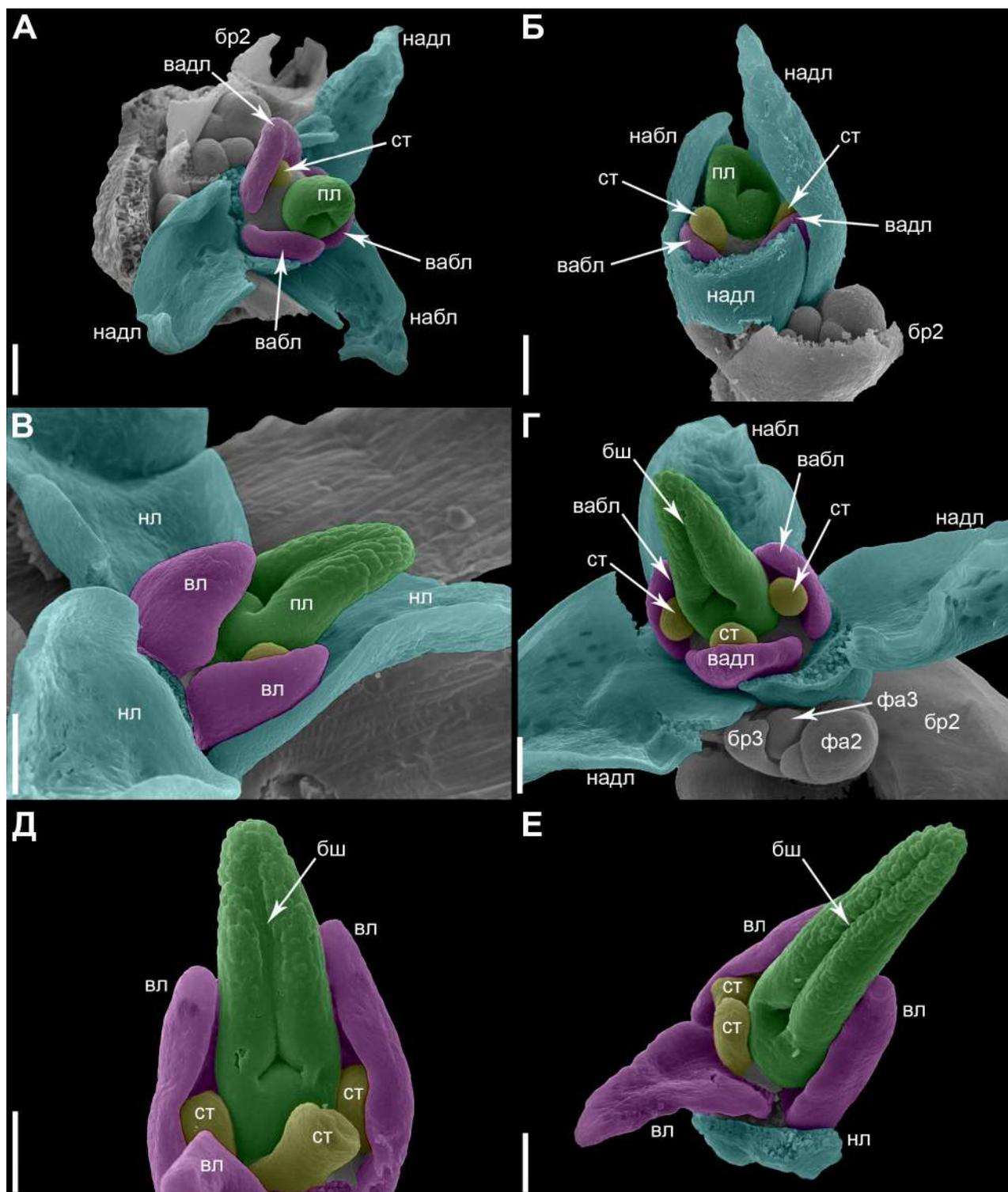
## **Род *Hopkinsia***

### ***Hopkinsia anoetocolea***

**Женский цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA580* (Рис. 57–58). Брактея и пазушный цветок закладываются двумя отдельными примордиями. В начале брактея представляет собой узкий валик, окружающий флоральный апекс, который в течение дальнейшего развития развивается в тонкий пленчатый филлом, покрывающий пазушный цветок, а вместе с ним брактею стерильного цветка и abortивную верхушку колоска. Флоральный апекс изначально имеет форму параболоида вращения, далее быстро становится в плане треугольной формы, два угла которого (в тангентальном положении) выражены сильнее, чем медианный. Развитие наружного круга околоцветника начинается с обособления двух адаксиальных листочков, которые закладываются треугольными зачатками на флоральном апексе (Рис. 57А). Наружный абаксиальный листочек появляется позже, но еще до инициации внутреннего круга околоцветника (Рис. 57Б). Медианный внутренний листочек всегда занимает адаксиальное положение. Далее элементы в пределах каждого круга закладываются одновременно (Рис. 57В). Все три внутренних листочка закладываются в углах треугольного флорального апекса, чередуясь с элементами наружного круга околоцветника. И наружные и внутренние листочки не перекрываются своими основаниями с соседними элементами в пределах каждого круга. Примордии тычинок возникают на радиусах внутренних листочков в виде булавовидных выростов (Рис. 57В), но вскоре останавливаются в росте и полностью прикрываются внутренними листочками. К моменту цветения стаминодии полностью скрыты околоцветником. В некоторых



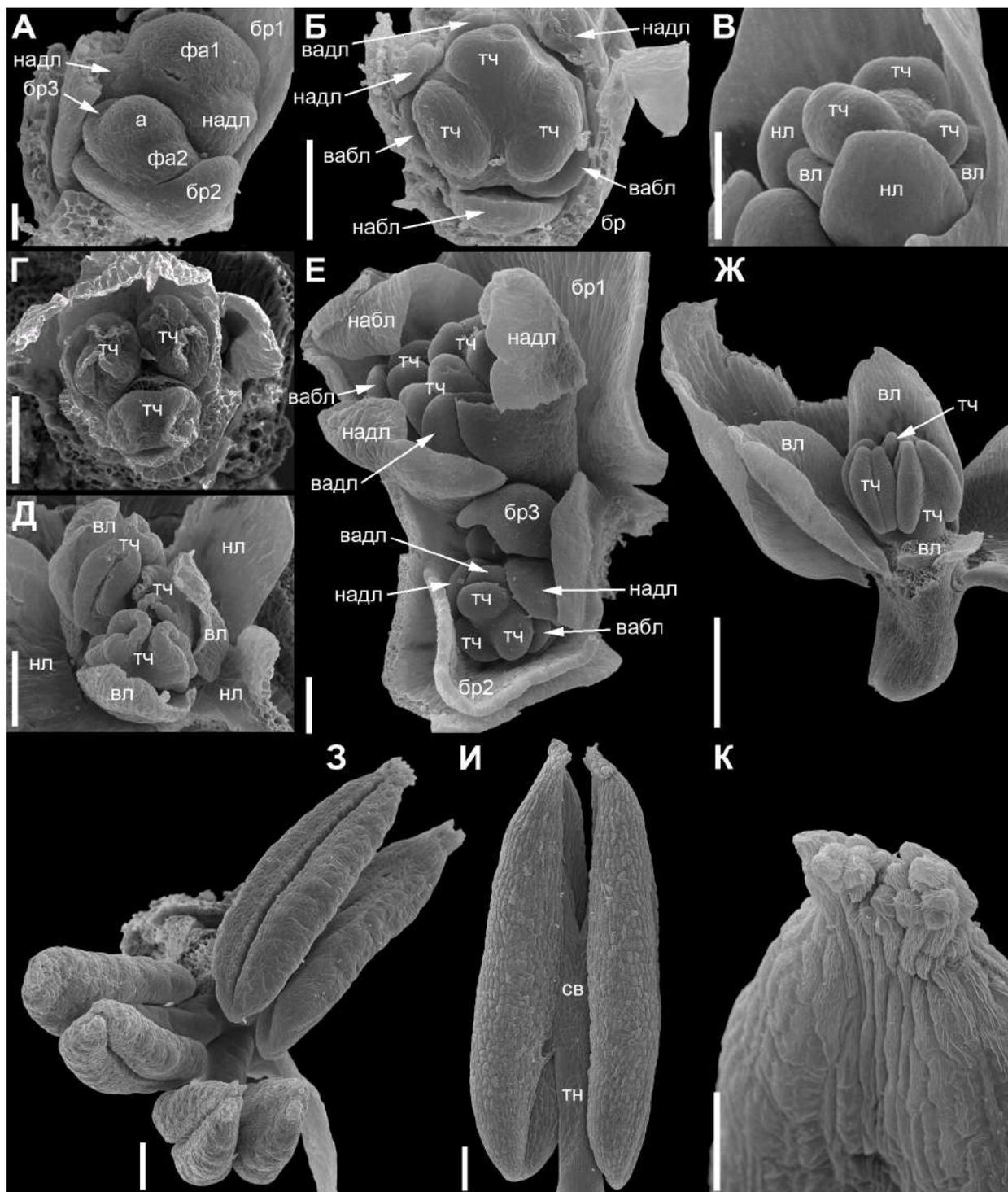
**Рисунок 56.** Ранние стадии развития женского цветка *Hopkinsia anoectocolea*. Образец *Fomichev et al. WA580*. А – заложение двух наружных листочков на флоральном апексе. Б – цветок на стадии заложения внутренних листочков и следующий цветок на оси, развитие которого остановится в дальнейшем. В – заложение стаминодиев и единственного плодолистика в центре. Г – цветок с куполообразным гинецеом. Д – цветок с гинецеом, намечающим билатеральную симметрию. Е – цветок с молодым гинецеом при виде сбоку. бр1, бр2 – последовательные брактей; вабл – внутренний абаксиальный листочек; вадл – внутренний адаксиальный листочек; набл – наружный абаксиальный листочек; надл – наружный адаксиальный листочек; пл – плодолистик; ст – стаминодий; фа – флоральный апекс. Цифровое окрашивание: бирюзовый – наружный листочек; фиолетовый – внутренний листочек; желтый – андроцей; зеленый – гинецей. Масштабные отрезки: А – 30 мкм; Б–Е – 100 мкм.



**Рисунок 57. Поздние стадии развития женского цветка *Hopkinsia anoetocolea*.** Образец *Fomichev et al. WA580*. А – вид сверху на цветок на стадии заложения стаминодиев. Б – вид сбоку на цветок с удаленным одним листочком, чтобы показать гинецей и стаминодии. В–Е – последовательные стадии удлинения и дифференциации пликатной зоны плодолистика. бр2, бр3 – последовательные брактей; бш – брюшной шов; вабл – внутренний абаксиальный листочек; вадл – внутренний адаксиальный листочек; вл – внутренний листочек; набл – наружный абаксиальный листочек; надл – наружный адаксиальный листочек; нл – наружный листочек; пл – плодолистик; ст – стаминодий; фа2, фа3 – последовательные флоральные апексы. Цифровое окрашивание: бирюзовый – наружный листочек; фиолетовый – внутренний листочек; желтый – андроцей; зеленый – гинецей. Масштабный отрезок: 100 мкм.

цветках были обнаружены стаминодии, положение которых отклонялось от радиусов внутренних листочков (Рис. 57Г), что может быть связано с механическим воздействием листочков в ограниченном пространстве бутона. Единственный плодолистик закладывается в виде полусферического примордия в центре флорального апекса (Рис. 57В). В ходе раннего развития плодолистик растет равномерно (Рис. 57Г), далее рост становится резко неравномерным, концентрируясь на дорсальной стороне асцидиатного плодолистика (Рис. 57Д). Ассиметрично растущий плодолистик быстро формирует стилодий с брюшным швом (Рис. 58Г). После срастания краев плодолистика поверхность стилодия начинает дифференцироваться, в результате чего она сперва становится папиллозной (Рис. 58В), а далее развивает множество ветвящихся многоклеточных выростов. Положение единственного плодолистика – тангентально-адаксиальное (Рис. 57Е, 58А) или медианно-абаксиальное (Рис. 57Д, 58А–Б, Г). Последний случай встречается чаще.

**Мужской цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA580* (Рис. 59). Развитие начинается с заложения примордия цветка в пазухе кроющего листа (Рис. 59А). Примордий округлой формы. Первыми от флорального апекса обособляются наружные адаксиальные листочки, отделяющиеся в виде маленьких бугорков на периферии апекса (Рис. 59А). На этой стадии брактя полностью окружает пазушный цветок. Заложение наружного абаксиального листочка происходит значительно позже. Во внутреннем круге первым закладывается адаксиальный листочек, а два абаксиальных появляются немного позже. Листочки наружного круга развиваются значительно быстрее, чем внутренние листочки (Рис. 59Е). Тычинки обособляются чуть позже, после обособления листочков внутреннего круга (Рис. 59В). Андроцей закладывается в виде трех отдельных округлых бугорков на периферии флорального апекса на радиусах внутренних листочков околоцветника. Абаксиальная тычинка возникает позже двух других (Рис. 59Е). Примордии тычинок после заложения начинают расти тангентально, приобретая эллиптическую форму при виде сверху. Затем каждый зачаток тычинки рано, еще до активного продольного роста, начинает дифференцироваться на теки путем



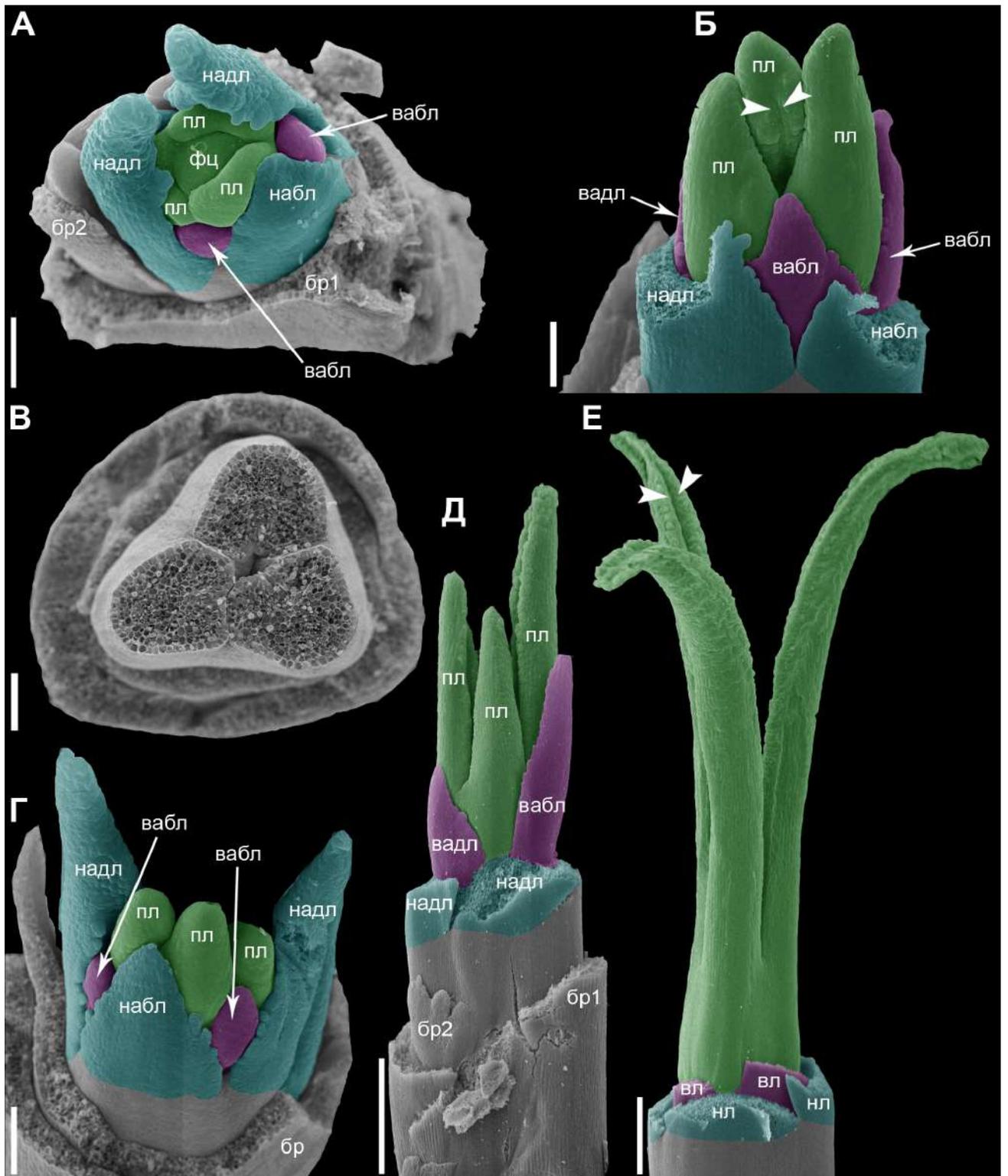
**Рисунок 58.** Развития мужского цветка *Hopkinsia anoectocolea*. Образец *Fomichev et al. WA580*. А – колосок на ранней стадии развития, заложение наружных адаксиальных листочков у нижнего цветка. Б–В – заложение тычинок на радиусах внутренних листочков. Г–Д – последовательные стадии дифференциации зачатков тычинок на теки и микроспорангии. Е – вид сверху на колосок на стадии формирования тек у нижнего цветка, заложение примордиев тычинок у второго цветка. Ж–З – последовательные стадии удлинения пыльников и тычиночных нитей. И – вид сбоку на дефинитивную тычинку. К – роговидный придаток на вершине теки. а, апекс колоска; бр1, бр2, бр3 – последовательные брактей; вабл – внутренний абаксиальный листочек; вадл – внутренний адаксиальный листочек; вл – внутренний листочек; набл – наружный абаксиальный листочек; надл – наружный адаксиальный листочек; нл – наружный листочек; св – связник; тн – тычиночная нить; тч – тычинка; фа1, фа2 – последовательные флоральные апексы. Масштабные отрезки: А – 30 мкм; Б–Е, И – 100 мкм; Ж – 300 мкм; З, К – 200 мкм.

образования радиальной борозды, делящий тычинку на две равные половины (Рис. 59В). Немного позже теки начинают дифференцироваться на микроспорангии за счет образования продольной борозды из-за ограниченного поперечного роста в центральной части тек (Рис. 59Г). После этого начинается усиленный продольный рост пыльников (Рис. 59Д, Ж–З), рост тычиночных нитей на ранних стадиях развития андроеца сравнительно медленный, примерно соответствующий темпам роста пыльников в длину, поэтому основания пыльников остаются вблизи цветоложа. Верхушки тек развиваются в роговидные придатки (Рис. 59К). Тычиночные нити начинают усиленно расти к моменту цветения, выставляя пыльники за пределы бутона. Заложение гинецея не происходит даже в редуцированном виде.

## **Род *Lyginia***

### ***Lyginia excelsa***

**Женский цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA572* (Рис. 60). Наружные элементы околоцветника закладываются на периферии флорального апекса, при этом абаксиальный листочек сильно задерживается в развитии по сравнению с двумя адаксиальными (Рис. 60А). К моменту обособления примордиев трех плодолистиков наружные адаксиальные листочки превосходят абаксиальный примерно в 2–3 раза в длину. После отделения от флорального апекса каждый зачаток внутреннего круга околоцветника частично окружает флоральный апекс за счет роста в ширину, а далее начинает усиленно расти в длину. Во внутреннем круге первыми закладываются абаксиальные листочки (Рис. 60А). Три плодолистика начинают формироваться в виде дуговидных валиков на периферии флорального апекса на радиусах наружных листочков. Ко времени развития гинецея края адаксиальных наружных листочков становятся неровными за счет формирования выростов путем неравномерного маргинального роста. Самым первым начинает развиваться абаксиальный плодолистик. Остаточная часть

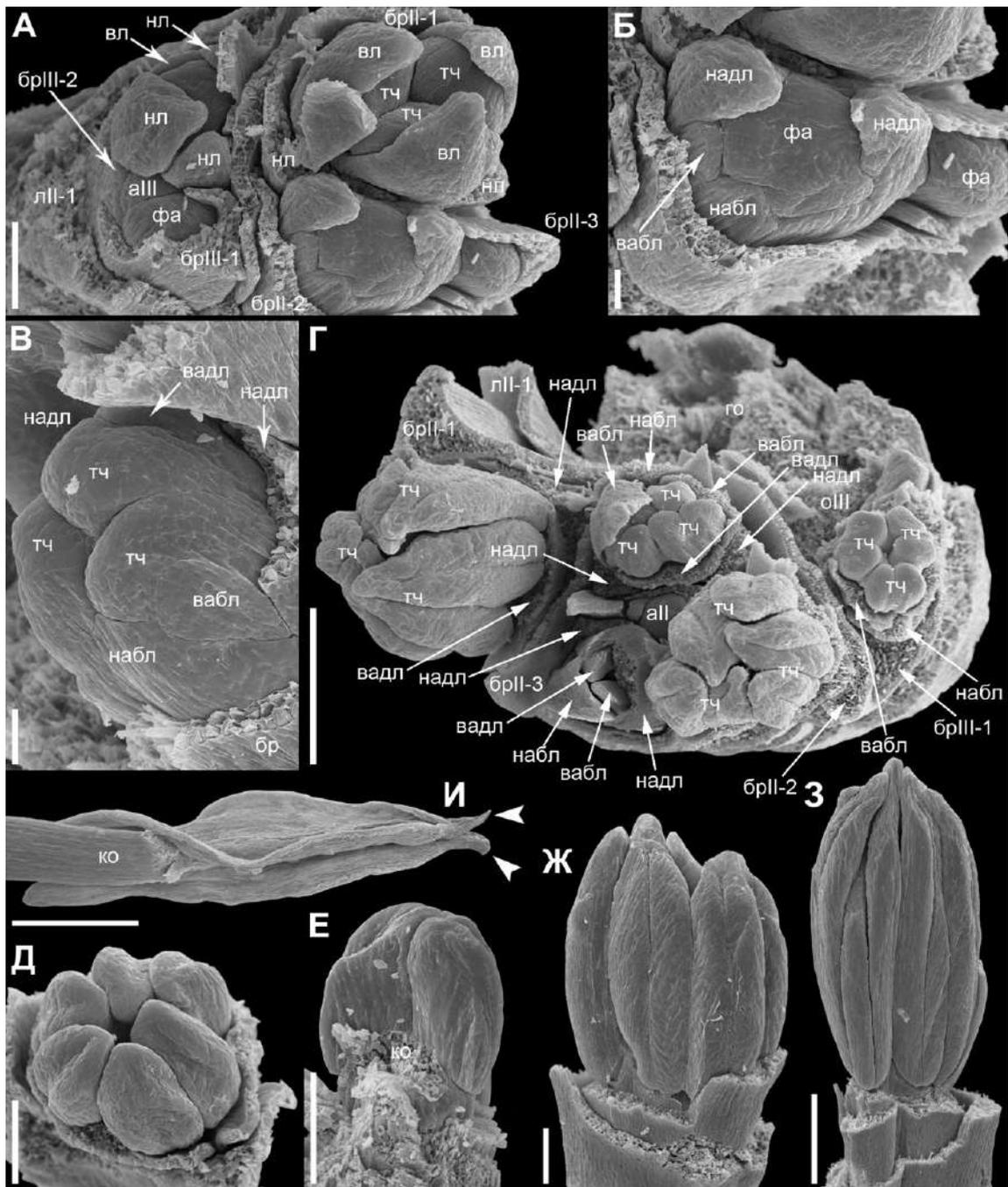


**Рисунок 59.** Развитие женского цветка *Lyginia excelsa*. Образец *Fomichev et al. WA572*. А – заложение трех плодолистиков. Б – вид сбоку на цветок на стадии срастания краев плодолистиков. В – вид сверху на плотно прижатые друг к другу стилодии с удаленными верхними частями. Г – околоцветник с наружным абаксиальным листочком, задержанным в развитии, и одним сильно выраженным стилодием. Д – фрагмент женского колоска с развивающимся пазушным цветком и одним abortивным цветком в пазухе брактей. Е – стилодии с развивающимися поверхностями рылец. бр1, бр2 – последовательные брактей; вабл – внутренний абаксиальный листочек; вадл – внутренний адаксиальный листочек; вл – внутренний листочек; набл – наружный абаксиальный плодолистик; надл – наружный адаксиальный плодолистик; нл – наружный листочек; пл – плодолистик; стрелками отмечены края плодолистиков. Масштабные отрезки: А–Г – 100 мкм; Д–Е – 300 мкм.

флорального апекса преобразуется в массивный флоральный центр. Как и в случае с *Anarthria*, каждый плодолистик частично отделяется от флорального центра полукруглой бороздой (Рис. 60А). Позднее каждый плодолистик интенсивно растет в продольном и радиальном направлении, что приводит к образованию стилодиев и краев плодолистиков (Рис. 60Б, Г–Е). Края в каждом из трех плодолистиков в дальнейшем сближаются и срастаются постгенитально. К этому моменту начинает дифференцироваться воспринимающая поверхность рыльца на вентральной стороне стилодиев, что выражается в виде образования выростов (Рис. 60Д). Выросты начинают формироваться как бугорки по обе стороны брюшного шва несколькими продольными рядами. В дефинитивном состоянии поверхность рыльца покрыта множеством густо расположенных неразветвленных волосков с бугорчатой поверхностью. Заложение элементов андроцея не происходит. Развитие внутренних листочков сильно задерживается по сравнению с наружными листочками. Асимпликатная зона значительно превосходит остальные зоны гинецея к этому времени, позже начинается выраженный продольный рост симпликатной зоны. Стилодии очень плотно прижимаются друг к другу в ходе развития, что оказывает влияние на их форму (Рис. 60В).

### *Lyginia imberbis*

**Мужской цветок.** Изучен образец *Fomichev et al. WA109* (Рис. 61). Развитие начинается с заложения флорального апекса в пазухе кроющего листа. Апекс формируется в виде бугорка округлой формы. На этой стадии брактя уже полностью окружает пазушный цветок. Первыми на флоральном апексе закладываются два адаксиальных листочка наружного круга (Рис. 61Б). Заложение обоих листочков проходит примерно одновременно. Обособление наружного абаксиального листочка совпадает по времени с заложением двух абаксиальных листочков внутреннего круга (Рис. 61Б). На этой стадии наружные адаксиальные листочки прикрывают своими верхушками флоральный апекс. Внутренний адаксиальный листочек закладывается позже, ко времени заложения элементов андроцея. Андроцей закладывается в форме бугорков на радиусах внутренних



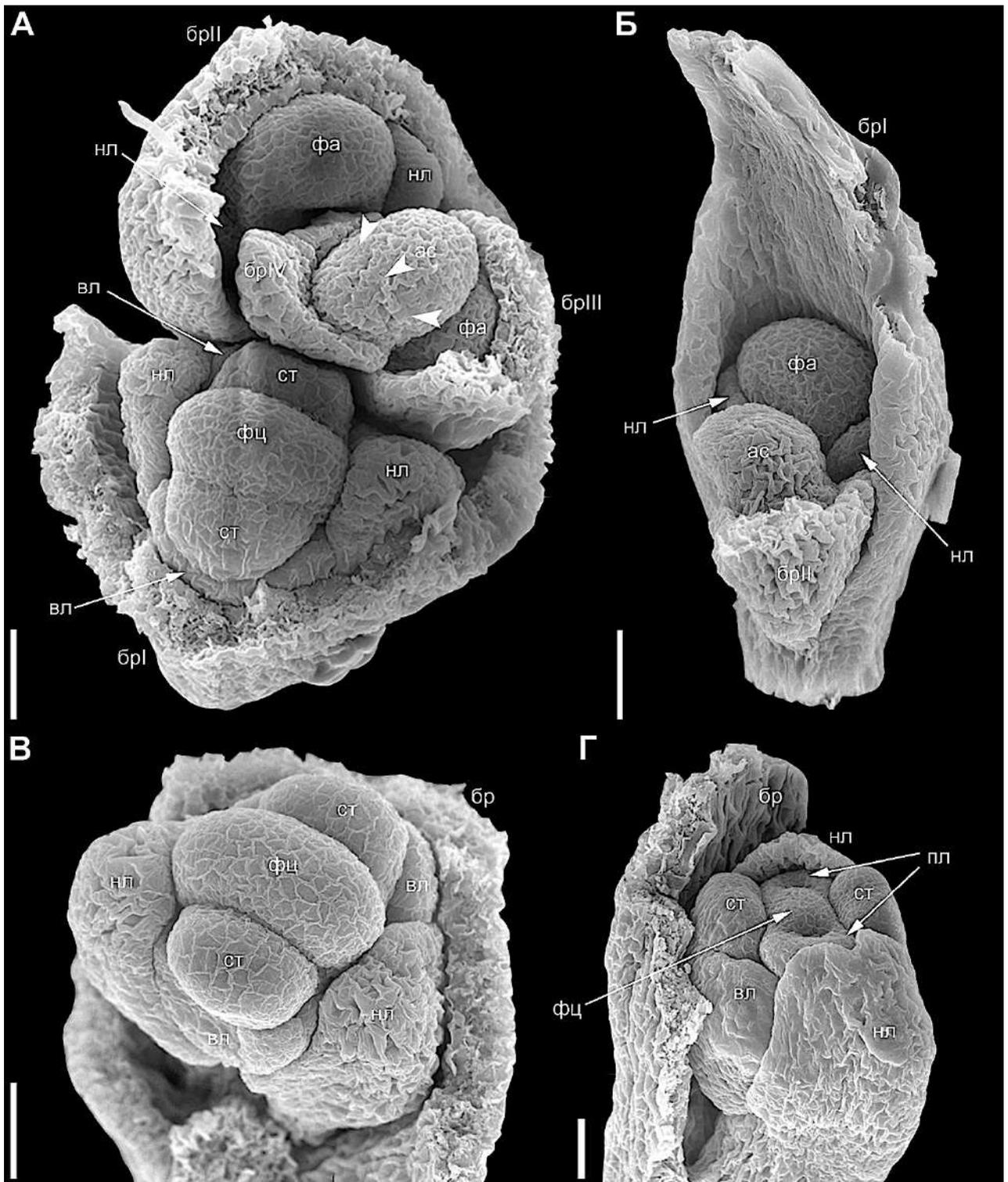
**Рисунок 60. Развитие мужского цветка *Lyginia imberbis*.** Образец *Fomichev et al. WA109*. А – вид сверху на мужской колосок с развивающимися цветками. Б – увеличенный фрагмент А с цветком на стадии заложения внутренних листочков и флоральным примордием. В – заложение андроцея тремя примордиями. Г – вид сверху на развивающийся паракладий, часть чешуй удалена. Д – вид сверху на андроцей на ранней стадии развития с дифференцированными на теки тычинками. Е – вид сбоку на андроцей, одна тычинка удалена, видна колонка, образованная сросшимися тычиночными нитями. Ж–3 – вид сбоку на последовательные стадии роста пыльников. И – андроцей после цветения, два пыльника удалены. аII – апекс оси второго порядка соцветия; аIII – апекс оси третьего порядка соцветия; брII-1, брII-2, брII-3 – первая, вторая и третья брактей колоска на оси второго порядка; брIII-1 – первая брактей на оси третьего порядка; вабл – внутренний абаксиальный листочек; вадл – внутренний адаксиальный листочек; вл – внутренний листочек; го – главная ось соцветия; ко – колонка; лII-1 – первый лист на оси второго порядка (профилл); набл – наружный абаксиальный листочек; надл – наружный адаксиальный листочек; нл – наружный листочек; оIII – удаленная часть оси третьего порядка; тч – тычинка; фа – флоральный апекс; стрелками отмечены роговидные придатки на верхушках тек. Масштабные отрезки: А, Д–Е, Ж – 100 мкм; Б–В – 30 мкм; Г, З – 300 мкм; И – 1 мм.

листочков (Рис. 61В). Каждая тычинка закладывается отдельным примордием, и вместе они окружают флоральный апекс. На стадии появления внутреннего адаксиального листочка за счет неравномерного роста тычинки приобретают сердцевидную форму на поперечном сечении. На ранней стадии развития зачаток каждой тычинки начинает дифференцироваться на две теки, отделенные друг от друга продольной бороздой (Рис. 61Г). Теки соединяются только в основании андроцея, где на данном этапе развития возникает короткая колонка, которая закладывается единой структурой (Рис. 61Е). Позже теки начинают расти продольно, а параллельно с этим на их внешней поверхности возникает борозда, делящая каждую теку на два равных микроспорангия (Рис. 61Ж). Из-за поперечного роста микроспорангиев борозда становится все более узкой, проходя по всей длине теки, исключая основание и верхушку. Каждая тычинка имеет по одному роговидному выросту на верхушках каждой из тек (Рис. 61И). Из-за ограниченного пространства в бутоне теки соседних пыльников налегают друг на друга, а также на колонку, что оказывает влияние на ее форму.

### **Род *Eurychorda* (внешняя группа)**

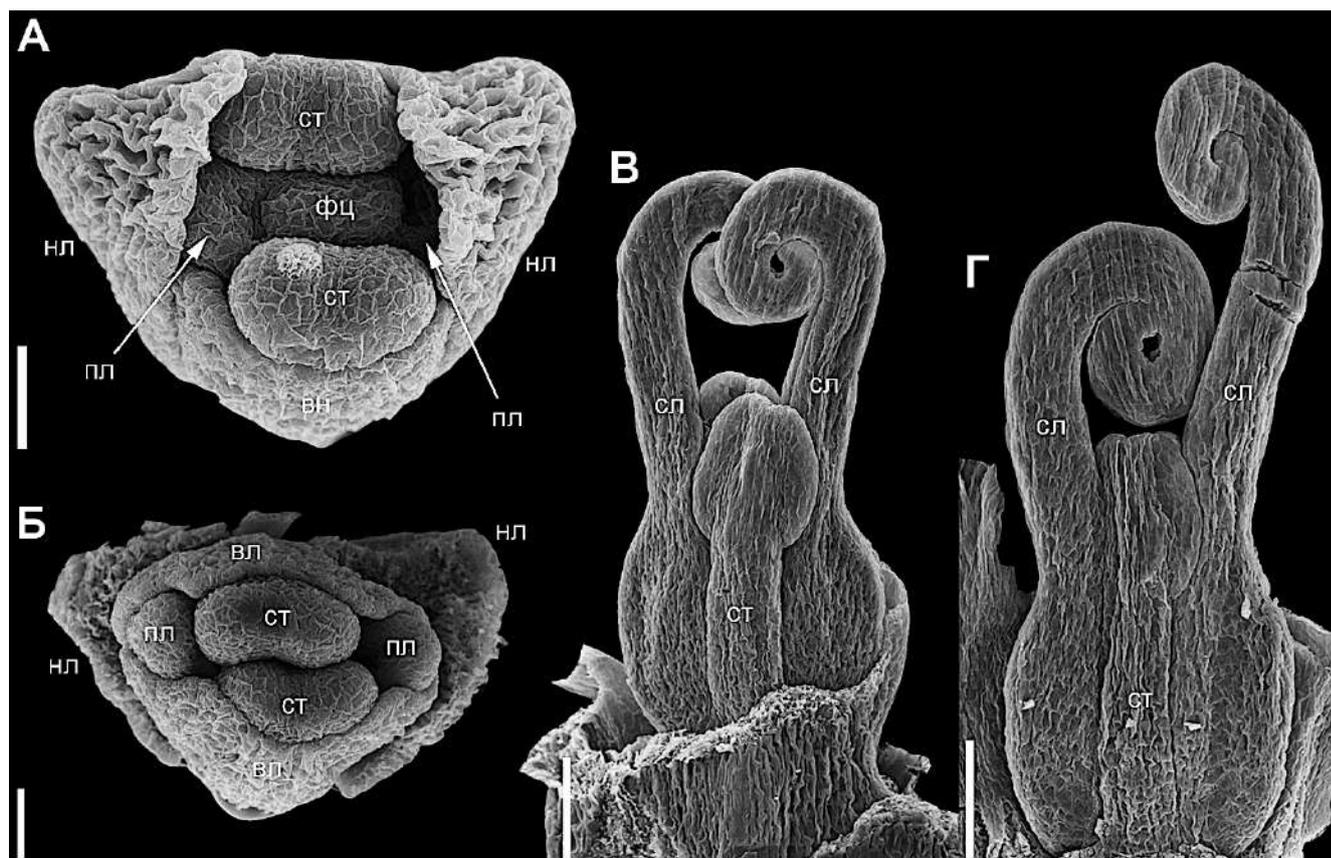
#### ***Eurychorda complanata***

**Женский цветок.** Изучен образец *Briggs 10166* (Рис. 62–63). Развитие цветка начинается с обособления флорального примордия в пазухе брактей. Флоральный примордий возникает на периферии апекса соцветия в виде бугорка, отделенного от апекса поперечной бороздой (Рис. 62А–Б). К этому моменту брактя обособляется от флорального апекса. Первыми закладываются два наружных листочка (Рис. 62Б). Они возникают на адаксиальной стороне цветка в виде двух маленьких бугорков. На следующем этапе начинается обособление внутренних листочков. Они появляются одновременно в медианной плоскости друг напротив друга (Рис. 62А). К моменту заложения андроцея наружные листочки начинают радиально расти в области средней жилки, формируя крыловидные выросты (Рис. 62А, В). Андроцей обособляется от апекса на радиусах внутренних листочков двумя зачатками (Рис. 62А, В). Они закладываются трансверсально вытянутыми



**Рисунок 61.** Ранние стадии развития женского цветка *Eurychorda complanata*. Образец *Briggs 10166*. А – вид сверху на апекс женского колоска, начало обособления флорального примордия от апекса соцветия. Б – цветок на стадии обособления двух наружных листочков околоцветника. В – цветок с обособленным околоцветником, стаминодии закладываются напротив внутренних листочков, гинецей на ранней стадии развития в виде валика. Г – заложение двух плодолистиков на радиусах наружных листочков. ас – апекс соцветия; брI, брII, брIII, брIV – брактей в порядке их заложения; вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; пл – плодолистик; ст – стаминодий; фа – флоральный апекс; фц – флоральный центр. Масштабный отрезок: 30 мкм.

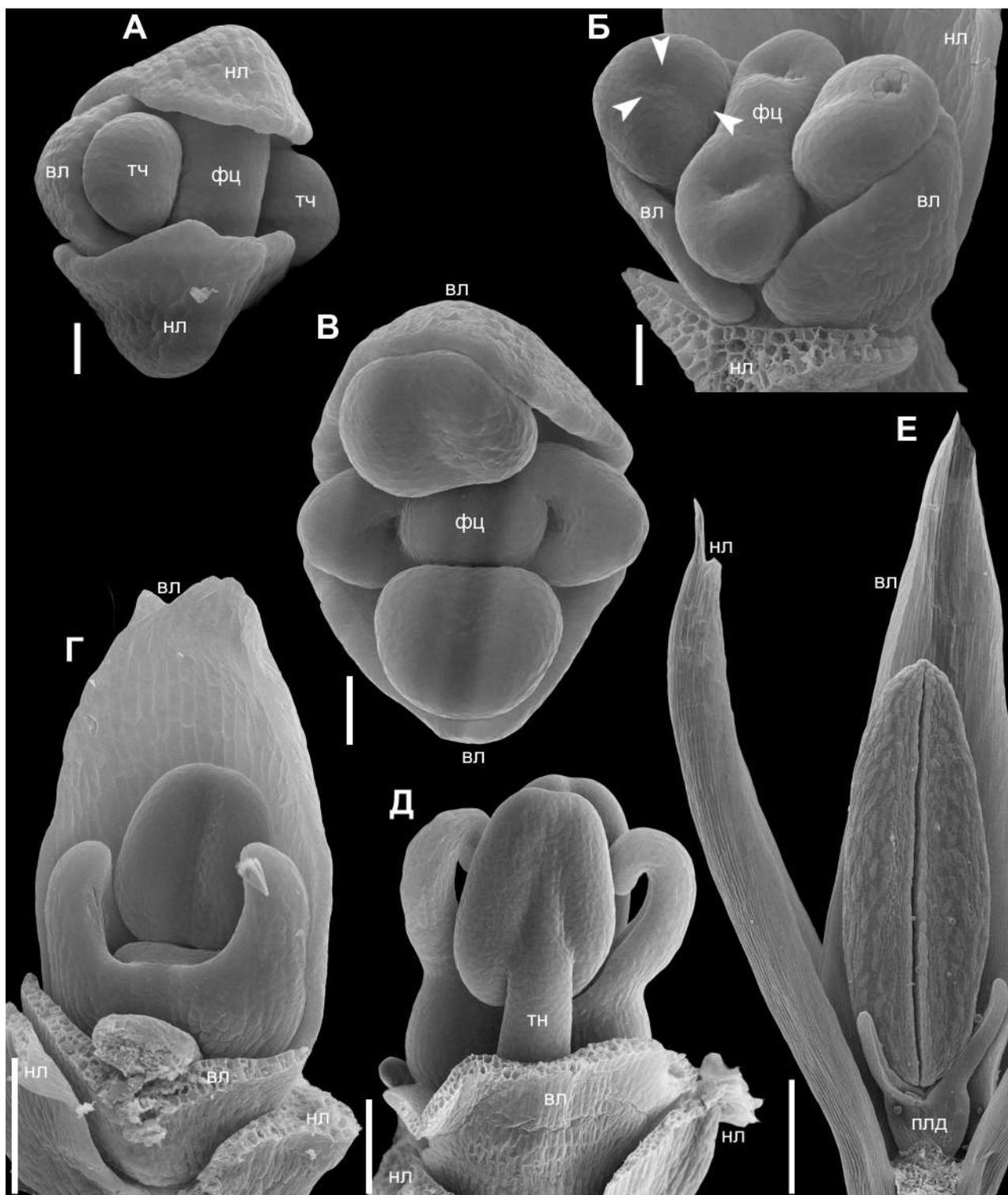
валиками (длина примерно в два раза превосходит ширину), разделенными апексом цветка. Вскоре в середине каждого валика становится заметна продольная борозда, разделяющая валик на две половины (Рис. 62Г, 63А–Б). На ранних стадиях развития зачатки андроеца за счет продольного роста возносятся над развивающимся гинецеем и смыкаются, плотно прилегая друг к другу пыльниками (Рис. 63Б). В дальнейшем основной рост сфокусирован в тычиночных нитях, после чего тычинки останавливаются в росте и развитии. Гинецей закладывается в центре цветка на радиусах наружных листочков в виде трансверсально вытянутого валика (Рис. 62А, В). Плодолистики закладываются в виде подковообразных примордиев, окружающих флоральный центр (Рис. 62Г). На ранних стадиях гинецей ∞-образной формы при виде сверху, массивный флоральный центр занимает примерно треть гинецея на этом этапе и окружен развивающимися плодолистиками с двух сторон. В дальнейшем между флоральным центром и плодолистиками возникает узкая



**Рисунок 62.** Поздние стадии развития женского цветка *Eurychorda complanata*. Образец *Briggs 10166*. А – вид сверху на цветок с двумя заложившимися плодолистиками. Б – вид сверху на женский цветок, на этой стаминодии еще растут быстрее плодолистиков и смыкаются над ними, закрывая флоральный центр, видны верхушки плодолистиков. В–Г – последовательные стадии продольного роста асимплектанной зоны, верхушки рылец улиткообразно закручены. вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; пл – плодолистик; сл – стилодий; ст – стаминодий; фц – флоральный центр. Масштабные отрезки: А–Б – 30 мкм; В–Г – 100 мкм.

серповидная борозда, маркирующая место будущих гнезд завязи. Далее плодолистки увеличиваются в размере, усиленный продольный рост приводит к формированию асимплекатной зоны (Рис. 63В). Дистальные части стилодиев закручиваются улитковидно по направлению к центру цветка (Рис. 63В–Г). Стилодии могут развиваться равномерно друг относительно друга, но в некоторых случаях один из стилодиев растет быстрее, по крайней мере два стилодия могут различаться длиной (Рис. 63Г).

**Мужской цветок.** Изучен образец *Briggs 10166* (Рис. 28, 64). Развитие цветка начинается с обособления флорального примордия от апекса соцветия за счет образования узкой борозды (Рис. 28А). К этому времени брактя уже полостью окружает примордий цветка. Первыми на периферии флорального апекса закладываются два наружных листочка околоцветника в форме небольших бугорков, распложенных трансверсально (Рис. 28А). К моменту их полного обособления на абаксиальной стороне флорального апекса закладывается внутренний листочек (Рис. 28А). Адаксиальный внутренний листочек появляется несколько позже. Андроец закладывается двумя примордиями напротив внутренних листочков (Рис. 64А). На стадии заложения эти примордии выглядят как трансверсально вытянутые валики, длина которых примерно в полтора раза превосходит ширину. Два примордия тычинок отделены друг от друга развивающимся гинецеем, который в это время имеет вид массивного валика (Рис. 64А). Зачатки андроеца начинают увеличиваться в размерах, на их внутренней стороне начинает образовываться продольная борозда, делящая пыльник на две равные половины – микроспорангии (Рис. 64Б). Рост тычиночной нити на ранних стадиях развития андроеца выражен слабо, основной рост приходится на развитие пыльника. Нити начинают усиленно расти в длину к моменту цветения, выставляя развитые пыльники за пределы бутона. Плодолистки закладываются двумя примордиями. Центральная часть гинецея занята флоральным центром (Рис. 64А–В). Края плодолистиков начинают расти продольно, особенно рост выражен на спинной стороне плодолистиков (Рис. 64Г). Таким образом происходит формирование асимплекатной зоны, сформированной



**Рисунок 63. Развитие мужского цветка *Eurychorda complanata*. Образец *Briggs 10166*. А – вид сверху на цветок на стадии заложения тычинок. Б – ранняя стадия дифференциации пыльника на два микроспорангия, заложение двух плодolistиков, развитие которых в дальнейшем остановится. В–Д – последовательные стадии продольного роста пыльников и тычиночных нитей. Е – дефинитивный пыльник до цветения, остановка развития гинецея, один внутренний листочек и одна тычинка удалены, чтобы показать пистиллодий. вл – внутренний листочек; нл – наружный листочек; плд – пистиллодий; тн – тычиночная нить; тч – тычинка; фц – флоральный центр; стрелками отмечены границы продольной борозды между микроспорангиями. Масштабные отрезки: А–В – 30 мкм; Г–Д – 100 мкм; Е – 300 мкм.**

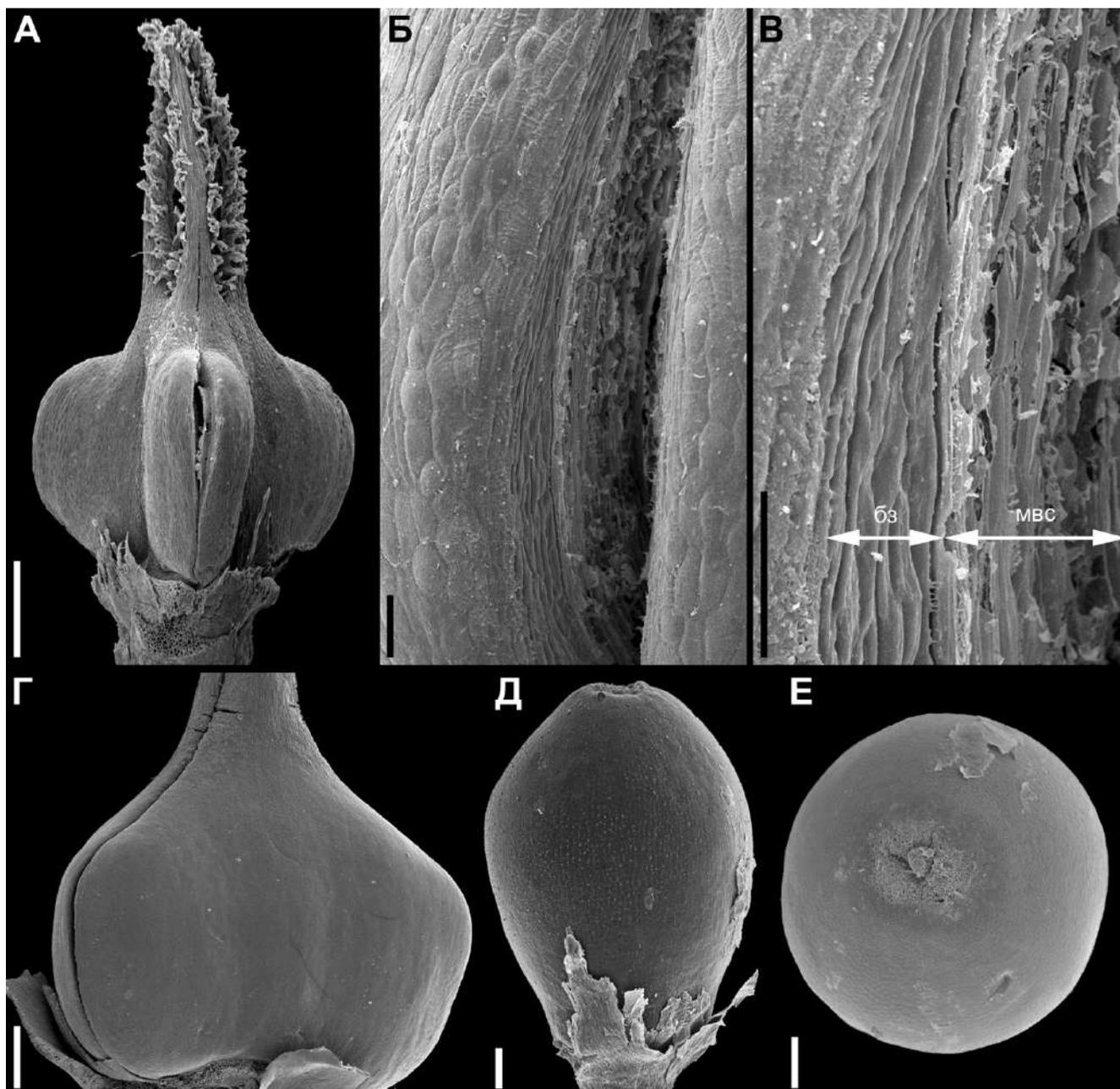
двумя стилодиями. На этой стадии развитие гинецея останавливается, края плодолистиков не срастаются, в результате чего гнезда завязи остаются открытыми (Рис. 64Е).

### **Раздел 3.6. Морфология плодов**

Изучены образцы *Fomichev et al. WA109, WA308, WA580* (Рис. 65). *Anarthria* и *Lyginia* имеют трехгнездные вскрывающиеся плоды, каждое гнездо с одним семенем внутри. Вскрывание локулицидное и проходит вдоль борозды, которая более или менее выражена уже к моменту цветения. Однако борозды, видимые во время цветения, являются результатом неравномерного роста стенки плодолистиков. В момент вскрывания плода происходит разрыв тканей околоплодника. Плод *Hopkinsia* сферический, невскрывающийся и односемянный.

### **Раздел 3.7. Молекулярно-филогенетический анализ Anarthrioideae на основе пластидного участка *trnL-F***

В анализе пластидного участка *trnL-F* была задействована 71 последовательность ДНК. Общая длина секвенированного участка составила 857 п.н., из которых 105 оказались информативными. Топологии деревьев, построенных методами байесовского анализа (BI) и методом максимальной экономии (MP), являются конгруэнтными. Результаты филогенетического анализа продемонстрированы в Таблице 1, дерево с нанесенными инделями представлено на Рисунке 66. Согласно полученным данным, монофилия всех трех родов *Anarthrioideae* поддерживается высокими значениями бутстрэп-поддержки (BS) и показателями апостериорных вероятностей (PP). Филогенетические связи внутри *Hopkinsia* и *Lyginia* остаются частично неразрешенными. Анализ пластидного участка указывает на монофилию всех видов *Anarthria*, кроме *A. gracilis* в традиционном понимании этого вида. Вид *A. prolifera* на полученных деревьях занимает сестринское положение ко всем остальным представителям рода.



**Рисунок 64. Морфология плодов Anarthrioideae.** А–В – *Anarthria prolifera*, образец *Fomichev et al. WA308*. А – вскрывающийся плод с сохранившимися рыльцами. Б–В – детали места вскрывания плода при двух увеличениях. Г – молодой плод *Lyginia excelsa*, образец *Fomichev et al. WA572*. Д–Е – плоды *Hopkinsia anoectocolea*, образец *Fomichev et al. WA580*. Д – вид сбоку. Е – вид сверху. бз – борозда, формирующаяся в результате неравномерного роста стенки плодолистиков/околоплодника; мвс – место фактического вскрывания плода. Масштабные отрезки: А, Г – 1 мм; Б, В – 100 мкм; Д–Е – 300 мкм.

*Anarthria laevis* образует кладу вместе с *A. scabra* (PP 0,99, BS 89%). Изученные образцы растений, соответствующие виду *A. gracilis* в традиционном его понимании, группируются в три группы с высокими уровнями поддержки (PP 1,00, BS 88–100%).

	<i>trnL-F</i>	<i>at103</i>	Объединенные данные по <i>trnL-F at103</i>
Общее число последовательностей	71	50	44
Общая длина выровненного участка, п.н.	857	236	1093
Количество константных сайтов	634	181	838
Количество информативных сайтов	105	33	112
Количество неинформативных сайтов	118	22	143
Длина самых коротких деревьев	268	90	331
CI/RI самых коротких деревьев	0,85/0,98	0,65/0,89	0,75/0,93

**Таблица 1. Информация о ДНК-маркерах, использованных в ходе исследования, и характеристики МР анализа.**

Филогенетические взаимоотношения между тремя группами образцов *A. gracilis* могут быть представлены как *A. gracilis* sp. 2 + *A. gracilis* sp. 3 + *A. polyphylla* + [*A. gracilis* sp. 1 + *A. humilis*]. Все перечисленные пять групп образуют кладу с высоким уровнем поддержки (PP 1,00, BS 100%). Сестринское положение *A. gracilis* sp. 1 и *A. humilis* поддерживается со значениями PP 0,99 и BS 52%. Образцы *Briggs 9940B* и *Fomichev & Macfarlane WA439*, которые по морфологическим признакам занимают промежуточное положение между *A. gracilis* sp. 1 и *A. humilis*, однозначно помещаются внутри группы *A. humilis*.

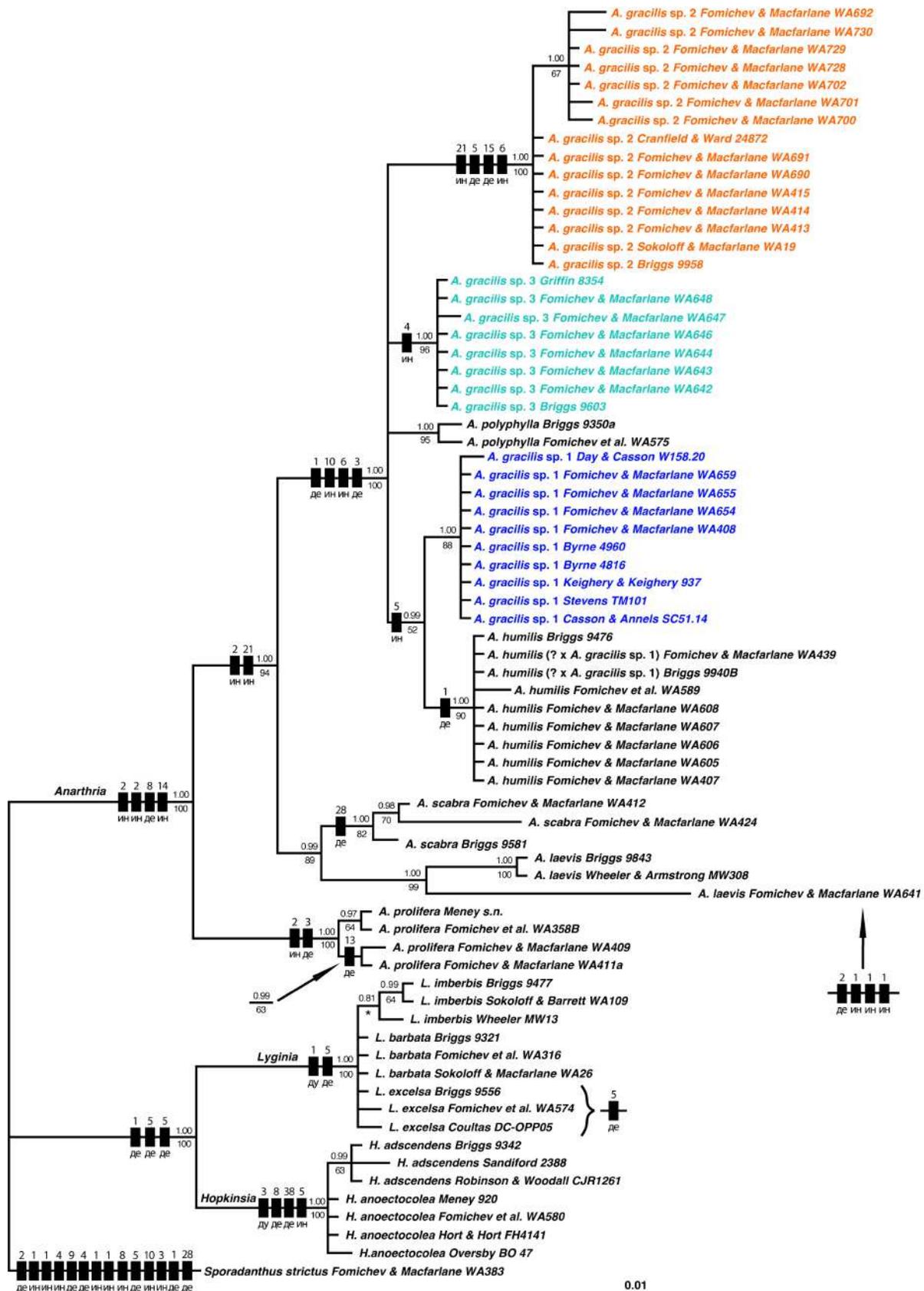
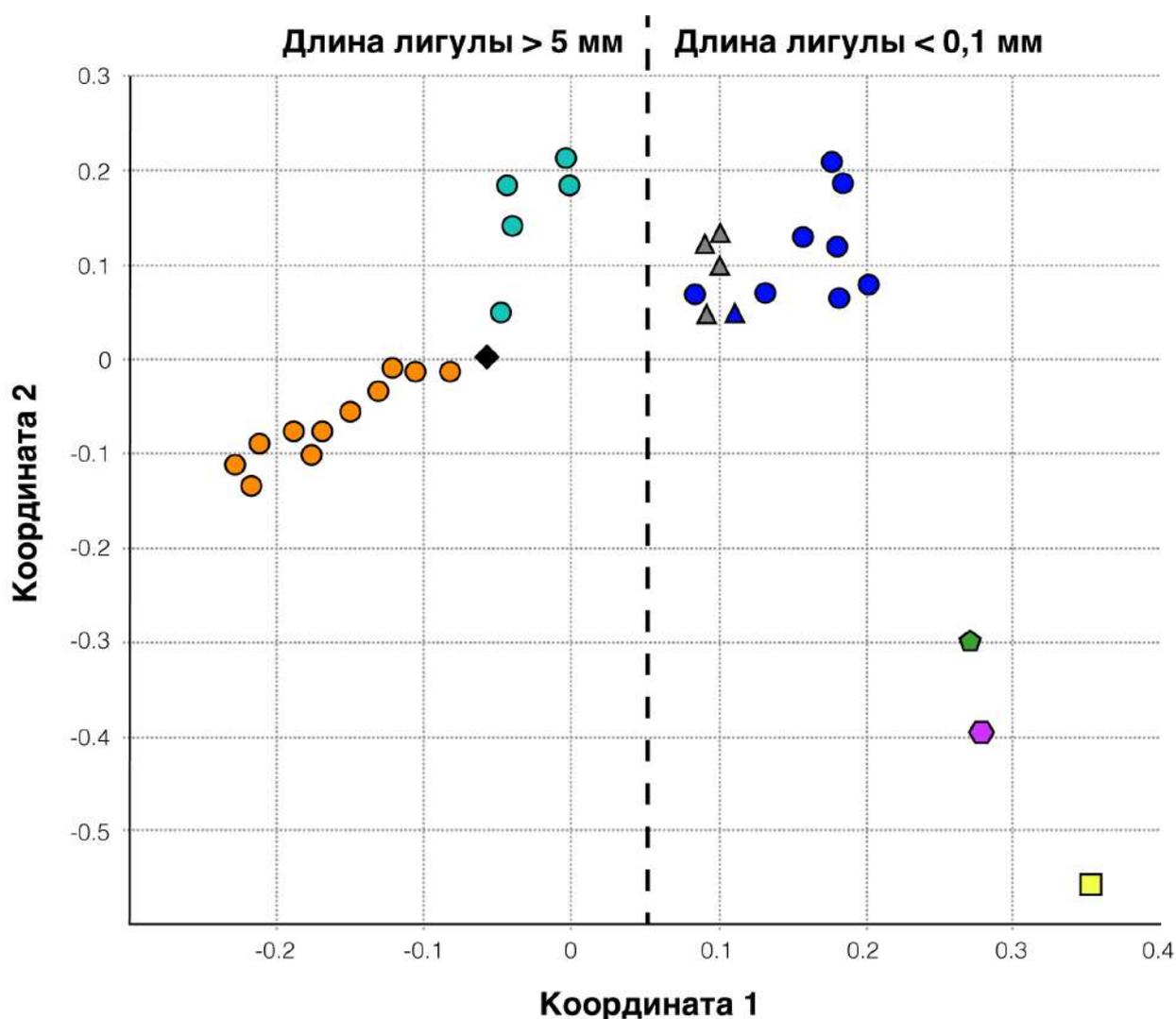


Рисунок 65. Байесовское дерево Anarthrioideae, построенное по последовательностям пластидного участка *trnL-F*. Значения над и под ветвями указывают на показатели байесовской апостериорной вероятности (PP) и бутстрэп-поддержки (BS), выявленные методом максимальной экономии (MP). Блоки на ветвях отмечают индели. Числа над блоками показывают длину индели (в п.н.). Обозначения под блоками кодируют типы инделей: де – делеция; ду – дупликация; ин – инсерция. Звездочка – полученная клада не имеет бутстрэп-поддержки на дереве, построенным методом максимальной экономии.

### Раздел 3.8. Молекулярно-филогенетический анализ на основе ядерного участка *at103* и объединенного набора данных

В анализе ядерного участка *at103* было задействовано 50 последовательностей ДНК (Табл. 1). Общая длина секвенированного участка составила 236 п.н., 33 нуклеотидных сайта оказались информативными. Анализ главных компонент (Рис. 67) показывает деление всего набора образцов *Anarthria* на группу, включающую растения с хорошо выраженной лигулой (*A. gracilis* sp. 2,



- |                                   |  |                               |                              |
|-----------------------------------|--|-------------------------------|------------------------------|
| ● <i>Anarthria gracilis</i> sp. 1 | ▲ Возможные гибриды <i>Anarthria gracilis</i> sp. 1 x <i>humilis</i> | ◆ <i>Anarthria polyphylla</i> | ◆ <i>Anarthria laevis</i>    |
| ● <i>Anarthria gracilis</i> sp. 2 | ▲ <i>Anarthria humilis</i>   | ◆ <i>Anarthria scabra</i>     | ■ <i>Anarthria prolifera</i> |
| ● <i>Anarthria gracilis</i> sp. 3 |  |                               |                              |

**Рисунок 66.** Результаты анализа последовательностей *at103* у изученных видов *Anarthria* методом главных компонент. Образцы с очень короткой, едва видимой лигулой образуют две группы.

*A. gracilis* sp. 3, *A. polyphylla*), и группу растений с едва заметной лигулой (*A. gracilis* sp. 1, *A. humilis*, *A. laevis*, *A. prolifera*, *A. scabra*). Филогенетические деревья, построенные лишь по результатам секвенирования ядерного маркера, характеризуются невысокой степенью разрешения, однако анализ по объединенному набору данных *at103* и *trnL-F* позволяет получить деревья с разрешенной топологией (Рис. 68).

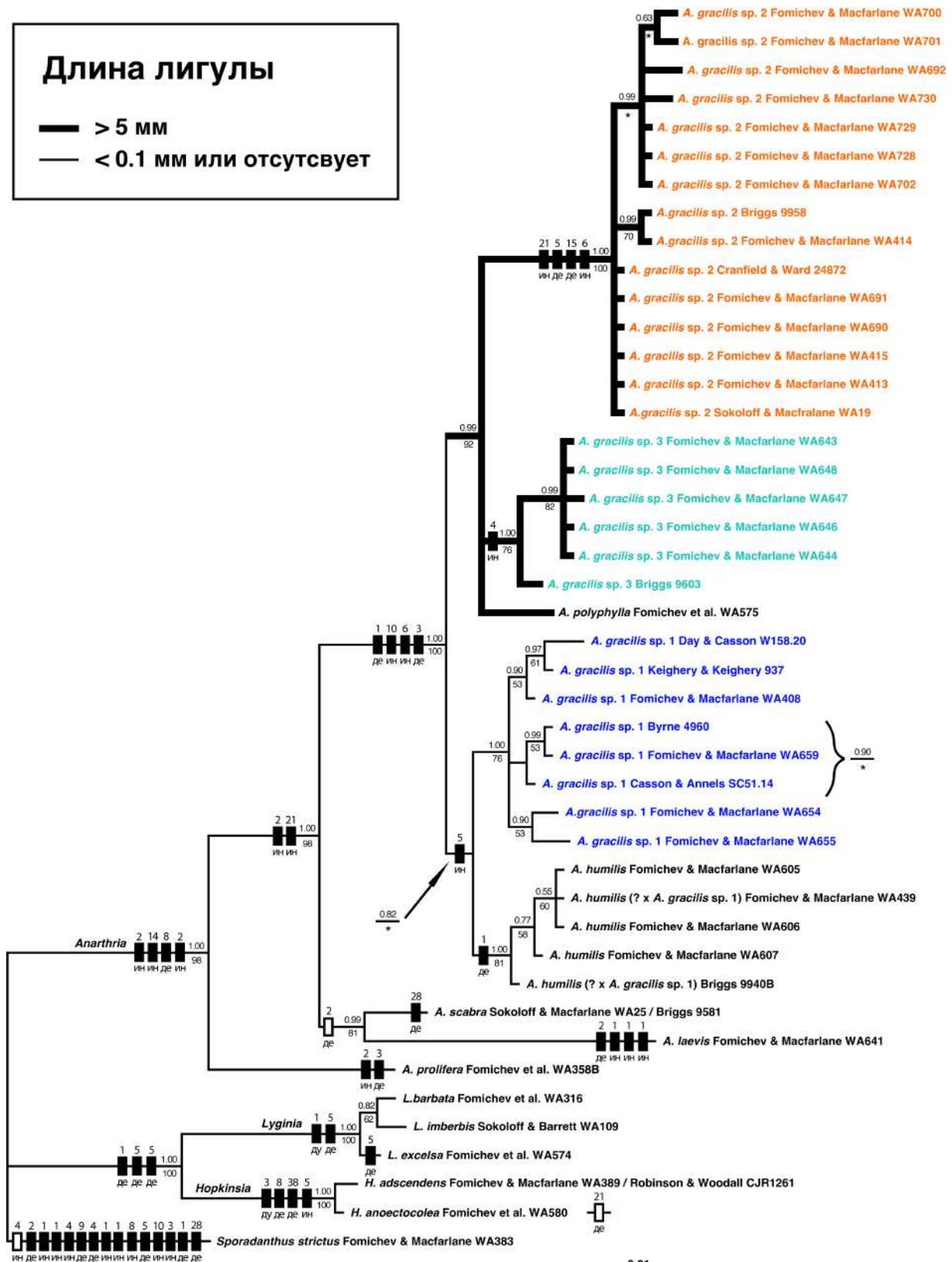
В объединенном анализе задействовано 44 последовательности ДНК тех растений, для которых уже были доступны данные по нуклеотидным последовательностям *at103* и *trnL-F* (Табл. 1). Общая длина выровненного участка составила 1093 п.н., число информативных нуклеотидных сайтов — 112. Топология построенного дерева схожа с деревом, построенным по результатам секвенирования последовательности *trnL-F*. Монофилия всех трех родов *Anarthrioideae*, клада *Hopkinsia* + *Lyginia* и базальное положение *A. prolifera* в пределах *Anarthria* характеризуются высокими степенями поддержки. Виды *A. laevis* и *A. scabra* образуют кладу, занимающую сестринское положение по отношению к группе, включающей все изученные образцы *A. gracilis* s.l., *A. humilis* и *A. polyphylla*. Каждая из трех групп *A. gracilis* поддерживается высокими значениями PP 1,00 и BS 76—100%. Согласно байесовскому анализу, *A. gracilis* sp. 1 и *A. humilis* являются сестринскими друг к другу группами (0,82 PP), однако, метод максимальной экономии не выявил подобных филогенетических взаимоотношений. Клада, включающая *A. gracilis* sp. 2, *A. gracilis* sp. 3 и *A. polyphylla*, обладает высокими значениями поддержки (PP 0,99, BS 92%). Также как и на дереве, полученном на основе данных секвенирования только пластидного участка, образцы *Briggs 9940B* и *Fomichev & Macfarlane WA439*, комбинирующие в себе некоторые морфологические признаки *A. gracilis* sp. 1 и *A. humilis*, помещаются внутри клады *A. humilis*.

В контексте числа инделей, их размера и характера, пластидный участок *trnL-F* демонстрирует более высокую степень варьирования, чем ядерный маркер *at103*. Распределение инделей согласуется с топологиями построенных деревьев.

**Длина лигулы**

— > 5 мм

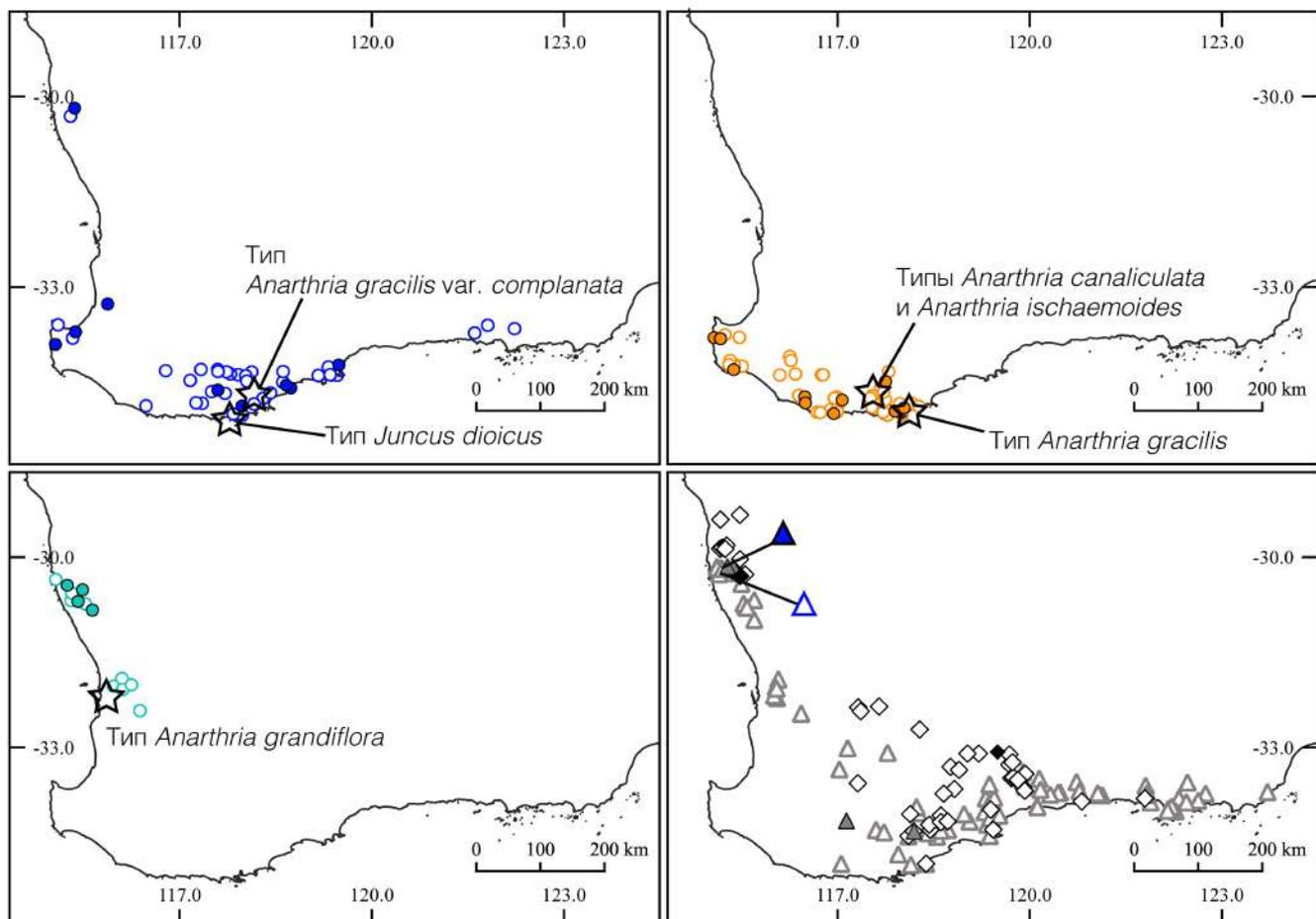
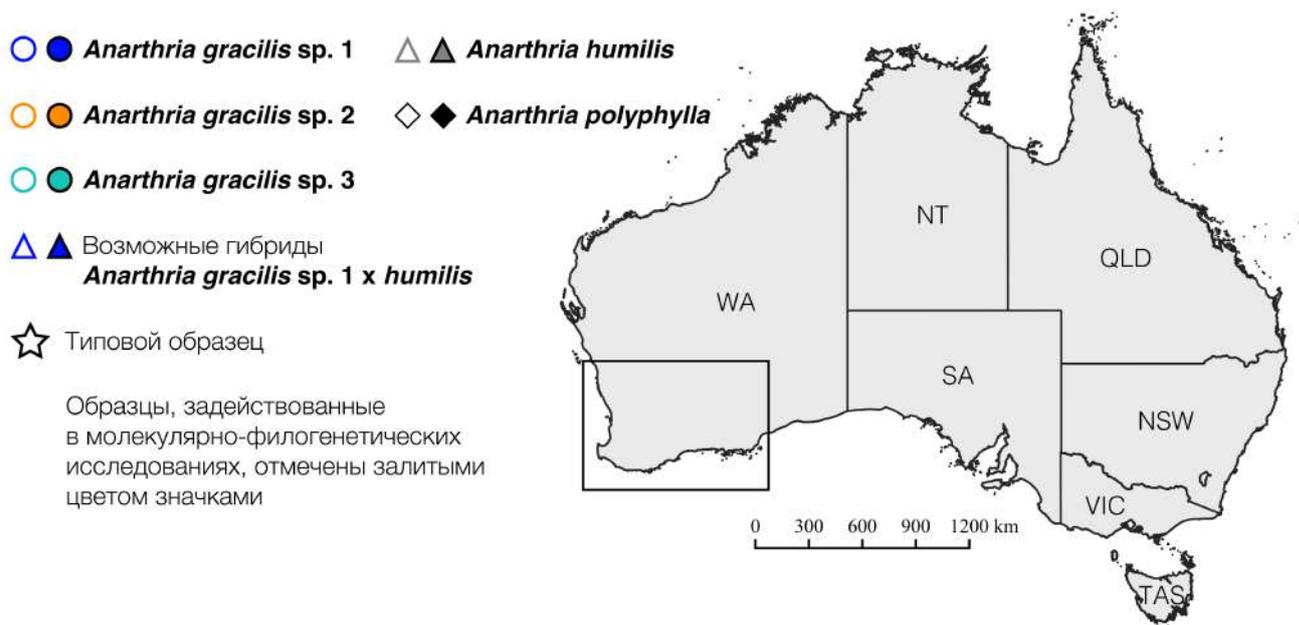
— < 0.1 мм или отсутствует



**Рисунок 67.** Байесовское дерево Anarthrioideae, построенное по объединенным данным пластидного (*trnL-F*) и ядерного участка (*at103*). Значения над и под ветвями указывают на показатели байесовской апостериорной вероятности (PP) и бутстрэп-поддержки (BS), выявленные методом максимальной экономии (MP). Блоки на ветвях отмечают индели. Черный блок, пластидная индель; белый блок, ядерная индель. Числа над блоками показывают длину индели (в п.н.). Обозначения под блоками кодируют тип индели: де – делеция; ду – дупликация; ин – инсерция. Звездочка – полученная клада не имеет бутстрэп-поддержки на дереве, построенном методом максимальной экономии.

### Раздел 3.9. Географическое распространение критических представителей рода *Anarthria*

Подсемейство *Anarthrioideae* эндемично для юго-западной части штата Западная Австралия. Места сбора типовых образцов *A. gracilis* s.l. отмечены на Рис. 69. На основании полевых наблюдений и изучения гербарных коллекций мы установили, что *A. gracilis* sp. 1 встречается в 4 областях: 1) две популяции вдоль побережья в Мидвест Риджен и в окрестностях Джурьен Бей, 2) пять популяций рядом с Басселтоном, 3) на западе от Уоррен Риджен и востоке от Саус Кост Риджен (откуда была сделана большая часть сборов) и 4) три популяции на севере от Эсперанса. Растения *A. gracilis* sp. 2 встречаются в Южном регионе Западной Австралии вдоль побережья от окрестностей Басселтона до Олбани. Образцы *A. gracilis* sp. 3 известны по 13 сборам в Западной Австралии, включая 8 в окрестностях Джурьен Бей и 5 в окрестностях Перта. Три изученных образца *Briggs 7471, 9940B, Fomichev & Macfarlane WA439*, для которых характерны некоторые признаки как *A. gracilis* sp. 1, так и *A. humilis*, известны из двух популяций рядом с Маунт Лесюер в северо-западной части ареала *A. humilis*, в области перекрытия с ареалом *A. gracilis* sp. 1.



**Рисунок 68. Географическое распространение образцов из трех групп *Anarthria gracilis* s.l. и близкородственных видов *A. humilis* и *A. polyphylla*. Данные по сборам взяты из базы данных PERTH. Образцы, задействованные молекулярно-филогенетических исследованиях, отмечены залитыми соответствующим цветом значками.**

## ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ

### Раздел 4.1. Морфология соцветий *Anarthrioideae*

В ходе исследования были впервые получены подробные данные о сравнительной морфологии женских и мужских соцветий у всех трех родов *Anarthrioideae*, а также впервые выявлены структурные особенности элементарного соцветия *Eurychorda complanata*. Ранее анализ характера цветорасположения у рестиид (Kircher, 1986) был проведен на примере соцветий одного из новозеландских представителей подсемейства *Leptocarpoideae* – *Apodasmia similis* и южноафриканского вида *Elegia capensis* из подсемейства *Restionoideae*. Р. Kircher (1986) также приводит некоторые данные о расположении цветков у женских растений *Anarthria*, однако полные схемы соцветий в его работах отсутствуют. Подтверждая наблюдения Р. Kircher (1986), мы получили данные для двух других родов *Anarthrioideae* и пришли к заключению, что наличие колосков (в одном случае – зонтиков) характерно для синфлоресценций *Anarthria*, *Hopkinsia* и *Lyginia*. Этот вывод вместе с литературными данными (Kircher, 1986; Appel, Bayer, 1998; Bayer, Appel, 1998; Rudall et al., 2005; Sokoloff et al., 2015), позволяет рассматривать колосок как базовый тип цветорасположения во всех семействах, близкородственных злакам (т.е. клады граминиид и рестиид). В женских соцветиях *Anarthria*, *Hopkinsia* и *Lyginia* терминальный цветок отсутствует, как и у *Restionaceae* s.str., что было показано на примере *Apodasmia similis* (Kircher, 1986).

Все исследованные виды *Anarthrioideae* имеют полителические синфлоресценции, но характер расположения цветков у *A. prolifera* заслуживает особого внимания. В отличие от других исследованных видов, у *A. prolifera* довольно сложно установить границу между репродуктивной и вегетативной сферами. У нас не было возможности провести долгосрочные наблюдения за развитием надземной побеговой системы *A. prolifera*, несущей листья срединной формации, чтобы определить, полностью ли укладывается развитие такой системы побегов в один сезон. Решение этого вопроса имеет большое значение для определения границ синфлоресценции у *A. prolifera*. Если о выделении

синфлоресценции здесь можно спорить, то по крайней мере в физиономическом отношении разветвленная система надземных побегов этого вида не похожа на одно соцветие, что в равной степени относится и к мужскому, и к женскому растению. Независимо от этой проблемы, важно, что, как и у других изученных видов, у *A. prolifera* цветки расположены в колосках.

Нами выявлено, что исследованные растения всех изученных видов двуосные (терминология: Notov, Kusnetzova, 2004), то есть минимальный порядок ветвления в пределах конструкционной единицы, на котором развивается цветок, – это ось второго порядка. P. Kircher (1986) отмечает, что в женской синфлоресценции *Elegia capensis* все гипоподии укороченные, а у *Apodasmia similis* как у мужских, так и у женских растений наряду с укороченными гипоподиями встречаются и удлиненные. Согласно иллюстрациям, которые приводит этот автор, укороченные гипоподии женского растения *A. similis* имеются у нижних семи паракладиев первого порядка и на них же расположенных проксимальных паракладиях второго порядка. Те же закономерности прослеживаются и у мужских синфлоресценций. Подобная картина наблюдается, и у *Anarthrioideae*, при этом эпиподии *A. prolifera* также укорочены, что не встречается у других изученных видов. Необходимо отметить, что междуузлия женских соцветий *Lyginia excelsa* нелегко интерпретировать как укороченные или удлиненные, так как для этого вида в целом характерны относительно короткие междуузлия, длина которых равна или немного превышает ширину. Наличие укороченных гипоподиев паракладиев первого, и проксимальных паракладиев второго, а порой и третьего порядков в мужских и женских соцветиях всех изученных видов *Anarthria* на первый взгляд создают впечатление ди- и трихотомии. Подобные внешние закономерности организации репродуктивной сферы не были выявлены у *Hopkinsia* и *Lyginia*, что может быть симплезиоморфией для клады, объединяющей эти два рода. Однако поляризация этого признака осложнена отсутствием данных о морфологической структуре соцветий у подавляющего большинства *Restionaceae*, которые имеют тычинки с одной текой. Вне зависимости от интерпретации эволюции в области

соцветия, наличие или отсутствие более двух веточек, визуально выходящих из одной точки, может иметь таксономическое значение в систематике рестиид.

Полученные данные о структуре соцветия дополняют и сильно уточняют описания Н.Р. Linder (1992a), К.А. Meney a. J.S. Pate (1999) и В.Г. Briggs a. L.A.S. Johnson (2000), которые не признавали наличие колоска у *Anarthrioideae*. Перечисленные более ранние исследования не содержали подробных схем и диаграмм соцветий, указывающих на характер ветвления. Кластеры цветков, на которые указывают эти авторы, в действительности же являются как раз колосками. Нами впервые показано, что у одного из видов рода *Anarthria* (*A. scabra*) мужские цветки собраны не в колоски, а в зонтики. До этого авторы указывали на единый в целом план строения женских и мужских соцветий (Kircher, 1986). Кроме того, это очень своеобразные зонтики, поскольку цветоножка нижнего цветка конгенитально прирастает к единственному удлиненному междуузлию флоральной единицы. Согласно литературным данным, половой диморфизм на уровне соцветий у *Restionaceae* с одной текой проявляется лишь в числе цветков и стерильных брактеей в колоске (Kircher, 1986; Linder et al., 1998b). Мужские колоски *Anarthrioideae* (у *A. scabra* – зонтики) содержат больше цветков по сравнению с женскими колосками тех же видов, что можно рассматривать как адаптацию к анемофилии, позволяющую таким образом производить больше пыльцевых зерен, что подтверждает мнение Н.Р. Linder et al. (1998b) о связи эволюционных преобразований репродуктивной сферы *Restionaceae* с одной текой с эффективностью опыления ветром. Представители подсемейства *Centrolepidoideae* обычно имеют обоеполые цветки, а когда они однополые, то мужские цветки развиваются на одном растении рядом с женскими. При вторичном переходе к обоеполым цветкам в самом крупном роде *Centrolepis* число тычинок оказалось равным 1, а число плодолистиков может увеличиваться до нескольких десятков. Так как цветок обоеполый и возможно самоопыление, нет необходимости в развитии большого числа тычинок (Sokoloff et al., 2009, 2015). Но стоит заметить, что переход к пыльникам с одной текой не так легко объяснить с адаптивных позиций. Важную роль играет число пыльцевых зерен в теке.

Вероятно, что для увеличения пыльцевой продуктивности необходимо больше мужских цветков, что, в свою очередь, зависит от общего числа мужских колосков.

С одной стороны, наличие зонтика у одного из изученных видов не противоречит идее о структурном единстве характера цветорасположения у представителей всех семейств, родственных злакам, так как зонтик отличается от колоска лишь длиной цветоножек и длиной оси флоральной единицы. С другой стороны, зонтики, насколько нам известно, не отмечены у каких-либо других представителей клады рестиид, и поэтому данный признак заслуживает внимания. Он может быть использован во внутриродовой систематике *Anarthria*. Судя по отсутствию зонтиков у родственных таксонов, удлиненные цветоножки являются в данном случае апоморфным состоянием признака, а это представляет собой относительно необычный пример не редукционного характера постулируемых эволюционных трансформаций цветорасположения у растений (Тимонин, 1993; Кузнецова, Тимонин, 2017). Удлиненные цветоножки, вероятно, способствуют более рыхлому расположению многочисленных цветков в мужской синфлоресценции, что может иметь адаптивное значение при их одновременном цветении. Нами отмечен зигзагообразный характер изгибания цветоножки самого верхнего цветка во многих зонтиках мужского соцветия *A. scabra*. Вероятно, такая особенность связана с механическим давлением на развивающийся последним в зонтике цветок ввиду большого числа цветков в пределах соцветия, которые до момента цветения находятся в ограниченном пространстве, что обусловлено наличием крупных листьев по типу покрывал.

У всех изученных видов фертильные цветки развиваются у основания колоска/зонтика, а стерильные брактей (при их наличии) расположены в дистальной части колоска, однако иная картина наблюдается у изученного нами рода *Eurychorda*. Стерильные брактей *Eurychorda* располагаются в основании колоска, как и у остальных Restionaceae с одной текой (Dahlgren et al., 1985; Linder et al., 1998b; Ronse De Craene et al., 2002). Согласно L.P. Ronse De Craene et al. (2002), редукция цветков может рассматриваться как процесс экономного расходования питательных веществ и инвестирование в один цветок колоска.

Важной общей тенденцией является инвестирование большого объема ресурсов в развитие крупного плода с семенами, имеющими значительный запас питательных веществ. Необходимо учесть, что двудомность рестиевых делает невозможным самоопыление и таким образом уменьшает вероятность успешного опыления, что должно способствовать возникновению растений, образующих небольшое число крупных семян. Вероятно, редукция в колосках Anarthrioideae обусловлена теми же причинами, что и у Restionaceae с одной текой, но реализуется она иным путем. Адаптивное значение выбора одного из двух путей редукции колоска остается для нас неясным. Другим выявленным отличием *Eurychorda* от Anarthrioideae является наличие множества цветков в колосках, в то время как максимальное число фертильных цветков во флоральных единицах Anarthrioideae было равно пяти (у мужских растений *Lyginia imberbis*). Кроме того, основываясь на данных из литературы (Linder et al., 1998b), наличие стерильных бракетей, показанное нами в мужских колосках *Eurychorda*, нечасто встречается у Restionaceae с одной текой.

При рассмотрении вопросов об экономном перераспределении питательных веществ в контексте редукции числа цветков, важно учитывать структуру всего соцветия целиком, так как в некоторых группах покрытосеменных редукция флоральных единиц компенсируется увеличением числа самих флоральных единиц (Кузнецова, 1998). Каковы бы ни были причины уменьшения количества цветков в колоске, они, вероятно, имеют общую природу для всех Restionaceae. Однако важно, что редукция колосков осуществляется по-разному в разных группах Restionaceae. Сложно судить о потенциальной адаптивной значимости сохранения верхнего или нижнего цветка фертильным в колосках. Оба паттерна редукции (и третья, со стерильными цветками, расположенными дистально и проксимально в колосе) известны у злаков, где тот или иной модус редукции цветков в колоске является характеризующим для конкретных групп Poaceae (Kellogg, 2015). Наличие стерильных бракетей в дистальной части колоска может быть одной из очень немногих потенциальных морфологических синапоморфий Anarthrioideae, хотя для выяснения этого вопроса требуется более репрезентативная выборка, включающая множества родов Restionaceae. Кроме

того, вывод об апоморфном или плезиоморфном состоянии проблематичен для этого признака (его следовало бы делать, исходя из распределения состояний признака у внешних групп Restionaceae). Интересно, что оба состояния признака встречаются у разных видов *Gaimardia* Gaudich. (Restionaceae-Centrolepidoideae): стерильная проксимальная брактя присутствует у *G. australis* Gaudich., в то время как у других видов фертильный цветок расположен в пазухе нижней брактей (Sokoloff et al., 2015).

Термин «покрывало» широко используется при описании соцветий многих растений, например Acoraceae, Araceae, Araceae (Dahlgren et al., 1986; Bogner, Mayo, 1998; Mayo et al., 1998) и в том числе Restionaceae (Linder et al., 1998b). У всех видов *Anarthria*, кроме *A. prolifera*, базальные листья на главной оси соцветия значительно отличаются от остальных листьев в пределах генеративной сферы своими крупными размерами, наличием мечевидной пластинки и выраженного киля вдоль средней линии листа. Те же листья отличаются от номофиллов вегетативной сферы наличием в пазухе паракладиев первого порядка, красно-оранжевым цветом, а междуузлие, которое предвдваряет такой лист, всегда удлиненное. Мы считаем, что совокупность упомянутых признаков позволяет нам трактовать подобные листья как покрывала. И хотя проведенный анализ не выявил покрывал у *A. prolifera*, кроющий лист самого нижнего цветка в колоске *A. prolifera*, в отличие от выше расположенных брактей в колоске, крупнее (ее высота несколько превосходит высоту листочков околоцветника пазушного цветка) и имеет мечевидную пластинку. Очевидно, что мечевидные брактей *Anarthria prolifera* не гомологичны покрывалам остальных видов *Anarthria*, так как в пазухах последних развиваются паракладии, а не цветки.

Наличие или отсутствие профиллов на цветоножках боковых цветков (брактеол) является признаком, характеризующим крупные клады однодольных (Remizowa et al., 2013). Существуют противоречивые точки зрения относительно наличия или отсутствия брактеол у Restionaceae. Наличие одной или двух брактеол у представителей Restionaceae было упомянуто R.M.T. Dahlgren et al. (1985). С. Gilg-Benedict (1930) отмечает, что брактеолы присутствуют у *Anarthria* и

*Lepyrodia*, она приводит в своей работе диаграмму женского цветка *Lepyrodia hermaphrodita* R.Br. с двумя равными трансверсальными брактеолами. М.Т. Masters (1878b) приводит диаграмму *Lepyrodia* с двумя тангентально-адаксиальными брактеолами. По мнению Е. Janchen (1938), большинство родов рестиид не обладают брактеолами, за исключением *Anarthria* и *Lepyrodia*. К. Suessenguth (1943), описывая вид *Meeboldina denmarkica* Suess. (= *Leptocarpus denmarkicus* (Suess.) V.G.Briggs, согласно современной системе), отметил, что женские цветки имеют две неравные брактеолы, расположенные трансверсально. Р. Kircher (1986) после изучения серийных поперечных срезов пришел к выводу, что у *Anarthria* и нескольких других родов Restionaceae брактеолы отсутствуют. Таким образом, мы подтверждаем мнение Р. Kircher (1986) об отсутствии брактеол у *Anarthria*. Наши данные также доказывают отсутствие брактеол у *Hopkinsia* и *Lyginia*. По нашему мнению, структуры, которые иногда интерпретируются как брактеолы у *Hopkinsia* (Linder, 1992a; Briggs, Johnson, 2000), *Anarthria* и *Lyginia* (Dahlgren et al., 1985), на самом деле являются брактелями крошечных стерильных цветков, расположенных выше фертильного цветка на оси колоска. Р. Kircher et al. (1983) пришли к выводу, что отсутствие профиллов у боковых цветков характерно для Juncaceae, Cyperaceae, Restionaceae и Poaceae. Более того, вообще у подавляющего большинства Poales цветки не имеют профиллов на цветоножках (Appel, Bayer, 1998; Bayer, Appel, 1998; Rudall et al., 2005; Sajo; Rudall, 2012). Эти обобщения важны для уточнения морфологической интерпретации элементов цветка и колоска злаков. Отсутствие брактеол во всех группах, близкородственным злакам, подтверждает интерпретацию верхней цветковой чешуи как двух сросшихся между собой листочков наружного круга околоцветника (Kellogg, 2015), а не профилла – брактеолы цветка (например, Смирнов, 1953; Clifford, 1961).

#### **Раздел 4.2. Строение и развитие околоцветника**

Брактеля выполняет функцию защиты развивающегося пазушного цветка. Кроме этого, брактеля, а также и ось колоска, на которой она развивается, создают

область ингибирования, в которой задерживается появление новых органов цветка. При отсутствии брактеол градиент ингибирования проходит в медианной плоскости (Remizowa et al., 2013). Существуют разногласия о том, носит ли это ингибирование характер механического воздействия уже образованной брактей или оно имеет место ранее, на стадии разметки положения органов (Ronse De Craene, 2018), но это не влияет принципиально на общий ход наших рассуждений. У однодольных, не имеющих брактеолы, часто можно наблюдать задержку развития органов с абаксиальной стороны цветка (Endress, 1995; Remizowa et al., 2012, 2013). У всех изученных нами видов *Anarthrioideae* медианный абаксиальный листочек наружного круга околоцветника появляется после адаксиальных наружных листочков. В димерном околоцветнике дефинитивного цветка *Eurychorda* наружные листочки занимают трансверсальное положение, однако в ходе развития цветка нами было выявлено, что эти листочки закладываются на адаксиальной стороне флорального апекса, как и в тримерных цветках *Anarthrioideae*. В мужских цветках *Anarthria* внутренний медианный листочек второго цветка на оси колоска возникает значительно позже всех остальных листочков, что, по нашему мнению, обусловлено давлением уже развитого к этому моменту нижнего цветка на адаксиальную сторону только начавшего развиваться следующего на оси цветка. Та же особенность была обнаружена в женских цветках *Lyginia*. У этого рода медианный листочек внутреннего круга околоцветника задерживается в развитии по сравнению с другими листочками околоцветника. В мужских цветках *Lyginia* внутренние абаксиальные листочки нижнего цветка в колоске развиваются медленнее адаксиального внутреннего листочка, что по всей видимости, также обусловлено наличием крупной брактей, оказывающей давление на органы в абаксиальном положении. В многоцветковых колосках *Eurychorda* к моменту заложения внутреннего круга околоцветника цветок примыкает адаксиальной стороной к апексу, на котором уже развивается примерно до девяти цветков. Возможно, верхняя часть оси колоска также оказывает давление на адаксиальную сторону околоцветника, в результате чего самым последним в околоцветнике

закладывается внутренний адаксиальный листочек. Стоит отметить, что изучение развития женских цветков на более поздних стадиях показало очень плотное прилегание медианных стаминодиев к развивающемуся гинецею. С одной стороны, такой плотный контакт можно рассматривать как результат влияния ограниченного пространства в бутоне, так как к этим стадиям внешне околоцветник достигает дефинитивного состояния. Возможно, что и развитие килей на трансверсальных листочках наружного круга обусловлено давлением брактей на развивающийся цветок. Таким образом, есть тенденция к задержке развития органов вследствие влияния брактей, что указывалось ранее для африканских *Restionaceae* (Ronse De Craene et al., 2002). P. Kircher (1986) отмечает, что мужские цветки *Apodasmia similis* обычно имеют только пять листочков околоцветника (нет срединного внешнего листочка околоцветника), поэтому можно предположить подавление развития этого элемента околоцветника. Задержка в заложении и последующем росте срединного абаксиального листочка околоцветника может быть объяснена ингибирующим влиянием брактей, прикрывающей цветок, хотя (как и в других подобных ситуациях) еще предстоит выяснить, является ли это воздействие следствием механического давления уже сформированной брактей или оно проявляется до видимого появления примордия, еще на стадии разметки (Remizowa et al., 2013; Ronse De Craene, 2018). Возможно, что здесь оба фактора играют роль. Задержка в развитии наружных медианных листочков околоцветника известна у ряда однодольных с рацемозными флоральными единицами (Endress, 1995; Remizowa et al., 2012, 2013).

Паттерн расположения листочков околоцветника, выявленный у *Anarthrioideae*, характерен для подавляющего большинства однодольных растений с пазушными цветками, у которых флоральные профиллы отсутствуют (Remizowa et al., 2010, 2013). Околоцветник всех изученных *Anarthrioideae* актиноморфный, состоит из шести листочков. В наружном круге два листочка занимают тангентально-адаксиальное положение, третий – медианное. Во внутреннем круге два листочка расположены тангентально-абаксиально, а третий листочек находится в медианном положении. Внутренние листочки могут отличаться от

наружных по форме, длине и толщине. Листочки *Anarthria* толстые, в наружном круге кондупликатные, V-образные на поперечном срезе, а во внутреннем – плоские, не сложены вдоль. В цветках *Lyginia* все листочки некондупликатные. Н.Р. Linder (1992a) отнес *Lyginia*, как и *Anarthria*, в группу родов с утолщенными листочками околоцветника, однако листочки изученного нами мужского цветка *Lyginia imberbis* утолщены лишь в области средней жилки, большая же часть листочка представлена 1–2 слоями клеток, из-за чего листочки приобретают слегка выраженный киль. Нами было также выявлено варьирование по длине листочков внутреннего круга по сравнению с наружным кругом. В околоцветнике *Anarthria* листочки внутреннего круга немного короче наружных листочков и имеют короткий цилиндрический вырост на верхушке. В женском цветке *Lyginia excelsa* внутренние листочки короче наружных, однако листочки внутреннего круга почти не отличаются от наружных листочков в мужских цветках *Lyginia imberbis*. В женских цветках *Hopkinsia* внутренние листочки короче наружных и полностью скрыты наружными к моменту цветения. В мужских же цветках *Hopkinsia* внутренние листочки длиннее мужских примерно в два раза. У этого рода в большей степени, чем у всех остальных, проявляется половой диморфизм на уровне околоцветника, связанный с длиной листочков. Листочки *Eurychorda* не различаются по длине, остальные наши данные по анатомии и морфологии околоцветника у этого рода подтверждают наблюдения Н.Р. Linder (1992a). В целом, мы согласны с местом *Hopkinsia* в классификации околоцветников Н.Р. Linder (1992a) у австралийских Restionaceae, но стоит внести замечание относительно толщины листочков. В указанной работе автор интерпретирует листочки *Hopkinsia* как тонкие, что соответствует нашим наблюдениям мужского цветка, однако в мезофилле листочков женского цветка число клеточных слоев в несколько раз больше (максимум 10 слоев), чем в мужских цветках (2 слоя).

В ходе исследования было обнаружено, что базальные части наружных и внутренних листочков околоцветника *Anarthria prolifera* срастаются в трубку, однако подобная структура отсутствует у *A. scabra*. Помимо наличия трубки околоцветника у *A. prolifera*, сравнительное изучение цветков не выявило

качественных признаков, важных для различения видов в пределах трех родов подсемейства, однако существуют количественные различия в размерных показателях, которые приведены в Приложении 4. Нами не было обнаружено наличия трубки околоцветника у других изученных представителей Anarthrioideae. В литературных источниках не приводятся сообщения о явлениях сростания в околоцветнике у каких-либо представителей Restionaceae (Linder et al., 1998b; Meney, Pate, 1999). Среди прочих Poales сростания в околоцветнике встречается, например, у некоторых Eriocaulaceae, у которых обнаруживается сростнолистная чашечка, а лепестки иногда сростаются с тычинками (Stützel, 1998; Sokoloff et al., 2020). Этот признак можно использовать как таксономически важный в пределах Anarthrioideae. Судя по литературным данным о морфологии околоцветника Restionaceae (Linder et al., 1998b; Meney, Pate, 1999), наличие трубки является апоморфным состоянием признака. Мы интерпретируем наличие трубки следующим образом. Пространственное расположение рылец и пыльников в момент цветения имеет большое значение для эффективности опыления анемофильных растений (Friedman, Barrett, 2009). В момент цветения околоцветник *Hopkinsia* и *Lyginia* не раскрывается, при этом *Lyginia* имеет три длинных рыльца и колонку с пыльниками, выступающие за пределы околоцветника. Уменьшенное число рылец у *Hopkinsia* компенсируется ветвящимися волосками на одном стилодии, развивающихся по всей воспринимающей поверхности. У двух других родов рылец три, а их поверхность покрыта неразветвленными (хотя и лопастными) волосками. Свободные тычинки *Hopkinsia* имеют толстые тычиночные нити, которые позволяют пыльникам выступать за пределы нераскрывающегося околоцветника. У *A. prolifera* рыльце не превышает длины листочков околоцветника, а тычиночные нити в мужских цветках тонкие и сравнительно длинные, в связи с чем к моменту цветения пыльники вывешиваются за пределы раскрывающегося цветка. Раскрытие околоцветника является необходимым условием осуществления опыления у *A. prolifera*, потому что это – единственный способ экспонировать рыльца и пыльники. Возможно, что неравномерный рост трубки околоцветника

способствует раскрытию бутона у *A. prolifera*. Ее вероятная роль в раскрывании околоцветника согласуется с поздним появлением трубки околоцветника в процессе развития и с тем фактом, что она имеет заметные утолщения с внутренней стороны. Трубку околоцветника у этого вида можно интерпретировать как результат позднего конгенитального срастания (поскольку листочки околоцветника закладываются отдельными примордиями) или как результат инвагинации цветоложа (см. Sokoloff et al., 2018). Отсутствие трубки околоцветника у женских цветков *A. scabra*, вероятно, объясняется крупными размерами гинецея и длинными рыльцами, которые к моменту цветения значительно выступают за пределы околоцветника. В мужских цветках этого вида листочки околоцветника слишком тонкие, чтобы надежно закрывать тычинки и препятствовать их экспонированию.

#### **Раздел 4.3. Редукция андроцея и гинецея в однополых цветках *Anarthrioideae***

Нами впервые проведено изучение морфологии андроцея на фиксированном материале и развитие мужских цветков всех трех родов *Anarthrioideae*. У всех изученных нами *Restionaceae* с двумя теками андроцей представлен тремя элементами, расположенными на радиусах внутренних листочков околоцветника, иными словами андроцей представлен элементами внутреннего круга, что согласуется с литературными данными о *Restionaceae* с одной текой (Eichler, 1875; Hieronymus, 1889; Цвелев, 1982; Dahlgren et al., 1985; Kircher, 1986; Linder et al., 1998b). При этом *Anarthria*, *Lyginia* и *Hopkinsia* различается по ряду признаков строения мужской сферы как в женских, так и в мужских цветках. Стаминодии есть у женских цветков *Anarthria* и *Hopkinsia*, но отсутствуют у *Lyginia*. При этом стаминодии *Anarthria* представлены относительно длинными нитями, примерно достигающими верхней границы синасцидиатной зоны. В отличие от *Anarthria*, стаминодии *Hopkinsia* маленькие, в виде булабовидных бугорков при основании плодолистика. В цветках обоих видов стаминодии возникают на флоральном апексе до заложения примордиев плодолистиков, а продольный рост начинается на

стадии дифференциации воспринимающей поверхности рыльца. В отличие от *Anarthria*, продольный рост стаминодиев *Hopkinsia* непродолжительный. *Eurychorda* отличается от Anarthrioideae тем, что стаминодии этого рода в ходе развития формируют пыльники, которые прекращают развиваться после дифференциации на микроспорангии, а к моменту цветения за счет усиленного продольного роста достигают примерно нижней трети асимплекатной зоны гинецея. Согласно литературным данным (Dahlgren et al., 1985; Linder et al., 1998b) в мужских цветках Restionaceae присутствует пистиллодий. L.P. Ronse De Craene et al. (2002) указывают на присутствие трубковидного пистиллодия в цветках *Elegia grandispicata*. Наши данные также указывают на наличие пистиллодия в мужских цветках *Anarthria* и *Eurychorda*. Изучая развитие цветков *Eurychorda*, мы обнаружили, что женские и мужские цветки развиваются принципиально одинаково до стадии дифференциации зачатков пыльников на теки и формирования краев плодолистиков в асимплекатной зоне. С этой стадии в мужских цветках развитие гинецея останавливается, и пистиллодий представлен двумя различимыми сросшимися плодолистиками с незамкнутыми краями, выраженным флоральным центром, зачатками семязпочек и асимплекатной зоной, примерно в два раза превышающей синасцидиатную зону в длину. В мужских цветках *Anarthria* в центре цветка присутствует небольшой недифференцированный бугорок, который мы интерпретируем как рудимент гинецея. Пистиллодий отсутствует в цветках *Lyginia*, при этом стоит отметить, что наличие пистиллодия в центре цветка препятствовало бы срастанию тычиночных нитей в колонку (при условии, если цветоложе не принимает участие в ее формировании), что подтверждает идею Р.К. Endress (1994) о возможности срастания тычинок с образованием колонки лишь в однополых цветках. В мужских цветках *Hopkinsia* также отсутствуют рудименты гинецея. Отсутствие пистиллодия в мужских цветках *Aphelia* (Centrolepidoideae) было отмечено D.D. Sokoloff et al. (2015), но необходимо отметить, что для Centrolepidoideae характерна полная перестройка плана строения цветка (Sokoloff et al., 2009; 2015).

Проведенный анализ наличия рудиментов андроцея в женских цветках и рудиментов гинецея в мужских цветках позволяет проследить ряд закономерностей. В цветках *Eurychorda* стаминодии образованы тычиночной нитью и небольшим пыльником, дифференцированным на два микроспорангия, а в строении пистиллодия прослеживаются два плодолистика с незамкнутыми краями и зачатками семяпочек. Мужские цветки *Anarthria* имеют длинные нитевидные стаминодии и пистиллодий в виде недифференцированного бугорка. Пистиллодий отсутствует в мужских цветках *Hopkinsia*, а стаминодии этого рода короткие и булавовидные. В цветках *Lyginia* отсутствуют и стаминодии, и пистиллодий. Важно отметить, что приведенный ряд редукции андроцея в женских цветках и гинецея в мужских нельзя интерпретировать как однозначно однонаправленный, поскольку существуют, хотя и очень немногочисленные, виды *Restionaceae* с обоеполыми цветками, например *Lepyrodia hermaphrodita* и *L. fortunata* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson (Briggs et al., 2014). Принимая во внимание положение этих видов на филогенетическом дереве, наличие обоеполых цветков среди *Restionaceae* является вторичным явлением. Еще одна группа рестиевых со вторичным возникновением обоеполых цветков – подсемейство *Centrolepidoideae* (Sokoloff et al., 2015).

#### **Раздел 4.4. Структурное разнообразие андроцея *Anarthrioideae***

Наши данные, совместно с литературными (Dahlgren et al., 1985; Kircher, 1986; Linder et al., 1998b; Briggs, Johnson, 2000), подтверждают срастание тычиночных нитей в колонку у мужских цветков *Lyginia*. Проводящая система колонки образована тремя пучками, расположенными на радиусах внутренних листочков, таким же образом устроена васкулатура андроцея у двух родов *Anarthrioideae* со свободными тычиночными нитями. Нами не было обнаружено признаков постгенитального срастания тычиночных нитей у *Lyginia*. Колонку можно интерпретировать как конгенитально сросшиеся тычиночные нити или как вырост цветоложа.

В литературе указываются два возможных варианта положения пыльников рестиевых во время цветения (Linder et al., 1998b). В первом случае околоцветник остается закрытым, а пыльники выносятся за его пределы за счет роста тычиночных нитей, как у *Askidiosperma*, *Elegia*, *Hypolaena* и *Leptocarpus*. Это же явление наблюдается, по нашим данным, в мужских цветках *Lyginia*, *Hopkinsia*. В другом случае пыльники остаются в пределах околоцветника, который раскрывается к цветению. Во время цветения околоцветник *Anarthria* раскрывается, а пыльники вывешиваются за пределы цветка за счет тонких тычиночных нитей, что является новым наблюдением для этой группы.

Согласно литературным данным, для Restionaceae с одной текой в целом характерны дорсификсные пыльники (Kircher, 1986; Menev, Pate, 1999), а пыльники *Anarthria* и *Lyginia* базификсные (Dahlgren et al., 1985; Menev, Pate, 1999). В.G. Briggs а. L.A.S. Johnson (2000) при описании монотипных семейств Hopkinsiaceae и Lyginiaceae отмечают дорсификсный характер прикрепления тычиной нити к связнику. По нашему мнению, понятие «дорсификсный пыльник» стоит применять для тычинок с двумя теками и протяженным связником, то есть этот термин не применим для Restionaceae с одной текой. Мы также считаем, что применение терминов «дорсификсный», «вентрификсный» и «базификсный» к тычинкам с двумя теками у Anarthrioideae не оправдано, ввиду очень короткого связника у этих растений. Нами не выявлено наличие надсвязника у Anarthrioideae, что противоречит мнению Н.Н. Цвелева (1982), указывающего на наличие шипиковидного выроста у надсвязника. Вероятно, Н.Н. Цвелев (1982) ошибочно принял роговидные придатки на верхушках тек за надсвязник. Подобные придатки были выявлены нами у всех трех родов Anarthrioideae.

Полученные нами данные показывают, что пыльники *Eurychorda* интрорзные, что согласуется с литературными данными для остальных Restionaceae с одной текой (Dahlgren et al., 1985; Kircher, 1986). Наши данные также подтверждают мнение Р. Kircher (1986) о наличии экстрорзных пыльников у *Anarthria* и *Lyginia*. R.M.T. Dahlgren et al. (1985) интерпретировали пыльники

Restionaceae с двумя теками как лартрорзные, что противоречит нашим результатам.

Наши данные показывают, что стенка пыльников всех изученных родов Anarthrioideae состоит из четырех слоев, что согласуется с данными по гистологии стенки пыльника Restionaceae с одной текой (Наумова, 1990а). Как и у многих Restionaceae с одной текой дубильные вещества откладываются в протопластах клеток эпидермы пыльников. В большей степени это характерно для *Lyginia*. Для этого рода в большей степени, чем у других изученных нами Restionaceae, характерны обильные отложения дубильных веществ в листочках околоцветника. Наши данные показывают спиральный характерный утолщений эндотеция у всех трех родов Anarthrioideae. Эти данные не согласуются с представлением R.M.T. Dahlgren а. Н.Т. Clifford (1982) о ленточных утолщениях у *Anarthria*, P. Kircher (1986) также сомневается относительно ленточных утолщений эндотеция *Anarthria*, однако этот автор не приводит доказательств своей точки зрения. Средний слой, по всей видимости, у всех изученных Anarthrioideae облитерируется еще на ранних стадиях развития пыльцевых зерен. Тапетум всех изученных родов Restionaceae с двумя теками образован крупными клетками, прямоугольными в поперечном сечении, которые начинают деградировать на поздних стадиях развития пыльцевых зерен. Мы считаем тапетум Anarthrioideae секреторным, что согласуется с данными других авторов для Restionaceae с одной текой (Kircher, 1986; Наумова, 1990а).

Отмеченные признаки гистологии стени пыльника отличают Anarthrioideae от изученного нами представителя Restionaceae с одной текой – *Eurychorda complanata*. В пыльниках этого вида к моменту созревания пыльцевых зерен в стенке слабо выражена эпидерма, в эндотеции отсутствуют утолщения клеточной стенки, средний слой облитерирован. Нами не были обнаружены следы тапетума, что, вероятно, можно объяснить как результата уже прошедшей деградации этой ткани. На позднюю стадию развития стенки пыльника также указывает и разрушение клеток среднего слоя, как и само наличие зрелых пыльцевых зерен. Однако, к этому моменту у подавляющего большинства цветковых в клетках

эндотеция образуются утолщения клеточной стенки. Мы предполагаем, что у *E. complanata* к моменту созревания пыльников фиброзные утолщения не формируются. Это заключение не согласуется с мнением J.C. Manning и H.P. Linder (1990), которые указывали на спиральный характер утолщений у этого вида, при этом эти авторы не приводят иллюстрации для *E. complanata*.

#### Раздел 4.5. Разнообразие структуры гинецея

Нами впервые было проведено изучение развития женских цветков *Anarthrioideae* с применением СЭМ. Тримерный синкарпный гинецей характерен для *Anarthria* и *Lyginia*. У этих родов три плодолистика закладываются на периферии флорального апекса на радиусах наружных листочков. Массивная средняя часть апекса становится тем, что мы называем «флоральным центром» (Igersheim et al., 2001; Remizowa et al., 2010). Этот относительно нейтральный термин позволяет хотя бы отчасти разделить описание процессов развития и выявление гомологий рассматриваемых структур. По мере дальнейшего развития гинецея края растущих плодолистиков сближаются и срастаются над флоральным центром. Морфологическая интерпретация флорального центра тесно связана с проблемой конгенитального срастания (Sattler, 1973, 1977; Sokoloff et al., 2018). Флоральный центр можно рассматривать как 1) конгенитально сросшиеся вентральные части трех плодолистиков, 2) дистальную часть оси цветка (цветоложе) или как 3) комбинацию первых двух случаев. Для простоты описания мы интерпретируем трехгнездную часть гинецея как синасцидиатную зону. Еще до смыкания краев плодолистиков массивный куполообразный флоральный центр заметен выше трехгнездной части гинецея. Семяпочки *Anarthria* и *Lyginia* развиваются вдоль периферии флорального центра на верхней границе вентральной стороны каждого гнезда. Семяпочки прикрепляются рядом с поперечной зоной плодолистиков, но точное определение положения поперечной

зоны усложняется трудностями морфологической интерпретации флорального центра.

Мы считаем, что гинецей *Hopkinsia* образован одним плодолистиком в связи с отсутствием каких-либо структурных следов других плодолистиков. На ранних стадиях развития гинецей в этом роде состоит из крупной подковообразной дорсальной части и меньшей более-менее куполообразной вентральной части. На первый взгляд вентральная часть напоминает зачаток семязпочки у цветковых с поздним смыканием краев плодолистиков. В таких случаях семязпочки оказываются непосредственно видимыми (Endress, 2015). Однако, вентральная часть гинецея *Hopkinsia* должна быть интерпретирована как флоральный центр, а не как семязпочка. Сравнение ранних стадий развития гинецея во всех трех родах показывает явную гомологию между вентральным выростом *Hopkinsia* и куполообразным флоральным центром у *Anarthria* и *Lyginia*.

Наши данные говорят о возникновении гинецея *Hopkinsia* в результате уменьшения меризма, то есть полной потери двух плодолистиков плодолистиков (Fomichev et al., 2019). Нами не обнаружены какие-либо промежуточных стадии, включая наличие стерильных плодолистиков – характерного признака псевдомономерных гинецеев (Philipson 1985; Соколов, 2015; Соколов и др., 2017). В отличие от гинецея злаков и по крайней мере некоторых Restionaceae (Philipson 1985; Linder, 1992a; Ronse De Craene et al., 2001, 2002) гинецей *Hopkinsia* является мономерным, чем псевдомономерным. На данный момент в литературе нет каких-либо свидетельств наличия мономерных гинецеев среди Restionaceae, кроме работы D.D. Sokoloff et al. (2009). Согласно мнению этих авторов, гинецей *Aphelia* (Centrolepidoideae) является мономерным, а проводящая система плодолистика восходит к двум пучкам – дорсальному и вентральному. Плодолистик *Aphelia* также имеет дорсальную и вентральные части на ранних стадиях развития (Sokoloff et al., 2009, 2015), что делает этот род в таком отношении схожим с *Hopkinsia*.

Согласно нашим данным, основание гинецея *Hopkinsia* иннервировано тремя проводящими пучками, как и в случае с *Anarthria*. В этом отношении *Hopkinsia* отличается от *Aphelia*. Васкулатура гинецея *Hopkinsia* (или точнее ход пучков от

цветоложа до вхождения в гинецей) отличается от устройства проводящей системы в типичных мономерных гинецеях. Мы считаем, что васкулатура не обладает существенной значимостью в вопросе выявления псевдомономерии у *Hopkinsia*. На наш взгляд, наличие трех проводящих пучков связано с новым положением единственного плодолистика в центре тримерного цветка. Стоит учитывать, что васкулатура цветка *Aphelia* в целом устроена значительно проще, чем у *Hopkinsia*, что связано выраженной редукцией околоцветника и андроеца у *Aphelia*. В случае обоеполых цветков *Aphelia* имеет один листочек, одну тычинку и один плодолистик (Sokoloff et al., 2015).

В целом, значение характеристик проводящей системы в решении вопросов меризма гинецея не следует переоценивать (Нуралиев, Соколов, 2014; Karpunina et al., 2016). Гинецеи изученных нами видов *Anarthria* и *Lyginia* могут служить примерами лабильности васкулатуры. Оба гинецея структурно схожи – тримерные и синкарпные, но проводящая система гинецея принципиально различаются у *Anarthria* и *Lyginia*. В отличие от *Anarthria*, гинецей *Lyginia* имеет множество пучков, анастомозирующих друг с другом. Мы считаем, что причины наличия большого числа пучков в гинецее *Lyginia* связаны с большим размером женского цветка у представителей этого рода.

Одно из отличий между *A. prolifera* и *A. scabra* заключается в характере васкулатуры цветка. Для обоих видов характерно наличие трех дорсальных пучков в синасцидиатной зоне и трех синвентральных. В области симпликатной зоны у *A. prolifera* синвентральные пучки разделяются на два в тангентальной плоскости. Пара производных пучков от двух синвентральных после их бифуркации затем объединяются с дорсальным пучком, иннервирующим рыльце. Иной характер проводящей системы наблюдается у *A. scabra*. У этого вида синвентральный пучок в верхней части синасцидиатной зоны делится на два в радиальной плоскости. Далее в симпликатной зоне внутренний пучок отделяет в два соседних гнезда завязи пучки, иннервирующие семяпочки, и продолжается выше. В верхней части симпликатной зоны наружный и внутренний пучки, расположенные в области септ, ветвятся и затем слепо оканчиваются. Различия между двумя видами *Anarthria*

появляются также и в количестве пучков, иннервирующих листочки околоцветника. У *A. prolifera* листочки обоих кругов околоцветника снабжаются одним пучком, в то время как у *A. scabra* число пучков в наружных и внутренних листочках отличается. Наружные листочки иннервированы 5 или 7 пучками, внутренние листочки – 1 пучком. Наличие более сложно устроенной васкулатуры у *A. scabra* мы связываем с крупными размерами женского цветка. Несмотря на различия в проводящей системе, в целом строения цветков двух изученных видов *Anarthria* соответствует единому плану организации. Для изучения анатомического строения цветка нами были выбраны виды рода *Anarthria* с самыми выраженными внешними чертами женских цветков. Кроме того, *A. prolifera* занимает важное положение на филогенетическом дереве рода, будучи сестринским видом ко всем остальным представителям рода. С учетом этих фактов, установленное нами значительное сходство между гинецеями двух изученных анатомически видов рода позволяет нам предположить, что подобным же образом устроены и гинецеи других видов *Anarthria*.

Н.Р. Linder (1992a) отмечает наличие трех проводящих пучков в стенке завязи у зрелых цветков *Hopkinsia*, что не согласуется с нашими данными. В апикальной части плода *Hopkinsia* вентральный пучок раздваивается в поперечной плоскости (что совсем не является необычным для вентрального пучка в цветках покрытосеменных). Возможно, эти два пучка – те, которые были интерпретированы Н.Р. Linder (1992a) как дифференцирующиеся пучки зрелого цветка.

Ориентация фертильного плодолистика в цветке *Hopkinsia* более вариабельна, чем у многих других Poales с односемянными плодами. Например, фертильный плодолистик в цветках злаков, насколько можно судить по постоянному медианному положению семяпочки, всегда занимает медианное положение (Hackel, 1889). Однако L.P. Ronse De Craene et al. (2002) отметили варьирующее положение фертильного плодолистика среди африканских Restionaceae. Они постулировали несколько путей постепенного уменьшения первично тримерного гинецея у Restionaceae с одной текой. Стерилизация может

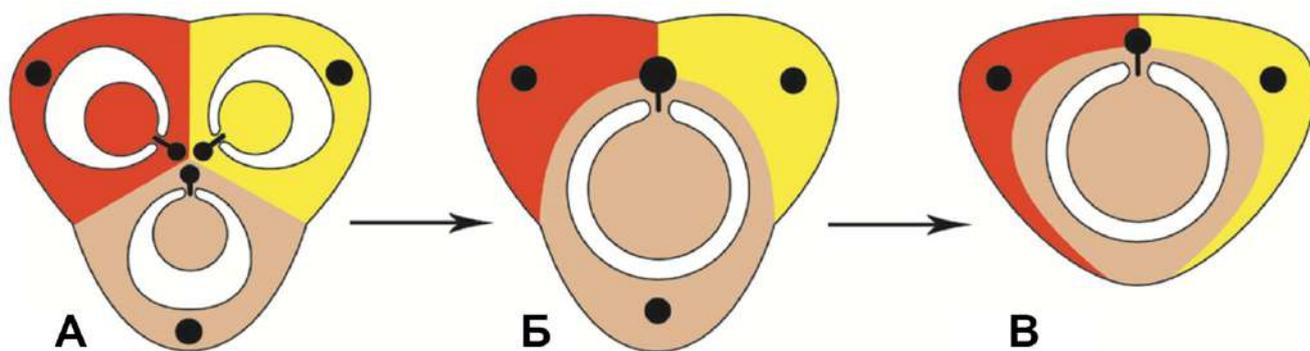
начинаться с (1) абаксиального плодолистика, (2) обоих адаксиальных плодолистиков или (3) абаксиального и одного из адаксиальных плодолистиков (Ronse De Craene et al., 2002). Кроме того, оба или только один из стерильных плодолистиков могут полностью исчезнуть, а в некоторых случаях два стерильных гнезда сливаются. Согласно L.P. Ronse De Craene et al. (2002), фертильный плодолистик может располагаться в цветке либо в абаксиальном, либо в адаксиальном положении. В последнем случае нет предпочтений между левым или правым положением (Ronse De Craene et al., 2001). Такая же тенденция к редукции гинецея была выявлена у австралийских рестиид (Linder, 1992a). Гинецей *Alexgeorgea* имеет единственный фертильный абаксиальный плодолистик, но стилодии и дорсальные проводящие пучки редуцированных плодолистиков все еще присутствуют, что указывает на псевдомономерную природу гинецея. Случай *Alexgeorgea* соответствует теоретически возможному, но не обнаруженному случаю редукции плодолистиков у африканских Restionaceae, что соответствует пути VI в работе L.P. Ronse De Craene et al. (2002). Несмотря на первостепенную роль редукции в эволюции гинецея как у африканских, так и у австралийских рестиид, между этими двумя группами существуют некоторые различия в морфологии женских цветков, например, редукция гинецея у австралийских представителей часто происходит вместе с редукцией околоцветника, чего не происходит у африканских Restionaceae (Linder, 1992a).

P. Kircher (1986) изучил псевдомономерный гинецей новозеландского вида *Apodasmia similis*, обладающего тремя отчетливыми рыльцами. В большинстве случаев фертильный плодолистик этого вида занимает медианное абаксиальное положение. Однако в тех цветках, у которых происходит потеря одного из тангентально-абаксиальных стаминодиев, плодолистик занимает тангентально-адаксиальное положение. Хотя у нас есть лишь ограниченная выборка ранних стадий развития *Hopkinsia*, примечательно сходство в характере ориентации гинецея с *Apodasmia*. Единственный плодолистик *Hopkinsia* занимает абаксиальное положение в цветках с тремя стаминодиями и тангентально-адаксиальное

положение в цветках с отсутствующими тангентально-абаксиальными стаминодиями.

Большинство покрытосеменных растений, опыляемых ветром, имеют односемянные плоды и часто гинецеи с одной семяпочкой. Это также относится к Poales, где все виды Poaceae, Cyperaceae и Typhaceae (но не Juncaceae) обладают гинецеом с одной семяпочкой. Корреляция этого признака с анемофилией хорошо известна, хотя были предложены различные объяснения (Friedman, Barrett, 2009, 2011). Очевидно, что односемянные плоды появлялись несколько раз в ходе эволюции Poales, наряду с приобретением более сложных приспособлений к опылению ветром (Linder, Rudall, 2005). В частности, односемянные плоды и гинецеи с одной семяпочкой Cyperaceae, Poaceae и Typhaceae появились независимо друг от друга, учитывая появление коробочек с более чем одним семенем у ближайших филогенетических родственников злаков и осоковых (Linder, 1998; Linder, Rudall, 2005). Кроме того, в обозначенных семействах, особенно Poaceae, морфологическая интерпретация гинецея на протяжении долгих лет остается предметом дискуссии. На основе данных по индивидуальному развитию (включая особенности его генетической регуляции) цветка злаков легко прийти к выводу о том, что их гинецей представляет собой один асцидиатный плодолистик (например, Каден, 1958а, 1958б, 1959; Sugiyama et al., 2019), но в контексте других данных такую интерпретацию приходится признавать несостоятельной (Sokoloff, Fomichev et al., 2022). Сравнение с родственными группами в современном филогенетическом контексте явно указывают на псевдомономерный характер гинецея злаков: два адаксиальных плодолистика стерильные и представлены двумя боковыми рыльцами, в то время как абаксиальный плодолистик остается фертильным, но не имеет рыльца (Рис. 70–71). Важнейшим аргументом этой точки зрения является строения гинецеев в близкородственных злакам группах, например, у Restionaceae (Philipson, 1985). P. Kircher (1986) предполагает, что предки злаков обладали выраженной трехгнездной синасцидиатной зоной и центрально-угловой плацентацией (Рис. 71А), как у многих современных Restionaceae, например у *Anarthria*.





**Рисунок 71.** Схема происхождения гинецея злаков, согласно гипотезе P. Kircher (1986). На схеме показаны поперечные срезы завязи. А – гипотетический предок злаков с фертильной синасцидиатной зоной и центрально-угловой плацентацией, а каждый плодолистик с одной фертильной семяпочкой. Б – злаки с тремя рыльцами. В – злаки с двумя рыльцами. Красный, желтый, коричневый – части, принадлежащие трем отдельным плодолистикам; черный – проводящий пучок.

Только медианный плодолистик сохраняет асцидиатную зону. Наши данные указывают на то, что в процессе адаптации к анемофилии у Poales гинецеи с одной семяпочкой возникали путем различных структурных преобразований (см. также: Reynders et al., 2012).

#### Раздел 4.6. Морфология семяпочек

Мы впервые изучили структуру семяпочек у *Lyginia* и *Hopkinsia* на фиксированном материале. Некоторые особенности строения семяпочек являются общими для всех Anarthrioideae. Их семяпочки битегмальные, каждый интегумент состоит из двух слоев. Клетки наружной эпидермы наружного интегумента вытянуты в радиальном направлении и имеют крупные ядра. Проксимальная часть нуцеллуса включает в себя постамент, который представляет собой колонну клеток нуцеллуса, простирающихся от халазы до халазального полюса зародышего мешка (Шамров, 2008; Rudall, 1997). Все эти особенности также характерны для Restionaceae s.str. (Hamann, 1962; Наумова, 1990а). Соответственно, их следует рассматривать как симплезиоморфии Anarthrioideae.

Важными и впервые обнаруженными общими признаками *Lyginia* и *Hopkinsia* являются форма семяпочки и положение микропиле. Оба рода имеют семяпочки, длина которых не превышает ширину, и микропиле, ориентированное

к дорсальной стороне плодолистика, что, вероятно, является синапоморфией клады, включающей два рода. У *Anarthria* длина семяпочки значительно превышает ее ширину, а микропиле ориентировано к основанию гинецея (Linder, Rudall, 1993). Ранее изученные Restionaceae s.str. сходны в этом отношении с *Anarthria* (Hamann, 1962; Наумова, 1990a), но, возможно, за исключением *Alexgeorgea*, у которой ориентация микропиле неясна из опубликованных иллюстраций (Rudall, 1997). Хотя форма семяпочки значительно различается, ориентация микропиле к основанию гинецея сохраняется у представителей клады граминид (Flagellariaceae: Rudall, Linder, 1988; Sajo, Rudall, 2012; Joinvilleaceae: Sajo, Rudall, 2012; Ecdeiocoleaceae: Rudall et al., 2005; Poaceae: Батыгина, 1987; Sajo et al., 2007, 2008; 2012). В одногнездном гинецее злаков развивается лишь одна семяпочка. У всех злаков с непротиворечивой интерпретацией структуры колоска семяпочка прикрепляется к дорсальной стороне стенки завязи, то есть стороне, обращенной к оси колоска и верхней цветковой чешуе (Sokoloff, Fomichev et al., 2022). Фуникулус полностью редуцируется (Шамров, 2008; Sokoloff, Fomichev et al., 2022), а место прикрепления продолжается вдоль вертикальной линии по дорсальной стороне пестика (Савченко, Петрова, 1963; Батыгина, 1987). Структура, которая образуется при таком особом характере прикрепления, получила название плацентохалазы (Рис. 70). Степень выраженности плацентохалазы в разных группах злаков разная, в крайних случаях почти весь участок спинной стенки пестика приходится на протяженную плацентохалазу, длина которой в таких случаях соответствует длине семяпочки (Савченко, Петрова, 1963; Батыгина, 1987; Sokoloff, Fomichev et al., 2022). Микропиле ориентировано к основанию завязи.

Васкулатура семяпочки злаков в большинстве случаев восходит к спинной жилке гинецея (которую мы интерпретируем как синвентральный пучок), но у некоторых злаков проводящая система гинецея устроена сложным образом, что, в частности, отражается в иннервации семязачатка (Sokoloff, Fomichev et al., 2022). Так, у *Sorghum* Moench, *Zea* L. крупная семяпочка иннервируется массивом проводящих пучков, расположенных в спинной части завязи (Schuster, 1910; Arber, 1934; Pizzolato, 1991).

Среди злаков с изученными стадиями развития гинецея на ранних этапах происходит формирование дорсального куполообразного или почти плоского выроста, округлого в сечении, и вентрального выступа в форме полумесяца (Aziz, 1972; Kiew, 1973; Sattler, 1973; Батыгина, 1987; Yamaguchi et al., 2004; Bess et al., 2005; Reinheimer et al., 2005; Sajo et al., 2012; Pilatti et al., 2019; Sokoloff, Fomichev et al., 2022). Своими краями вентральный выступ соединяется с дорсальным выростом, который в свою очередь образует семяпочку. Вентральный выступ в конечном итоге замыкается в кольцо в результате роста дорсальной части округлого выроста и основания развивающейся семяпочки (Sokoloff, Fomichev et al., 2022). В ходе развития завязь развивается как трубчатая структура с семяпочкой на дорсальной стороне.

Изгибание семяпочки злаков обусловлено ростом в области, дающей начало плацетохалазе, и происходит во время заложения и развития интегументов (Савченко, Петрова, 1963; Kiew, 1973; Батыгина, 1987). На самых ранних стадиях нуцеллус обращен к верхней вентральной стороне гинецея. В зрелых семяпочках микропиле ориентировано к нижней вентральной части завязи. К моменту созревания плода зародыш располагается в нижней спинной области зерновки, а его корневой полюс (колеориза) обычно обращен к нижней дорсальной стороне зерновки (Батыгина, 1987). Так как колеориза направлена к микропиле, то положение зародыша указывает на продолжающееся изгибание семяпочки после оплодотворения.

Злаки отличается морфологией семяпочек от ближайших родственных семейств. Семяпочки большинства Restionaceae, Flagellariaceae, Joinvilleaceae и Ecdociaceae ортотропные с микропилем, ориентированным к основанию гнезда завязи (Hamann, 1962; Kircher, 1986; Rudall, 1997; Rudall, Linder, 1988; Linder, Rudall, 1993; Rudall et al., 2005; Sajo, Rudall, 2012; Fomichev et al., 2019). В гинецее злаков никогда не развиваются ортотропные семязачатки, хотя микропиле также как в близкородственных группах ориентировано к основанию гинецея (Савченко, Петрова, 1963; Aulbach-Smith, Herr, 1984; Петрова и др., 1985; Батыгина, 1987). Изгибание семяпочек характерно для всех злаков и в некоторых случаях

соответствует форме анатропных семян других цветковых. Кроме того, у злаков всегда присутствует плацентохалаза, которая редко встречается среди прочих покрытосеменных. Сравнение злаков с внешними группами, в том числе – Restionaceae–Anarthrioideae, приводит нас к выводу, что важнейшие эволюционные преобразования в ходе возникновения гинецея злаков связаны с редукцией двух адаксиальных плодолистиков и со смещением времени заложения единственной оставшейся семязачатки абаксиального плодолистика на все более ранние стадии развития (Sokoloff, Fomichev et al., 2022). В результате гетерохронии заложение семязачатки злаков происходит на стадии, когда гнездо завязи все еще, в сущности, отсутствует. Вероятно, в исходном предковом состоянии семязачатка была ортотропной и свисала в гнездо на коротком фуникулусе, как у современных представителей родственных злакам семейств, в том числе – Restionaceae. Сам характер ориентации микропиле, по всей видимости, имеет важное функциональное значение как в биологии злаков, и среди рестиид и прочих грамнид (например, он определяет положение корневого полюса зародыша в семени). Развивающаяся семязачатка злаков не может быть ориентирована к основанию гинецея в связи с задержкой формирования гнезда завязи. В связи с этими особенностями изгибание семязачатки злаков происходит уже с ранних стадий развития, а плацентохалаза является закономерным результатом изгибания семязачатки на фоне синхронного роста самого семязачатка и спинной стороны завязи (Савченко, Петрова, 1963).

#### **Раздел 4.7. Сравнение филогенетических данных по Anarthrioideae, полученных в ходе изучения ядерного и пластидного участков ДНК**

Молекулярно-филогенетическое исследование рода *Anarthria* было проведено на основе последовательностей двух маркеров. Первый набор полученных деревьев получен в ходе работы с пластидным участком *trnL-F*, включающей несколько образцов для каждого вида. Традиционно признаваемый вид *A. gracilis* на полученных нами деревьях разделен на три группы, которые

морфологически заметно отличаются друг от друга. Все остальные виды рода *Anarthria* являются монофолитическими, как и близкородственные роды *Hopkinsia* и *Lyginia*. Каждый вид *Anarthria*, кроме *A. gracilis*, является монофилетическим таксоном с высокими значениями апостериорных вероятностей (BI-анализ) и с высокими, либо умеренными значениями бутстрэп-поддержек (MP-анализ). Значительные различия в последовательности нуклеотидов между разными образцами выявлены у видов *A. laevis*, *A. scabra* и *A. prolifera*. Указанные различия нуждаются в дальнейшем изучении. В отличие от видов *Anarthria*, филогенетические взаимоотношения между традиционно признаваемыми видами *Hopkinsia* и *Lyginia* остаются неразрешенными как по результатам анализа каждого из использованных нами участка по отдельности, так и в случае с объединенным набором данных.

#### **Раздел 4.8. Лигула как важный таксономический признак в роде *Anarthria***

Лигула представляет собой пленчатый вырост на адаксиальной стороне листа на границе между влагалищем листа и пластинкой или, если есть черешок, влагалищем и черешком. Лигула присутствует во многих группах однодольных, таких как порядок Alismatales и группа коммелинид, и особенно характерна для порядков Poales и Zingiberales (Philipson, 1935; Rudall, Buzgo, 2002). У злаков лигула представлена пленчатым выростом или поперечным рядом волосков в месте влагалищно-пластиночного сочленения и имеет важное значение для определения на родовом уровне, а также позволяет даже различать виды в некоторых случаях. В семействе Restionaceae лигула встречается во всех подсемействах, но не у всех их представителей (Cutler, 1969; Linder, Caddick, 2001; Sokoloff et al., 2015; Briggs et al., 2022a). В настоящий момент известно мало данных о встречаемости лигулы среди разных представителей Restionaceae s.str., как и о ее морфологическом разнообразии в этой группе. Получение данных о структурном разнообразии, развитии и эволюции листа Restionaceae (и, очевидно, некоторых других

представителей Poales) может выявить новые таксономически значимые признаки. В литературных источниках есть указание на наличие лигулы у одного вида *Anarthria*, но без уточнения у какого именно (Cutler, 1969; Briggs et al., 2022a). Согласно полученным нами данным, хорошо развитая лигула имеется у трех видов Anarthrioideae: *Anarthria gracilis* sp. 2, *A. gracilis* sp. 3 и *A. polyphylla*. Все три вида образуют кладу на филогенетических деревьях, полученных с использованием ядерного и пластидного маркера. Эти данные предполагают, что развитая лигула возникла один раз в ходе эволюции Anarthrioideae и независимо от аналогичных эволюционных событий среди Restionaceae s.str.

*Anarthria gracilis* sp. 1, характеризующийся мечевидными листьями с крайне короткой, едва видимой лигулой; на полученных деревьях занимает сестринское положение к виду *A. humilis* (с таким же признаком строения лигулы). В более ранних работах филогенетические данные способствовали выделению клады, включающей *A. humilis* и *A. polyphylla* (Briggs et al., 2014). Различия в топологии деревьев могут быть связаны, вероятно, с менее репрезентативной выборкой образцов в работе В.Г. Briggs et al. (2014).

#### **Раздел 4.9. Таксономический состав комплекса *Anarthria gracilis***

Полученные морфологические и молекулярные данные позволяют выделять восемь (а не шесть) видов в роде *Anarthria*. Образцы, описанные как *A. gracilis* (Meneu, Pate, 1999; Briggs et al., 2022b), принадлежат в действительности к трем видам, обозначенными в нашем разделе «Результаты» как sp. 1, sp. 2 и sp. 3. Молекулярно-филогенетические исследования, сфокусированные на проблеме криптических видов, выявили их наличие во многих группах растений (Ito et al., 2019; Sokoloff et al., 2019; Telford et al., 2019; Kramina et al., 2020). Несмотря на внешнюю схожесть выявленных трех видов внутри комплекса *A. gracilis*, тщательный морфологический анализ позволил обнаружить четкие диагностические признаки (Fomichev et al., 2021). Поэтому три вида в действительности не могут рассматриваться как в полной мере криптические.

Примечательно, что к 1839 г. (первый сбор *A. gracilis* sp. 3) все три вида уже были собраны в коллекции.

Анализ типового материала выявил, что название *A. gracilis* R.Br. s.str. должно быть использовано для вида, обозначенного нами выше как *A. gracilis* sp. 2. На основе анализа типового материала мы считаем, что *A. canaliculata* и *A. ischaemoides* являются синонимами *A. gracilis*, в то время как название *A. grandiflora* Nees может быть использовано для одного из выявленных трех видов (*A. gracilis* sp. 3). Этот вид морфологически близок к *A. gracilis* s.str., но отличается толщиной и формой поперечного сечения листовой пластинки. Мы впервые обратили внимание на эти различия в строении листьев только после получения наших первых молекулярно-филогенетических данных и после этого обнаружили, что эти два вида могут быть легко различимы друг от друга в гербарных коллекциях. Описывая *A. canaliculata* и *A. ischaemoides* по сборам J.A. Preiss, C.G. Nees von Esenbeck (1846) отмечал, что первый отличается от *A. gracilis* тем, что растения выше, цветки в два раза длиннее и листья глубокими ложбинками. Высота растений варьирует у вида *A. gracilis* s.str. в принятом нами его понимании, а наличие продольных борозд на листьях не является необычным признаком для этого вида. Что касается разницы в длине цветка, C.G. Nees von Esenbeck (1846) строил свое описание *A. canaliculata* только на мужских растениях. Согласно C.G. Nees von Esenbeck (1846), определительные признаки *A. ischaemoides* – это наличие более жестких и широких стеблей и более крупных женских цветков. Типовой материал действительно имеет стебли указанного типа. Эти растения соответствуют нашей интерпретации *A. gracilis* s.str. Размеры мужских и женских цветков у этого вида различаются. G. Bentham (1878) поместил *A. grandiflora*, *A. canaliculata*, *A. ischaemoides* и *A. humilis* в синонимы *A. gracilis*. Его взгляд на *A. humilis*, вероятно, был вызван тем фактом, что C.G. Nees von Esenbeck (1841) не предоставил его четких признаков. Также G. Bentham, очевидно, не видел оригинальный материал *A. humilis*. Наши данные согласуются с мнением авторов последующих сводок, выделяющих *A. humilis* отдельно от *A. gracilis* (Green, 1981; Rye, 1987; Meneay, Pate, 1999; Briggs et al., 2022a, 2022b).

Вид, обозначенный нами как *A. gracilis* sp. 1, был собран еще в 1826 г. J.S.C. Dumont d'Urville (1790–1842). Материал был исследован E.G. Steudel (1855), который ошибочно отнес его к роду *Juncus* из другого семейства (Juncaceae). Так как в норме для ситниковых характерны обоеполые цветки, было предложено название *Juncus dioicus* Steud. Неудивительно, что E.G. Steudel не сравнивал свой новый вид с *A. gracilis*, который уже был описан к этому времени (Brown, 1810). Наши данные, полученные с использованием сравнительно-морфологического и молекулярно-филогенетического методов, указывают на необходимость выделения этого вида. Особенно важны, по нашему мнению, различия в строении лигулы. В связи этим мы обнародовали новую номенклатурную комбинацию для переноса названия в род *Anarthria* как *Anarthria dioica* (Steud.) C.I.Fomichev (Fomichev et al., 2021).

#### **Раздел 4.10. Возможная межвидовая гибридизации в роде *Anarthria***

*Anarthria humilis* ясно отличается от *A. dioica* своими нитевидными (а не мечевидными) листьями, очень узкими (0,5—1 мм в ширину) стеблями и малоцветковыми соцветиями. Также растения *A. humilis* значительно меньше, чем растения *A. dioica*. Три изученных образца из двух популяций рядом с Маунт Лесюер (*Briggs 7471, 9940B, Fomichev & Macfarlane WA439*) соответствуют всем важным признакам *A. humilis*, но отличаются от последнего более крупными размерами растений. Этим признаком эти образцы напоминают *A. dioica*. *Anarthria humilis*, также как и *A. dioica*, произрастают на этой территории. Было высказано предположение, что *A. gracilis* s.l. может гибридизировать с *A. humilis* (Briggs et al., 2022b). У нас была возможность с помощью молекулярных данных изучить два из этих трех образцов (*Briggs 9940B* и *Fomichev & Macfarlane WA439*). Согласно данным по пластидному маркеру, оба образца однозначно помещаются в одну группу с образцами *A. humilis*. Однако выбранный ядерный маркер оказался недостаточно информативным, чтобы подтвердить или опровергнуть гипотезу о гибридизации между *A. dioica* и *A. humilis*.

Для проверки этой гипотезы необходимо провести исследование, включающее обширную локальную выборку и анализ с помощью более чувствительных методов (например, микросателлитный анализ). Если такая гибридизация присутствует, то, по-видимому, она локализована в узкой области вблизи северо-западной границы ареалов распространения обоих видов. Ареалы *A. dioica* и *A. humilis* также широко пересекаются вдоль южного побережья юго-запада Западной Австралии, но промежуточные экземпляры там неизвестны. Возможное возникновение интрогрессии между *A. dioica* и *A. humilis* не делает проблематичным наш основной вывод о таксономическом делении *A. gracilis* s.l. на три отдельных вида. Общее морфологическое и молекулярное разнообразие материала, традиционно классифицируемого как *A. gracilis* s.l., никоим образом не может быть объяснено возможной интрогрессией с *A. humilis*. Морфологически *A. dioica* нельзя интерпретировать как «промежуточное звено» между *A. humilis* и двумя длинноязыковыми видами *A. gracilis* s.str. и *A. grandiflora*. Так, например, *A. dioica* имеет наиболее выраженную мечевидную форму листовой пластинки во всей группе.

#### **Раздел 4.11. Описания видов из группы *Anarthria gracilis* s.l.**

Изображения типовых образцов, отмеченных «!», были проанализированы автором. Автор также физически изучил все коллекции в LE и PERTH.

*Anarthria gracilis* **R.Br.**, *Prodromus Florae Novae Hollandiae et Insulae Van-Diemen* 1: 249 (1810). Лектотип (выбран В.Г. Бриггс в D.J. Mabberley a. D.T. Moore, *Regnum Vegetabile* 160: 233 (2022): King George III Id Sd. [King Georges Sound], [W.A.], *R. Brown (Bennett 5841)*, BM 000991239!; изолектотипы: BM 000991240!, K 001056262!, MEL 14501

= *Anarthria gracilis* sp. 2, упоминаемый выше в работе.

Синонимы:

*Anarthria canaliculata* Nees in J.G.C. Lehmann, *Plantae Preissianae* 2: 62 (1846).  
Голотип: in subturfosis hieme inundates planitiei prope oppidulum “Albany”

(Plantagenet), 29 Jan. [18]41, *Preiss 1803*, LD 1354037!, изотипы: LE 01076952!, LE 01076945 (только самый левый образец)!

*Anarthria ischaemoides* Nees in J.G.C. Lehmann, *Plantae Preissianae* 2: 62 (1846); *Anarthria gracilis* R.Br. var. *ischaemoides* (Nees) Domin, *Journal of the Linnean Society, Botany* 41: 268 (1912). Оригинальный материал: in solo turfoso inter frutices planitiei prope urbeculam “Albany” (Plantagenet), 5 Oct. [18]40, *Preiss 1815*, LD 1746884!, MEL 14541, P 00748637!, LE 01076946!, LE 01076945 (два растения в нижней правой части листа)!; ad Stirling’s terrace, Plantagenet, W.A., 23 Sept. 1840, *Preiss 1816*, LD 1312106!, LE 01076947! Лектотип (предложен в Fomichev et al., PeerJ 9:e10935: 19, 2021): LD 1746884.

Образцы LE 01076 и LE 01076945 являются гетерогенными и содержат растения, которые мы идентифицируем как *A. gracilis* s.str. и *A. dioica*. LE 01076945 имеет этикетки *Preiss 1815* и *Preiss 1803*, но, вероятно, растения *A. dioica* были добавлены из третьего, не имеющего этикетки сбора. Они смонтированы в средней части верхнего ряда на гербарном листе вдали от обеих этикеток. LE 01076946 также может представлять из себя смесь из разных сборов.

Травянистые растения, двудомные многолетники, образующие плотные дерновины. Корневища укороченные, покрытые остатками отмерших листьев. Листья в базальной части ортотропного побега, линейные, 15–75 см длиной; влагалища 5–10 см длиной, бледно-фиолетовые или коричневые; листовые пластинки сплюснуты с боков, 1–2 мм шириной, гибкие или жесткие, с продольными полосами, с заостренной верхушкой. Листья с лигулой 5–15 мм длиной, 2–3,5 мм шириной, пленчатая, прижата к следующему листу или стеблю, с вложенными краями, по крайней мере в основании лигулы. Цветонос из одного междузлия, исходящий из основания розетки листьев, прямой, овальный в поперечном сечении, 10–80 см длиной, 1–2,5 мм шириной, с продольными полосами. Соцветия 25–85 см высотой, из редуцированных колосков, колосок с 1–2 брактями; колоски сидячие или на короткой ножке; единственный цветок в пазухе нижней брактей. Мужские соцветия 4,5–10 см длиной с 20–40 колосками, женские соцветия 2–8 см длиной с 10–45 колосками. Веточки соцветия короткие,

прямые или реже искривленные, с папиллами. Брактеи треугольной формы, 1,5–2,5 мм длиной, заостренные, широкие, пленчатые. Нижние листья на главной оси соцветия линейно-ланцетные, 6,5–20 см длиной, 3–8 мм шириной, фиолетовые или коричневые, к цветению опадают, листовая пластинка выраженная или короткая, иногда с лигулой. Мужские цветки: листочков 6, узколанцетные, заостренные; наружные листочки 5,5–7 мм длиной, килеватые; внутренние листочки 4,5–7 мм длиной, килеватые; тычиночные нити 1,5–6 мм длиной; пыльники 2–4 мм длиной, вывешиваются за пределы околоцветника к цветению. Пистиллодий отсутствует. Женские цветки: листочков 6; наружные листочки узколанцетные, заостренные, 4–6 мм длиной, килеватые или плоские; внутренние листочки узколанцетные, заостренные, 3–4 мм длиной, плоские; рыльца длиннее, чем листочки околоцветника, закрученные или прямые. Плод сухая коробочка, 3,5–4,5 мм длиной, 1,5–3 мм шириной.

*Anarthria grandiflora* Nees, *Annals and Magazine of Natural History* 6: 50 (1841). Лектотип (предложен в Fomichev et al., PeerJ 9:e10935: 20, 2021): Swan River, W.A., 1839, *Drummond*, CGE05073!; исходный материал, не выбранный в качестве лектотипа: В 100278880! Лектотипификация проведена в связи с наличием двух образцов. Образец CGE, который изначально находился в гербарии J. Lindley, выбран в качестве лектотипа, потому что J. Lindley предоставил образцы C.G. Nees von Esenbeck, и C.G. Nees von Esenbeck (1846) в дальнейшем процитировал материал как “Drummond in Herb. Lindl.”, вероятно, подразумевая, что главным материалом для работы является тот, что сейчас находится в CGE. Образцы как из CGE, так и из В с примечаниями C.G. Nees von Esenbeck. В отличие от некоторых последующих сборов J. Drummond, для которых часто существует неопределенность в отношении мест сбора, нет никаких сомнений в том, что типовой материал *A. grandiflora* был собран в окрестностях Перта. Этот сбор J. Drummond был собран еще до того, как J. Drummond впервые отправился на юг от Перта в конце 1840 г. (Erickson, 1969). Сам же сбор датируется 1839 г. (CGE) и был использован для публикации C.G. Nees von Esenbeck (1841).

= *Anarthria gracilis* sp. 3 упоминаемый в работе.

Травянистые, двудомные многолетники, образующие плотные дерновины. Корневища укороченные, покрытые остатками отмерших листьев. Листья в базальной части ортотропного побега, линейные, 12–36 см длиной; влагалища 3–5 см длиной, зеленые или бледно-фиолетовые; листовая пластинка округлая в поперечном сечении или овальная, жесткие, 0,5–0,6 мм шириной, с выраженными продольными полосами, заостренные. Листья с лигулой 5–12 мм длиной, 2–3,5 мм шириной, пленчатая, прижата к следующему листу или стеблю, с вложенными краями. Цветонос из одного междуузлия, исходящий из основания розетки листьев, прямой, округлый в поперечном сечении, 17–44 см длиной, 0,6–1,2 мм шириной, с выраженными продольными полосами. Соцветия 14–60 см высотой, из редуцированных колосков, колосок с 1–2 брактелями; колоски сидячие или на короткой ножке; единственный цветок в пазухе нижней брактели. Брактели треугольной формы, 1,5–3 мм длиной, заостренные, широкие, пленчатые. Нижние листья на главной оси соцветия линейно-ланцетные, 7–12,5 см длиной, 3–4 мм шириной, коричневые или зеленоватые, к цветению опадают, листовая пластинка выраженная или короткая, с лигулой. Мужские цветки: листочков 6, узколанцетные, пленчатые, заостренные; наружные листочки 4,5–9 мм длиной, килеватые; внутренние листочки 3,5–5,5 мм длиной, плоские; тычиночные нити приблизительно 1,5 мм длиной; пыльники 2,5–3,8 мм длиной, остаются внутри околоцветника к цветению. Пистиллодий присутствует, либо отсутствует. Женские цветки: листочков 6; наружные листочки узколанцетные, заостренные, 3,2–7 мм длиной, килеватые; внутренние листочки овальные, тупые, 2,5–5 мм длиной, плоские; рыльца длиннее, чем листочки околоцветника. Плод сухая коробочка, 3,5 мм длиной, 3 мм шириной.

*Anarthria dioica* (Steud.) C.I. Fomichev, *PeerJ*, 9:e10935: 21 (2021). ≡ *Juncus dioicus* Steud., *Synopsis plantarum glumacearum* 2: 309 (1855).

Тип: Port du Roi Georges, N. Holl., [W.A.], 1826, [d']Urville, ♂, лектотип (предложен Fomichev et al., *PeerJ*, 9:e10935: 21, 2021): P 00748635!; исходный материал, не выбранный в качестве лектотипа: P 00748634!, P 00748636!

= *Anarthria gracilis* sp. 1 упоминаемый работе.

E.G. Steudel снабдил все три образца аннотациями с первоначальным определением, но написал название своего нового вида только на экземпляре, который выбран нами в качестве лектотипа.

Синонимы:

*Anarthria gracilis* R.Br. var. *complanata* Domin, *Journal of the Linnean Society, Botany* 41: 267 (1912). Тип: Sand plains about Warrungup, W.A., 1910, A. Dorrien-Smith, K!

Травянистые, двудомные многолетники, образующие плотные дерновины. Корневища укороченные, покрытые остатками отмерших листьев. Листья в базальной части ортотропного побега, линейные, 13–39 см длиной; влагалища 2–11 см длиной, светло-зеленые или фиолетовые или коричневые; листовые пластинки мечевидные, гибкие или жесткие, 1–1,6 мм шириной, гладкие, заостренные. Лигула очень короткая, в виде узких сближенных краев влагалища (менее 0,1 мм). Цветонос из одного междоузлия, исходящий из основания розетки листьев, прямой, сплюснутый, 9–44 см длиной, 0,7–1,2 мм шириной, гладкий. Соцветия 22–50 см высотой, из редуцированных колосков, колосок с 1–2 брактелями; колоски сидячие или на короткой ножке; единственный цветок в пазухе нижней брактели. Мужские соцветия 2–7,2 см длиной с 8–42 колосками, женские соцветия 2–10,5 см длиной с 7–21 колосками. Веточки соцветия короткие, прямые или реже искривленные, гладкие. Брактеи треугольной формы, 1,3–1,8 мм тупые, широкие, пленчатые. Нижние листья на главной оси соцветия линейно-ланцетные, 5–17 см длиной, 5–8 мм шириной, фиолетовые или светло-зеленые или коричневые, к цветению опадают, листовая пластинка выраженная или короткая, без лигулы. Мужские цветки: листочков 6, узколанцетные, заостренные; наружные листочки 6–8,5 мм длиной, килеватые; внутренние листочки 5–8,5 мм длиной, плоские; тычиночные нити 1,4–2,1 мм длиной; пыльники 2–4,5 мм длиной,

вывешиваются за пределы околоцветника к цветению. Пистиллодий отсутствует. Женские цветки: листочков 6; наружные листочки узколанцетные, заостренные, 2–4,5 мм длиной, килеватые; внутренние листочки овальные, тупые, 2–3 мм длиной, плоские; рыльца длиннее, чем листочки околоцветника. Плод сухая коробочка, 1,8–2,1 мм длиной, 1,7–2,1 мм шириной.

## Раздел 4.12. Уточненный определительный ключ для видов рода *Anarthria*

Ключ подготовлен на основе К.А. Мены и J.S. Pate (1999) и В.Г. Бриггс и др., (2022а) с учетом вывода о самостоятельности трех видов, выделенных внутри комплекса *A. gracilis*.

1. Листья с выраженной лигулой (более 2 мм длиной); поверхность листа с чередующимися продольными папиллозными и непипиллозными полосами.....2  
– Листья с очень короткой лигулой (менее 0,1 мм длиной), едва видимой; поверхность листа гладкая без папиллозных полос.....4
2. Лигула короткая, около 2–2,5 мм; растения небольшие, 5–15 см высотой; побеги с надземными придаточными корнями, закрепляющими растения в субстрате.....*A. polyphylla*  
– Лигула длинная, около 5–15 мм; растения крупные, более 15 см; корни подземные.....3
3. Листовая пластинка уплощенная, эллиптическая в поперечном сечении, с толстыми округлыми гранями, в самой широкой части поперечного сечения 1–2 мм шириной.....*A. gracilis* s.str. (= *A. gracilis* sp. 2)  
– Листовая пластинка нитевидная, округлая в поперечном сечении, обычно 0,5–1 мм шириной.....*A. grandiflora* (= *A. gracilis* sp. 3)
4. Надземная часть побега интенсивно ветвится; колоски располагаются на осях разных порядков, при этом некоторые другие оси продолжают образовывать вегетативные побеги.....*A. prolifera*  
– Листья и главная ось соцветия образуются на подземных побегах, вегетативная сфера явно отделена от соцветия.....5
5. Листья 4,5–8(–10) мм шириной; грани стебля и листа шероховатые.....*A. scabra*  
– Листья менее 6 мм шириной, без шероховатых граней.....6
6. Листовая пластинка нитевидная; растения менее 20 см высотой; соцветие до 2 см длиной.....*A. humilis*

- Листовая пластинка мечевидная; растения 20–80 см высотой; соцветия 2–10 см длиной.....7
- 7. Ось соцветия 0,7–1,2 мм шириной; соцветия несут до 40 цветков; околоцветник мужских цветков 6–8,5 мм длиной, околоцветник женских цветков 2–4,5 мм длиной.....*A. dioica* (*A. gracilis* sp. 1)
- Ось соцветия 3–5 мм шириной; соцветия несут до 200 цветков; околоцветник мужских цветков 3–3,5 мм длиной, околоцветник женских цветков 2,2–2,5 мм длиной.....*A. laevis*

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило ответить на поставленные в рамках данной работы вопросы, получить новые данные по эволюционной морфологии, особенностям развития репродуктивных органов, филогенетике и систематике Restionaceae–Anarthrioideae. При этом полученные результаты позволяют поставить новые вопросы, разработка которых будет представлять большой научный интерес.

Специфика изучения семейства рестиевые состоит в том, что его представители традиционно рассматриваются ботаниками как сложные для определения растения в силу однообразия (по крайней мере, на первый взгляд) их общего облика. Дополнительные трудности вносит нередко присущий этим преимущественно двудомным растениям половой диморфизм (Masters, 1878a). Не случайно первый исследователь, изучивший представителя рода *Lyginia* (Labillardière, 1806), не смог правильно понять соотношение между мужскими и женскими растениями и смешал в описании нового вида материал, который теперь относят не просто к разным видам, а к разным подсемействам рестиевых. Многие базовые вопросы систематики рестиевых долгое время оставались неясными, включая объем типового рода *Restio*, к которому вплоть до середины XX века относили не только африканские, но и австралийские виды (например, Carlquist, 1976). В настоящее время как род *Restio*, так и подсемейство Restionoideae считаются эндемичными для южной Африки (Briggs, Linder, 2009). Объем самого семейства Restionaceae также долгое время оставался, а отчасти и продолжает оставаться предметом дискуссий. Это связано с тем, что важнейшие признаки, составляющие «образ» этого семейства (редукция листовых пластинок и двудомность), как оказались, имели сложный характер эволюции в пределах порядка Poales.

Молекулярно-филогенетические данные дали большую и принципиально важную информацию, которая легла в основу современных представлений об объеме и системе семейства Restionaceae. Трудно переоценить ожидания от

привлечения молекулярных данных в области ревизии системы рестиевых на родовом и видовом уровне, учитывая большое таксономическое разнообразие представителей группы в областях Австралии и ЮАР со средиземноморским климатом, их роль в сложении важнейших растительных сообществ этих территорий и столь значительное габитуальное сходство встречающихся нередко совместно видов. Однако и на этом пути возникли трудности. Оказалось, что самый удобный молекулярный маркер, широко используемый при исследовании филогенетических отношений на уровне видов и родов в большинстве групп растений – внутренний транскрибируемый спейсер рибосомальной ядерной ДНК (nrITS) – не подходит для изучения семейства рестиевые уже в силу технических сложностей с его секвенированием по Сэнгеру. В результате все опубликованные к настоящему времени данные по филогенетическим взаимоотношениям между видами рестиевых основаны только на пластидных маркерах, что без сомнений не способствует взвешенному пониманию эволюции группы. В рамках данной работы нам удалось впервые привлечь для изучения эволюции рестиевых малокопийный ядерный маркер (*at103*). Это первый шаг в данном направлении, но уже он дал важные результаты, так как позволил впервые выдвинуть гипотезу о монофилии группы видов рода *Anarthria*, имеющих листья с хорошо развитым язычком (Fomichev et al., 2021). Наши данные по филогенетике и структуре листа *Anarthria* позволило пересмотреть систему рода и обосновать выделение в его составе не 6, а 8 видов.

Проведенное нами уточнение представлений об объеме видов в роде *Anarthria* представляет интерес в контексте дискуссии о соотношении морфологических и молекулярных данных как источников познания эволюции растений (Антонов, 2006). Три вида, принимаемые нами в рамках группы *A. gracilis*, вполне могли бы подойти под определение криптических, если бы были выявлены исследователем, работавшим только молекулярными методами. Действительно, ни один из установленных нами диагностических признаков не был указан в литературе до начала наших исследований. Ход нашей работы как нельзя лучше показывает важность синтеза молекулярных и морфологических

данных. Мы начали молекулярное изучение группы после того, как неожиданно для себя обнаружили варьирование по четко выраженному качественному признаку – строению лигулы листа (трудно указать причину, по которой такой ярко выраженный признак ранее не привлекал внимание систематиков; вероятно, из-за того, что систему рестиевых было принято строить на основании признаков репродуктивных органов). Наше молекулярное исследование выявило, что образцы, традиционно относимые к *A. gracilis*, распадаются не на две, как можно было бы ожидать на основании различий в строении лигулы, а на три группы. Это заставило нас глубже изучить морфологию представителей двух выявленных групп с одинаковым строением лигулы. В результате оказалось, что признаки строения листовой пластики позволяют четко различать и эти две группы (Fomichev et al., 2021). Следовательно, выявленные нами виды являются не криптическими, а в лучшем случае семикриптическими или, что то же самое, псевдокриптическими (например, Ignatova et al., 2015; Sokoloff et al., 2017; Федосов, 2018; Korshunova et al., 2019). Впрочем, возможно и более широкое понимание криптических видов как не различимых без специальных, преимущественно микроскопических исследований (Bickford et al., 2007). Представляет интерес обсуждение вопроса о принципиальной возможности существования криптических в узком понимании этого термина видов в других группах растений, поскольку всегда может оказаться, что надежные диагностические признаки все еще ожидают своего обнаружения. Важным аспектом различий между выявленными нами видами группы *A. gracilis* оказались особенности их географического распространения. Два наиболее близких между собой вида (*A. grandiflora* и *A. gracilis* s.str.) с одинаковым строением лигулы имеют, по нашим данным, аллопатрическое распространение (Fomichev et al., 2021).

Выявление диагностических признаков позволило нам разобраться с выбором приоритетных названий для установленных нами видов. В XIX веке было описано несколько видов из группы *A. gracilis*, которые рассматривались в качестве синонимов. Описавшие их авторы не указали в своих публикациях каких-либо значимых для нас сегодня признаков. Выявление и изучение типового

материала в исторических коллекциях европейских Гербариев дало возможность соотнести его с установленными нами видами и избежать ненужного описания новых таксонов. В рамках этой части работы была проведена интерпретация исторических коллекций по изучаемой группе, хранящихся в Гербарии Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН (LE), установлен их номенклатурный статус.

Вопрос о соотношении между молекулярными и морфологическими данными в филогенетике имеет большое значение и при рассмотрении групп высокого ранга. Выявление клады, включающей роды *Anarthria*, *Hopkinsia* и *Lyginia*, стало возможным только при использовании молекулярных данных. Для этой группы не удавалось найти каких-либо немоллекулярных синапоморфий, однако морфологическая изученность группы оставалась низкой. Это особенно касалось признаков микроморфологии и особенностей развития репродуктивных органов. Наша работа позволила существенно восполнить эти пробелы в знаниях группы (Fomichev et al., 2019). Рассматривая ее сейчас на принципиально новом уровне знаний, мы по-прежнему не видим каких-либо потенциальных немоллекулярных синапоморфий (Fomichev et al., 2019). Можно ли предположить, что они все-таки существуют и будут обнаружены при еще более глубоких исследованиях? Или перед нами в самом деле «криптическая» в морфологическом отношении клада? Этот вопрос следует рассматривать в более широком контексте тенденций развития филогенетики высших растений. Накапливается все больше примеров групп, объединяемых по морфологическим симплезиоморфиям, которые на молекулярно-филогенетических деревьях оказываются монофилетическими (Bateman et al., 2006). Таковы голосеменные в целом и клада, объединяющая гинкго и саговниковые, «монилофиты» (папоротники в широком понимании), а во многих работах последних лет – мохообразные (например, Ran et al., 2018; One Thousand Plant Transcriptomes Initiative, 2019; Harris et al., 2022). В этот ряд примеров попадает и Restionaceae–Anarthrioideae. Еще одним ярким примером в пределах однодольных может служить “группа банановых” в порядке Zingiberales (Givnish et al., 2018). Связана ли тенденция к выделению этих групп с неполной

конгруэнтностью молекулярных и морфологических данных или с недостаточной репрезентативностью выборки современных форм, доступных для анализа в древних линиях эволюции (Degtjareva et al., 2004)? По нашему мнению, наличие общей тенденции выявления групп, которые можно образно обозначить как «морфологически плезиоморфные клады», заставляет проявлять осторожность в интерпретации молекулярно-филогенетических данных.

Нам впервые удалось установить потенциальную синапоморфию для представителей клады, объединяющей роды *Hopkinsia* и *Lyginia*, связанную со строением семяпочек (Fomichev et al., 2019). Эта находка представляет большой интерес, так как ранее подобные синапоморфии известны не были. Однако следует иметь в виду, что в группах, состоящих из морфологически гетерогенных представителей, при значительном увеличении числа анализируемых признаков почти наверняка должны найтись отдельные признаки, позволяющие «обосновать» группировку любых элементов. Поэтому, как нам кажется, выявленный нами признак строения семяпочек, а именно, характер ориентации микропиле, заслуживает более глубокого функционального анализа. Представляют интерес дальнейшие исследования характера роста пыльцевых трубок и особенностей структурно-функциональной организации плода, которые могут пролить свет на эволюцию семяпочек в пределах Restionaceae–Anarthrioideae. Интересно, что ориентация микропиле по направлению к основанию завязи оказалась крайне стабильным признаком в крупном семействе злаки. Мы выдвинули гипотезу о том, что именно функциональное значение ориентации микропиле на фоне гетерохронных изменений в характере развития гинецея определило появление характерной для злаков структуры – плацентохалазы (Sokoloff, Fomichev et al., 2022).

Изучение базальных представителей семейства рестиевые позволило нам дополнить данные по признакам, важным для понимания эволюции признаков репродуктивных органов в крупной кладе, включающей семейство злаки. В частности, мы установили наличие единого типа флоральных единиц, строго пазушное расположение всех цветков и отсутствие брактеол в пределах

*Restionaceae–Anarthrioideae*. Эти данные подтверждают комплекс аргументов, указывающих на интерпретацию верхней цветковой чешуи злаков как двух сросшихся листочков околоцветника наружного круга.

## ВЫВОДЫ

1. Детали места перехода листового влагалища в пластинку имеют важное таксономическое значение для систематики Restionaceae.
2. *Anarthria gracilis* в его традиционном понимании не является естественным видом и в действительности объединяет три самостоятельных вида.
3. Все представители Anarthrioideae не имеют брактеол, а колосок является базовым типом цветорасположения у Anarthrioideae, как и в остальных линиях эволюции рестиид и граминид.
4. Степень редукции органов противоположного пола неодинакова в цветках различных двудомных представителей Restionaceae; различия между мужскими и женскими цветками могут также проявляться в строении околоцветника.
5. Структурно схожие гинецеи *Anarthria* и *Lyginia* различаются характером васкулатуры. В отличие от *Anarthria*, гинецей *Lyginia* имеет множество пучков, что, вероятно, связано с большим размером женского цветка.
6. Мономерный гинецей *Hopkinsia* возник путем уменьшения меризма исходного синкарпного гинецея.
7. Синапоморфией *Hopkinsia* и *Lyginia* является наличие семяпочек, в которых длина не превышает ширину, и микропиле ориентировано по направлению к дорсальной стороне плодолистика.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Аксенов Е.С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1967. – Т. 11. – С. 125–126.
2. Антонов А.С. Геносистематика растений. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. – 296 с.
3. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
4. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно (Атлас). – Л.: Наука, 1987. – 102 р.
5. Волгин С.А., Тихомиров В.Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1980. – Т. 85, №. 6. – С. 63-74.
6. Гатцук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1974. – Т. 79. – №. 1. – С. 100–113.
7. Егорова Т.В. Семейство осоковые (Cyperaceae) // Жизнь растений / ред. А.Л. Тахтаджян. – Т. 6. – М.: Просвещение, 1982. – С. 292–310.
8. Каден Н.Н. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным сравнительной морфологии // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1958. № 3. С. 113 – 123.
9. Каден Н.Н. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным тератологии // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1958. № 4. С. 111 – 117.
10. Каден Н.Н. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным васкулярной анатомии и онтогении // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1959. № 3. С. 147 – 159.
11. Козо-Полянский Б.М. – Курс систематики высших растений. – Воронеж: Издательство Воронежского университета, 1965. – 405 с.

12. Кузнецова Т.В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журнал общей биологии. – 1998. – Т. 59, №. 1. – С. 74–103.
13. Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов) – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2017. – 183 с.
14. Модилевский Я.С., Окснюк П.Ф., Худяк М.И., Дзюбенко Л.К., Бейлис-Выровая Р.А. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. – Киев: Изд-во АН УССР, 1958.
15. Наумова Т.Н. Семейство Restionaceae // Сравнительная эмбриология цветковых. Однодольные. Butomaceae – Lemnaceae / ред.: Т.Б. Батыгина, М.С. Яковлев. – Л.: Наука, 1990а. – С. 210–212.
16. Наумова Т.Н. Семейство Centrolepidaceae // Сравнительная эмбриология цветковых. Однодольные. Butomaceae – Lemnaceae / ред.: Т.Б. Батыгина, М.С. Яковлев. – Л.: Наука, 1990б. – С. 212–215.
17. Нуралиев М.С., Соколов Д.Д. Васкулярная анатомия цветка как источник информации об эволюции покрытосеменных растений: история изучения и современные представления // Ботанический журнал. – 2014. – Т. 99. – №. 2. – С. 129–158.
18. Озерова Л.В. Морфогенез листа *Senecio articulatus* (Haw.) Sch. Bip. как показатель его таксономического положения // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2008. – Т. 4. – С. 74–80.
19. Петрова Л.Р., Федотова Т.А., Николаевская Т.С. Poaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 1. / ред. А.Л. Тахтаджян. – Л.: Наука, 1985. – С. 192–205.
20. Савченко М.И., Петрова Л.Р. Морфология семян ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития // Ботанический журнал. – 1963. – Т. 48, №. 11. – С. 1623–1638.
21. Смирнов П.А. Морфологические исследования злаков // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1953. – Т. 63, №. 5. – С. 77-82.

22. Соколов Д.Д. Корреляции между типом гинецея и положением завязи в цветках покрытосеменных растений: роль морфогенетических и терминологических запретов // Журнал общей биологии. – 2015. – Т. 76, №. 2. – С. 146–160.
23. Соколов Д.Д., Нуралиев М.С., Оскольский А.А., Ремизова М.В. Эволюция гинецея покрытосеменных растений: мономерия, псевдомономерия и миксомерия // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. – 2017. – Т. 3. – С. 115–127.
24. Тахтаджян А.Л. – Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
25. Тимонин А.К. Почему в эволюционно-морфологических построениях мы склонны замечать преимущественно редукции? // Журнал общей биологии. – 1993. – Т.54, №. 1. – С. 104–107.
26. Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. – Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений: учебник для студ. высш. учеб. заведений: в 2 кн. / под ред. Тимонина А.К. – Кн. 2. – М.: Издательский центр «Академия», 2009. – 352 с.
27. Федосов В.Э. Семейство Orthotrichaceae (Bryophyta) во флоре России: итоги ревизии и биогеографический обзор // Новости систематики низших растений. – 2018. – Т. 52, №. 2. – С. 519–534.
28. Цвелев Н.Н. Семейство рестиевые (Restionaceae) // Жизнь растений / ред. А.Л. Тахтаджян. – Т. 6. – М.: Просвещение, 1982. – С. 334–337.
29. Шамров И.И. Семязачаток цветковых: строение, функции, происхождение. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 350 с.
30. Arber A. The Gramineae. – Cambridge: Cambridge University Press, 1934. – 480 p.
31. APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2009. – Vol. 161. – P. 105–121.

32. APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2016. – Vol. 181. – P. 1–20.
33. Appel O., Bayer C. Flagellariaceae // *The families and genera of flowering plants* / ed. K. Kubitzki. – Vol. 4. – Berlin: Springer, 1998. – P. 208–211.
34. Aulbach-Smith C.A., Herr J.M. Development of the ovule and female gametophyte in *Eustachys petraea* and *E. glauca* (Poaceae) // *American Journal of Botany*. – 1984. – Vol. 71, №. 3. – P. 427–438.
35. Aziz P. Histogenesis of the carpel in *Triticum aestivum* L. // *Botanical Gazette*. – 1972. – Vol. 133, №. 4. – P. 376–386.
36. Backlund A., Bremer K. To be or not to be. Principles of classification and monotypic plant families // *International Association for Plant Taxonomy*. – 1998. – Vol. 47. – P. 391–400.
37. Balslev H. Juncaceae // *The families and genera of flowering plants*. – Vol. 3. / ed. K. Kubitzki. – Berlin: Springer, 1998. – P. 7–11.
38. Bateman R.M., Hilton J., Rudall P.J. Morphological and molecular phylogenetic context of the angiosperms: contrasting the ‘top-down’ and ‘bottom-up’ approaches used to infer the likely characteristics of the first flowers // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. – Vol. 57. – P. 3471–3503.
39. Bayer C., Appel O. Joinvilleaceae // *The families and genera of flowering plants*. – Vol. 4 / ed. K. Kubitzki. – Berlin: Springer, 1998. – P. 249–251.
40. Bell T.L., Pate J.S. Morphotypic differentiation in the south western Australian restiad *Lyginia barbata* R. Br. (Restionaceae) // *Australian Journal of Botany*. – 1993. – Vol. 41. – P. 91–104.
41. Bentham G. *Flora Australiensis*. – Vol. 7. – London: Reeve & Co, 1878. – 806 p.
42. Bess E.C., Doust A.N., Kellogg E.A. A naked grass in the “bristle clade”: a phylogenetic and developmental study of *Panicum* section *Bulbosa* (Paniceae: Poaceae) // *International Journal of Plant Sciences*. – 2005. – Vol. 166, №. 3. – P. 371–381.

43. Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S., Ng P.K., Meier R., Winker K., Ingram K.K., Das I. Cryptic species as a window on diversity and conservation // Trends in Ecology and Evolution. – 2007. – Vol. 22. – P. 148–155.
44. Bogner J., Mayo S.J. Acoraceae // The families and genera of flowering plants. – Vol. 4 / ed. K. Kubitzki. – Berlin: Springer, 1998. – P. 7–11.
45. Bond W.J., Slingsby P. Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape Province and its evolutionary implications // South African Journal of Science. – 1983. – Vol. 79. – P. 231–233.
46. Bouchenak-Khelladi Y, Muasya A.M., Linder H.P. A revised evolutionary history of Poales: Origins and diversification // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2014. – Vol. 165. – P. 4–16.
47. Briggs B.G. Lectotypification of *Schoenodum tenax* (Restionaceae) and a note on the type of *Lyginia imberbis* (Anarthriaceae) // Telopea. – 2005. – Vol. 11, №. 1. – P. 53–57.
48. Briggs B.G. Restionaceae // Flora of Australia / ed. P.G. Kodela. – Canberra: Australian Biological Resources Study, Department of Climate Change, the Environment and Water, 2020. <https://profiles.ala.org.au/opus/foa/profile/Restionaceae> [Date Accessed: 20 August 2022].
49. Briggs B.G. Anarthriaceae // Flora of Australia / ed. P.G. Kodela. – Canberra: Australian Biological Resources Study, Department of Climate Change, the Environment and Water, 2022. <https://profiles.ala.org.au/opus/foa/profile/Anarthriaceae> [Date Accessed: 20 August 2022].
50. Briggs B.G., Connelly C.L. Seeds and indehiscent fruit of Anarthriaceae and Australian Restionaceae: a gallery of micromorphology // Telopea. – 2022. – Vol. 25. – P. 7–32.
51. Briggs B.G., Linder H.P. A new subfamilial and tribal classification of Restionaceae (Poales) // Telopea. – 2009. Vol. 12, №. 3. – P. 333–345.

52. Briggs B.G., Johnson L.A.S., Krauss S.L. The species of *Alexgeorgea*, a Western Australian genus of the Restionaceae // Australian Journal of Botany. – 1990. – Vol. 3. – P. 751–758.
53. Briggs B.G., Johnson L.A.S. Hopkinsiaceae and Lyginiaceae, two new families of Poales in Western Australia, with revisions of *Hopkinsia* and *Lyginia* // Telopea. – 2000. – Vol. 8. – P. 477–502.
54. Briggs B.G., Marchant A.D., Gilmore S., Porter C.L. A molecular phylogeny of the Restionaceae and allies // Systematics and Evolution of Monocots / ed.: K.L. Wilson, D. Morrison. – Melbourne: CSIRO, 2000. – P. 648–657.
55. Briggs B.G., Marchant A.D., Perkins A.J. Phylogeny and features in Restionaceae, Centrolepidaceae and Anarthriaceae (restiid clade of Poales) // Diversity, phylogeny and evolution in the monocotyledons / ed.: O. Seberg, G. Petersen, A.S. Barfod, J.I. Davis. – Aarhus: Aarhus University Press, 2010. – P. 357–388.
56. Briggs B.G., Marchant A.D., Perkins A.J. Phylogeny of the restiid clade (Poales) and implications for the classification of Anarthriaceae, Centrolepidaceae and Australian Restionaceae // Taxon. – 2014. – Vol. 63. – P. 24–46.
57. Briggs B.G., Connelly C.L., Krauss S.L. *Anarthria* // ed. P.G. Kodela. – Canberra: Australian Biological Resources Study, Department of Climate Change, the Environment and Water, 2022a. <https://profiles.ala.org.au/opus/foa/profile/Anarthria> [Date Accessed: 20 August 2022].
58. Briggs B.G., Connelly C.L., Krauss S.L. *Anarthria gracilis* // ed. P.G. Kodela. – Canberra: Australian Biological Resources Study, Department of Climate Change, the Environment and Water, 2022b. <https://profiles.ala.org.au/opus/foa/profile/Anarthria%20gracilis> [Date Accessed: 20 August 2022].
59. Briggs B.G., Connelly C.L., Krauss S.L. *Anarthria polyphylla* // ed. P.G. Kodela. – Canberra: Australian Biological Resources Study, Department of Climate Change, the Environment and Water, 2022c.

- <https://profiles.ala.org.au/opus/foa/profile/Anarthria%20polyphylla> [Date Accessed: 20 August 2022].
60. Briggs B.G., Connelly C.L., Krauss S.L. *Anarthria prolifera* // ed. P.G. Kodela. – Canberra: Australian Biological Resources Study, Department of Climate Change, the Environment and Water, 2022d. <https://profiles.ala.org.au/opus/foa/profile/Anarthria%20prolifera> [Date Accessed: 20 August 2022].
  61. Brown R. Prodrromus florae Novae Hollandiae et Insulae Van-Diemen. – London: J. Johnson, 1810 – 590 p.
  62. Carlquist S. *Alexgeorgea*, a bizarre new genus of Restionaceae from Western Australia // Australian Journal of Botany. – 1976. – Vol. 24. – P. 281–295.
  63. Chanda S. On the pollen morphology of the Centrolepidaceae, Restionaceae and Flagellariaceae, with special reference to taxonomy // Grana Palynologica. – 1966. – Vol. 6. – P. 355–415.
  64. Christenhusz M.J.M., Fay. M.F., Chase M.W. An illustrated encyclopedia of vascular plants. – Chicago: University of Chicago Press, 2017. – 816 p.
  65. Clifford H.T. Floral evolution in the family Gramineae // Evolution. – 1961. – Vol. 15. – P. 455–460.
  66. Cooke D.A. Centrolepidaceae // The families and genera of flowering plants. – Vol. 3 / ed.K. Kubitzki. – Berlin: Springer, 1998. – P. 106–109.
  67. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. – New York: Columbia Univ. Press, 1981. – 1262 p.
  68. Cutler D.F. Anatomy of the monocotyledons, vol. 4, Juncales. – Oxford: Clarendon Press, 1969. – 358 p.
  69. Cutler D.F., Airy Shaw H.K. Anarthriaceae and Ecdeiocolaceae: Two new monocotyledonous families, separated from Restionaceae // Kew Bulletin. – 1965. Vol. 19. – P. 489–499.
  70. Dahlgren R.M.T., Clifford H.T. The monocotyledons. A comparative study. – London: Academic Press, 1982. – 378 p.

71. Dahlgren R.M.T., Clifford H.T., Yeo P.F. The families of the Monocotyledons. – Berlin: Springer, 1985. – 520 p.
72. Daïnou K., Blanc-Jolivet C., Degen B., Kimani P., Ndiade-Bourobou D., Donkpegan A.S.L., Tosso F., Kaymak E., Bourland N., Doucet J.L., Hardy O.J. Revealing hidden species diversity in closely related species using nuclear SNPs, SSRs and DNA sequences – a case study in the tree genus *Milicia* // BMC Evolutionary Biology. – 2016. – Vol. 16, №. 1. – P. 1–15.
73. Davis J.I., Stevenson D.W., Petersen G., Seberg O., Campbell L.M., Freudenstein J.V., Goldman D.H., Hardy C.R., Michelangeli F.A., Simmons M.P., Specht C.D., Vergara-Silva F., Gandolfo M. A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcl* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values // Systematic Botany. – 2004. – Vol. 29. – P. 467–510.
74. Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Sokoloff D.D., Valiejo-Roman C.M. Gene sampling versus taxon sampling: Is *Amborella* (Amborellaceae) a sister group to all other extant angiosperms? // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89. – С. 896–907.
75. Degtjareva G.V., Kljuykov E.V., Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M., Pimenov M.G. 2013. ITS phylogeny of Middle Asian geophilic Umbelliferae-Apioideae genera with comments on their morphology and utility of *psbA-trnH* sequences // Plant Systematics and Evolution. – 2013. – Vol. 299, №. 5. – P. 985–1010.
76. Dorrat-Haakasma E., Linder H.P. Restios of the fynbos. – Cape Town: Struik, 2012. – 216 p.
77. Eichler A.W. Blütendiagramme, T. 1. – Leipzig: W. Engelmann, 1875. – 348 S.
78. Eldenäs P.K., Linder H.P. Congruence and complementarity of morphological and *trnL-trnF* sequence data and the phylogeny of the African Restionaceae // Systematic Botany. – 2000. – Vol. 25, №. 4. – P. 692–707.
79. Endress P.K. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. – Cambridge: Cambridge University Press, 1994. – 511 p.

80. Endress P.K. Major traits of monocot flowers // *Monocotyledons: systematics and evolution* / ed.: P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler, C.J. Humphries. – Kew: Royal Botanic Gardens, 1995. – P. 43–79.
81. Endress P.K. Angiosperm ovules: diversity, development, evolution // *Annals of Botany*. – 2011. – Vol. 107. – P. 1465–1489.
82. Endress P.K. Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2015. – Vol. 178, №. 4. – P. 556–591.
83. Erickson R. *The Drummonds of Hawthornden*. – Perth: Lamb Paterson, 1969. – 187 p.
84. Fitzgerald W.V. Additions to the West Australian flora // *Journal of the West Australian Natural History Society*. – 1904. – Vol. 2, №. 1. – P. 3–36.
85. Fomichev C.I., Briggs B.G., Macfarlane T.D., Sokoloff D.D. Structure and development of female flowers in early-diverging restiids, *Anarthria*, *Lyginia* and *Hopkinsia* (Restionaceae s.l.): further evidence of multiple pathways of gynoecium reduction in wind-pollinated lineages of Poales // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2019. – Vol. 190, №. 2. – P. 117–150.
86. Fomichev C.I., Macfarlane T.D., Valiejo-Roman C.M., Samigullin T.H., Degtjareva G.V., Briggs B.G., Sokoloff D.D. Two centuries from species discovery to diagnostic characters: molecular and morphological evidence for narrower species limits in the widespread SW Australian *Anarthria gracilis* complex (Restionaceae s.l./Anarthriaceae, Poales) // *PeerJ*. – 2021. – Vol. 9. – P. e10935.
87. Friedman J., Barrett S.C.H. Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants // *Annals of Botany*. – 2009. – Vol. 103, №. 9. – P. 1515–1527.
88. Friedman J., Barrett S.C.H. The evolution of ovule number and flower size in wind-pollinated plants // *The American Naturalist*. – 2011. – Vol. 177, №. 2. – P. 246–257.
89. Furness C.A., Rudall P.J. The tapetum and systematics in Monocotyledons // *The Botanical Review*. – 1998. – Vol. 64. – P. 201–239.

90. Gilg E. Beitrage zur vergleichende Anatomie der xerophilen Familie der Restionaceae // Botanische Jahrbücher. – 1891. – Bd. 13. – S. 541–606.
91. Gilg-Benedict C. Restionaceae, Centrolepidaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. / Hrsg.: A. Engler, K. Prantl. – Leipzig: W. Engelmann, 1930.
92. Givnish T.J., Ames M., McNeal J.R., McKain M.R., Roxanne Steele P., dePamphilis C.W., Graham S.W., Chris Pires J., Stevenson D.W., Zomlefer W.B., Briggs B.G., Duvall M.R., Moore M.J., Michael Heaney J., Soltis D.E., Soltis P.S., Thiele K., Leebens-Mack J.H. Assembling the tree of the monocotyledons: plastome sequence phylogeny and evolution of Poales // Missouri Botanical Garden. – 2010. – Vol. 97. – P. 584–616.
93. Givnish T.J., Zuluaga A., Spalink D., Gomez M.S., Lam V.K.Y., Saarela J.M., Sass C., Iles W.J.D., Lima de Sousa D.J., Leebens-Mack J., Pires J.C., Zomlefer W.B., Gandolfo M.A., Davis J.I., Stevenson D.W., dePamphilis C., Specht C.D., Graham S.W., Barrett C.F., Ané C. Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyses, and a functional model for the origin of monocots // American Journal of Botany. – 2018. – Vol. 105, № 11. – P. 1888–1910.
94. Goetghebeur P. Cyperaceae // The families and genera of flowering plants. – Vol. 3 / ed. K. Kubitzki. – Berlin: Springer, 1998. – P. 141–190.
95. Graham S.W., Zgurski J.M., McPherson M.A., Cherniawsky D.M., Saarela J.M., Horne E.F.C., Smith S.Y., Wong W.A., O'Brien H.E., Biron V.L., Chris Pires J., Olmstead R.G., Chase M.W., Rai H.S. Robust inference of monocot deep phylogeny using an expanded multigene plastid data set // Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany. – 2006. – Vol. 22. – P. 3–21.
96. Grass Phylogeny Working Group II. New grass phylogeny resolves deep evolutionary relationships and discovers C4 origins // New Phytologist. – 2012. – Vol. 193. – P. 304–312.
97. Green, J.W. Census of the vascular plants of Western Australia. – Perth: Western Australian Herbarium, 1981.

98. Hackel E. Gramineae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. – T. 2 / Hrsg.: A. Engler, K. Prantl. – Leipzig: W. Engelmann, 1889. – S. 1–97.
99. Hall A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. – 1999. – Vol. 41. – P. 95–98.
100. Hamann U. Beitrag zur Embryologie der Centrolepidaceae mit Bemerkungen über den Bau der Blüten und Blütenstände und die systematische Stellung der Familie // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. – 1962. – Bd. 75. – S. 153–171.
101. Hamann U. Neue Untersuchungen zur Ebrryologie und Systematik der Centrolepidaceae // Botanische Jahrbücher. – 1975. – Bd. 96. – S. 154–191.
102. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. – 2001. – Vol. 4 – P. 1–9.
103. Harborne J.B. Correlations between flavonoid chemistry, anatomy and geography in the Restionaceae // Phytochemistry. – 1979. – Vol. 18. – P. 1323–1327.
104. Harborne J.B., Boardley M., Linder H.P. Variations in flavonoid patterns within the genus *Chondropetalum* (Restionaceae) // Phytochemistry. – 1985. – Vol. 24. – P. 273–278.
105. Hardy C.R., Linder H.P. Phylogeny and historical ecology of *Rhodocoma* (Restionaceae) from the Cape floristic region // Aliso. – 2007. – Vol. 23, №. 1. – P. 213–226.
106. Hardy C.R., Moline P., Linder H.P. A phylogeny for the African Restionaceae and new perspectives on morphology's role in generating complete species phylogenies for large clades // International Journal of Plant Sciences. – 2008. – Vol. 169, №. 3. – 377–390.
107. Harpke D., Meng S., Rutten T., Kerndorff H., Blattner F.R. Phylogeny of *Crocus* (Iridaceae) based on one chloroplast and two nuclear loci: ancient hybridization and chromosome number evolution // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2013. – Vol. 66, №. 3. – P. 617–627.

108. Harris B.J., Clark J.W., Schrempf D., Szöllösi G.J., Donoghue P.C., Hetherington A.M., Williams T.A. Divergent evolutionary trajectories of bryophytes and tracheophytes from a complex common ancestor of land plants // *Nature Ecology and Evolution*. – 2022. – Vol. 6. – P. 1634–1643.
109. Herendeen P.S., Crane P.R. The fossil history of the monocotyledons // *Monocotyledons: Systematics and Evolution* / ed.: P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler, C.J. Hunphries. – Kew: Royal Botanic Gardens, 1995. – P. 1–21.
110. Hieronymus G. Restionaceae // *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. – T. 2. A. 4 / Hrsg.: A. Engler, K. Prantl. – Leipzig: W. Engelmann, 1889. – S. 3–10.
111. Hochbach A., Linder H.P., Röser M. Nuclear genes, matK and the phylogeny of the Poales // *Taxon*. – 2018. – Vol. 67, №. 3. – P. 521–536.
112. Igersheim A., Cichocki O. A simple method for microtome sectioning of prehistoric charcoal specimens embedded in 2-hydroxyethyl methacrylate (HEMA) // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – 1996. – Vol. 92. – P. 389–393.
113. Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2001. – Vol. 136, №. 1. – P. 1–65.
114. Ignatova E.A., Tubanova D.Y., Tumurova O.D., Goryunov D.V., Kuznetsova O.I. When the plant size matters: a new semi-cryptic species of *Dicranum* from Russia // *Arctoa*. – 2015. – Vol. 24, №. 2. – P. 471–488.
115. Ito Y., Tanaka N., Barfod A.S., Bogner J., Li J., Yano O., Gale S.W. Molecular phylogenetic species delimitation in the aquatic genus *Ottelia* (Hydrocharitaceae) reveals cryptic diversity within a widespread species // *Journal of Plant Research*. – 2019. – Vol. 132, №. 3. – P. 335–344.
116. Janchen E. Zur Nomenklatur der Gattungsnamen // *Österreichische Botanische Zeitschrift*. – 1908. – Bd. 58. – S. 466–470.
117. Janchen E. Der morphologische Wert der Gramineen-Vorspelze // *Oesterreichische botanische Zeitschrift*. – 1938. – Bd. 87. – S. 51–61.

118. Janssen E.M., Bremer K. The age of major monocot groups inferred from 800+ *rbcL* sequences // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2004. – Vol. 146. – P. 385–398.
119. Karpunina P.V., Oskolski A.A., Nuraliev M.S., Lowry P.P. 2nd, Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Valiejo-Roman C.M., Sokoloff D.D. Gradual vs. abrupt reduction of carpels in syncarpous gynoecia: A case study from *Polyscias* subg. *Arthrophyllum* (Araliaceae: Apiales) // *American Journal of Botany*. – 2016. – Vol. 103, №. 12. – P. 2028–2057.
120. Katoh K., Misawa K., Kuma K., Miyata T. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform // *Nucleic Acids Research*. – 2002. – Vol. 30, №. 14. – P. 3059–3066.
121. Kellogg E.A. The grasses: a case study in macroevolution // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 2000. – Vol. 31. – P. 217–238.
122. Kellogg E.A. *Poaceae* // *The families and genera of vascular plants*. – Vol. 13. – Berlin: Springer, 2015. – 416 p.
123. Kiew K.Y. Comparative developmental studies of the floret and embryo sac in five species of *Oryzopsis* (Gramineae): PhD thesis. – 1973. – The University of British Columbia, Vancouver.
124. Kircher P. Untersuchungen zur Blüten- and Infloreszenzmorphologie, Embryologie und Systematik der Restionaceen im Vergleich mit Gramineen und verwandten Familien // *Dissertationes Botanicae*. – 1986. – Bd. 94. – S. 1–219.
125. Kircher P., Kukkonen I., Müller-Doblies D. Spikelet-structure of graminoid Monocots // *Acta Botanica Neerlandica*. – 1983. – Vol. 32. – P. 370–371.
126. Korshunova T., Picton B., Furfaro G., Mariottini P., Pontes M., Prkić J., Fletcher K., Malmberg K., Lundin K., Martynov A. Multilevel fine-scale diversity challenges the ‘cryptic species’ concept // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9, №. 1. – P. 6732.
127. Kramina T.E., Samigullin T.H., Meschersky I.G. Two cryptic species of *Lotus* (Fabaceae) from the Iberian Peninsula // *Wulfenia*. – 2020. – Vol. 27. – P. 21–45.

128. Kress W.J., Prince L.M., Williams K.J. The phylogeny and a new classification of the ginger (Zingiberaceae): evidence from molecular data // *American Journal of Botany*. – 2002. – Vol. 89, №. 10. – P. 1682–1696.
129. Krupko S. Embryological and cytological investigations in *Hypodiscus aristatus* Nees (Restionaceae) // *South Africa Journal of Botany*. – 1962. – Vol. 28. – P. 21–44.
130. Kubitzki K. Thurniaceae // *The families and genera of flowering plants*. – Vol. 3 / ed. K. Kubitzki. – Berlin: Springer, 1998. – P. 455–457.
131. Labillardière J.-J.H. *Novae Hollandiae Plantarum Specimen*, vol. 13. – Paris: Typographia Dominae Huzard, 1806. – 242 p.
132. Larridon I., Zuntini A.R., Lévillé-Bourret É., Barrett R.L., Starr J.R., Muasya M., Villaverde T., Bauters K., Brewer G.E., Bruhl J.J., Costa S.M., Elliott T.L., Epitawalage N., Escudero M., Fairlie I., Goetghebeur P., Hipp A.L., Jiménez-Mejías P., Sabino Kikuchi I.A.B., Luceño M., Márquez-Corro J.I., Martín-Bravo S., Maurin O., Pokorny L., Roalson E.H., Semmouri I., Simpson D.A., Thomas W.W., Wilson K.L., Xanthos M., Forest F., Baker W.J. A new classification of Cyperaceae (Poales) supported by phylogenomic data // *Journal of Systematics and Evolution*. – 2021. – Vol. 59, №. 4. – P. 852–895.
133. Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // *Österreichische Botanische Zeitschrift*. – 1950. – Bd. 97. – S. 403-436.
134. Li M., Wunder J., Bissoli G., Scarponi E., Gazzani S., Barbaro E., Saedler H., Varotto C. Development of COS genes as universally amplifiable markers for phylogenetic reconstructions of closely related plant species // *Cladistics*. – 2008. – Vol. 24, №. 5. – P. 727–745.
135. Linder H.P. A phylogenetic classification of the genera of the African Restionaceae // *Bothalia*. – 1984. – Vol. 15. – P. 11–76.
136. Linder H.P. The evolutionary history of the Poales/Restionales – a hypothesis // *Kew Bulletin*. – 1987. – Vol. 42. – P. 297–318.
137. Linder H.P. A review of the southern African Restionaceae // *Contributions from Bolus Herbarium*. – 1991. – Vol. 13. – P. 209–264.

138. Linder H.P. The gynoecia of Australian Restionaceae: Morphology, anatomy and systematic implications // *Australian Systematic Botany*. – 1992a. – Vol. 5. – P. 227–224.
139. Linder H.P. The structure and evolution of the female flower of the African Restionaceae // *Botanical Journal of Linnean Society*. – 1992b. – Vol. 109. – P. 401–425.
140. Linder H.P. Morphology and the evolution of wind pollination // *Reproductive Biology* / ed.: S.J. Owens, P.J. Rudall. – Kew: Royal Botanical Garden, 1998. – P. 123–135
141. Linder H.P. Vicariance, climate change, anatomy and phylogeny of Restionaceae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2000. – Vol. 134. – P. 159–177.
142. Linder H.P., Caddick L.R. Restionaceae seedlings: morphology, anatomy and systematic implications // *Feddes Repertorium*. – 2001. – Vol. 112, №. 1–2. – P. 59–80.
143. Linder H.P., Ferguson I.K. On the pollen morphology and phylogeny of the Restionales and Poales // *Grana*. – 1985. – Vol. 24. – P. 65–76.
144. Linder H.P., Rudall P.J. The Megagametophyte in *Anarthria* (Anarthriaceae, Poales) and its implications for the phylogeny of the Poales // *American Journal of Botany*. – 1993. – Vol. 80. – P. 1455–1464.
145. Linder H.P., Rudall P.J. Evolutionary history of Poales // *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. – 2005. – Vol. 36. – P. 107–124.
146. Linder H.P., Briggs B.G., Johnson L.A.S. Anarthriaceae // *The families and genera of flowering plants*. – Vol. 4 / ed. K. Kubitzki. Berlin: Springer, 1998a. – P. 19–21.
147. Linder H.P., Briggs B.G., Johnson L.A.S. Restionaceae // *The families and genera of flowering plants*. – Vol. 4 / ed. K. Kubitzki. Berlin: Springer, 1998b. – P. 425–445.
148. Linder H.P., Briggs B.G., Johnson L.A.S. Restionaceae: A morphological phylogeny // *Monocots: systematics and evolution* / ed.: K.L. Wilson, D. Morrison. – Melbourne: CSIRO, 2000. – P. 653–660.

149. Manning J.C., Linder H.P. A cladistic analysis of patterns of endotheical thickenings in the Poales/Restionales // *American Journal of Botany*. – 1990. – Vol. 77. – P. 196–210.
150. Masters M.T. Note on the dimorphism of Restiaceae // *Journal of Botany, British and Foreign*. – 1878a. – Vol. 16. – P. 36–37.
151. Masters M.T. Restiaceae // *Monographiae Phanerogamarum*. – Vol. 1 / ed.: A. de Condolle, C. de Condole. – Masson: Paris, 1878b. – P. 218–398.
152. Mayo S.J., Bogner J., Boyce P.C. Araceae // *The families and genera of flowering plants*. – Vol. 4 / ed. K. Kubitzki. – Berlin: Springer, 1998. – P. 26–74.
153. McDowell E.M., Trump B.F. Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy // *Archives of pathology & laboratory medicine*. – 1976. – Vol. 100, №. 8. – P. 405–414.
154. Meney K.A., Pate J.S. Australian rushes: biology, identification and conservation of Restionaceae and allied families. – Nedlands: University of Western Australia Press, 1999. – 486 p.
155. Meney K.A., Pate J.S., Dixon K.W. Comparative morphology, anatomy, phenology and reproductive biology of *Alexgeorgea* spp. (Restionaceae) from south-western Western Australia // *Australian Journal of Botany*. – 1990. – Vol. 38. – P. 523–541.
156. Miller E. Development of the pistillate spikelet and fertilization in *Zea mays* L. // *Journal of Agricultural Research*. – 1919. – Vol. 18. – P. 255–266.
157. Moline P.M., Linder H.P. Molecular phylogeny and generic delimitation in the *Elegia* group (Restionaceae, South Africa) based on a complete taxon sampling and four chloroplast DNA regions // *Systematic Botany*. – 2005. – Vol. 30, №. 4. – P. 759–772.
158. Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie des Angiospermenblattes // *Handbuch der Pflanzenanatomie*. – Bd. 8, T. 2, Lief. 2. / Hrsg.: H.J. Braun, S. Carlquist, P. Ozenda, I. Roth. – Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 1974.

159. Nees von Esenbeck C.G. Characters of new genera and species of New Holland Cyperaceae, Restiaceae, and Juncaceae // *The Annals and Magazine of Natural History, including Zoology, Botany, and Geology.* – 1841. – Vol. 6. – P. 45–51.
160. Nees von Esenbeck C.G. Restiaceae // *Plantae Preissianae sive enumeratio plantarum, quas in Australasia Occidentali et Meridionali-occidentale annis 1838–1841 collegit Ludovicus Preiss /ed. J.G.C. Lehmann.* – Hamburg: Meissner, 1846. – P. 56–69.
161. Notov A.A., Kusnetzova T.V. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae // *Wulfenia.* – 2004. – Vol. 11. – P. 85–130.
162. Nylander J.A.A. MrModeltest v2. Program distributed by the author. – Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, 2004. – Available at <https://github.com/nylander/MrModeltest2>.
163. One Thousand Plant Transcriptomes Initiative. One thousand plant transcriptomes and the phylogenomics of green plants // *Nature.* – 2019. – Vol. 574. – P. 679–685.
164. Ozerova L.V., Timonin A.C. On the evidence of subunifacial and unifacial leaves: ontogenetical studies in leaf-succulent *Senecio* L. species (Asteraceae) // *Wulfenia.* – 2009. – Vol. 16. – P. 61–77.
165. Philipson W.R. The development and morphology of the ligule in grasses // *The New Phytologist.* – 1935. – Vol. 34, №. 4. – P. 310–325.
166. Philipson W.R. Is the grass gynoecium monocarpellary? // *American Journal of Botany.* – 1985. – Vol. 72. – P. 1954–1961.
167. Pilatti V., Muchut S.E., Uberti-Manassero N.G., Vegetti A.C., Reinheimer R. Comparative study of the inflorescence, spikelet and flower development in species of Cynodonteae (Chloridoideae, Poaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society.* – 2019. – Vol. 189, №. 4. – P. 353–377.
168. Pillans N.S. The African genera and species of Restionaceae // *Transactions of the Royal Society of South Africa.* – 1928. – Vol. 16, №. 3–4. – P. 207–434.
169. Pizzolato T.D. Vascular system of the fertile spikelet of *Sorghum* (Gramineae: Panicoideae) // *Canadian Journal of Botany.* – 1991. – Vol. 69, №. 3. – P. 656–670.

170. Pomar F., Merino F., Ros Barceló A. *O*-4-Linked coniferyl and sinapyl aldehydes in lignifying cell walls are the main targets of the Wiesner (phloroglucinol-HCl) reaction // *Protoplasma*. – 2002. – Vol. 220. – P. 17–28.
171. Ran J.H., Shen T.T., Wang M.M., Wang X.Q. Phylogenomics resolves the deep phylogeny of seed plants and indicates partial convergent or homoplastic evolution between Gnetales and angiosperms // *Proceedings of the Royal Society B*. – 2018. – Vol. 285. – P. 20181012.
172. Reinheimer R., Pozner R., Vegetti A.C. Inflorescence, spikelet, and floral development in *Panicum maximum* and *Urochloa plantaginea* (Poaceae) // *American Journal of Botany*. – 2005. – Vol. 92, №. 4. – P. 565–575.
173. Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J. Evolutionary history of the monocot flower // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. – 2010. – Vol. 97, №. 4. – P. 617–645.
174. Remizowa M.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Rudall P.J., Nuraliev M.S., Sokoloff D.D. Flower development and vasculature in *Xyris grandis* (Zyridaceae, Poales); a case study for examining petal diversity in monocot flowers with a double perianth // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2012. – Vol. 170. – P. 93–111.
175. Remizowa M.V., Rudall P.J., Choob V.V., Sokoloff D.D. Racemose inflorescences of monocots: structural and morphological interaction at the flower/inflorescence level // *Annals of Botany*. – 2013. – Vol. 112. – P. 1553–1566.
176. Reynders M., Vrijdaghs A., Larridon I., Huygh W., Leroux O., Muasya A.M., Goetghebeur P. Gynoecial anatomy and development in Cyperoideae (Cyperaceae, Poales): congenital fusion of carpels facilitates evolutionary modifications in pistil structure // *Plant Ecology and Evolution*. – 2012. – Vol. 145, №. 1. – P. 96–125.
177. Rickett H.W., Stafleu F.A. Nomina generica conservanda et rejicienda spermatophytorum // *Taxon*. – 1959. – Vol. 8. – P. 213–243.
178. Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3.2: efficient Bayesian

- phylogenetic inference and model choice across a large model space // *Systematic Biology*. – 2012. – Vol. 61, №. 3. – P. 539–542.
179. Ronse De Craene L.P. Understanding the role of floral development in the evolution of angiosperm flowers: clarifications from a historical and physico-dynamic perspective // *Journal of Plant Research*. – 2018. – Vol. 131. – P. 367–393.
180. Ronse De Craene L.P., Linder H.P., Smets E.F. Floral ontogenetic evidence in support of the *Willdenowia* clade of South African Restionaceae // *Journal of Plant Research*. – 2001. – Vol. 114. – P. 329–342.
181. Ronse De Craene L.P., Linder H.P., Smets E.F. Ontogeny and evolution of the flowers of South African Restionaceae with special emphasis on the gynoecium // *Plant Systematics and Evolution*. – 2002. – Vol. 231. – P. 225–258.
182. Rudall P.J. The nucellus and chalaza in monocotyledons: structure and systematics // *The Botanical Review*. – 1997. – Vol. 63, №. 2. – P. 140–181.
183. Rudall P.J., Buzgo M. Evolutionary history of the monocot leaf // *Developmental Genetics and Plant Evolution* / ed.: C.B.Q. Cronk, R. Bateman, J. Hawkins. – London: Taylor and Francis, 2002. – P. 432–458.
184. Rudall P.J., Linder H.P. Megagametophyte and nucellus in Restionaceae and Flagellariaceae // *American Journal of Botany*. – 1988. – Vol. 75. – P. 1777–1786.
185. Rudall P.J., Stuppy W., Cunniff J., Kellogg E.A., Briggs B.G. Evolution of reproductive structures in grasses (Poaceae) inferred by sister-group comparison with their putative closest living relatives, Ecdeiocoleaceae // *American Journal of Botany*. – 2005. – Vol. 92. – P. 1432–1443.
186. Rye B.L. Restionaceae // *Flora of the Perth region*. – Pt. 2 / ed.: N.G. Marchant, J.R. Wheeler, B.L. Rye, E.M. Bennett, N.S. Lander, T.D. Macfarlane TD. – Perth: Western Australian Herbarium, Department of Agriculture, 1987. – P. 909–910.
187. Sajo M.G., Rudall P.J. Morphological evolution in the graminid clade: comparative floral anatomy of the grass relatives Flagellariaceae and Joinvilleaceae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2012. – Vol. 170, №. 3. – P. 393–404.

188. Sajo M.G., Longhi-Wagner H., Rudall P.J. Floral development and embryology in the early-divergent grass *Pharus* // International Journal of Plant Sciences. – 2007. – Vol. 168, № 2. – P. 181–191.
189. Sajo M.G., Longhi-Wagner H.M., Rudall P.J. Reproductive morphology of the early-divergent grass *Streptochaeta* and its bearing on the homologies of the grass spikelet // Plant Systematics and Evolution. – 2008. – Vol. 275, № 3. – P. 245–255.
190. Sajo M.G., Pabón-Mora N., Jardim J., Stevenson D.W., Rudall P.J. Homologies of the flower and inflorescence in the early-divergent grass *Anomochloa* (Poaceae) // American Journal of Botany. – 2012. – Vol. 99, №. 4. – P. 614–628.
191. Saarela J.M., Burke S.V., Wysocki W.P., Barrett M.D., Clark L.G., Craine J.M., Peterson P.M., Soreng R.J., Vorontsova M.S., Duvall M.R. A 250 plastome phylogeny of the grass family (Poaceae): topological support under different data partitions // PeerJ. – 2018. – Vol. 6. – P. e4299.
192. Sattler R. Organogenesis of flowers. A photographic text-atlas. – Toronto: University of Toronto Press, 1973. – 207 p.
193. Sattler R. Kronröhrenentstehung bei *Solanum dulcamara* L. und “kongenitale Verwachsung” // Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft. – 1977. – Bd. 90. – S. 29–38.
194. Schuster J. Über die Morphologie der Grasblüte // Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung. – 1910. – Bd. 100. – S. 213–266.
195. Sugiyama SH, Yasui Y, Ohmori S, Tanaka W, Hirano HY. Rice flower development revisited: regulation of carpel specification and flower meristem determinacy // Plant and Cell Physiology. – 2019. – Vol. 60. – P. 1284–1295.
196. Sokoloff D.D., Remizova M.V., Linder H.P., Rudall P.J. Morphology and development of the gynoeceum in Centrolepidaceae: The most remarkable range of variation in Poales // American Journal of Botany. – 2009. – Vol. 96. – P. 1925–1940.
197. Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Barrett M.D., Conran J.G., Rudall P.J. Morphological diversity and evolution of Centrolepidaceae (Poales), a species-

- poor clade with diverse body plans and developmental patterns // *American Journal of Botany*. – 2015. – Vol. 102. – P. 1–31.
198. Sokoloff D.D., Marques I., Macfarlane T.D., Remizowa M.V., Pellicer J., Hidalgo O., Rudall P.J., Graham S.W. Cryptic and pseudocryptic species in Hydatellaceae (Nymphaeales) // *Skvortsovia*. 2017. – Vol. 4. – P. 27–28.
199. Sokoloff D.D. Remizowa M.V., Timonin A.C., Oskolski A.A., Nuraliev M.S. Types of organ fusion in angiosperm flowers (with examples from Chloranthaceae, Araliaceae and monocots) // *Biologia Serbica*. – 2018. – Vol. 40, №. 1. – P. 16–46.
200. Sokoloff D.D., Marques I., Macfarlane T.D., Remizowa M.V., Lam V.K.Y., Pellicer J., Hidalgo O., Rudall P.J., Graham S.W. Cryptic species in an ancient flowering-plant lineage (Hydatellaceae, Nymphaeales) revealed by molecular and micromorphological data // *Taxon*. – 2019. – Vol. 68, №. 1. – P. 1–19.
201. Sokoloff D.D., Yadav S.R., Chandore A.N., Remizowa M.V. Stability despite reduction: flower structure, patterns of receptacle elongation and organ fusion in *Eriocaulon* (Eriocaulaceae: Poales) // *Plants*. – 2020. – Vol. 9. – P. 1424.
202. Sokoloff D.D., Fomichev C.I., Rudall P.J., Macfarlane T.D., Remizowa M.V. Evolutionary history of the grass gynoecium // *Journal of Experimental Botany*. – 2022. – Vol. 73, №. 14. – P. 4637–4661.
203. Soreng R.J., Peterson P.M., Zuloaga F.O., Romaschenko K., Clark L.G., Teisher J.K., Lynn J. Gillespie, Barberá P., Welker C.A.D., Kellogg E.A., Li D.-Z., Davidse G. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) III: An update // *Journal of Systematics and Evolution*. – 2022. – Vol. 60, №. 3. – P. 476–521.
204. Steudel E.G. *Nomenclator Botanicus*. – Vol. 1. – Stuttgart; Tübingen: Sumtibus J.G. Cottae, 1821. – 900 p.
205. Steudel E.G. *Synopsis Plantarum Glumacearum*. – Vol. 2. – Stuttgart: J.B. Metzler, 1855. – 348 p.
206. Stützel T. *Eriocaulaceae* // *The families and genera of flowering plants*. – Vol. 4 / ed. K. Kubitzki. – Berlin: Springer, 1998. – P. 197–207.

207. Suessenguth K. Über eine neue Gattung der Restionaceen // *Boissiera*. – 1943. – Bd. 7. – S. 20–26.
208. Swofford D.L. PAUP\*: phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). – Version 4. – Sunderland: Sinauer Associates, 2003.
209. Taberlet P., Gielly L., Pautou G. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA // *Plant Molecular Biology*. – 1991. – Vol. 17, №. 5. – P. 1105–1109.
210. Takawira-Nyenya R., Mucina L., Cardinal-McTeague W.M., Thiele K.R. *Sansivieria* (Asparagaceae, Nolinoideae) is a herbaceous clade within *Dracaena*: inference from non-coding plastid and nuclear DNA sequence data // *Phytotaxa*. – 2018. – Vol. 376, №. 6. – P. 254–276.
211. Telford I.R.H., Pruesapan K., van Welzen P.C., Bruhl J.J. Morphological and molecular data show an enlarged tropical Australian radiation in *Synostemon* (Phyllanthaceae, Phyllanthaeae) previously concealed by heteromorphic species concepts // *Australian Systematic Botany*. – 2019. – Vol. 32, №. 3. – P. 146–176.
212. Tillich H.J. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons) // *Annals of Botany*. – 2007. – Vol. 100. – P. 1413–1429.
213. Trapp A. Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Staubblätter sympetaler Blüten // *Botanische Studien*. – 1956. – Bd. 5. – S. 1–93.
214. Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. – Bd. 1. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1964. – 615 S.
215. Tzvelev N.N. The system of grasses (Poaceae) and their evolution // *The Botanical Review*. – 1989. – Vol. 55, №. 3. – P. 141–204.
216. Van Greuning J.V., van der Schijf H.P. External morphology of the genera *Hypodiscus* Nees and *Willdenowia* Thunb. and key to genera and species based on external morphological properties // *Kirkia*. – 1974. – Vol. 9, №. 2. – P. 331–347.
217. Von Mueller F. *Fragmenta phytographiae Australiae*. – Vol. 8. – Melbourne, 1872. – 1874 p.

218. Wagstaff S.J., Clarkson B.R. Systematics and ecology of the Australasian genus *Empodisma* (Restionaceae) and description of a new species from peatlands in northern New Zealand // *Phytokeys*. – 2012. – Vol. 13. – P. 39–79.
219. Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. – Cambridge: Cambridge University Press, 1989. – 405 p.
220. Wu H., Yang J.-B., Liu J.-X., Li D.-Z., Ma P.-F. Organelle phylogenomics and extensive conflicting phylogenetic signals in the monocot order Poales // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – Vol. 12. – P. 3345.
221. Yamaguchi T., Nagasawa N., Kawasaki S., Matsuoka M., Nagato Y., Hirano H.-Y. The *YABBY* gene *DROOPING LEAF* regulates carpel specification and midrib development in *Oryza sativa* // *The Plant Cell*. – 2004. – Vol. 16, №. 2. – P. 500–509.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

**Приложение 1. Образцы, задействованные в морфолого-анатомических исследованиях листьев.** Используется следующий формат: название таксона, порядковый номер, имя и номер коллектора, акроним гербария и баркод, географическое местоположение сбора. Все образцы собраны в Западной Австралии.

***Anarthria dioica* (Steud.) C.I.Fomichev (=A. gracilis sp. 1)**

- (1), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA408 (MW 0943437), 2 km N from Bakers Junction NR;
- (2), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA654 (MW 0943440, PERTH), Ambergate;
- (3), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA655 (MW 0943442), Ambergate;
- (4), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA659 (MW 0943443), Ambergate;

***Anarthria gracilis* R.Br. (=A. gracilis sp. 2)**

- (1), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA414 (MW 0943445), Gull Rock National Park;
- (2) Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA690 (MW 0943444), SW Hwy;
- (3), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA700 (MW 0943459), Shannon Airstrip;
- (4), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA701 (MW 0943455), Shannon Airstrip;
- (5), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA730 (MW 0943458), South Western Highway and Beardmore Rd;

***Anarthria grandiflora* Nees (=A. gracilis sp. 3)**

- (1), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA642 (MW 0943452), Bibby Rd [SE of Badgingarra];
- (2), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA643 (MW 0943450), Bibby Rd [SE of Badgingarra];
- (3), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA644 (MW 0943449), Bibby Rd [SE of Badgingarra];
- (4), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA647 (MW 0943451), intersection of Brand Highway and Cataby Rd;
- (5), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA648 (MW 0943447), intersection of Brand Highway and Cataby Rd;

***Anarthria humilis* Nees**

- (1), C.I. Fomichev et al. WA589 (MW 0940608, 0940609, 0940610, 0940611), S of Jurien Rd and E of Black Arrow Rd;

***Anarthria humilis* (? × *A. dioica*)**

- (1), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA439 (MW 0943431), Cockleshell Gully Rd;

***Anarthria laevis* R.Br.**

- (1), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA641 (MW 0943436), Bibby Rd [SE of Badgingarra];

***Anarthria polyphylla* Nees**

- (1), Fomichev C.I. et al. WA575 (MW 0940616), Brand Highway at entrance to Waslee Downs, 4 km SSE of Boothendarra;

***Anarthria prolifera* R.Br.**

- (1), Sokoloff D.D. & Macfarlane T.D. WA27 (MW 0940630, 0940632), between Augusta and Albany, near Shannon Airstrip;

(2), *Fomichev C.I. et al. WA358B* (MW 0940620, 0940621, 0940622, 0940623, 0940624), Western Australia, Vasse Highway;

***Anarthria scabra* R.Br.**

(1), *Sokoloff D.D. & Macfarlane T.D. WA25* (MW 0940635, 0940636, 0940637, 0940638), between Augusta and Albany, near Shannon Airstrip;

(2), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA699* (MW), Shannon Airstrip;

***Hopkinsia anoectocolea* (F.Muell.) D.F.Cutler**

(1), *Fomichev C.I. et al. WA580* (MW 0940639), Arrowsmith River at Brand Highway, 10 m S from river, 50 m SW of Drummonds Bridge;

***Lyginia barbata* R.Br.**

(1), *Sokoloff D.D. & Macfarlane T.D. WA26* (MW 0940583), Between Augusta and Albany, South Western Highway and Beardmore Rd intersection.

**Приложение 2. Образцы, задействованные в исследовании морфологии, анатомии и развития репродуктивных структур.** Используется следующий формат: название таксона, порядковый номер, имя и номер коллектора, акроним гербария и баркод, географическое местоположение сбора. Все образцы собраны в Австралии.

***Anarthria dioica* (Steud.) C.I. Fomichev (=A. gracilis sp. 1)**

- (1), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA655 (MW 0943442), Western Australia, Ambergate;  
(2), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA678 (MW), Western Australia, Ambergate;

***Anarthria gracilis* R.Br. (=A. gracilis sp. 2)**

- (1), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA704 (MW 0943462), Western Australia, Shannon Airstrip;  
(2), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA736 (MW 0943464), Western Australia, SW Highway and Beardmore Rd;

***Anarthria grandiflora* Nees (=A. gracilis sp. 3)**

- (1), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA649 (MW 0943453), Western Australia, intersection of Brand Highway and Cataby Rd;  
(2), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA650 (MW 0943446), Western Australia, intersection of Brand Highway and Cataby Rd;

***Anarthria humilis* Nees**

- (1), Fomichev C.I. et al. WA589 (MW 0940608, 0940609, 0940610, 0940611), Western Australia, S of Jurien Rd and E of Black Arrow Rd;  
(2), Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA605 (MW 0940608, 0940609, 0940610, 0940611), Western Australia, Douglas Rd;

***Anarthria laevis* R.Br.**

- (1), Preiss [J.A.L.] 1814 (LE 01076949), [Western Australia] Nova Holland. occid.;  
(2), Drummond J. 343, 370, 866 (LE 01076953), [Western Australia, Perth region, Swan river] Nova Hollandia. Ad fluv. Cygnorum.,  
(3), Preiss [J.A.L.] 1813, 1814, 1817, 1818 [LE 01076959], [Western Australia] Nova Hollandia, prope oppidulum “Albany” (Plantagenet) (1814), inter montes “Melville et Elphinstone” (1817). На этом гербарном листе смонтировано 4 сбора, каждый из которых заслуживает собственного баркода. Точную географическую привязку коллектор дал только для двух из этих сборов;

***Anarthria polyphylla* Nees**

(1), *Fomichev C.I. et al. WA575* (MW 0940616), Western Australia, Brand Highway at entrance to Waslee Downs, 4 km SSE of Boothendara;

***Anarthria prolifera* R.Br.**

(1), *Fomichev C.I. et al. WA308* (MW 0940626), Western Australia, SW Highway and Beardmore Rd;

***Anarthria scabra* R.Br.**

(1), *Sokoloff D.D. & Macfarlane T.D. WA25* (MW 0940635, 0940636, 0940637, 0940638), Western Australia, between Augusta and Albany, near Shannon Airstrip;

(2), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA699* (MW), Western Australia, Shannon Airstrip;

***Eurychorda complanata* (R.Br.) B.G.Briggs & L.A.S.Johnson**

(1), *Briggs B.G. 10166* (NSW 977167), New South Wales, Manly Dam Reserve, track from Manly Dam to Allambie Heights c. 0.5 km N of the waterfall;

***Hopkinsia adscendens* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson**

(1), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA389* (MW), Western Australia, c. 450 m SE of Marra Bridge, Pallinup River;

***Hopkinsia anoetocolea* (F.Muell.) D.F.Cutler**

(1), *Fomichev C.I. et al. WA580* (MW 0940639), Arrowsmith River at Brand Highway, 10 m S from river, 50 m SW of Drummonds Bridge;

***Lyginia imberbis* R.Br.**

(1), *Sokoloff D.D. & Barrett M.D. WA109* (MW 0940592), Western Australia, NE of Jurien Bay, S of Jurien Rd and E of Black Arrow Rd;

***Lyginia excelsa* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson**

(1), *Fomichev C.I. et al. WA571* (MW 0943433, 0943434, 0943435), Western Australia, Brand Highway, N of Cataby, S of Mullering Rd;

(2), *Fomichev C.I. et al. WA572* (MW 0940586, 0940587, 0940588, 0940589), Western Australia, Brand Highway, N of Cataby, S of Mullering Rd.

**Приложение 3. Образцы, задействованные в молекулярных и географических исследованиях.** Используется следующий формат: название таксона, имя и номер коллектора, акроним гербария и баркод, географическое местоположение сбора, номера GenBank для *at103* и *trnL-F* (–, –, когда образец не использовался в молекулярных исследованиях). Номера GenBank полученных нами последовательности выделены курсивом. Все образцы собраны на территории Западной Австралии.

***Anarthria dioica* (Steud.) C.I. Fomichev (= *A. gracilis* sp. 1)**

- (1), *Annels A.R. 1808* (PERTH 03176479), Pt 5059, Granite Road, 1.1 km E of Denmark River, 17 km NNW of Denmark, Map: Denmark 1:50,000, Ref: JO 135 17, –, –;
- (2), *Annels A.R. 3873 ARA* (PERTH 05487064), Plot 5191, 200 m E, near junction of Frankland-Cranbrook Road and Yerriminup Road, –, –;
- (3), *Annels A.R. & Hearn R.W. 4723 ARA* (PERTH 04128893), Little Lindsay, 800 m East of Stan's Road on "sand track", –, –;
- (4), *Annels A.R. & Macfarlane T.D. 5496 ARA* (PERTH 04131029), 18 kms ENE of Rocky Gully on W edge of Reserve 26586, –, –;
- (5), *Ashby A.M. 3675* (PERTH 03311422), Stirling district. Stirling Range, –, –;
- (6), *Beaulehole A.C. ACB 49307* (PERTH 02198118), 23 km W of junction of Esperance-Norseman-Ravensthorpe Roads, ca 30 km NW of Esperance P.O. [Post Office], –, –;
- (7), *Blake S.T. 20861* (PERTH 02059312), Mount Barker, –, –;
- (8), *Briggs B.G. 508* (NSW 84040, PERTH 06326870), Stirling Range S of Chester Pass, 53 miles from (NNE of) Albany, –, –;
- (9), *Briggs B.G. 509* (NSW 84039, PERTH 06326889), Stirling Range S of Chester Pass, 53 miles from (NNE of) Albany, –, –;
- (10), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S. BB 7653* (NSW, PERTH 02059428), 17 km NE of Manypeaks on South Coast Highway, –, –;
- (11), *Briggs B.G. & L. Johnson L.A.S. BB 7654* (NSW, PERTH 02059401), 17 km NE of Manypeaks on South Coast Highway, –, –;
- (12), *Briggs B.G. & L. Johnson L.A.S. BB 7854* (NSW, PERTH 02059681), Bremer Bay, NW side of township, –, –;
- (13), *Burgman M.A. & McNee S. MAB 1646* (PERTH 02059509), 20.5 km due SSE of Mount Burdett, –, –;
- (14), *Byrne G. 4816* (PERTH 08598371), Along Sandalwood Rd about 1.5 km from the Cape Riche camping area, –, *MT775911*;

- (15), *Byrne G. 4960* (PERTH 08774390), 9.6 km along Sandalwood Rd from the Cape Riche Camping Ground, *MT775963, MT775912*;
- (16), *Byrne G. 5531* (PERTH 08808112), Apex Lookout on Sukey Hill, Cranbrook, –, –;
- (17), *Byrne G. 5532* (PERTH 08808120), Apex Lookout on Sukey Hill, Cranbrook, –, –;
- (18), *Casson N. & Annels T. SC 51.14* (PERTH 04741358), 900 m E of Bussell Highway on Tanah Merah Rd and 200 m S, *MT775960, MT775908*;
- (19), *Cooper D. 202* (PERTH 05741815), SW Block, Ambergate Reserve, –, –;
- (20), *Crisp M.D. & Cook L.G. 10000 MDC* (PERTH 08084211), 2.8 km N along Forby S Road from Chester Pass Road, Stirling Range, Eyre district, –, –;
- (21), *Croxford E.J. 6450* (PERTH 04510399), Rest area W of Green Range Club, Hassell Highway, E of Albany, –, –;
- (22), *Croxford E.J. 7721 A* (PERTH 05738113), Attwell Park Reserve, Reddale Rd, 5 km NW of Albany, –, –;
- (23), *Davis R. 10441* (PERTH 06195946), Near junction of Warramurrup and Borden - Bremer Bay Road, –, –;
- (24), *Day C. & Casson N. W 158.17* (PERTH 04740661), Taylor Road, 400 m S of Muir Highway, –, –;
- (25), *Day C. & Casson N. W 158.20* (PERTH 04687515), Taylor Rd, 400 m S of Muir Highway, *MT775959, MT775907*;
- (26), *Drummond J. 344* (LE 0107695, four left hand plants), –, –;
- (27), *Fisher S.A. BNC 1414* (PERTH 08138761), Meelup, Dunsborough, –, –;
- (28), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA408* (MW 0943437), 2 km N from Bakers Junction NR, *MT775964, MT775913*;
- (29), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA654* (MW 0943440, PERTH), Ambergate, *MT775965, MT775914*;
- (30), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA655* (MW 0943442), Ambergate, *MT775966, MT775915*;
- (31), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA659* (MW 0943443), Ambergate, *MT775967, MT775916*;
- (32), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA666* (MW 0943441), Ambergate, –, –;
- (33), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA677* (MW 0943438), Ambergate, –, –;
- (34), *Gardner C.A. 273274275* (PERTH 02182920), Chillinup, –, –;
- (35), *Greuter 23000* (PERTH 03214974), Fitzgerald River NP, E slopes of West Mount Barren, *MT775958, –*;
- (36), *Keighery G.J. 2599* (PERTH 02059460), Base of Toll Peak, Stirling Range, –, –;
- (37), *Keighery G.J. & Gibson N. 2258* (PERTH 05148960), 100 m S Wingebellup Road and Unicup Road intersection, Kululinup [Kulunilup] Nature Reserve, –, –;

- (38), *Keighery G.J. & Keighery B.J.* 937 (PERTH 07708394), Korijekup CP, SE Harvey, *MT775961*, *MT775910*;
- (39), *Kenneally K.F.* 6944 (PERTH 01190172), C. Milton's property, 3 km S of Mount Barker, 355 km S of Perth, –, –;
- (40), *McCallum Webster M.* *WA362* (PERTH 04510372), By Hassell Highway, E of Albany, –, –;
- (41), *McCallum Webster M.* *WA377* (PERTH 04510496), By Wellstead shop, Hassell Highway, E of Albany, –, –;
- (42), *Morrison A. s.n.* (PERTH 02059320), Conical Hill, Stirling Range, –, –;
- (43), *Morrison A. s.n.* (PERTH 02059576), Red Gum Pass, Stirling Range, –, –;
- (44), *Morrison A. s.n.* (PERTH 06241565), Between Tenterden and Solomon's Well, –, –;
- (45), *Newbey K.R.* 4425 (PERTH 03132528), Northern boundary of Bremer Bay townsite, –, –;
- (46), *Phillips M.E.* *WA/62 1090* (PERTH 02059436), 90 km from Moora toward Jurien Bay, –, –;
- (47), *Press L.* 1803 (LE 01076945, 3й, 4й и 6й образец с левой стороны листа), “Albany” (Plantagenet), –, –;
- (48), *Preiss L.* 1815 (LE 01076946, left plant), –, –;
- (49), *Rechinger K.H.* 60320 (PERTH 02065428), Along Chester Pass Road, 70 km NNE Albany, –, –;
- (50), *Rechinger K.H.* 60324 (PERTH 02065398), Along Chester Pass Road, 70 km NNE Albany, –, –;
- (51), *Royce R.D.* 2910 (PERTH 02059614), Chapman Hill, Busselton district, –, –;
- (52), *Royce R.D.* 3566 (PERTH 02059266), 3 miles N of Gibson, Esperance district, –, –;
- (53), *Sandiford E.M.* *EMS 426 A* (PERTH 05708389), Lateritic outcrop NE of Mt Eileen, SE corner of Mt Martin Regional Botanic Park, Albany, –, –;
- (54), *Sandiford E.M.* *EMS 426 B* (PERTH 05708435), Lateritic outcrop NE of Mt Eileen, SE corner of Mt Martin Regional Botanic Park, Albany, –, –;
- (55), *Stevens J.* *TM 101* (PERTH 07408684), 7 km N of Margaret River, 150 Tanah Merah Rd, south western end of property, –, *MT775909*;
- (56), [*d'*] *Urville J.D. s.n.* (P 00748634, 00748635, 00748636), Port du Roi Georges, N. Holl, –, –;
- (57), *Wardell-Johnson G.* 2264 *ARA* (PERTH 04295811), Near summit of granite outcrop, 19 km ESE of Mt Frankland, –, –;
- (58), *Wardell-Johnson G.* 2264 *ARA* (PERTH 04557166), Granite, near summit, 19 km ESE of Mt Frankland, –, –;
- (59), *Wilson P.G.* 4326 (PERTH 02003716), 3 km W of Bremer Bay township, south coast, –, –;
- (60), *Wilson P.G.* 4326a (PERTH 02059606), 3 km W of Bremer Bay township, south coast, –, –;

***Anarthria gracilis* R.Br. (= *A. gracilis* sp. 2)**

- (1), *Andrews C. s.n.* (PERTH 02059533), Torbay Junction [Albany], –, –;

- (2), *C. Andrews s.n.* (PERTH 02059649, 02059711), Torbay Junction, between Albany and Denmark, —, —;
- (3), *Andrews C. s.n.* (PERTH 06241573), Torbay Junction [Torbay Inlet], —, —;
- (4), *Annels A.R. 184* (PERTH 02655330), Walpole Nornalup National Park, off Nut road, —, —;
- (5), *Annels A.R. 593 ARA* (PERTH 02655349, 02655365), Track off Twin Creek Road, 13 km E of Walpole, Plot 1017, Walpole-Nornalup National Park, —, —;
- (6), *Annels A.R. 1413 ARA* (PERTH 04765842), Plot 4229, on Mountain Road, —, —;
- (7), *Beaughole A.C. ACB 12759* (PERTH 02335085), Albany, Gull Rock Road 4.8 km from main Road, —, —;
- (8), *Blake S.T. 20691* (PERTH 02059339), Cannington, —, —;
- (9), *Bright D. & Day C. SC 197.18* (PERTH 04723287), S side of Scott River Road, 1.4 km W of 90 degree bend in road, —, —;
- (10), *Briggs B.G. 9588* (NSW 608395, PERTH 07313039), Muirs Highway c. 96 km WNW of Mount Barker, —, —;
- (11), *Briggs B.G. 9958* (NSW 784576, PERTH 08506531), Woogenellup Rd E of Mt Barker, 0.9 km SW of Duck Rd, *MT775978, MT775926*;
- (12), *Brown R. (Bennett 5841)* (BM 000991239, 000991240, E 00346011, K 001056262, 001056263, MEL 14501), King Georges Sound, —, —;
- (13), *Byrne B.G. 4137* (PERTH 08454507), Lower King Rd between Hooper Rd and Mercer Rd, *MT775976*, —;
- (14), *Cashmore R. 19* (PERTH 02065339), Near Nornalup, —, —;
- (15), *Casson N. & Annels A.R. SC 40.5* (PERTH 04722558), 1.6 km S along Caves Rd from Juniper Rd and 150 m W along track through swamp, *MT775974*, —;
- (16), *Casson N. & Godden C. P 66.2* (PERTH 04735374), 50 m S of Deeside Coast Road and Dog Roads on Deeside Coast Road, —, —;
- (17), *Casson N. & Kershaw K. W 169.14* (PERTH 04699076), 1.2 km W of junction of Chokerup Siding Road and Chokerup Road, Walpole Region, —, —;
- (18), *Churchill D. s.n.* (PERTH 02059630), Boggy Lake [9 km SW of Walpole, 600 m NW of Mount Hopkins and 8 km SE Crystal Springs. R.W. Hearn, —, —;
- (19), *Cranfield R.J. 10371* (PERTH 04439082), 9 km SSW of Mount Johnston, —, —;
- (20), *Cranfield R.J. & Ward B.G. 24872* (PERTH 08475954), Nornalup Rd, Trent, *MT775977, MT775925*;
- (21), *Cranfield R.J. & Ward B.G. 25044* (PERTH 08508119), Plot WFM 03, London forest block, 2 km S of Mountain Road along Renzo Road extension, —, —;
- (22), *Cranfield R.J. & Ward B.G. 24872* (PERTH 08475954), Nornalup road, Trent, —, —;

- (23), *Cranfield R.J. & Ward B.G. WFM 51* (PERTH 07102372), Plot 3, London forest block, 2 km S of Mountain Road along Renzo Road extension, –, –;
- (24), *Cranfield R.J. & Ward B.G. WFM 189* (PERTH 07099762), Plot 6, London forest block, 500 km W of Nornalup Road along gravel pit road, –, –;
- (25), *Cranfield R.J. & Ward B.G. WFM 190* (PERTH 07099770), Plot 6, London forest block, 500 km W of Nornalup Rd along gravel pit road, *MT775975*, –;
- (26), *Crisp M.D. 5328* (PERTH 02059517), 17 km WSW of Walpole, 4 km N of Point Irwin, –, –;
- (27), *Crisp M.D. 5329* (PERTH 02059657), 17 km WSW of Walpole, 4 km N of Point Irwin, Warren district, –, –;
- (28), *Croxford E.J. 1106 A* (PERTH 04486617), Keith Road, Hay River, Shire of Denmark, –, –;
- (29), *Croxford E.J. 7306* (PERTH 05479878), Cemetery Reserve, Allambie Park, Lower King Road, Albany, –, –;
- (30), *Croxford E.J. 8243* (PERTH 05839181), Abandoned Sewage Farm, Collingwood Road, 7 km NE of Albany, –, –;
- (31), *Davis R. 171* (PERTH 04396782), 12 km NNE of Augusta, *MT775973*, –;
- (32), *Davis R. RD 1849* (PERTH 04590562), Down Dump road, from Wheatley Coast road, 5 km E of Quininup, –, –;
- (33), *Ellery P. & Godden C. W 5.10* (PERTH 04677013), 50 m S of Ficifolia Road, 1.2 km W of its junction with Peaceful Bay Road, Walpole Region, –, –;
- (34), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA700* (MW 0943459), Shannon Airstrip, *MT775986*, *MT775934*;
- (35), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA701* (MW 0943455), Shannon Airstrip, *MT775987*, *MT775987*;
- (36), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA702* (MW 0943454), Shannon Airstrip, *MT775988*, *MT775936*;
- (37), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA707* (MW 0943460), Shannon Airstrip, –, –;
- (38), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA715* (MW 0943461), Shannon Airstrip, –, –;
- (39), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA728* (MW 0943456), South Western Highway and Beardmore Rd, *MT775989*, *MT775937*;
- (40), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA729* (MW 0943457), South Western Highway and Beardmore Rd, *MT775990*, *MT775938*;
- (41), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA730* (MW 0943457), South Western Highway and Beardmore Rd, *MT775991*, *MT775939*;
- (42), *Gibson N. & Lyons M. 1141* (PERTH 03132854), Northern boundary firebreak of Gingilup Swamps Nature Reserve, 3.5 km SE of the NW corner of the reserve (Plot: gsnr7), –, –;

- (43), *Godden M. & Casson N. W 106.7* (PERTH 04706153), Denmark – Mount Barker Road, 200 m from Blue Lake Road intersection, Plot is 60 m W of road, –, –;
- (44), *Hoyle N. 1179* (PERTH 01953419), 25 km W along Stirling Range Drive from intersection with Chester Pass Road, –, –;
- (45), *Jackson S.W. s.n.* (PERTH 02182947), Bow River, South West, –, –;
- (46), *Jurjevich P.A. 701* (PERTH 04849744), Site 99, 8 km ENE of Augusta, –, –;
- (47), *Keighery G.J. 10854* (PERTH 04120493), Yelverton Forest; Blythe Road, 25 km NW Margaret River, –, –;
- (48), *Kenneally K.F. 1117* (PERTH 01190261), 226 miles S of Perth off Albany Highway, ca. 4 miles S of Mount Barker townsite, C. Milton's property, –, –;
- (49), *Kenneally K.F. 2374* (PERTH 01190687), C. Milton's property, 3 km S of Mount Barker, 355 km S of Perth, –, –;
- (50), *Koch M. 2625* (PERTH 02138026, 02138077), Pemberton, –, –;
- (51), *Loneragan W.A. 59* (PERTH 06696414), Mersea Lake, ca 12 miles S of Bridgetown near Wilgarrup, –, –;
- (52), *Macfarlane T.D. & Fuhrer B. TDM 3047* (PERTH 04949153), Muir Highway, beside Lake Muir, 3.9 km E of Thompson Road, –, –;
- (53), *McCallum Webster M. WA216* (PERTH 02182963), Near Perkins road turning on the Lower Albany/Denmark road, Warren, –, –;
- (54), *Preiss L. 1803* (LD 1354037, LE 01076952), prope oppidulum Albany, Plantagenet, –, –;
- (55), *Preiss L. 1803 & 1815* (LE 01076945, 1<sup>st</sup>, 2<sup>nd</sup>, 5<sup>th</sup> and 7<sup>th</sup> plants from the left side of the sheet), “Albany” (Plantagenet), –, –;
- (56), *Preiss L. 1815* (LD 1746884, LE 01076946, right plant), –, –;
- (57), *Preiss L. 1816* (LE 01076947), ad Stirling’s terrace, Plantagenet, –, –;
- (58), *Pullen R. 9902* (PERTH 04057643), Scott River plains, E of Augusta, –, –;
- (59), *Redwood K.A. 288* (PERTH 04788176), Site 146, W off Denbarker Road, –, –;
- (60), *Redwood K.A. 469* (PERTH 04795865), Site 130, S of Beardmore Road, E of South Western Highway, –, –;
- (61), *Royce R.D. 2386* (PERTH 06241549, 06241557), Palgarup, –, –;
- (62), *Royce R.D. 2941* (PERTH 02059541), Scott River Plains, –, –;
- (63), *Royce R.D. 2942* (PERTH 06326862), Plain between the Blackwood and Scott Rivers, –, –;
- (64), *Smith G.T. & Moore L.A. s.n.* (PERTH 05319536, 05319579), Section I, along the western boundary of Two Peoples Bay Nature Reserve, –, –;
- (65), *Smith G.T. & Moore L.A. s.n.* (PERTH 05319587), Section J, along the western boundary of Two Peoples Bay Nature Reserve, –, –;

(66), *Smith G.T. & Moore L.A. s.n.* (PERTH 06230121), Western boundary, Section J, Two Peoples Bay Nature Reserve, –, –;

(67), *Wardell-Johnson G. GWJ 119* (PERTH 05471494), Plot 5455, W of Betty's Beach on Two Peoples Bay, Boulder Hill, –, –;

(68), *Wardell-Johnson G. & Annels A.R. 2559 ARA* (PERTH 04437330), Plot 5454 Boulder Hill, –, –;

(69), *Webb A. AW 2268* (PERTH 07488726), Margaret River Flats, on Adelaide Road, ca 1.8 km North of junction with Margaret Road, –, –;

### ***Anarthria grandiflora* Nees (= *A. gracilis* sp. 3)**

(1) *Briggs B.G. 9603* (NSW 716626, PERTH 07312733), Woolka Rd 3 km WSW of junction with Cooljarloo Rd, NW of Cataby, *MT775992, MT775941*;

(2), *Briggs B.G. 9939* (NSW 784465, PERTH 08083304), Bibby Road near Drummonds Reserve, –, –;

(3), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S. BB 7626* (NSW 7901722, PERTH 02059525), Ficifolia Road, ca 8 km SE of Nornalup, –, –;

(4), *Carlquist S. 5629* (PERTH 02059304, 02059282), Along Brook road, near junction with Grove Road [Kenwick], –, –;

(5), *Drummond J. s.n.* (CGE 05073, B 100278880, K 001056264), Swan River [Colony], –, –;

(6), *Drummond J. 904* (LE 01076951, только самый правый образец), –, –;

(7), *Fitzgerald W.V. s.n.* (NSW 60725, PERTH 02059371), Canning Plains [Perth], –, –;

(8), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA642* (MW 0943452), Bibby Rd [SE of Badgingarra], –, *MT775942*;

(9), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA643* (MW 0943450), Bibby Rd [SE of Badgingarra], –, –;

(10), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA644* (MW 0943449), Bibby Rd [SE of Badgingarra], *MT775994, MT775944*;

(11), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA646* (MW 0943448, PERTH), intersection of Brand Highway and Cataby Rd, *MT775995, MT775945*;

(12), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA647* (MW 0943451), intersection of Brand Highway and Cataby Rd, *MT775996, MT775946*;

(13), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA648* (MW 0943447), intersection of Brand Highway and Cataby R, *MT775997, MT775947*;

(14), *Griffin E.A. 8354* (PERTH 03510905), Cadda Rd, E of Munbinea Rd, W of Badgingarra, –, *MT775940*;

(15), *Johnson L.A.S. 8139* (NSW, PERTH 02059568), N of Cataby Roadhouse in Badgingarra area, –, –;

(16), *Keighery G.J. 2534* (PERTH 02059444), Cervantes to Jurien Bay road, 5 km N of Hill River Crossing, –, –;

(17), *MacPherson G.J. LE 47.1* (PERTH 06380603), Site 47, 6 km E of Tombstone rocks, –, –;

(18), *Rechinger K.H. 59515* (PERTH 02065401), Kenwick, Nature Reserve owned by Botany Department, UWA, –, –;

(19), *Spjut R. & Smith R. 12447* (PERTH 06375286), E of Park boundary, ca 11 km W of Brand Highway along Wongonderrah Road 1.5 km W from junction with N road to Stewart. 1-2 km SW along sand track, Nambung National Park, –, –;

### ***Anarthria humilis* Nees**

(1), *Annels A.R. ARA 1458* (PERTH 04568079), Plot 4027, [Break Road ca 2.6 km NE of Nornalup Road, NE of Walpole], –, –;

(2), *Aplin T.E.H. et al. 3252* (PERTH 02059762), Fitzgerald River, ca 70 miles (112.7 km) ESE of Ongerup, –, –;

(3), *Beaulehole A.C. ACB 49238* (PERTH 02065363), 39 km SW of Fitzgerald, Ravensthorpe-Ongerup Road, –, –;

(4), *Beaulehole A.C. ACB 49193* (PERTH 02065371), 39 km SW of Fitzgerald, Ravensthorpe-Ongerup Road, –, –;

(5), *Bennett M. 1012* (PERTH 07333854), c. 80 m N of firebreak on track between firebreak and Hammersley Drive Hopetoun, –, –;

(6), *Bowler H. 651* (PERTH 05770467), Ellis Brook Valley Reserve, –, –;

(7), *Briggs B.G. 387* (PERTH 02059932), Lucky Bay, E of Esperance, –, –;

(8), *Briggs B.G. 502* (PERTH 02059959), Chester Pass, Stirling Range, Bluff Knoll turnoff from Albany-Borden road, –, –;

(9), *Briggs B.G. 6315* (PERTH 02060043), Badgingarra National Park, 6.5 km S of New Badgingarra, –, –;

(10), *Briggs B.G. 6343* (PERTH 02060035), 4.5 km N of Cockleshell Gully, W of Mount Peron (NE of Jurien), –, –;

(11), *Briggs B.G. 6355* (PERTH 02060027), 7 km W of Mount Lesueur, 5.5 km along track from Cockleshell Gully to main Jurien road, –, –;

(12), *Briggs 9476* (NSW 437356, PERTH 08506361), Brand Highway just S of Tootbardie Rd, MT775962, GQ409004;

(13), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S. BB 7472* (PERTH 03119807), Ca 2 km SW of Mount Lesueur, 5 km E of Cockleshell Gully road on track towards Mount Lesueur, –, –;

- (14), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S. BB 7646* (PERTH 02060019) 2.7 km SW of Manypeaks on South Coast Highway, 0.7 km SW of Bettys Beach turn, –, –;
- (15), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S. BB 7671* (PERTH 02059975), 38 km ENE of Jerramungup, –, –;
- (16), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S. BB 7821* (PERTH 02059967), S of Lake Chidnup, 27.4 km N of Highway 1, on road to Lake King, –, –;
- (17), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S. BB 7909* (PERTH 02059991), Gnowellen Road, 14.5 km NW of Chillinup Road junction, due E of Ellen Peak (Stirling Range), –, –;
- (18), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S. BGB 7822* (PERTH 03555399), South of Lake Chidnup, 27.4 km N of Highway 1 on road to Lake King, –, –;
- (19), *Burgman M.A. & McNee S. MAB 2119* (PERTH 02060108), 34.5 km due ESE of Muckinwobert Rock, 16.5 km S of West Point road on Melaleuca Road, –, –;
- (20), *Byrne G. 4772* (PERTH 08599459), Gravel pit on Chillinup Road, NW of Old Boundary Road, –, –;
- (21), *Byrne G. 4775* (PERTH 08602557), Gravel pit on Chillinup Road, NW of Old Boundary Road, –, –;
- (22), *Byrne G. 5585* (PERTH 08810486), Corackerup Road, Corackerup Reserve, –, –;
- (23), *Craig G.F. 6338* (PERTH 07540825), ca 15.5 km S of South Coast Highway on Hopetoun - Ravensthorpe Road, E road reserve, –, –;
- (24), *Cranfield R.J. 2277* (PERTH 02059274), H.T. power lines SE of Gosnells Quarries, –, –;
- (25), *Cranfield R.J. & Spencer P.J. 8288* (PERTH 02474263), 2 km SW of Jurien Bay turnoff, 3.7 km W of Brand Highway along track, –, –;
- (26), *Crisp M.D. 5234* (PERTH 02059878), 4 km SE of Porongurup, Stirling district, –, –;
- (27), *Crisp M.D. 5235* (PERTH 02059797), 4 km SE of Porongurup, Stirling district, –, –;
- (28), *Crowley V. DKN 26* (PERTH 04744659), Reserve, E side, corner Piesseville - Tarwonga Road and Narrogin Road, NNE of Arthur River, –, –;
- (29), *Croxford E.J. 4159* (PERTH 04510402), Dongolocking Road reserve, Shire of Dumbleyung, –, –;
- (30), *Eichler Hj. 19826* (PERTH 02059908), Near Howick Hill, 5.5 km E of the woolsheds of Mount Howick Station, Location 259 (ca 100 km E of Esperance), –, –;
- (31), *Eichler Hj. 19827* (PERTH 02059940), Near Howick Hill, 5.5 km E of the woolsheds of Mount Howick Station, Location 259 (ca 100 km E of Esperance), –, –;
- (32), *Elkington J. C 28* (PERTH 04167198), 18 km N of Cataby, –, –;
- (33), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA407* (MW 0943428), Stirling Range, Bluff Knoll, 500 m from Chester Pass, –, *MT775917*;

- (34), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA605* (MW 0943424), 30 km N of Kojonup, 3 km W of Douglas Rd and Shamrock Rd intersection, *MT775968, MT775918*;
- (35), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA606* (MW 0943425), 30 km N of Kojonup, 3 km W of Douglas Rd and Shamrock Rd intersection, *MT775969, MT775919*;
- (36), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA607* (MW 0943426), 30 km N of Kojonup, 3 km W of Douglas Rd and Shamrock Rd intersection, *MT775970, MT775920*;
- (37), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA608* (MW 0943427), 30 km N of Kojonup, 3 km W of Douglas Rd and Shamrock Rd intersection, –, *MT775921*;
- (38), *Fomichev C.I. et al. WA589* (MW 0940608), S of Jurien Rd and E of Black Arrow Rd, –, *MT775922*;
- (39), *George A.S. 6366* (PERTH 02059487), Paper Collar Gully, Chester Pass, Stirling Range, –, –;
- (40), *George A.S. 14604* (PERTH 02060116), Ca 6 km W of Mount Lesueur, –, –;
- (41), *Griffin E.A. 1918* (PERTH 02060078), SE slope of Mount Lesueur, NE of Jurien, –, –;
- (42), *Griffin E.A. 2002* (PERTH 02060124), Hill, 1 km NW of Mount Lesueur, NE of Jurien, –, –;
- (43), *Griffin E.A. 4898* (PERTH 01193597), Mullering Road, NW of Dandaragan, AMG 50 JLM630151 (Dandaragan 1:50,000 sheet), –, –;
- (44), *Hislop M. 1718 A* (PERTH 05563569), Hi Vallee property (D. & J. Williams) Warradarge, southern end of main valley, –, –;
- (45), *Hislop M. 1718 B* (PERTH 05563577), Hi Vallee property (D. & J. Williams) Warradarge, southern end of main valley, –, –;
- (46), *Hnatiuk R.J. 760027* (PERTH 02060132), 1 km W of Brand Highway on Mimegarra Road, –, –;
- (47), *Hnatiuk R.J. 760958* (PERTH 02059843), Merivale Road [E of Esperance], –, –;
- (48), *Hnatiuk R.J. 761117* (PERTH 02060000), 11 km N of Point Malcolm, –, –;
- (49), *Hort F. & Hort J. 3199* (PERTH 08361347), Gravel Reserve, Brand Highway, Cataby, Shire of Dandaragan; the E side of the highway ca 3 km S of Yandin Road, –, –;
- (50), *Hort F. & Hort J. 3200* (PERTH 08361355), Gravel Reserve, Brand Highway, Cataby, Shire of Dandaragan: the E side of the highway ca 3 km S of Yandin Road, –, –;
- (51), *Hort F. & Hort J. 3647* (PERTH 08395039), Monadnocks CON, Pike Road, Wandering; 3.5 km E of Watershed Road then trek 500 m N to the base of large granite outcrop, –, –;
- (52), *Jackson E.N.S. 1272* (PERTH 02059886), Buyi Billanak Homestead. Buyi Billanak Homestead is ca 12 km SE of Condingup Peak (Condingup Peak is ca 65 km E of Esperance), –, –;
- (53), *Johnson L.A.S. 8143* (PERTH 02060086), N of Regans Ford, towards Cataby Roadhouse, –, –;
- (54), *Johnson L.A.S. 8144* (PERTH 02060051), N of Regans Ford towards Cataby Roadhouse, –, –;
- (55), *Keighery B.J. 119 B* (PERTH 03119793), Brand Highway on eastern side road approximately 5 km S Mimegarra Road AMG 50JLL647925 Dandaragan 1:100,000, –, –;

- (56), *Keighery B.J. & Keighery G.J. 12* (PERTH 04497791), Remnant bushland Lambert Lane, Wungong, near railway line, S Armadale (adj. to plot lamb1), –, –;
- (57), *Keighery G.J. 1170* (PERTH 02059924), Salt River Road, opposite Peak Donnelly, Stirling Ranges, –, –;
- (58), *Keighery G.J. 7046* (PERTH 02065320), 5 km E of Byford on Nettleton Road, –, –;
- (59), *Keighery G.J. 11405* (PERTH 01196014), Cheyne Beach area, Bluff Point Road, –, –;
- (60), *Keighery G.J. & Alford J.J. 1802* (PERTH 01414577), Sukey's Peak, 5 km E of Cranbrook, –, –;
- (61), *Keighery G.J. & Gibson N. 5272* (PERTH 06883869), On N side of powerline, 75 m E of junction of Neds-Corner and Yerritup Roads, Reserve 31766, c. 14 km NW of Stokes Inlet. [Plot - GP13], –, –;
- (62), *Keighery G.J. & Gibson N. 5274* (PERTH 06883885), On N side of South-Coast Highway, 2.4 km W of Mills Road. Munglinup Nature Reserve, c. 8 km WNW of Munglinup. [Plot - GP18], –, –;
- (63), *Keighery G.J. & Gibson N. 5273* (PERTH 06883877), On W side of Fox Road, 2.6 km S of Brockway Road. Helms Arboretum, ca 16 km NNW of Esperance. [Plot - ES01], –, –;
- (64), *Markey A. & Bayliss B. NIB 9631* (PERTH 08994986), 1.5 km NNW of Hellfire Bay carpark, 1.9 km E of Mt Le Grand summit, 5.9 km W of Lucky Bay campsite, Cape Le Grand National Park, 29 km SE of Esperance township, Esperance Plains IBRA bioregion, –, –;
- (65), *Nelson E.C. ANU 16565* (PERTH 02060582), Mississippi Bay, Cape Le Grande National Park, Esperance, –, –;
- (66), *Nelson E.C. ANU 16614* (PERTH 02060574), Base of Frenchman Peak, Cape Le Grande National Park, –, –;
- (67), *Newbey K.R. 3762* (PERTH 04545478), 1.5 miles SE of Mount Maxwell, Fitzgerald River National Park, –, –;
- (68), *Newbey K.R. 3820* (PERTH 04545443), 5 Km SE of Bivouac Rocks, Fitzgerald River National Park, –, –;
- (69), *Newbey K.R. 4120* (PERTH 03091643), 22 km E of Gnowangerup, –, –;
- (70), *Newbey K.R. 4262* (PERTH 02059479), N boundary of Bremer Bay townsite, –, –;
- (71), *Nunn L.J. 208* (PERTH 01953257), Kau Rock Road Reserve, 0.3 km along Kau Rock Road from Coolinup Road, –, –;
- (72), *Orchard A.E. 1591* (PERTH 02059894), Near western border of Shire of Esperance, Eucla division, –, –;
- (73), *Paust S. 715* (PERTH 02059827), 40 miles W of Ravensthorpe, –, –;
- (74), *Royce R.D. 3566* (PERTH 02059770), 3 miles N of Gibson, Esperance district, –, –;
- (75), *Royce R.D. 8685* (PERTH 02059916), Cape Le Grand National Park, E of Esperance, –, –;
- (76), *Royce R.D. 8706* (PERTH 01953265), Cape Le Grand National Park, E of Esperance, –, –;

- (77), *Seabrook J. 608* (PERTH 02059983), Helena Valley, upper gorge, –, –;
- (78), *Solomon I. 614* (PERTH 02995395), Near gravel pit above Lucky Bay, –, –;
- (79), *Tauss C. 28* (PERTH 05948606), Near track from Cape Le Grand Rangers house to windmill - E of Rangers Station, Cape Le Grand National Park, –, –;
- (80), *Turley C.D. 7/899* (PERTH 05493099), Helms Arboretum, 17 km N of Esperance, –, –;
- (81), *Turley C.D. & Hoggart R.M. 23/504-10* (PERTH 08258384), Fox Road, Helms Arboretum, 17 km N of Esperance, –, –;
- (82), *Wajon J.E. 2459* (PERTH 08962774), Private property, Boxwood Hill-Ongerup Road, 200 m off middle track on track to white dam, 200 m W of paddock, –, –;
- (83), *Warren G. & Rose P. 754* (PERTH 06937233), Shire sand pit on N side of Contine Road (Reserve 20020), Narrogin, –, –;
- (84), *Whibley D.J.E. 5277* (PERTH 02060094), Ca 20 km W of Ongerup, Stirling district, –, –;
- (85), *Williams A. 22* (PERTH 05137144), Jerdacuttup town, W side of cemetery, –, –;
- (86), *Williams A. 148* (PERTH 05455928), 52 km SE of Ravensthorpe, ca 2 km W of Jerdacuttup School and Wheat Bin, –, –;
- (87), *Williams A. 283* (PERTH 05794617), Gravel pit, Jerdacuttup Road, near Woodstock Shed, ca 40 km SE of Ravensthorpe, –, –;
- (88), *Wilson P.G. 4388d* (PERTH 02059851), Along No. 2 Rabbit Fence, ca 40 km SSE of Jerramungup-Ravensthorpe road and 30 km N of Bremer Bay, –, –;
- (89), *Wilson P.G. 5414* (PERTH 02059754), 62 km W of Ravensthorpe on Ongerup road, –, –;
- (90), *Wilson P.G. 5413* (PERTH 02059789), 62 km W of Ravensthorpe on Ongerup road, –, –;
- (91), *Wilson P.G. 5502* (PERTH 02059819), 3 km N of Hopetoun, –, –;
- (92), *Wilson P.G. 6927* (PERTH 02059800), 63 km SE of Lake King township on Ravensthorpe road, –, –;
- (93), *Wilson P.G. 6928* (PERTH 02059746), 63 km SE of Lake King township on Ravensthorpe road, –, –;
- (94), *Wilson P.G. 7841* (PERTH 02059835), 80 km W of Esperance on Esperance to Ravensthorpe road, –, –;
- (95), *Wilson P.G. 7842* (PERTH 02059738), 80 km W of Esperance on Esperance-Ravensthorpe road, –, –;

***Anarthria humilis* (?×*A. dioica*)**

- (1), *Briggs B.G. 7471* (NSW 406625, PERTH 05962145), 5 km E of Cockleshell Gully Road on track towards Mount Lesueur, c. 2 km SW of Mount Lesueur, –, –;

- (2), *Briggs B.G. 9940B* (NSW 784467, PERTH 08287899), NW foot of Mount Lesueur, Cockleshell Gully Rd off Scenic Drive, Mount Lesueur NP, *MT775971*, *MT775923*;
- (3), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA439* (MW 0943431), Cockleshell Gully Rd, *MT775972*, *MT775924*;

***Anarthria laevis* R.Br.**

- (1), *Briggs G.B. 9843* (NSW), Chillinup Rd between Gnowellen Rd and Kojaneerup Spring Rd, –, KF218197;
- (2), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA641* (MW 0943436), Bibby Rd [SE of Badgingarra], *MT775957*, *MT775906*;
- (3), *Wheeler M. et al. MW 308* (PERTH 07963009), Wandoo NP survey site 4, quadrat 1, –, *MT775905*;

***Anarthria polyphylla* Nees**

- (1), *Briggs B.G. 448* (PERTH 02060639), 10 miles SW of Ravensthorpe on Ongerup road, –, –;
- (2), *Briggs B.G. 503* (PERTH 02060698), Chester Pass, Stirling Range, Bluff Knoll turnoff from Albany-Borden road, –, –;
- (3), *Briggs B.G. 446* (PERTH 02060590), 10 miles SW of Ravensthorpe on Ongerup road, –, –;
- (4), *Briggs B.G. 450* (PERTH 04207785), 10 miles (16 km) SW of Ravensthorpe on Ongerup road, –, –;
- (5), *Briggs B.G. 488* (PERTH 01742124), Ca 20 miles SE of Ongerup, –, –;
- (6), *Briggs B.G. 489* (PERTH 02060701), Ca 20 miles SE of Ongerup, –, –;
- (7), *Briggs B.G. 495* (PERTH 02060671), 11 miles SE of Gnowangerup on Borden road, –, –;
- (8), *Briggs B.G. 9350a* (NSW), Near Lake King, –, AF148720;
- (9), *Briggs B.G. 9369* (PERTH 06156010), Eneabba Road 0.4 km from Brand Highway, Irwin District, –, –;
- (10), *Briggs B.G. 9524* (PERTH 06837581, 07312466), Brand Highway at entrance to Waslee Downs, 4 km SSE of Boothendara Creek, –, –;
- (11), *Briggs B.G. 9525* (PERTH 06829104, 07312474, 08012636), Brand Highway at entrance to Waslee Downs, 4 km SSE of Boothendara Creek, –, –;
- (12), *Briggs B.G. 9542* (PERTH 07313012), 10 km NE of Eneabba, –, –;
- (13), *Briggs B.G. 9543* (PERTH 07313071), c. 10 km NE of Eneabba, –, –;
- (14), *Briggs B.G. 9606* (PERTH 07312628), Brand Highway at entrance to Waslee Downs, 4 km SSE of Boothendara Creek, –, –;

- (15), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S.* BB 7814 (PERTH 02060663), Ca 8 km S of Lake Chidnup, 22.5 km N of Highway 1 on road to Lake King, –, –;
- (16), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S.* BB 7813, (PERTH 02060655), Ca 8 km S of Lake Chidnup, 22.5 km N of Highway 1 on road to Lake King, –, –;
- (17), *Briggs B.G. & Johnson L.A.S.* BB 8510 (PERTH 01586130), 8 km SE of Fitzgerald Road on Aerodrome Road, ca 34 km NW of Ravensthorpe, –, –;
- (18), *Byrne G.* 5419 (PERTH 08733872), Cairlocup Nature Reserve, gravel pit along Cowcher Road, –, –;
- (19), *Byrne G.* 5420 (PERTH 08733880), Cairlocup Nature Reserve, gravel pit along Cowcher Road, –, –;
- (20), *Campbell R.* 428 (PERTH 04891058), Corrigin, Fraser Job's location 25883, 2 km SW of Jubuk back road on rail reserve, –, –;
- (21), *Craig G.F.* 5858 (PERTH 07540833), 18.5 - 19.5 km W of Lake King - Ravensthorpe Road on Aerodrome Road (= 0.3-1.4 km E of Long Creek Road intersection). Gravel pit No. 2, –, –;
- (22), *Cranfield R.J. & Spencer P.J.* 8458 (PERTH 02849437), Hill River crossing Brand Highway, –, –;
- (23), *Davis R.* 3096 (PERTH 04696379), Brookton - Corrigin Road (via Kweda), 10 km W of Kweda, –, –;
- (24), *Davis R.* 3372 (PERTH 04907094), 900 m along road running E from intersection of Mount Adams and Tomkins Road, –, –;
- (25), *Fomichev C.I. et al.* WA575 (MW 0940616), Brand Highway at entrance to Waslee Downs, 4 km SSE of Boothendara, MT775998, MT775948;
- (26), *Griffin E.A.* 5250 (PERTH 03208311), Boothendarra Hill Reserve (29719) N of Badgingarra AMG 50JLM 613503 (Badgingarra 1:50,000 sheet), –, –;
- (27), *Griffin E.A.* 7604 (PERTH 03510921), N of Mt Adams Rd, E of Yardanargo [Yardanogo] Nature Reserve, SE of Dongara, –, –;
- (28), *Hickman E. & Gilfillan S.* EJH 1737 (PERTH 06921310), Long term monitoring plot 08VA, 0.5 km along firebreak running SW of Bluff Knoll Road, 0.3 km from Chester Pass Road in Stirling Range National Park, Gazetted Reserve 14732, –, –;
- (29), *Hnatiuk R.J.* 770042, (PERTH 02334933), SE of Lake Indoon, –, –;
- (30), *Hnatiuk R.J.* 770331 (PERTH 02060647), Ca 16 km SE of Kulin, –, –;
- (31), *Hoggart M. & Adams E.* EA 538 (PERTH 08708592), Northern firebreak of Lake Shaster Nature Reserve, –, –;
- (32), *Keighery G.J.* 7637 (PERTH 03463621), Near Roe's Rock, Fitzgerald River National Park, –, –;
- (33), *Keighery G.J.* 11404 (PERTH 01415654), Cheyne Beach, Bluff Creek Road, –, –;

- (34), *Keighery G.J. & Gibson N. 4861* (PERTH 06692338), On E side of Corackerup Road, 2 km N of Boxwood Hill Ongerup Road junction, Corackerup Nature Reserve, c. 35 km N of Wellstead. [Plot - ST19], –, –;
- (35), *Keighery G.J. & Gibson N. 4885* (PERTH 06849652), 160 m S of Aerodrome Road, 4.7 km SE of Fitzgerald Road, Aerodrome Road Nature Reserve, c. 43 km S of Lake King Townsite. [Plot - LK11], –, –;
- (36), *Maslin B.R. MDT 224* (PERTH 02060612), 11 miles E of Newdegate on the road to Lake King, –, –;
- (37), *Meissner R. KSV 98* (PERTH 05675383), Kent, –, –;
- (38), *Meissner R. LB 999* (PERTH 05777739), Reserve No:29020, Polygon No: 644602, Shire of Kent, –, –;
- (39), *Newbey K.R. 3723* (PERTH 02060620), 11 miles SE of Ongerup, –, –;
- (40), *Newbey K.R. 4077* (PERTH 02484730), 22.5 km SE of Borden, –, –;
- (41), *Newbey K.R. 4669* (PERTH 03714845), 4.5 km SE of Qualup Homestead (FRNP), –, –;
- (42), *Obbens F. 139/97* (PERTH 04964934), On vacant crown land or shire reserve, ca 2 km N along Greaves Hill road from junction with Kuch Road, near Pallinup River, NE of Albany, –, –;
- (43), *Sage L.W. et al. LWS 1272* (PERTH 05491967), Jingaring Nature Reserve, Jingaring road, c. 30 km ENE of Pingelly, –, –;
- (44), *Tindale M.D. 3762* (PERTH 02060728), 0.5 miles (1 km) E of Newdegate on the main road to Lake King, –, –;
- (45), *Turley C.D. 5 MONJ 596* (PERTH 05019982), Monjingup Lake near granite area, –, –;
- (46), *WA Herbarium WAH 334* (PERTH 08425698), Reserve 10147, Robinson Rd, 9.7 km west of Woodanilling, –, –;
- (47), *Wenham P. LG 2-11* (PERTH 05620619), Kent, –, –;
- (48), *Westcott V. S.M. 31 a* (PERTH 07824572), South Eneabba Nature Reserve, –, –;
- (49), *Westcott V. SM 44 a* (PERTH 07863047), South Eneabba Nature Reserve (NR 27886), 4.3 km S of Eneabba on Brand Highway, turn down firebreak heading W. After 300 m, site is located approx. 150 m S of the track, –, –;
- (50), *Wilson K.L. 2804* (PERTH 01415646), 19 km S of Lake King on Ravensthorpe, –, –;
- (51), *Wilson P.G. 6975* (PERTH 02060736), 8 km W of Lake King to Ravensthorpe road and 2 km S of Lake King township, –, –;
- (52), *Wilson P.G. 6982* (PERTH 02060604), 12 km W of Lake King-Ravensthorpe road and ca 20 km S of Lake King, –, –;

***Anarthria prolifera* R.Br.**

- (1), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA409* (MW), 2 km N from Bakers Junction NR, –, *MT775901*;
- (2), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA411a* (MW), Gull Rock NP, –, *MT775902*;
- (3), *Fomichev C.I. et al. WA358B* (MW 0940624), Vasse Highway, *MT775955, MT775900*;
- (4), *Meney K.A. s.n.* (NSW), Jarrahdale, –, *GQ409009*;

***Anarthria scabra* R.Br.**

- (1), *Briggs B.G. 9581* (NSW), Brockman Highway near Sues Rd, –, *GQ408983*;
- (2), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA412* (MW), Gull Rock NP, –, *MT775903*;
- (3), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA424* (MW), Albany, King River, –, *MT775904*;
- (4), *Sokoloff D.D. & Macfarlane T.D. WA25* (MW 0940635), Between Augusta and Albany, near Shannon Airstrip, *MT775956, –*;

***Hopkinsia adscendens* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson**

- (1), *Briggs B.G. 9342* (NSW), Oldfield River, –, *AF148738*;
- (2), *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA389* (MW), c. 450 m SE of Marra Bridge, Pallinup River, *MT775950, –*;
- (3), *Robinson C.J. & Woodall G.S. CJR1261* (PERTH 07386397), Slope into Oldfield River valley, east side of river, 500m south of highway, –, *MT775888*;
- (4), *Sandiford E.M. 2388* (PERTH 08915326), S bank of Pallinup River c. 400 m SE of Marra Bridge, South Coast Highway, –, *MT775889*;

***Hopkinsia anoetocolea* (F.Muell.) D.F.Cutler**

- (1), *Fomichev C.I. et al. WA580* (MW 0940639), Arrowsmith River at Brand Highway, 10 m S from river, 50 m SW of Drummonds Bridge, *MT775951, MT775892*;
- (2), *Hort F. & Hort J. FH4141* (PERTH 08979014), Private property access road, Mortlock River East Branch, 6 km at 62.57 deg. ENE from Meckering, –, *MT775891*;
- (3), *Meney K.A. s.n.* (NSW), Arrowsmith River, –, *GQ409005*;
- (4), *Oversby B. BO47* (PERTH 05795826), Quellington Rd, 5 km SSW of Meckering, –, *MT775890*;

***Lyginia barbata* R.Br.**

- (1), *Briggs B.G. 9321* (NSW), N of Cataby, –, *AF148748*;
- (2), *Fomichev C.I. et al. WA316* (MW 0940579), Shannon Airstrip, *MT775953, MT775897*;

(3), *Sokoloff D.D. & Macfarlane T.D. WA26* (MW 0940583), Between Augusta and Albany, South Western Highway and Beardmore Rd intersection, –, *MT775896*;

***Lyginia excelsa* B.G.Briggs & L.A.S.Johnson**

- (1), *Briggs B.G. 9556* (PERTH 07312539), Brand Highway 105 km N of Gingin, –, *MT775893*;  
(2), *Coultas D. DC-OPP05* (PERTH 08999112), Cadda Rd Reserve / Badgingarra NP, ca. 50 m S of Cadda Rd, ca. 10.7 km WSW from intersection of Cadda Rd and Brand Highway, –, *MT775894*;  
(3), *Fomichev C.I. et al. WA574* (MW 0943432), Brand Highway, *MT775952, MT775895*;

***Lyginia imberbis* R.Br.**

- (1), *Briggs B.G. 9477* (NSW), S of Arrowsmith River, –, GQ409006;  
(2), *Sokoloff D.D. & Barrett M.D. WA109* (MW 0940592), NE of Jurien Bay, S of Jurien Rd and E of Black Arrow Rd, *MT775954, MT775899*;  
(3), *Wheeler M. MW13* (PERTH 07729529), Namelcatchem NR, –, *MT775898*;

***Sporanthus strictus* (R.Br.) B.G.Briggs & L.A.S.Johnson**

- (1) *Fomichev C.I. & Macfarlane T.D. WA383* (MW), South Western Highway and Beardmore Rd, *MT775949, MT775887*.

**Приложение 4. Сравнительные данные по важнейшим морфологическим признакам видов *Anarthria*.** Таблица составлена по данным В.Г. Briggs et al. (2022a) и дополнена данными, полученными в ходе нашей работы (отмечены «\*»). Три формы поперечного сечения органа: округлая (высота примерно равна ширине), эллиптическая (высота превосходит ширину не более чем в два раза) и мечевидная (высота более чем в два раза превосходит ширину).

	<i>A. dioica</i>	<i>A. gracilis</i>	<i>A. grandiflora</i>	<i>A. humilis</i>	<i>A. laevis</i>	<i>A. polyphylla</i>	<i>A. prolifera</i>	<i>A. scabra</i>
Длина листа, см	13–39*	15–75*	12–36*	8–20	35–65	3–12	4,5–6	30–70
Длина влагалища, см	2–11*	5–10*	3–5*	1,8–5	4–14	1,6–2,5*	0,9–2,1*	7–17
Форма поперечного сечения листовой пластинки	мечевидная*	эллиптическая*	округлая*	округлая*	мечевидная*	округлая	эллиптическая	мечевидная
Высота поперечного среза пластинки, мм	1–1,6*	1–2*	0,5–1*	0,5–1	2,6–4,5*	0,5–1	1–1,5	5–10
Поверхность листа	гладкая*	ребристая*	ребристая*	гладкая*	ребристая*	ребристая*	гладкая*	гладкая*
Папиллы на поверхности листа	–*	+	+	–*	+	+	–*	–*
Длина лигулы, мм	менее 0,1*	5–15*	5–12*	менее 0,1*	менее 0,1*	2–2,5*	менее 0,1*	менее 0,1*
Ширина лигулы, мм	менее 0,1*	2–3,5*	2–3,5*	менее 0,1*	менее 0,1*	0,5–1*	менее 0,1*	менее 0,1*
Форма поперечного сечения оси соцветия	мечевидная*	эллиптическая*	округлая*	эллиптическое	эллиптическое	округлое	эллиптическое	эллиптическое
Длина оси соцветия, см	9–44*	10–80*	17–44*	9–30	20–105	1,5–4,5	4–15	30–100(–135)
Ширина оси соцветия, мм	0,7–1,2*	1–2,5*	0,6–1,2*	0,5–1	1,5–5	0,4–0,5	0,6–1,2	5–10
Длина синфлоресценции, см	2–10,5*	2–10*	2–7*	1–3,5	5,5–10	0,5–1,2	–	7,5–25
Число цветков в соцветии	8–42 мужских* 7–21 женских*	20–40 мужских* 10–45 женских*	7–34 мужских* 7–25 женских*	6–25 мужских* 3–25 женских*	до 200 мужских до 200 женских	2–5 мужских 2–5 женских	2–7 мужских 1–4 женских	до 200 мужских до 40 женских
Длина кроющего листа цветка, мм	1,3–1,8*	1,5–2,5*	1,5–3*	0,5–2	1,5–3	0,7–2,1	2–5	7–9,5

**Приложение 4. Сравнительные данные по важнейшим морфологическим признакам видов *Anarthria* (продолжение).**

	<i>A. dioica</i>	<i>A. gracilis</i>	<i>A. grandiflora</i>	<i>A. humilis</i>	<i>A. laevis</i>	<i>A. polyphylla</i>	<i>A. prolifera</i>	<i>A. scabra</i>
Длина наружных листочков околоцветника мужских цветков, мм	6–8,5*	5,5–7*	4,5–9*	4,8–7,5	2,5–3	3,5–4,5	6–9	5–7
Длина внутренних листочков околоцветника мужских цветков, мм	5–8,5*	4,5–7*	3,5–5,5*	4,5–6	3–3,5	3,5–4,5	6–9	5–7
Длина тычиночных нитей, мм	1,4–2,1*	1,5–6*	~1,5*	1,5–2	2,2–3	3,2–3,8	3,4–4	~2
Длина пыльников, мм	2–4,5*	2–4*	2,5–3,8*	3–4	2,5–3	1,4–4,5	~3	~2,5–3
Длина наружных листочков околоцветника женских цветков, мм	2–4,5*	4–6*	3,2–7*	3,2–5	2,2–2,5	2,6–3	6–9,5	10–12
Длина внутренних листочков околоцветника женских цветков, мм	2–3*	3–4*	2,5–5*	2,7–3,2	2,2–2,5	2,6–3	5,5–7,5	6–8
Длина плода, мм	1,8–2,1*	3,5–4,5*	3,5*	2–2,5	~2,5	1,7–2,3	2,4–3,8	4,5–5,5
Ширина плода, мм	1,7–2,1*	1,5–3*	~3*	2–2,5	~2,5	~2	2,8–3,2	6–6,5