

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**  
**имени М.В. ЛОМОНОСОВА**  
**БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

---

УДК581.4, 582.5

*На правах рукописи*

**НУРАЛИЕВ Максим Сергеевич**

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

1.5.9 – ботаника

Диссертация на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

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

Москва  
2023

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 4

Глава 1. Основные особенности микогетеротрофных растений и их разнообразие в мировой флоре 12

Общие свойства гетеротрофных высших растений; микогетеротрофы и голопаразиты 12

Разнообразие проявлений микотрофности и терминологические аспекты 16

Разнообразие и распространение микогетеротрофных покрытосеменных 17

Взаимодействие микогетеротрофных растений с грибами 19

Глава 2. Материалы и методы 23

Методическая концепция работы 23

Морфология и систематика 24

Молекулярно-филогенетическое исследование 24

Палинологическое исследование 35

Глава 3. Семейство *Petrosaviaceae* 40

Общие сведения 40

Анализ морфологического разнообразия и таксономии *Petrosavia sakuraii* в мировой флоре 42

Таксономический конспект *Petrosaviaceae* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе 46

Глава 4. Семейство *Burmanniaceae* 66

Общие сведения 66

Результаты изучения географического распространения видов *Burmannia* 67

Список видов семейства *Burmanniaceae* Вьетнама, Камбоджи и Лаоса 70

Глава 5. Семейство *Thismiaceae* 80

Общие сведения 80

Результаты филогенетических и морфологических исследований в свете таксономических вопросов 89

Таксономический конспект *Thismiaceae* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе 148

Глава 6. Семейство *Triuridaceae* 188

Общие сведения 188

Род *Seychellaria* в связи с проблемой объема рода *Sciaphila* 190

Таксономически важные морфологические признаки в роде *Sciaphila* 203

Значение полученных данных для таксономии *Sciaphila* 226

Таксономический конспект *Triuridaceae* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе 233

Глава 7. Семейство Orchidaceae (роды *Cephalanthera*, *Didymoplexiella*, *Didymoplexis*, *Vietorchis*) 254

Род *Cephalanthera* 254

Род *Didymoplexiella* 263

Род *Didymoplexis* 183

Род *Vietorchis* 294

Глава 8. Разнообразие и географическое распространение микогетеротрофных растений в Восточном Индокитае 306

Обобщение сведений о видовом разнообразии 306

Особенности видового разнообразия и распространения микогетеротрофов в Восточном Индокитае в сравнении с другими областями земного шара 323

Глава 9. Особенности биологии микогетеротрофных покрытосеменных 330

Неравномерная встречаемость микогетеротрофов среди однодольных и двудольных 330

Географическая приуроченность микогетеротрофов в зависимости от типа микоризы 336

Проблема разграничения видов у микогетеротрофных покрытосеменных 338

Эволюционные тренды таксономически важных признаков микогетеротрофных покрытосеменных 340

Заключение 345

Выводы 353

Список литературы 354

## ВВЕДЕНИЕ

### **Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.**

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

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



в эволюции высших растений происходил переход к гетеротрофности. Морфология многих микогетеротрофных видов является не до конца известной даже на таком базовом уровне, как понимание плана строения цветка (т.е. числа его элементов и их расположения) (например, Van de Meerendonk, 1984; Averyanov, 2007; Rudall, 2008; Chantanaorrapint, 2018). Очевидно, это затрудняет определение этих растений, их классификацию и включение в сравнительные анализы в масштабе покрытосеменных в целом.

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

Необходимость безотлагательных мер по изучению тропических микогетеротрофных растений диктуется сокращением биоразнообразия вследствие разрушения биотопов. Особенно уязвимыми являются растения с небольшим ареалом и/или низкой плотностью популяций, каковыми является большая часть из известных науке микогетеротрофов (Merckx et al., 2013b). Некоторые типовые локалитеты микогетеротрофных растений в настоящее время полностью уничтожены; в частности, на их месте сейчас находятся обширные водохранилища (Averyanov

et al., 2007) или городская застройка (Merckx, Smets, 2014). Таким образом, для многих микогетеротрофных видов в настоящее время имеется в буквальном смысле последний шанс быть включенными в научное познание, с учетом невозможности их сохранения в культуре. Кроме того, полученные знания о распространении и биологии этих растений значительно увеличат их шансы на дальнейшее выживание, поскольку будут учтены при планировании природоохранных мероприятий.

Благодаря своему примечательному и весьма необычному внешнему облику многие микогетеротрофные растения могут использоваться в качестве знаковых таксонов охраняемых территорий, на которых они обитают, с целью демонстрации уникальности таких местообитаний и привлечения внимания к проблемам сохранения природы. Например, один из представителей семейства *Thismiaceae*, *Thismia kelabitiana* Dančák, Hroneš & Sochor, был предложен в качестве кандидата на роль «зонтичного вида» для леса в горах Келабит (Борнео, Малайзия) (Dančák et al. 2018). *Kupea martinetugei* Cheek & S.A.Williams (Triuridaceae) используется для привлечения усилий по охране лесов горы Купе в Камеруне (Merckx et al., 2013b), а недавно открытый *Thismia paradisiaca* S.Guzm.-Guzm. является одной из причин для проведения масштабных работ по сохранению биоразнообразия заповедника Эль Параисо в Колумбии (Guzmán-Guzmán, Plata-Torres, 2023). Открытие рода *Lacandonia* E.Martínez & Ramos оказало определяющее влияние на отношение общественности к вопросу сохранения лесов в окрестностях поселка Фронтера-Коросаль в районе Лакандон (штат Чиapas, Мексика), а также к проживающему в этом районе народу лакандонов (Durand, Sundberg, 2022).

Восточный Индокитай, включающий территорию Вьетнама, Лаоса и Камбоджи, представляет собой сравнительно слабо флористически изученную территорию в пределах тропической Азии, что видно из сопоставления плотности образцов сосудистых растений, хранящихся в мировых коллекциях (Newman et al., 2007; Middleton et al., 2019). Все три страны имеют низкое число образцов на 100 км<sup>2</sup>, при этом у Камбоджи и Лаоса оно на уровне минимального в регионе (16 и 10 образцов, соответственно), а у Вьетнама – существенно выше (43 образца). Для сравнения, Великобритания – флористически хорошо изученная внетропическая территория – имеет в среднем 1700 образцов на 100 км<sup>2</sup> (Newman et al., 2007); Московская область и Москва имеют в среднем 281 образец на 100 км<sup>2</sup>, а Средняя Россия – 118 образцов на 100 км<sup>2</sup> (по данным Серегин, Щербаков, 2006). Из тропических азиатских регионов высокие показатели имеют полуостровная Малайзия (200), Ява (199), Таиланд (75) и город-государство Сингапур (5721) (Middleton et al., 2019). Таким образом, флора всего Восточного Индокитая нуждается в планомерном изучении, и одновременно с этим для Вьетнама имеется значительный задел флористических знаний, включающий, помимо музейных коллекций, ряд обобщающих работ (Averyanov et al., 2003, 2012, 2020; Loc et al., 2019). Следовательно,

разработка представлений о разнообразии микогетеротрофных растений на данной территории является высокоактуальной и при этом реализуемой.

**Целью исследования** стало выявление видового и структурного разнообразия микогетеротрофных покрытосеменных растений в Восточном Индокитае.

**Задачи:**

1. Собрать первичные данные о встречаемости микогетеротрофных таксонов во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе, в том числе осуществить их поиск и документирование в природе в ходе экспедиционных работ, провести изучение образцов в мировых коллекциях и выявить ранее известные их находки по литературным источникам.

2. Провести морфологические, номенклатурно-таксономические и молекулярно-филогенетические исследования таксонов, для которых имеются существенные пробелы в понимании их таксономического разнообразия и распространения видов.

3. Составить список видов микогетеротрофных покрытосеменных во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе с указанием их встречаемости с точностью до провинций. Для родов и семейств, новые данные по которым были получены в ходе специальных исследований, обобщить результаты в виде таксономических обработок, включающих определительные ключи. При необходимости описать новые для науки таксоны.

4. Пересмотреть представления о специфике морфологии и распространения микогетеротрофных покрытосеменных как экологической группы.

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

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

**Научная новизна полученных результатов.** Обновлены представления о морфологических предпосылках к микогетеротрофности и о разнообразии репродуктивной сферы микогетеротрофных покрытосеменных. Показана несостоятельность гипотезы о преобладании видов с малоцветковыми соцветиями, небольшими просто устроенными

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

данных о строении цветков и соцветий продемонстрирована обоснованность выделения *Seychellaria* в качестве самостоятельного рода, отдельного от *Sciaphila*; описан новый вид *Seychellaria*, собранный нами на Мадагаскаре. Род *Cephalanthera* (Orchidaceae) впервые обнаружен на территории Вьетнама. Описано два новых для науки вида *Didymoplexis* (Orchidaceae), а также один вид эндемичного для Вьетнама рода *Vietorchis*, ранее считавшегося монотипным. Впервые составлен список видов микогетеротрофных покрытосеменных Восточного Индокитая, приведено их распространение с точностью до провинций, сделан вывод о связи известного видового разнообразия микогетеротрофов в странах и провинциях с уровнем общефлористической изученности этих территорий.

#### **Теоретическая и практическая значимость полученных результатов.**

Результаты используются в справочной системе Angiosperm Phylogeny Web (Stevens, 2001-onwards), в фундаментальных сводках по флоре стран Восточного Индокитая (Averyanov, 2013b; Newman et al., 2017-onwards). Они могут быть использованы в курсах ботаники и экологии в ВУЗах и уже используются автором при чтении спецкурса по покрытосеменным растениям на кафедре высших растений биологического факультета МГУ.

Результаты имеют практическую значимость для природоохранной деятельности. В частности, в работе выявлены виды, являющиеся узколокальными эндемиками. Такая информация важна для повышения охранного статуса территорий, для которых эти виды являются уникальными. Кроме того, нами определены территории с высоким разнообразием микогетеротрофных покрытосеменных, что следует рассматривать как индикатор особой ценности этих территорий для сохранения биоразнообразия и природных ландшафтов в целом.

Необычный облик, эфемерность надземных частей растений и разнообразие окраски цветков, присущие микогетеротрофным покрытосеменным, могут быть использованы в целях экологического просвещения, в том числе среди местного населения и сотрудников заповедников и национальных парков. Эти растения наглядно демонстрируют чувствительность элементов живой природы к нарушению биотопов, глубокие связи между разными компонентами природных экосистем, недоступные для полного воспроизведения в ботанических садах, и ценность природного наследия для всего человечества. Дидактическими материалами в данном направлении являются качественные макрофотографии и наглядные карты, представленные в работе.

#### **Основные положения, выносимые на защиту.**

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

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

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

**Степень достоверности и апробация результатов диссертации.** Достоверность результатов и обоснованность защищаемых положений подтверждены большим массивом собранных и проанализированных данных. Результаты исследований были представлены на многочисленных научных мероприятиях – конференциях, съездах, конгрессах и симпозиумах – включая международные, а также опубликованы впоследствии в трудах конференций, съездов, конгрессов, симпозиумов, и в виде полноразмерных рецензируемых статей. Материалы диссертации в виде устных докладов доложены автором на Международном молодежном научном форуме «ЛОМОНОСОВ-2016» (Москва, 2016); XIX International Botanical Congress, Shenzhen (Шенчжень, Китай, 2017); 7-ой конференции, посвященной памяти профессора Алексея Константиновича Скворцова (Москва, 2018); 11th Flora Malesiana Symposium (Бандар-Сери-Бегаван, Бруней, 2019); XV Делегатском съезде Русского ботанического общества и конференции «Российская ботаника в меняющемся мире», посвященной 300-летию Российской академии наук (Санкт-Петербург, 2023). Они были также представлены на International Congress «Botanical Research in Tropical Asia» (Вьентьян, Лаос, 2015); Plant & Animal Genome Conference: PAG XIII (Сан-Диего, США, 2015); 39-й конференции-школе «Информационные технологии и системы» (Сочи, 2015); Plant & Animal Genome Conference: PAG XIV (Сан-Диего, США, 2016); 40-й конференции-школе «Информационные технологии и системы» (Санкт-Петербург, 2016); Конференции по систематике и эволюционной морфологии растений, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (Москва, 2017); XIX International Botanical Congress, Shenzhen (Шенчжень, Китай, 2017); Symposium “Plant anatomy: traditions and perspectives” (Москва, 2019); 5th Conference on Plant Genome Evolution (Сиджес, Испания, 2019).

**Связь работы с плановыми исследованиями и научными программами.** Работа выполнялась в соответствии с НИР кафедры высших растений биологического факультета МГУ «Изучение закономерностей морфогенеза и формирования элементов продуктивности под влиянием факторов внешней среды; разработка принципов морфофизиологической классификации растений» (проект АААА-А16-116021660105-3) и «Изучение закономерностей морфогенеза и формирования элементов продуктивности под влиянием факторов внешней

среды у высших растений» (проект 121032500082-2). Работа поддержана грантами РФФ 21-74-10006 «Разнообразие, биология и эволюция гетеротрофных растений в свете морфологических и геномных данных» (руководитель М.С. Нуралиев), РФФ 19-14-00055 и РФФ 19-14-00055П «Репродуктивная биология, сравнительная морфология, развитие цветка и структурная эволюция однодольных растений», РФФ 14-14-00250 «Эволюционная морфология и репродуктивная биология критических групп однодольных растений», РФФИ 19-54-54007 «Флористическое своеобразие северо-западного Вьетнама в свете видového разнообразия, таксономии и экологии растений» (руководитель М.С. Нуралиев), РФФИ 18-04-00619 «Морфологическая и геномная эволюция микогетеротрофных групп растений на примере рода *Thismia* (Thismiaceae, Dioscoreales)» (руководитель М.С. Нуралиев), РФФИ 12-04-31073 «Морфология репродуктивных органов и репродуктивная биология растений Юго-Восточной Азии на примере семейств Araliaceae, Ericaceae и Asparagaceae» (руководитель М.С. Нуралиев).

**Публикации.** Всего автором самостоятельно и в соавторстве опубликовано 118 статей в рецензируемых изданиях, из них в журналах Web of Science – 106 (23 статьи в высокорейтинговых зарубежных журналах Q1), а также одна монография. Непосредственно по теме диссертации опубликована 21 статья, из них 21 в журналах Scopus и 20 в журналах Web of Science (3 статьи в журналах Q1).

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

**Благодарности.** Я благодарен всем, кто так или иначе помог в выполнении работы. Выражаю глубокую признательность моим соавторам и особенно Л.В. Аверьянову, М.Д. Логачевой, М.В. Ремизовой, Е.Э. Северовой и М.И. Щелкунову за многолетнее разностороннее сотрудничество, а также А.С. Зернову и А.К. Тимонину за полезное обсуждение и ценные замечания по тексту диссертации. Я глубоко благодарен моему научному консультанту Д.Д. Соколову за всестороннюю поддержку, ценные идеи и предложения на всем протяжении работы.

Я глубоко признателен коллективу Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра и лично А.Н. Кузнецову и С.П. Кузнецовой, без участия которых сбор материала в природе был бы невозможен. Также я благодарен коллективу Общефакультетской лаборатории электронной микроскопии МГУ за помощь в работе, связанной с электронной микроскопией. Наконец, я искренне признателен всему коллективу кафедры высших растений МГУ за доброжелательное отношение и поддержку.

## ГЛАВА 1. ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИКОГЕТЕРОТРОФНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ РАЗНООБРАЗИЕ В МИРОВОЙ ФЛОРЕ

### Общие свойства гетеротрофных высших растений; микогетеротрофы и голопаразиты.

Нефотосинтезирующие, или голо-гетеротрофные, растения представляют собой особую экологическую группу организмов. Они не производят хлорофилл (или производят его в очень малых количествах: например, Cummings, Welschmeyer, 1998; Feild, Brodribb, 2005; Hu et al., 2016) и, следовательно, не способны к фотосинтезу и, за редкими исключениями, не имеют зеленой окраски во всех частях растения. По этой причине они выделяются на фоне автотрофных растений в естественных местообитаниях.

В отношении органического питания нефотосинтезирующие растения, будучи полностью гетеротрофными, более сходны с животными и грибами, чем с зелеными растениями. По способу получения углерода их можно разделить на две группы (Leake, 1994). К первой группе относятся облигатные паразиты других высших растений; они используют специализированные корни (гаустории) для высасывания питательных веществ из корней или стеблей растений-хозяев (Nickrent, 2020). Вторая группа — полностью микогетеротрофные растения, получающие углерод от микоризообразующих грибов (Merckx et al., 2013a). Трактовка отдельными авторами (например, Терехин, 2000) хищных растений как одной из групп гетеротрофных растений ошибочна, поскольку гетеротрофность подразумевает поглощение из внешней среды органических веществ, в то время как хищные растения получают органику исключительно в процессе фотосинтеза (а перевариваемых животных используют как источник минеральных веществ; Adamec, 1997).

Нефотосинтезирующие таксоны встречаются во многих линиях эволюции высших растений. Среди печеночников (Marchantiophyta) к ним относится единственный вид — североевропейский микогетеротроф *Aneura mirabilis* (Malmb.) Wickett & Goffinet (Aneuraceae) (Merckx et al., 2013a). У некоторых плауновидных (Lycopodiopsida; здесь и далее систематика сосудистых споровых растений согласно PPGI, 2016) и папоротниковидных (Polypodiopsida) известны бесхлорофилльные, микогетеротрофные гаметофиты, однако спорофиты всех видов являются фотосинтезирующими (Merckx et al., 2013a), что формально не позволяет отнести эти таксоны к гетеротрофным, а также говорит об отсутствии характерных для гетеротрофных растений (Wicke et al., 2016; Graham et al., 2017; Lam et al., 2018; Wicke, Naumann, 2018) геномных преобразований, что подтверждено прямыми данными из области геномики (Shen et al., 2020; Hao et al., 2021). *Parasitaxus usta* (Vieill.) de Laub. (Podocarpaceae), эндемик Новой Каледонии, является единственным гетеротрофным голосеменным, причем способ питания этого вида не имеет аналогов в растительном мире. Будучи корневым голопаразитом на другом



представителе того же семейства, *Falcatifolium taxoides* (Brongn. & Gris) de Laub., этот вид также получает органические вещества из микоризообразующих грибов, которые участвуют в ассоциации *Parasitaxus–Falcatifolium* (Feild, Brodribb, 2005; Merckx et al., 2013a). Среди покрытосеменных голопаразиты известны только в кладе magnoliids и среди высших двудольных (в кладе core eudicots) (Nickrent, 2020). Большинство микогетеротрофов в пределах покрытосеменных относится к однодольным (клада monocots), также они имеются среди высших двудольных (клада core eudicots) (Merckx, Freudenstein, 2010; Merckx et al., 2013c). Согласно последней сводке, посвященной паразитам (Nickrent, 2020), в мировой флоре насчитывается около 450 голопаразитических видов (без учета *Cuscuta* L., для которого показана способность к фотосинтезу: Hibberd et al., 1998). По данным Merckx et al. (2013a), в мире насчитывается более 500 видов микогетеротрофов; эти авторы указывают почти 900 видов, но мы считаем более правильным исключить из этой цифры плауновидные и папоротниковидные, у которых микогетеротрофной является только одна из стадий жизненного цикла. Следуя логике авторов, в число микогетеротрофов следовало бы включить все виды огромного семейства Orchidaceae. Merckx et al. (2013a) отмечают, что статус микогетеротрофов для многих из перечисленных ими видов (а также для гаметофитов плауновидных и папоротниковидных) оценивается ими как предварительный; в него входят бесхлорофилльные организмы, имеющие микоризу (в некоторых случаях, предположительно) и не являющиеся голопаразитами (то есть не имеющих непосредственной связи с другими растениями). Для подтверждения этого статуса, по мнению авторов, необходимы детальные физиологические исследования. По нашему мнению, организмы, обладающие таким набором свойств, можно с уверенностью относить к микогетеротрофам, поскольку никакие другие способы получения органики для них не представляются доступными.

Бесхлорофилльные покрытосеменные нередко обладают сходным габитусом, поскольку большинство их видов – прямостоячие травянистые растения небольшого размера (редко – травянистые лианы), имеющие небольшие чешуевидные листья (то есть лишенные листьев срединной формации; Merckx et al., 2013a; Nickrent, 2020), а также цветки с выраженным зоофильным синдромом (некоторые виды являются самоопыляющимися, но абиотическое опыление для этих растений неизвестно; Leake, 1994; Watson et al., 2022). В то же время, строение цветка некоторых бесхлорофилльных покрытосеменных является настолько необычным, что не позволяет установить прямое сходство с таковым каких-либо фотосинтезирующих покрытосеменных.

В традиционных системах способу органического питания придавался большой вес, однако молекулярные данные показали, что таксономическая значимость этого признака была во многих случаях переоценена. Так, несколько групп голопаразитических двудольных

сближались с Rafflesiaceae: А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 2009) принимал надпорядок Rafflesianae, объединявший растения, ныне относимые к семействам Apodanthaceae (Cucurbitales), Cytinaceae (Malvales) и Rafflesiaceae (Malpighiales) из клады rosids и Mitrastemonaceae (Ericales) из клады asterids (APG IV, 2016). А. Cronquist (1968, 1981) и R. Thorne (1992, 2000) в аналогичный таксон (порядок Rafflesiales в их системах) включали еще и Hydnoraceae – семейство, относимое сейчас к порядку Piperales из магнолиид (Nickrent, 2020), а иногда включаемое в состав другого семейства этого порядка – Aristolochiaceae (например, APG IV, 2016). Сходным образом, в более ранней системе А.Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1997) Hydnoraceae было включено в Rafflesianae. Примечательно, что Hutchinson (1973) отнес представителей всех пяти семейств к порядку Aristolochiales, тем самым верно указав, в отличие от авторов других домолекулярных систем, на филогенетическую близость Hydnoraceae и Aristolochiaceae. Несколько микогетеротрофных групп однодольных сближались с Burmanniaceae из порядка Dioscoreales (APG IV, 2016). В особенности это касается семейства Corsiaceae, нередко включавшегося в порядок Burmanniales (Hutchinson, 1973; Dahlgren et al., 1985; Thorne, 1992; Takhtajan, 1997, 2009), но относимого сейчас к Liliales (APG IV, 2016). А. Cronquist (1968, 1981) выделял порядок Orchidales с четырьмя семействами, в каждом из которых имелись гетеротрофные виды: Corsiaceae, Burmanniaceae (включая представителей Thismiaceae), Geosiridaceae (сейчас включается в Iridaceae, Asparagales) и Orchidaceae (сейчас относится к Asparagales). Наконец, многие авторы принимали близкое родство микогетеротрофных семейств Petrosaviaceae и Triuridaceae (например, Cronquist, 1968, 1981, 1988; Takhtajan, 1997; см. ниже), относящихся в настоящее время к разным порядкам однодольных (APG IV, 2016).

При сборе растений в природе различить микогетеротрофные и голопаразитические растения можно только по отсутствию или наличию гаусториев, связанных с тканями других растений. Поскольку большинство гетеротрофных растений являются почвенными растениями (с почвой не связаны лишь стеблевые голопаразиты), оценить наличие гаусториев нередко оказывается технически затруднительно. Так, многие гербарные образцы голопаразитов в мировых коллекциях не содержат гаусториальных органов. История изучения гетеротрофных растений содержит немало примеров ошибочного определения способа их питания; некоторые таксоны, включая *Monotropa* (Ericaceae), стали предметом длительных дебатов (см. обзоры в Терехин, 1977; Leake, 1994). Даже при наличии полностью репрезентативного материала определение способа питания нередко требует специальных исследований на микроскопическом уровне, включая выявление грибных симбионтов в корнях микогетеротрофов. В отсутствие такой информации микогетеротрофные растения часто некорректно относили к сапрофитам, что предполагало их способность питаться напрямую мертвой органикой (Leake, 1994, 2005; Merckx et al., 2013a). Зачастую заключение о способе

питания образца и даже вида в целом делают на основе его таксономического положения (например, Parnell, 2012; Suetsugu, Kinoshita, 2020), для чего важно иметь представление о разнообразии обеих групп гетеротрофных растений в изучаемом регионе. В Камбодже, Лаосе и Вьетнаме известны следующие семейства и роды голопаразитических покрытосеменных: Balanophoraceae (*Balanophora* J.R.Forst. & G.Forst., *Rhopalocnemis* Jungh.; Hansen, 1973a), Mitrastemonaceae (*Mitrastemon* Makino; Hansen, 1973b), Orobanchaceae (*Aeginetia* L., *Christisonia* Gardner; Vu, 2005; Newman et al., 2007; Cho et al., 2016; Nuraliev et al., 2023a), Rafflesiaceae (*Sapria* Griff.; Hansen, 1973b), всего около 15 видов.

Для нефотосинтезирующих линий эволюции высших растений характерны общие паттерны изменений пластидного генома, вызванные исчезновением фотосинтетической функции пластид и не зависящие от типа гетеротрофного питания (Wicke, Naumann, 2018). Эти изменения представляют собой поэтапно накапливающиеся необратимые редукции, что дает возможность описывать это явление как деградация по типу храповика (Graham et al., 2017). На первых этапах этого процесса (в некоторых случаях, до потери способности к фотосинтезу) теряется ген *ndh*, предположительно снижающий фотоокислительный стресс. Затем, чаще всего одновременно с потерей фотосинтеза утрачивается *rpo* — ген РНК-полимеразы, участвующей у зеленых растений в транскрипции многих пластидных генов. Также при переходе к полной гетеротрофности редуцируются некоторые гены, непосредственно связанные с фотосинтезом, включая гены фотосистем 1 и 2 (например, *psa*, *psb*). Другие гены, обеспечивающие фотосинтез, исчезают с задержкой, т.е. обнаруживаются у некоторых полностью гетеротрофных таксонов, что связывают с наличием у них вторичных (не связанных с фотосинтезом) функций. К таким генам относится ген большой субъединицы РубисКО (*rbcL*, ключевой ген фиксации CO<sub>2</sub>) и ген АТФ-синтазы (*atp*, генерирует АТФ с использованием протонного градиента, создаваемого при световой фазе фотосинтеза). Гены, не являющиеся биоэнергетическими, редуцируются одними из последних; некоторые из них являются так называемыми генами домашнего хозяйства. Примечательным является существование пятерки генов (*accD*, *clpP*, *trnE*, *ycf 1*, *ycf 2*), из которой хотя бы один имеется во всех изученных пластидных геномах. С работой этих генов, вероятно, связано и сохранение большинства генов аппарата трансляции (*infA*, *rpl*, *rps*, *rrn*, *trn*), наблюдающееся даже у глубоко деградировавших пластомеров, а также сохранение самих пластидных геномов. Функционально особенно важным из этих пяти генов считается *accD*, участвующий в синтезе липидов; функция некоторых из этих генов до сих пор не ясна (Graham et al., 2017; Wicke, Naumann, 2018).

В соответствии с редукционным характером эволюции пластидного генома бесхлорофилльных высших растений, их пластомеры часто гораздо короче и содержат меньшее число генов по сравнению с пластомами фотосинтезирующих растений (см. обзор в Wicke,

Naumann, 2018). Самый длинный пластом среди бесхлорофилльных растений обнаружен у голопаразита *Lathraea squamaria* L. (Orobanchaceae): он имеет длину 150,5 тыс. пар оснований и содержит 112 генов, включая псевдогены (Samigullin et al., 2016), что сходно с соответствующими показателями у *Arabidopsis thaliana* (Sato et al., 1999). Самый короткий из известных пластов также принадлежит голопаразитическому виду, *Pilostyles hamiltonii* C.A.Gardner (Apodanthaceae): длина этого пласта 11 тыс. пар оснований, и он имеет пять предположительно функциональных генов (Bellot, Renner, 2016). Хотя анализ разнообразия редуцированных явлений в пластоме предсказывает возможность его полной утраты (Graham et al., 2017), практически у всех изученных на данный момент видов показано наличие пласта. Единственным исключением является голопаразитическое семейство Rafflesiaceae: прицельный поиск пластидного генома у двух его видов, *Rafflesia lagascae* Blanco и *Sapria himalayana* Griff., привел к не вполне однозначным результатам, свидетельствующим в пользу возможного полного отсутствия пласта (Molina et al., 2014; Cai et al., 2021; Guo et al., 2023). Одним из способов дальнейшего решения этого вопроса является проверка наличия самих пластов цитологическими методами. Для данных двух видов такие исследования до сих пор не были проведены. В клетках другого вида семейства, *R. philippensis* Blanco, были обнаружены пластидоподобные структуры, отличающиеся от типичных пластов гомогенной стромой и отсутствием ламелл или каких-либо других внутренних мембран (Molina et al., 2014); являются ли эти структуры эволюционными производными пластов, остается неясным (Krause, 2015). Неясны и теоретические критерии выявления гомологии органелл, не имеющих генома, с пластами.

### **Разнообразие проявлений микотрофности и терминологические аспекты.**

Термин микогетеротрофность введен Leake (1994) для обозначения способа питания бесхлорофилльных (нефотосинтезирующих) растений, получающих органические вещества от грибов посредством микоризоподобных ассоциаций. До работы Leake (1994, 2005), а иногда и после их появления, такие растения называли сапрофитами, отчасти из-за непонимания их способа питания и кажущегося отсутствия связей с другими организмами, отчасти в силу традиции (Merckx, 2013).

Merckx (2013) предложил более строгое определение этого термина, охватывающее более широкий спектр явлений: микогетеротрофность – способность растения получать [органический] углерод из грибов. В таком понимании микогетеротрофность не противопоставляется автотрофности (то есть способности синтезировать органику из неорганических углерод-содержащих соединений). В растительном мире существуют все три возможные комбинации этих способностей (за очевидным исключением отсутствия какого-

либо питания): полная микогетеротрофность – получение органики только из грибов (всегда сопровождается бесхлорофилльностью); полная автотрофность – получение органики только посредством фотосинтеза; частичная микогетеротрофность (= миксотрофность) – получение органики обоими способами одновременно хотя бы на одном этапе жизненного цикла (см. также Jacquemyn, Merckx, 2019).

Следует отметить, что на практике под микогетеротрофностью обычно подразумевают полную микогетеротрофность (например, Merckx et al., 2013b; Tsukaya, 2018; Gomes et al., 2019); уточнения используют в основном при необходимости сделать акцент на наличии частичных микогетеротрофов в том или ином анализе.

Обозначенные выше типы способа питания характеризуют вид растения как единое целое. При этом некоторые виды имеют разный способ питания на разных фазах жизненного цикла, что не возмозжет отнести их ни к одному из трех типов. Полную зависимость вида в органическом питании от грибов на ранних этапах своего развития называют начальной микогетеротрофностью; нередко такие виды во взрослом состоянии питаются автотрофно, хотя формально в эту группу относятся и все полностью микогетеротрофные виды (Merckx, 2013; Jacquemyn, Merckx, 2019). Представители плауновидных и папоротниковидных, характеризующиеся в той или иной степени микогетеротрофными гаметофитами, представляют собой особый случай, не имеющий специального названия.

### **Разнообразие и распространение микогетеротрофных покрытосеменных.**

Микогетеротрофные виды имеются в десяти семействах покрытосеменных (Merckx, Freudenstein, 2010; Merckx et al., 2013c). Для базальных покрытосеменных микогетеротрофность неизвестна. Среди высших двудольных микогетеротрофы имеются в семействах Polygalaceae (Fabales), Ericaceae (Ericales) и Gentianaceae (Gentianales), среди однодольных – в семействах Petrosaviaceae (Petrosaviales), Burmanniaceae, Thismiaceae (Dioscoreales), Triuridaceae (Pandanales), Corsiaceae (Liliales), Iridaceae, Orchidaceae (Asparagales). Три из этих семейств включают исключительно микогетеротрофные виды: Thismiaceae, Triuridaceae и Corsiaceae. Orchidaceae содержат почти половину видового разнообразия микогетеротрофных покрытосеменных, а именно, более 240 видов, относящихся к примерно 40 родам (Merckx et al., 2013a).

Неравномерная встречаемость микогетеротрофных видов среди двудольных и однодольных не раз отмечалась различными исследователями (Leake, 1994; Bidartondo, 2005; Merckx et al., 2013a, 2013c; Jacquemyn, Merckx, 2019). Imhof (2010) предположил, что причиной данного феномена являются фундаментальные анатомические и биоморфологические различия двудольных и однодольных. В качестве особенностей однодольных, благоприятствующих

возникновению микогетеротрофности, Imhof (2010) указал (1) преобладание травянистых жизненных форм, в том числе травянистость предполагаемого ближайшего общего предка современных однодольных; (2) отсутствие вторичных покровных тканей, что обуславливает сохранение первичной коры корней и корневищ (обеспечивающей взаимодействие с симбиотическими грибами) в течение всей жизни растения; (3) вторично гоморизная корневая система, позволяющая решить проблему фатального нарушения потока веществ при повреждении главного корня, которая возникала бы у аллоризной корневой системы при отсутствии ее укрепления путем вторичного утолщения; (4) разнообразие паттернов микоризной колонизации, основанное на высокой специализированности инфицированных грибом тканей растения.

В пределах покрытосеменных микогетеротрофность возникала как минимум 45 раз. Скорее всего, эта оценка является заниженной, поскольку в некоторых таксонах (особенно *Burmannia* и различных линиях эволюции *Orchidaceae*) филогенетические отношения гетеротрофных и автотрофных видов не полностью выявлены (Merckx et al., 2013c). Например, в семействе *Orchidaceae* неизвестно филогенетическое положение эндемичного для Вьетнама рода *Vietorchis* и произрастающего во Вьетнаме и на Яве *Silvorchis* (Averyanov et al., 2013, 2018c); отсутствуют молекулярно-филогенетические данные для старосветских родов *Didymoplexis*, *Didymoplexiella* и *Didymoplexiopsis*, предположительно родственных друг другу и также близких к *Gastrodia* (Kumar et al., 2020). При этом способность к получению органических соединений из микоризообразующих грибов, на основе которой возникала микогетеротрофность, характеризует более крупные клады и появлялась в эволюции меньшее число раз. Так, начальная микогетеротрофность, вероятно, возникла в основании семейств *Burmanniaceae*, *Ericaceae*, *Gentianaceae* и *Orchidaceae* (Merckx et al., 2013c).

Микогетеротрофные покрытосеменные встречаются практически по всему земному шару (за исключением областей, полностью лишенных растительности), однако большинство видов приурочено к тропическим широтам (Leake, 1994; Merckx et al., 2013b; Gomes et al., 2019). Почти 300 видов, то есть более половины всего разнообразия, эндемичны для азиатских палеотропиков, и более 100 видов – для неотропиков; африканские тропики относительно бедны микогетеротрофными видами (Leake, 1994). Типичными для микогетеротрофов местообитаниями являются сильно затененные леса с толстым слоем листового опада и отсутствующим, либо слабо выраженным травянистым ярусом (Leake, 1994). Соответственно, наиболее богаты микогетеротрофными видами тропические дождевые леса. В литературе многократно отмечались случаи совместного произрастания нескольких видов микогетеротрофных покрытосеменных в самых разных тропических регионах (Jonker, 1938; Maas, Rübsamen, 1986; Maas-van de Kamer, 1995; Maas-Van de Kamer, Weustenfeld 1998; Cheek,

Williams, 1999; Cheek, 2006; Heywood et al., 2007; Merckx et al., 2013b), что в совокупности с редкостью большинства этих видов является примечательным. Строгое объяснение этого феномена отсутствует (Merckx et al., 2013b).

### **Взаимодействие микогетеротрофных растений с грибами.**

Микогетеротрофные покрытосеменные чаще всего взаимодействуют с грибами своими корнями, но также в этом взаимодействии могут участвовать корневища, и в редких случаях - надземные побеги и листья (Imhof, 2010; Imhof et al., 2013). Ткани микогетеротрофов образуют ассоциацию с грибным мицелием, сходную с настоящей микоризой, но отличающуюся направлением потока питательных веществ (идушим от гриба к растению). Таким образом, эта ассоциация более близка к эксплуататорству, чем к кооперации (Merckx, 2013), и микогетеротрофность можно рассматривать как паразитизм растений на грибах.

Хотя термин «микориза» этимологически подразумевает ассоциацию грибов с корнями растений, и в строгом понимании имеет именно такое значение (Beentje, 2016; Simpson, 2019), микоризоподобные связи известны у целого ряда организмов, лишенных корней, в том числе у печеночников, мохообразных, гаметофитов плауновидных и папоротниковидных и у бескорневых Orchidaceae, а также у протокормов всех Orchidaceae (Leake, 1994; Smith, Read, 2008; Merckx, 2013; Merckx et al., 2013a; Imhof et al., 2013). По мнению Smith, Read (2008), введение специальных терминов для таких ассоциаций в соответствии с типом участвующих органов растений не является целесообразным. Микоризообразование зарегистрировано у 80% видов и 92% семейств высших растений, а среди покрытосеменных – у 85% видов и 94% семейств (Wang, Qiu, 2006).

У высших растений в целом различают два основных типа микоризы (и микоризоподобных связей): арбускулярная микориза, в которой участвуют гломеромицеты (Glomeromycota) и в редких случаях мукоромицеты (Mucoromycota, только у печеночников), и эктомикориза, в которой участвуют некоторые представители базидиомицетов (Basidiomycota) и аскомицетов (Ascomycota) (Smith, Read, 2008; Bidartondo et al., 2011; Merckx, 2013; Merckx et al., 2013a; Field et al., 2014). Типичная эктомикориза морфологически характеризуется расположением гиф в межклетниках, без проникновения в клетки растения. Эктомикориза формируется у древесных видов; у микогетеротрофных растений она не встречается (Smith, Read, 2008; Merckx, 2013; Imhof et al., 2013). Бесхлорофилльное голосеменное *Parasitaxus usta* взаимодействует с грибами, в норме образуя арбускулярную микоризу (Merckx et al., 2013a); грибную составляющую в ассоциации *Parasitaxus-Falcatifolium* описывают как «эктэндомицелий» (Imhof et al., 2013). Хотя эктомикориза указывается для микогетеротрофных представителей Orchidaceae и для подсемейства Monotropoideae s.str. семейства Ericaceae (Leake,

2004, 2005), такое взаимодействие отличается проникновением коротких гиф в клетки эпидермы (Imhof et al., 2013). В таких случаях более корректно говорить не об эктомикоризе как таковой, а об ассоциации с эктомикоризообразующими грибами (например, Hynson, Bruns, 2010), либо классифицировать их как отдельные типы – монотропидная и орхидная микориза (Smith, Read, 2008). В детальной классификации Smith, Read (2008) всего принято семь типов микоризы. Помимо уже упомянутых, это эктэндомикориза, арбутоидная и эрикоидная микориза; они встречаются только у фотосинтезирующих растений (Smith, Read, 2008).

В литературе, включая указанные выше источники, наблюдается двойственность классификаций микоризы: выделяют арбускулярную микоризу и эктомикоризу как два «основных» типа, и одновременно с этим – семь типов в более строгой классификации. По всей видимости, это связано с привязкой пяти из семи типов к определенным (или очень немногочисленным) таксонам растений, в то время как арбускулярная микориза и эктомикориза в узком понимании имеются у многих растительных таксонов (Smith, Read, 2008). Кроме того, в этих пяти типах микоризы участвуют те же группы грибов, что и в эктомикоризе в узком понимании, т.е. аскомицеты и/или базидиомицеты (Smith, Read, 2008). По этой причине микоризу часто описывают посредством обращения к участвующим в ней группам грибов, то есть как образованную грибами, способными образовывать арбускулярную микоризу, либо образованную эктомикоризообразующими грибами. Такой подход является наиболее простым для ко-филогенетических исследований (например, Gomes et al., 2019), однако при этом отчасти теряется биологический смысл указания типа микоризы, и в первую очередь – ее структурные характеристики.

Большинство микогетеротрофных растений имеют высокую специфичность по отношению к грибным симбионтам (Smith, Read, 2008; Hynson, Bruns, 2010; Yamato et al., 2011, 2014, 2016; Merckx et al., 2013c, 2017; Suetsugu et al., 2022a). Для этого явления предлагается два возможных объяснения: во-первых, растение может избирательно взаимодействовать с грибами, обеспечивающими наилучшее органическое питание; во-вторых, у микоризообразующих грибов гипотетически может вырабатываться защитный механизм от таких паразитических взаимодействий, и лишь некоторые из них не препятствуют в достаточной мере их установлению (Merckx et al., 2013c).

Арбускулярная микориза. Этот тип микоризы назван по наличию арбускул – многократно разветвленных участков грибного мицелия в клетках растения. У микоризы этого типа отсутствуют грибной чехол и сеть Гартига (см. ниже). Морфологическое разнообразие арбускулярной микоризы подразделяют на два подтипа (Smith, Read, 2008). *Arum*-тип характеризуется доминированием межклеточных гиф, которые дают короткие боковые ветки, проникающие в клетки и образующие арбускулы. *Paris*-тип характеризуется наличием



внутриклеточных клубков гиф, при этом гифы напрямую распространяются от одной клетки к другой. У микогетеротрофных растений встречается только арбускулярная микориза *Paris*-типа. Согласно Imhof et al. (2013), ключевую роль в микогетеротрофном способе питания играют внутриклеточные гифы, вследствие чего микогетеротрофность не формируется ни на основе эктомикоризы, ни на основе арбускулярной микоризы *Arum*-типа.

Грибы, образующие арбускулярную микоризу (Glomeromycota), – облигатные симбиотрофы. Известно взаимодействие следующих микогетеротрофных покрытосеменных и гломеромицетов (Merckx, Bidartondo, 2008; Merckx et al., 2012, 2017; Waterman et al., 2013; Mennes et al., 2015; Gomes et al., 2017; Guo et al., 2019; Suetsugu et al., 2022a):

Burmanniaceae: род *Glomus* (Glomeraceae), также семейство Acaulosporaceae;

Corsiaceae: род *Glomus* (Glomeraceae);

Gentianaceae: роды *Acaulospora* (Acaulosporaceae), *Glomus* (Glomeraceae), *Gigaspora*, *Scutellospora* (Gigasporaceae);

Iridaceae: нет данных;

Petrosaviaceae: род *Glomus* (Glomeraceae);

Polygalaceae: род *Glomus* (Glomeraceae);

Thismiaceae: роды *Glomus*, *Rhizophagus* (Glomeraceae);

Triuridaceae: род *Glomus* (Glomeraceae), также семейства Acaulosporaceae, Gigasporaceae.

Монотропоидная микориза. Встречается только в полностью микогетеротрофном подсемействе Monotropoideae (в понимании Stevens, 2001-onwards, т.е. исключая Pyroloideae) семейства Ericaceae. Микориза этого типа характеризуется наличием грибного чехла (сплетение гиф вокруг корня) и сети Гартига (мицелиальная сеть между клетками эпидермы и паренхимы первичной коры), а также внутриклеточной колонизацией (Smith, Read, 2008). Монотропоидная микориза формируется с участием базидиомицетов, включая роды *Gautieria* (Gautieriaceae), *Hydnellum* (Bankeraceae), *Rhizopogon* (Rhizopogonaceae), *Tricholoma* (Tricholomataceae), а также семейства Russulaceae и Thelephoraceae (Waterman et al., 2013).

Орхидная микориза. Встречается только в семействе Orchidaceae, как у микогетеротрофных, так и у фотосинтезирующих видов (все виды семейства, фотосинтезирующие во взрослом состоянии, являются начальными микогетеротрофами). У микоризы этого типа отсутствуют грибной чехол и сеть Гартига, имеет место внутриклеточная колонизация (Smith, Read, 2008). Орхидная микориза формируется с участием базидиомицетов из семейств Ceratobasidiaceae, Coprinaceae, Cortinariaceae, Marasmiaceae, Meripilaceae, Mycenaceae, Psathyrellaceae, Russulaceae, Sebacinaceae, Thelephoraceae и Tuberaceae (Waterman et al., 2013; Lee et al., 2015).

Согласно анализу Gomes et al. (2019), микогетеротрофные покрытосеменные с арбускулярной микоризой приурочены в основном к вечнозеленым широколиственным тропическим лесам, в то время как микогетеротрофные покрытосеменные, ассоциированные с эктомикоризообразующими грибами (т.е. *Ericaceae* с монотропидной микоризой и *Orchidaceae* с орхидной микоризой), более распространены в листопадных широколиственных и вечнозеленых хвойных лесах внетропических областей. Авторы заключают, что микогетеротрофы с разным типом микоризы имеют разные предпочтения относительно климата и биотопа; другими словами, описанный авторами паттерн эколого-географической приуроченности отражает предпочтения самих растений, а не возможности взаимодействий с теми или иными группами симбионтов в разных областях земного шара.

Большая часть микогетеротрофных растений взаимодействует с грибами, способными к образованию типичной микоризы, т.е. обеспечивающей поток органики от фотосинтезирующего растения к грибу. Такие микогетеротрофные растения рассматривают как участников тройственной ассоциации, в которой общая микоризная ассоциация передает органику от зеленого растения к бесхлорофилльному. В такой системе микогетеротрофные растения можно рассматривать как эпипаразиты на зеленых растениях (Leake 2004, 2005; Merckx, 2013; Waterman et al., 2013). Поток веществ от автотрофного растения к микогетеротрофному был продемонстрирован напрямую при помощи радиоактивных меток: меченые вещества, впрыснутые в флоэму сосен и елей, были обнаружены в растущих под ними растениях *Monotropa hypopitys* L. (*Ericaceae*), но не в произрастающих рядом растениях *Calluna* и *Vaccinium* из того же семейства (Björkman, 1960). Принципиально другую экологическую нишу занимают некоторые микогетеротрофные *Orchidaceae*: они взаимодействуют с так называемыми свободноживущими грибами, то есть такими, которые не участвуют в типичных микоризах и являются сапротрофами (питаются мертвой органикой) (Hynson, Bruns, 2010; Leake, Cameron, 2010; Waterman et al., 2013; Gomes et al., 2019). Такое взаимодействие можно рассматривать как особый подтип орхидной микоризы. Оно известно у некоторых бесхлорофилльных видов из родов *Cremastra*, *Cyrtosia*, *Epipogium*, *Eulophia*, *Gastrodia* и *Wulfschlaegelia* с участием базидиомицетов из семейств *Coprinaceae*, *Marasmiaceae*, *Meripilaceae*, *Mycenaceae* и *Psathyrellaceae* (Waterman et al., 2013; Lee et al., 2015; Suetsugu et al., 2022b). Помимо микогетеротрофных *Orchidaceae*, особым типом взаимодействия обладают, по всей видимости, эпифитные представители этого семейства: в их корнях обнаружены немикоризообразующие таксоны грибов, в том числе такие, которые питаются мертвой органикой (Eskov et al., 2020).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### МЕТОДИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ РАБОТЫ

Основные направления исследований были выстроены таким образом, чтобы составить как можно более полное и разностороннее представление о видовом разнообразии микогетеротрофных покрытосеменных растений в Восточном Индокитае. Для сбора оригинального материала были предприняты полевые исследования, основная часть которых проходила во Вьетнаме в рамках экспедиций Российско-Вьетнамского Тропического Центра; в ходе этих экспедиций охвачено 27 провинций в разных частях страны. Также сбор образцов проходил на территории Лаоса (рис. 1). При сборе материала был использован маршрутный метод, при этом особое внимание было уделено местообитаниям, наиболее подходящим для большинства микогетеротрофных таксонов: влажным затененным участкам леса, в особенности вдоль берегов небольших рек и ручьев (Maas, Rübsamen, 1986; Cheek, Williams, 1999, Cheek, 2006; Neuwold et al., 2007; Merckx et al., 2013a, etc). Часть изученного материала собрана в природе коллегами и передана автору для изучения. После первичного анализа материала и определения образцов до рода и предварительно – до вида принималось решение о необходимости включения образцов в исследования специального характера, в том числе микроморфологические (при помощи СЭМ), палинологические и молекулярно-филогенетические. Результаты специальных исследований использовались при принятии окончательных таксономических решений (в том числе – отнесение образцов к тому или иному виду, определение границ между трудно различимыми видами, группировка видов во внутривидовые таксоны), которые находили отражение в таксономических обработках. Таксономические обработки являются результатом не только изучения оригинальных образцов, но и анализа соответствующих литературных источников, что обеспечивает их полноту (с поправкой на уровень изученности соответствующих групп в мировой науке). При составлении видовых очерков уделено внимание вопросам типификации видов; для видов, типификация которых не являлась очевидной, проведен поиск исторических образцов и его сопоставление с протологом и другими релевантными публикациями.

Таксономическая часть работы по каждому изученному семейству составлена в соответствии с тем, какие результаты получены в рамках диссертации, и что они добавляют к имеющимся представлениям о систематике изученных групп. Так, для трех семейств (Petrosaviaceae, Thismiaceae и Triuridaceae) и двух родов семейства Orchidaceae (*Didymoplexiella* и *Vietorchis*) полученные результаты привели к необходимости провести полные таксономические ревизии в рамках целевого региона. Для семейства Burmanniaceae и двух других родов Orchidaceae (*Cephalanthera* и *Didymoplexis*) результаты работы привели к

появлению новой таксономической информации об отдельных видах, в то время как для других видов этих групп доступна только разрозненная информация из литературных источников, которой недостаточно для их включения в ревизию. Для всех изученных групп составлены определительные ключи.

Морфологические описания в таксономических обработках являются оригинальными, основанными на изучении процитированных образцов и дополненными для соответствующих видов сведениями из литературных источников (кроме описанных нами новых для науки видов). Исключениями являются *Thismia bokorensis*, *T. nigricoronata* и *T. okhaensis*, известные только по недоступным для изучения типовым образцам; для этих видов описания из протологов переработаны в соответствии с нашими представлениями об общей морфологии *Thismiaceae* и дополнены в ходе анализа доступных изображений. Из изученного материала наиболее информативными являются спиртовые образцы, собранные в природе при подготовке данной диссертации и сопровождающиеся детальными аналитическими макрофотографиями живых растений, а также полученные от коллег.

## МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА

При составлении морфологических описаний измерения проводили на растениях, зафиксированных и хранящихся в 70% этаноле (или 50% этаноле для некоторых образцов) с использованием линейки, а также штангенциркуля под препаровальным микроскопом (Olympus SZX7 и МБС-9) для мелких частей растений. Также для измерений были использованы фотографии живых растений, сделанные с линейкой. Фотографии живых растений сделаны автором (если не указано иное) при помощи цифровой камеры Pentax Optio W80.

Для изучения образцов *Triuridaceae* методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) соцветия и цветки, хранящиеся в 70% этаноле, обезвоживали в 96% этаноле, а затем в 100% ацетоне. Обезвоженный материал был высушен при критической точке в аппарате НСР-2, покрыт золотом и палладием с использованием устройства для ионного покрытия Eiko IB-3, и изучался с помощью СЭМ CamScan S2 в Московском государственном университете.

Все изображения были обработаны с помощью PHOTOSHOP ELEMENTS (Adobe Systems, Сан-Хосе, Калифорния, США). Некоторые СЭМ-изображения были раскрашены с помощью CORELDRAW X5 (Corel Corporation, Оттава, Канада).

Акронимы гербариев соответствуют принятым в Index Herbariorum (Thiers, 2023). Был изучен материал (непосредственно, либо в виде высококачественных цифровых изображений), хранящийся в следующих гербариях: ASSAM, B, BM, CSH, E, FI, GIFU (the herbarium of Gifu University), HN, HNL, HNU, IBK, IBSC, K, KAG, KFBG, KUN, L, LE, MAK, MO, MW, P, PE, SGN, SING, SYS, TAIF, TI, TNS, U, US.

В таксономических обработках виды приведены в алфавитном порядке. Географические области в описании распространения таксонов упорядочены с северо-запада на юго-восток.

### МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ (Shepeleva et al., 2020)

Молекулярно-филогенетические реконструкции получены для рода *Thismia* (Thismiaceae). Сиквенсы ядерных и митохондриальных участков были сгенерированы de novo для 25 видов рода. Кроме того, сиквенсы 22 видов были взяты из базы данных GenBank. Информация об исследованных образцах, включая данные о ваучерах и номера записей в GenBank, представлена в Таблице 1.

**Таблица 1.** Виды и участки ДНК, использованные в молекулярно-филогенетическом исследовании, а также информация о ваучерах, географическое происхождение материала и регистрационные номера GenBank.

<sup>a</sup> Сиквенсы взяты из базы данных GenBank.

Вид	страна	ваучерный образец	место и дата сбора	ITS (номер GenBank)	18S (номер GenBank)	<i>atp1</i> (номер GenBank)
<i>Thismia abei</i> (Akasawa) Hatus.	Япония	<i>K. Suetsugu s.n.</i>	Kohzu Island, Kohzu village, Tokyo pref., 34°13'02"N 136°14'03"E, 18.08.2015	MK356135	MK356115	MN072714
<i>Thismia acuminata</i> Hroneš, Dančák & Sochor	Малайзия, Борнео	<i>M. Sochor, M. Hroneš, M. Dančák, Z. Egertová, D. Atu BOR6/17 (SAR, holotype)</i>	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor et al., 2018b	MG008338 <sup>a</sup>	MG008350 <sup>a</sup>	MG008365 <sup>a</sup>
<i>Thismia alba</i> Holttum ex Jonker	Таиланд	<i>S. Chantanaorrapint 2801 (PSU)</i>	Songkhla prov., Ton Nga Chang waterfall, ca. 500 m, 6°99'N 100°22'E, 04.10.2013	MK356123	MK356101	MN072704
<i>Thismia angustimitra</i> Chantanaorr.	Таиланд	<i>S. Chantanaorrapint, C. Promma 3904 (BKF, PSU)</i>	Bueng Kan prov., Bungkhla, Phu Wua Wildlife Sanctuary, Nature trail from headquarter, 190–300 m, 18°14'19.40" N 103°57'47.02"E, 16.08.2014	MK356124	-	-
<i>Thismia annamensis</i> K.Larsen & Aver. 1	Вьетнам	<i>M.S. Nuraliev 999 (MW)</i>	Dak Lak prov., Lak distr., Bong Krang munic., Chu Yang Sin national park, 12 km S of Krong Kmar village, forest, small river bank, ca. 1100 m, 12°23'41"N 108°20'55"E, 28.05.2014	MK356125	MK356102	MN072705
<i>Thismia annamensis</i>	Вьетнам	<i>L. Averyanov, T.V. Thao, N.T.</i>	Dak Nong prov., Dak Glong distr., Dak Plao	MK356141	MK356119	MN072719

K.Larsen & Aver. 2		Vinh HLF 5510 (LE, голотип)	munic., Ta Dung Nature Reserve, ca. 700-750 m, 11°51'47"N 107°56'59"E, 04.11.2005			
<i>Thismia betungkerihunensis</i> Tsukaya & H.Okada	Индонезия, Борнео	H. Okada, H. Nagamasu, H. Tsukaya HT1012 (BO, голотип)	West Kalimantan, Betung Kerihun National Park, near Sungai (River) Tobong Kopang, ca. 228 m, on slope under tropical rain forest (lower hill forest) mainly composed of Dipterocarpaceae, 00°54'51.1"N 113°40'20.7"E, 27.12.2010	MK356140	-	-
<i>Thismia brunneomitra</i> Hroneš, Koblrová & Dančák	Бруней	M. Dančák MD-Bru/17	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor et al., 2018b	MG765546 <sup>a</sup>	MG765546 <sup>a</sup>	MG765544 <sup>a</sup>
<i>Thismia bryndonii</i> Tsukaya, Suetsugu & Suleiman	Малайзия, Борнео	H. Tsukaya, K. Suetsugu, M. Suleiman TSS-14 (BORH, holotype)	Sabah, Maliau Basin Conservation Area, along the Belian Trail, elevation ca. 260 m, 04°41'50"N 116°54'27"E, 30.09.2016	MK356143	-	-
<i>Thismia clavarioides</i> K.R.Thiele	Австралия	P. Jordan NSW 447624 (NSW, holotype)	ITS: Merckx et al., 2017; 18S, <i>atp1</i> : Merckx, Smets, 2014	KX790903 <sup>a</sup>	KF692533 <sup>a</sup>	KF692539 <sup>a</sup>
<i>Thismia clavigera</i> F.Muell.	Малайзия, Борнео	L. Caddick 354 (K, но отсутствует там согласно Suetsugu et al., 2018d)	ITS: Merckx et al., 2017; 18S: Caddick et al., 2002; <i>atp1</i> : Merckx, Bidartondo, 2008	KY554878 <sup>a</sup>	AF309405 <sup>a</sup>	EU421049 <sup>a</sup>
<i>Thismia cornuta</i> Hroneš, Sochor & Dančák	Малайзия, Борнео	M. Sochor, M. Hroneš, M. Dančák, Z. Egertová, J.R. Pasan BOR2/17 (SAR, holotype)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor et al., 2018b	MG008341 <sup>a</sup>	MG008353 <sup>a</sup>	MG008367 <sup>a</sup>
<i>Thismia filiformis</i> Chantanaorr.	Таиланд	S. Chantanaorrapiñt, C. Promma 3928 (PSU)	Prachinburi prov., Khao Yai National Park, Pha Tabak waterfall, ca. 710 m, 14°21'52.01N 101°20'48.51"E, 19.08.2014	MK356126	MK356103	MN072706
<i>Thismia gardneriana</i> Hook.f. ex Thwaites	Таиланд	S. Chantanaorrapiñt, C. Promma 3903 (PSU)	Phangnga prov., Khao Lak National Park, Hin Lad waterfall, ca. 200 m, 08°35'12.59"N, 098°27'05.22"E, 04.08.2014	MK356127	MK356104	MN072712
<i>Thismia gongshanensis</i> Hong Qing Li & Y.K.Bi	Китай, Юньнань	Li 2008128 (HSNU, голотип)	Maku Village, Dulongjiang town, Gongshan county, ca. 2275 m, 27°41'54.6" N, 98°18'15.62" E, 27.06.2008	MK356144	MK356121	MN072721

<i>Thismia hexagona</i> Dančák, Hroneš, Kobřlová & Sochor 1	Бруней	<i>M. Hroneš s.n.</i> (фото: OL)	Temburong Distr., Kuala Belalong, eastern ridge of Sungai Belalong, near its confluence with Sungai Temburong, ecological plot 1, 04°32.952'N 115°09.792'E, 26.01.2015	MK356138	MK35611 7	MN072718
<i>Thismia hexagona</i> Dančák, Hroneš, Kobřlová & Sochor 2	Бруней	<i>M. Sochor s.n.</i>	ITS: Sochor <i>et al.</i> , 2018b; 18S, <i>atp1</i> : Sochor <i>et al.</i> , 2017	MG008342 <sup>a</sup>	KU94854 3 <sup>a</sup>	KU948541 <sup>a</sup>
<i>Thismia hexagona</i> var. <i>grandiflora</i> Tsukaya, Suleiman & H.Okada	Малайзия , Борнео	<i>H. Tsukaya, M. Suleiman, H. Okada KKT-1</i> (BORH, голотип)	Maliau Basin Conservation Area, Sabah, 235 m, from Studies Center to Seraya Camp, Maliau Basin Conservation Area, 04°44'29"N 116°57'55"E, 15.08.2013	MK356146	-	-
<i>Thismia hillii</i> (Cheeseman) N.Pfeiff. 1	Новая Зеландия	<i>P. Garnock-Jones 2218 (WELTU)</i>	18S: Caddick <i>et al.</i> , 2002; <i>atp1</i> : Davis <i>et al.</i> , 2004	-	AF309403 a	AY299849 <sup>a</sup>
<i>Thismia hillii</i> (Cheeseman) N.Pfeiff. 2	Новая Зеландия	<i>V. Merckx et al. NZ3_TH2</i>	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx <i>et al.</i> , 2017	KX790907 <sup>a</sup>	KY55486 2 <sup>a</sup>	KY554872 <sup>a</sup>
<i>Thismia hillii</i> (Cheeseman) N.Pfeiff. 3	Австрали я	<i>V. Merckx et al. NSW1_TH5</i>	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx <i>et al.</i> , 2017	KX790917 <sup>a</sup>	KY55486 1 <sup>a</sup>	KY554871 <sup>a</sup>
<i>Thismia hongkongensis</i> Mar & R.M.K.Saunders	Китай, Гонконг	<i>S.S. Mar 3</i> (НК, паратип)	Tai Po Kau Nature Reserve, New Territories, 22°25'N 114°11'E, 16.11.2015	MK356128	MK35610 5	MN072713
<i>Thismia huangii</i> P.Y.Jiang & T. H. Hsieh	Тайвань	<i>T.H. Hsieh, P.Y. Chiang 3031</i> (тип)	ITS: Merckx <i>et al.</i> , 2017; 18S, <i>atp1</i> : Merckx, Smets, 2014	KY554879 <sup>a</sup>	KF692534 a	KF692543 <sup>a</sup>
<i>Thismia inconspicua</i> Sochor & Dančák 1	Бруней	<i>M. Sochor MS1/16</i> (BRUN, голотип)	Temburong Distr., Kuala Belalong, ridge between Temburong and Belalong river valleys ca. 1.4 km SE of their confluence, ecological plot 2, 04°32'33"N 115°09'59"E, 30.01.2016	MK356133	MK35611 0	MN072711
<i>Thismia inconspicua</i> Sochor & Dančák 2	Бруней	<i>M. Sochor MS1/16</i> (BRUN, голотип)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor <i>et al.</i> , 2017	KU948545 <sup>a</sup>	KU94854 4 <sup>a</sup>	KU948542 <sup>a</sup>
<i>Thismia javanica</i> J.J.Sm.	Мьянма	<i>S. Ruchisansakun 770a_4715</i> (фото: L)	2015	MK356136	MK35611 8	MN072715
<i>Thismia kelabitiana</i> Dančák,	Малайзия , Борнео	<i>M. Sochor, M. Hroneš, M. Dančák, Z.</i>	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor <i>et al.</i> , 2018b	MG008343 <sup>a</sup>	MG00835 5 <sup>a</sup>	MG008364 <sup>a</sup>

Hroneš & Sochor 1		<i>Egertová, J.R. Pasan BOR1/17</i> (SAR, голотип)				
<i>Thismia kelabitiana</i> Dančák, Hroneš & Sochor 2	Малайзия, Борнео	<i>T. Těšitelová s.n.</i> (фото: L)	Kelabit Highlands, 03°42'N 115°31'E	MK356137	MK356116	MN072716
<i>Thismia laevis</i> Sochor, Dančák & Hroneš	Малайзия, Борнео	<i>M. Sochor, M. Hroneš, M. Dančák, Z. Egertová, D. Atu BOR9/17</i> (SAR, голотип)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor et al., 2018b	MG008344 <sup>a</sup>	MG008356 <sup>a</sup>	MG008366 <sup>a</sup>
<i>Thismia megalongensis</i> C.A.Hunt, G.Steenbeeke & V.Merckx	Австралия	<i>C. Hunt, G. Steenbeeke s.n.</i> (NSW, голотип)	ITS: Merckx et al., 2017; 18S, <i>atp1</i> : Hunt et al., 2014	KX790923 <sup>a</sup>	KJ885661 <sup>a</sup>	KJ885662 <sup>a</sup>
<i>Thismia minutissima</i> Dančák, Hroneš & Sochor	Малайзия, Борнео	<i>M. Sochor, M. Hroneš, M. Dančák, Z. Egertová, J.R. Pasan BOR4/17</i> (SAR, голотип)	Sarawak, Kelabit Highlands, Pa'Umor village, Anak Adi Ridge, 4.4 km SSE of village, ca. 1195 m, 03°42'01"N 115°31'28"E, 13.01.2017	-	MK356113	MN072717
<i>Thismia mirabilis</i> K.Larsen	Таиланд	<i>S. Chantanaorrapint, C. Promma 3927</i> (PSU)	Prachinburi prov., Khao Yai National Park, Pha Tabak waterfall, ca. 710 m, 14°21'52.01"N, 101°20'48.51"E, 19.08.2014	MK356129	-	-
<i>Thismia mucronata</i> Nuraliev 1	Вьетнам	<i>M.S. Nuraliev 813</i> (MW, голотип)	Lam Dong prov., Bao Lam distr., Loc Bac munic., 22.2 km NNW of Bao Loc town, forest, not far from river, ca. 1000 m, 11°44'18" N 107°43'22" E, 13.04.2013	MK356130	MK356106	MN072707
<i>Thismia mucronata</i> Nuraliev 2	Вьетнам	<i>M.S. Nuraliev 1009</i> (MW)	Dak Lak prov., Lak distr., Bong Krang munic., Chu Yang Sin National Park, 10 km S of Krong Kmar village, forest, not far from river, 970 m, 12°25' 5"N 108°21'58"E, 21.05.2014	MK356131	MK356107	MN072708
<i>Thismia neptunis</i> Becc.	Малайзия, Борнео	<i>M. Sochor, Z. Egertová BOR51/17</i> (OL)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor et al., 2018b	MG008345 <sup>a</sup>	MG008357 <sup>a</sup>	MG008368 <sup>a</sup>
<i>Thismia nigra</i> Dančák, Hroneš & Sochor	Малайзия, Борнео	<i>M. Sochor, Z. Egertová, D. Atu BOR15/17</i> (SAR, паратип)	Sarawak, Kelabit Highlands, Pa'Lungan village, Arur Dutu, 5.7 km N of village, ca. 1210 m, 03°51'43"N 115°31'24"E, 19.01.2017; <i>atp1</i> : Sochor et al., 2018b	MK356139	MK356112	MG008362 <sup>a</sup>



<i>Thismia</i> aff. <i>nigra</i>	Малайзия, Борнео	<i>M. Sochor et al. BOR26/17</i> (SAR)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor et al., 2018b	MG008339 <sup>a</sup>	MG008351 <sup>a</sup>	MG008361 <sup>a</sup>
<i>Thismia nigricans</i> Chantanaorr. & Sridith	Таиланд	<i>S. Chantanaorrapiint &amp; C. Promma</i> 3897 (PSU, голотип)	Phangnga prov., Kura Buri, Bang Wan, Sri Phangnga National Park, ca. 56 m, 08°59'34.06"N 98°27'5.22"E, 03.08.2014	MK356132	MK356108	MN072709
<i>Thismia nigricoronata</i> Kumar & S.W.Gale	Лаос	<i>Gale, Kumar, Santainsy, Phunthavong HNL-KFBG 0099</i> (HNL, голотип)	18S, <i>atp1</i> : Kumar et al., 2017	-	MF589340 <sup>a</sup>	MF589341 <sup>a</sup>
<i>Thismia okhaensis</i> Luu, Tich, G.Tran & Đinh	Вьетнам	<i>N.T. Tich, T. Gioi, D.Q. Diep, L.H. Truong, N.T. Trung KH 638B</i> (SGN, голотип)	Khanh Hoa prov., Khanh Son distr., Khanh Son Protection Forest, O Kha Valley, 12°02'57"N 108°59'10"E, 800 m, 12.07.2013	MK356147	-	MN072724
<i>Thismia ornata</i> Dančák, Hroneš & Sochor	Малайзия, Борнео	<i>L. Caddick 349</i> (SAR, паратип)	ITS: Merckx et al., 2017; 18S: Caddick et al., 2002; <i>atp1</i> : Merckx & Bidartondo, 2008 (как <i>T. aseroe</i> Becc.; см. Dančák et al., 2020b)	KY554877 <sup>a</sup>	AF309404 <sup>a</sup>	EU421048 <sup>a</sup>
<i>Thismia pallida</i> Hroneš, Dančák & Rejžek	Малайзия, Борнео	<i>M. Hroneš, M. Dančák BOR62/17</i>	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor et al., 2018b	MG008347 <sup>a</sup>	MG008359 <sup>a</sup>	MG008369 <sup>a</sup>
<i>Thismia panamensis</i> (Standl.) Jonker	Панама	<i>Aizprua 2946</i> (LV)	ITS, <i>atp1</i> : Merckx & Bidartondo, 2008; 18S: Merckx et al., 2006	EU421058 <sup>a</sup>	DQ786081 <sup>a</sup>	EU421050 <sup>a</sup>
<i>Thismia puberula</i> Nuraliev	Вьетнам	<i>M.S. Nuraliev 1000</i> (MW, голотип)	Dak Lak prov., Lak distr., Bong Krang munic., Chu Yang Sin national park, 12 km S of Krong Kmar village, forest, on islet of small river, ca. 1100 m, 12°23'41"N 108°20'55"E, 28.05.2014	-	MK356109	MN072710
<i>Thismia rodwayi</i> F.Muell. 1	Австралия, Тасмания	<i>V. Merckx, M. Wapstra TAS3-1</i> (L)	18S, <i>atp1</i> : Merckx, Smets, 2014	-	KF692536 <sup>a</sup>	KF692540 <sup>a</sup>
<i>Thismia rodwayi</i> F.Muell. 2	Австралия, Виктория	<i>N. Walsh s.n.</i> (L)	18S, <i>atp1</i> : Merckx, Smets, 2014	-	KF692538 <sup>a</sup>	KF692541 <sup>a</sup>
<i>Thismia rodwayi</i> F.Muell. 3	Австралия, Тасмания	<i>V. Merckx, M. Wapstra TAS10-1</i> (L)	18S, <i>atp1</i> : Merckx, Smets, 2014	-	KF692537 <sup>a</sup>	KF692542 <sup>a</sup>
<i>Thismia rodwayi</i> F.Muell. 4	Австралия, Тасмания	<i>V. Merckx et al. TAS9_TR5</i>	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx et al., 2017	KX790860 <sup>a</sup>	KY554864 <sup>a</sup>	KY554874 <sup>a</sup>
<i>Thismia rodwayi</i> F.Muell. 5	Австралия, Виктория	<i>V. Merckx et al. VIC1_TR1</i>	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx et al., 2017	KX790859 <sup>a</sup>	KY554865 <sup>a</sup>	KY554875 <sup>a</sup>
<i>Thismia</i> sp.	Австралия	<i>V. Merckx</i>	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx	-	KY55486	KY554873 <sup>a</sup>

	я, Новый Южный Уэльс	NSW4_TRI	et al., 2017		3 <sup>a</sup>	
<i>Thismia</i> sp. Andulau	Бруней	<i>M. Dančák</i> 2017/72 (OL)	Belait district, Andulau Forest Reserve near Sungai Liang, 4°39'17"N 114°31'27"E, 26.11.2017	MK356142	MK356120	MN072720
<i>Thismia taiwanensis</i> Sheng Z. Yang, R.M.K.Saunders & C.J.Hsu	Тайвань	<i>S.-Z. Yang et al.</i> 28981 (PPI, изотип)	ITS: Merckx <i>et al.</i> , 2017; 18S: Merckx <i>et al.</i> , 2006; <i>atp1</i> : Merckx & Bidartondo, 2008	KY554880 <sup>a</sup>	DQ786080 <sup>a</sup>	EU421051 <sup>a</sup>
<i>Thismia tentaculata</i> K.Larsen & Aver.	Китай, Гонконг	<i>G. Lim</i> 31 (NY)	последовательности получены из данных высокопроизводительного секвенирования, опубликованных Lim <i>et al.</i> , 2016	MK356145	MK356122	MN072722
<i>Thismia thaithongiana</i> Chantanaorr. & Suddee	Таиланд	<i>S. Chantanaorrapi</i> 2755 (PSU, паратип)	Tak prov., Umphang, Doi Hua Mot, ca. 859 m, 15°58'33.7"N 98°50'14.4"E, 13.10.2012	MK356134	MK356111	MN072723
<i>Thismia viridistriata</i> Sochor, Hroneš & Dančák 1	Малайзия, Борнео	<i>M. Sochor, M. Hroneš, M. Dančák, Z. Egertová, D. Atu</i> BOR11/17 (SAR, голотип)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Sochor <i>et al.</i> , 2018b	MG008348 <sup>a</sup>	MG008360 <sup>a</sup>	MG008363 <sup>a</sup>
<i>Thismia viridistriata</i> Sochor, Hroneš & Dančák 2	Малайзия, Борнео	<i>M. Sochor, M. Hroneš, M. Dančák, Z. Egertová, D. Atu</i> BOR12/17 (SAR, паратип)	Sarawak, Kelabit Highlands, Pa' Lungan village, Arur Bedalawid, 3.0 km N of village, ca. 1164 m, 03°50'15"N 115°31'16"E, 16.01.2017; ITS: Sochor <i>et al.</i> , 2018b	MG008349 <sup>a</sup>	MK356114	-
Outgroups						
<i>Afrothismia amietii</i> Cheek	Камерун	<i>S. Moses</i> 2632 (YA)	<i>atp1</i> : Merckx <i>et al.</i> , 2017			KY554866 <sup>a</sup>
<i>Afrothismia foertheriana</i> T.Franke, Sainge & Agerer	Камерун	<i>V. Merckx et al.</i> 126 (BR, бывший LV)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx, Bidartondo, 2008	EU421055 <sup>a</sup>	EU420988 <sup>a</sup>	EU421002 <sup>a</sup>
<i>Afrothismia hydra</i> Sainge & T.Franke	Камерун	<i>V. Merckx et al.</i> 115 (BR, бывший LV)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx, Bidartondo, 2008	EU421054 <sup>a</sup>	EU420990 <sup>a</sup>	EU421004 <sup>a</sup>
<i>Afrothismia korupensis</i> Sainge & T.Franke	Камерун	<i>V. Merckx et al.</i> 114 (BR, бывший LV)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx, Bidartondo, 2008	EU421053 <sup>a</sup>	EU420991 <sup>a</sup>	EU421005 <sup>a</sup>
<i>Afrothismia kupensis</i> Cheek & S.A.Williams	Камерун	<i>V. Merckx et al.</i> 110 (BR, бывший LV)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx, Bidartondo, 2008 (под именем <i>A. gesnerioides</i> H.Maas; см. Cheek <i>et al.</i> , 2019)	EU421057 <sup>a</sup>	EU420989 <sup>a</sup>	EU421003 <sup>a</sup>
<i>Afrothismia winkleri</i> Schltr.	Камерун	<i>V. Merckx et al.</i> 106 (BR, бывший LV)	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx, Bidartondo, 2008	EU421056 <sup>a</sup>	EU420992 <sup>a</sup>	EU421006 <sup>a</sup>
<i>Burmannia</i>	Габон	<i>C. Jongkind</i> 5923	ITS, 18S, <i>atp1</i> : Merckx	EU816746 <sup>a</sup>	DQ78606	EU421017 <sup>a</sup>

<i>latialata</i> Pobég.		(WAG)	et al., 2008		2 <sup>a</sup>	
<i>Dioscorea bulbifera</i> L.	Индия	ITS: <i>Sheikh s.n.</i> ; 18S: <i>Sheikh s.n. u Hahn 6968</i> (WIS); <i>atp1</i> : <i>RBGE 19821960</i> и <i>AU3502</i>	ITS: <i>Sheikh</i> (submitted); 18S: <i>Sheikh et al.</i> (submitted) и <i>Hershkovitz et al.</i> , 1999; <i>atp1</i> : <i>Merckx et al.</i> , 2009a и <i>Scarcelli et al.</i> , 2011	KX774430 <sup>a</sup>	KC92138 2 <sup>a</sup> и AF069203 <sup>a</sup>	FJ215775 <sup>a</sup> и JF705273 <sup>a</sup>
<i>Haplothismia exannulata</i> Airy Shaw	Индия	<i>N. Sasidharan, P. Sujanapal 30476</i> (KFRI)	18S, <i>atp1</i> : <i>Merckx et al.</i> , 2006	-	DQ78608 2 <sup>a</sup>	EU421037 <sup>a</sup>
<i>Oxygune shinzatoi</i> (Hatus.) C.Abe & Akasawa	Япония	<i>H. Tsukaya 061008</i> (TI), <i>M. Yokota s.n.</i> (RYU)	18S: <i>Yokoyama et al.</i> , 2008	-	AB43709 0 <sup>a</sup>	-
<i>Tacca palmatifida</i> Baker	Ботанический сад Богора, в культуре. (ZL-003); Индонезия (1377)	ITS: <i>L. Zhang ZL-003</i> (HITBC); 18S: <i>M. Chase 1377</i> (K); <i>atp1</i> : <i>M. Chase 1377</i> (K) и <i>L. Zhang ZL-003</i> (HITBC)	ITS: <i>Zhang et al.</i> , 2011; 18S: <i>Merckx et al.</i> , 2006; <i>atp1</i> : <i>Merckx et al.</i> , 2009a и <i>Zhang et al.</i> , 2011	JN850572 <sup>a</sup>	DQ78608 4 <sup>a</sup>	FJ215774 <sup>a</sup> и JN850561 <sup>a</sup>
<i>Tiputinia foetida</i> P.E.Berry & C.L.Woodw.	Эквадор	<i>Alvaro Javier Perez Castaneda s.n.</i> (LV)	18S, <i>atp1</i> : <i>Merckx et al.</i> , 2009a	-	FJ215764 <sup>a</sup>	FJ215770 <sup>a</sup>

#### Выделение ДНК, ПЦР и секвенирование.

ДНК экстрагировали из гербарного материала и материала, высушенного в силикагеле, методом на основе СТАВ (Doyle, 1987) со следующей модификацией: экстракцию хлороформом проводили дважды. Использовали три маркера: два ядерных маркера, а именно ядерный рибосомальный участок ITS1–2 (включая внутренний транскрибируемый спейсер 1, ген 5.8S рРНК и внутренний транскрибируемый спейсер 2, далее обозначаемый как ITS), часть гена 18S рРНК, и один митохондриальный маркер - часть гена *atp1*. Эти маркеры были успешно использованы для филогенетического анализа микогетеротрофных растений, в том числе *Thismia* (Merckx et al., 2017). Для большинства образцов для ПЦР использовали следующие праймеры: 18S-F (TTTGAAGAAATTAGAGTGCTCAAAG) и 18S-R (CTTCCTCTAAATGATAAGGTTCA) для гена 18S рРНК, *atp1*-F (AAGTGGATGAGATCGGTCGAG) и *atp1*-R (AGTGGCATTCGATCACAGAAGC) для гена *atp1*, ITS5 и ITS4 (White et al., 1990; Baldwin, 1992) для ITS. ПЦР проводили с использованием смеси Q5 (New England Biolabs, США). Программа ПЦР состояла из 30 циклов, каждый цикл включал в себя: 10 с при 95 °C, 25 с при 58 °C и 40 с при 72 °C, с начальной денатурацией в течение 1,5 мин при 95 °C и конечным удлинением в течение 5 мин при 72 °C. Ампликоны проверяли на 0,8% агарозном геле; те образцы, которые давали четкую одиночную полосу ожидаемого размера, сохраняли для секвенирования. Образцы очищали с использованием гранул Ampur XP

(Beckman-Coulter, США) и секвенировали с использованием набора ABI PRISM BigDye™ Terminator v. 3.1 на ДНК-анализаторе Applied Biosystems 3730 (Thermo Fisher, США). Для образцов *T. minutissima*, *T. nigra*, *T. viridistriata* и *T. sp. Andulau*, праймеры, программа ПЦР и условия очистки и секвенирования ДНК были выбраны в соответствии с Sochor et al. (2018b). Для образцов *T. abei*, *T. javanica* и *T. kelabitiana* использовали следующие праймеры: NS1 и NS2 (с добавлением M13), NS3 и NS4 (с добавлением M13) и NS5 и NS8 (без M13) для 18S (White et al., 1990; Oetting et al., 1995), ITS1 и ITS4 (M13-хвост) для ITS (White et al., 1990; Oetting et al., 1995), *atp1-F-A1* и *atp1-B-A1* (с добавлением M13) для *atp1* (Oetting et al., 1995; Davis et al., 2004). Используемая программа ПЦР состояла из 35 циклов, каждый цикл был следующим: 15 с при 94 °C, 30 с при 44 °C, 40 с при 72 °C, с начальной денатурацией в течение 3 мин при 94 °C и окончательным удлинением в течение 7 мин при 72 °C.

Для нескольких видов, для которых амплификация и/или секвенирование отдельных маркеров не увенчались успехом, мы применили подход геномного скимминга, то есть секвенирование всего генома с низким охватом (Straub et al., 2012). Этот подход был успешно апробирован для получения данных по отдельным генам из пластидных геномов *Thismiaceae* (Lam et al., 2016). Эта работа была выполнена с использованием подготовки геномных библиотек и секвенирования на платформе Illumina.

#### Выравнивание и филогенетический анализ.

Множественные выравнивания последовательностей были сделаны для трех филогенетических маркеров по-отдельности. Выравнивание проводилось с использованием онлайн-версии MAFFT 7 (Katoh, Standley, 2013) со всеми параметрами, установленными на значения по умолчанию, за исключением параметра «Adjust direction according to the first sequence», который был включен, что позволяет выравнивать последовательности в правильном направлении в случае, если они были заменены на обратные-комплиментарные в исходном файле FASTA. Плохо выровненные столбцы были удалены онлайн-версией GBLOCKS 0.91b (Castresana, 2000) с параметрами по умолчанию, за исключением «Allow gap positions within the final blocks» и «Allow less strict flanking positions», которые были включены, чтобы снизить порог чувствительности Gblocks к плохо выровненным столбцам. Затем выравнивания были объединены скриптом *geneStitcher.py* из <https://github.com/ballesterus/Utensils>. В тех случаях, когда некоторые маркеры для образца не были секвенированы, соответствующие места в объединенном выравнивании заполнялись символами пробелов. Процент вариабельных сайтов в выравниваниях был рассчитан с помощью AMAS (Borowiec, 2016). Множественные выравнивания последовательностей (до и после обработки с помощью Gblocks) доступны по адресу <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.8864936>.

Филогенетические реконструкции были выполнены для конкатенированных выравниваний трех маркеров (ITS+18S+*atp1*), для конкатенированных выравниваний ITS+18S, для конкатенированных выравниваний 18S+*atp1* и для выравниваний трех маркеров по отдельности. Для конкатенированных выравниваний оптимальное разбиение для реконструкции филогении оценивалось программой PARTITIONFINDER 2.1.1 (Lanfear et al., 2017) в рамках модели эволюции GTR+Gamma, где возможные разбиения соответствовали отдельным маркерам. Наилучшее разбиение выбиралось по скорректированному информационному критерию Akaike (AICc). Во всех случаях лучшим разбиением был такое, в котором все маркеры обрабатывались отдельно.

Реконструкция филогении методом максимального правдоподобия (ML) была выполнена с помощью RAxML 8.2.4 (Stamatakis, 2014) с использованием 20 исходных деревьев максимальной экономии. Число псевдореplikатов бутстрепа для анализа бутстрепа было выбрано RAxML автоматически с использованием критерия консенсусного дерева правила большинства ("autoMRE"). Скорости замен разбиений были связаны. Связывание скоростей замен разбиений позволяет оценить длины ветвей даже для образцов, для которых отсутствуют последовательности некоторых маркеров.

Реконструкция филогении байесовским методом была выполнена при помощи MRBAYES 3.2.7 (Ronquist et al., 2012) с использованием модели эволюции последовательностей GTR+Gamma с четырьмя цепями Маркова, каждая из 2500000 генераций, и частотой отбора 500 генераций. Скорости замен разбиений были связаны. Деревья консенсусного большинства были рассчитаны после исключения первых 25% деревьев. Эффективные размеры выборки оценивались с использованием Tracer 1.7.1 (Rambaut et al., 2018). Эффективные размеры выборки превышали 200 для всех статистических данных во всех датасетах, что позволяет предположить, что длина запуска была адекватной.

Реконструкция филогении по методу максимальной экономии не проводилась, поскольку ранее было показано, что метод максимальной экономии приводит к неадекватным реконструкциям для микогетеротрофных растений (например, Lam et al., 2018). В частности, Merckx et al. (2009a) продемонстрировали чувствительность парсимонного анализа Thimiaceae с применением используемых нами маркеров к эффекту притяжения длинных ветвей. Проблему притяжения длинных ветвей при применении метода максимальной экономии отмечали также Degtjareva et al. (2012), реконструировавшие филогению *Anthyllis* L. (Fabaceae). По всей видимости, данный метод в целом является неподходящим для такого типа данных; при этом у микогетеротрофов эффект длинных ветвей встречается особенно часто. На анализы методом максимального правдоподобия также может влиять притяжение длинных ветвей, но в меньшей степени (Swofford et al., 2001).

Совместное использование маркеров из разных геномов для реконструкции филогении имеет определенные ограничения, поскольку такие маркеры могут эволюционировать независимо (Rubinoff, Holland, 2005). Однако сравнение полученных нами деревьев максимального правдоподобия и байесовских деревьев, построенных по ядерным маркерам (ITS+18S) и митохондриальному маркеру (*atp1*), показало отсутствие противоречий в узлах с бутстреп-поддержкой не менее 80% или апостериорной вероятностью не менее 95%. Таким образом, совместное использование ядерных и митохондриальных маркеров в нашем исследовании оправдано.

Деревья были визуализированы с помощью TreeGraph 2.14.0-771 beta (Stöver, Müller, 2010).

#### Выбор признаков для реконструкции морфологической эволюции и выделение их состояний.

Морфологические признаки были отобраны согласно следующим соображениям:

- (1) Были взяты признаки, успешно использованные Merckx, Smets (2014) для кладистического анализа *Thismia* на основании морфологических данных. Полученная этими авторами кладограмма свидетельствует о том, что использованные признаки несут филогенетический сигнал.
- (2) Были взяты признаки, считающиеся таксономически информативными для *Thismia* Старого Света, то есть такие, которые используются в определительных ключах (например, Jonker, 1938, 1948).
- (3) В ходе нашего собственного морфологического анализа были обнаружены переменные признаки строения цветка, важные для разграничения и определения некоторых видов *Thismia*.

Для каждого признака мы произвели кодирование его состояний, руководствуясь рекомендациями Brazeau (2011). В частности, мы избегали совмещения в одном признаке состояния «отсутствие» с различными вариантами наличия: признак, описывающий отсутствие или наличие, может быть только бинарным, в то время как варианты строения той же структуры в случае ее наличия при необходимости могут быть описаны в виде отдельного признака. Затем, мы формулировали признаки и их состояния таким образом, чтобы признаки не пересекались друг с другом по смыслу (т.е. чтобы у двух признаков, относящихся к одной структуре, не было состояний, описывающих одну и ту же особенность этой структуры). По возможности, мы избегали выделения комплексных признаков, заключающих в себе сразу несколько морфологических особенностей; с другой стороны, в некоторых случаях, сам вопрос о том, что является отдельным признаком с точки зрения морфологии, является субъективным и неоднозначным. По нашему мнению, излишнее дробление признаков может привести к

потере информации, поскольку такие признаки (анализируемые в реконструкции как независимые) окажутся тесно связанными друг с другом структурно и функционально.

Число состояний каждого признака мы определяли в соответствии с тем, как разнообразие данного признака наилучшим образом разбивается на дискретные состояния на изученной нами выборке видов. Другими словами, мы принимали как бинарные, так и небинарные признаки (и не делали попытки закодировать все признаки как бинарные). При этом мы избегали использования размерных признаков (таких как длина, ширина, диаметр), так как их разбиение на состояния заведомо субъективно. В отсутствие размерных признаков в нашем исследовании не было причин для определения каких-либо признаков как упорядоченных, то есть небинарные признаки определены как неупорядоченные.

Используемые нами условные обозначения также выбраны согласно рекомендациям Brazeau (2011). Хотя выбор символов в матрице состояний признаков не влияет на результат проведенной реконструкции, он важен для восприятия матрицы человеком – и следовательно, для ее безошибочного составления и удобства последующей проверки и анализа. То же самое касается порядка перечисления состояний признака в случае равновероятных переходов между ними. Для признаков типа отсутствие/наличие мы обозначали отсутствие как 0 и наличие как 1. Мы использовали разные символы для обозначения отсутствия данных («?») и неприменимости признака («-»), несмотря на то, что алгоритм реконструкции не делает различий между этими типами отсутствия информации.

#### Реконструкция морфологической эволюции.

Анализ реконструкции предковых состояний выполнен с применением метода максимального правдоподобия в программе MESQUITE 3.51 (Maddison, Maddison, 2006, 2018), с использованием марковской параметрической модели k-state 1 (Mk1) эволюции морфологических признаков. В этой модели все изменения состояния признака считаются равновероятными. Данная модель выбрана нами в связи с тем, что ни для одного из изученных нами признаков мы не обнаружили запретов (в частности, морфологических, морфогенетических или физиологических), которые могли бы повлиять на вероятность эволюционного изменения.

Для реконструкции использовано Байесовское дерево правила большинства, основанное на комбинированном наборе данных ITS+18S+*atp1*. При этом для каждого вида сохранен только один образец, что позволило превратить дерево образцов в предполагаемое дерево видов. Выбор образца для каждого из тех видов, которые в исходном дереве представлены более чем одним образцом, был произведен случайным образом. Удаление образцов не оказало существенного влияния на реконструкцию предковых состояний, поскольку в пределах

каждого такого вида ветви его образцов имели сходную длину. Образцы, которые не были достоверно идентифицированы до вида, были исключены из анализа. Деревья с реконструкцией предковых состояний были визуализированы в MESQUITE.

## ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ (Severova et al., 2021)

Строение пыльцы изучено у рода *Thismia* (Thismiaceae) с целью поиска таксономически значимых палинологических признаков и получения дополнительных данных для решения вопросов о разграничении видов в сложных видовых комплексах. Цветки *Thismia* были отобраны из природных популяций или получены из гербарных коллекций. Исследовано 16 образцов, относящихся к девяти видам. Образцы выбраны таким образом, чтобы по возможности охватить все основные группы, выявленные в ходе молекулярно-филогенетического исследования. С целью выявления степени внутривидовой изменчивости для некоторых видов изучено по несколько образцов. Информация об исследованных образцах, включая данные о ваучерах и способе фиксации пыльцы, представлена в Таблице 2.

**Таблица 2.** Виды и образцы, задействованные в палинологическом исследовании.

Вид	ваучерный образец	место и дата сбора	способ фиксации
<i>Thismia abei</i> (Akasawa) Hatus.	<i>K. Suetsugu s.n.</i> (MW)	Japan, Tokyo Prefecture, Kozu Island, Kozushima Village, Nachi, dense forest dominated by <i>Cryptomeria japonica</i> , <i>Castanopsis sieboldii</i> and <i>Machilus thunbergii</i> , N 34.219923°, E 139.144628°, ca. 300 m a.s.l., 03.06.2017	70% этанол
<i>Thismia alba</i> Holttum ex Jonker	<i>S. Chantanaorrapint 2801</i> (PSU)	Thailand, Songkhla Province, Ton Nga Chang waterfall, N 06°56', E 100°13', ca. 500 m a.s.l., 04.10.2013	гербарный образец
<i>Thismia angustimitra</i> Chantanaorr.	<i>S. Chantanaorrapint, C. Promma 3904</i> (BKF, PSU)	Thailand, Bueng Kan Province, Bungkhla, Phu Wua Wildlife Sanctuary, nature trail from headquarter, N 18°14'19.40", E 103°57'47.02", 190–300 m a.s.l., 16.08.2014	гербарный образец
<i>Thismia annamensis</i> K.Larsen & Aver.	<i>M.S. Nuraliev 999</i> (MW)	Vietnam, Dak Lak Province, Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, forest, near small river, N 12°23'40", E 108°20'55", 1100 m a.s.l., 28.05.2014	70% этанол
	<i>M.S. Nuraliev 1562</i> (MW)	Vietnam, Gia Lai Province, K'Bang District, Son Lang Municipality, Kon Chu Rang Nature Reserve, 29 km ESE of Mang Den town, forest, river bank, N 14°30'55", E 108°32'50", 1000 m a.s.l., 26.05.2016	70% этанол
	<i>Truong Ba Vuong BV175a</i> (MW)	Vietnam, Khanh Hoa Province, Hon Ba Nature Reserve, N 12°07'38.05", E 108°56'32.54", 1378 m a.s.l., 2014	70% этанол
<i>Thismia brunneomitroides</i> Suetsugu & Tsukaya	<i>S. Tagane, H. Toyama, H. Nagamasu, S. Rueangruea, C. Hemrat, W. Keiwbang T4968</i> (TNS, изотип)	Thailand, Nakhon Si Thammarat Province, Khao Luang National Park, along trail to Kung Ching Waterfall, in lowland evergreen forest, N 08°43'12.67", E 99°40'31.11", 285 m a.s.l., 15.12.2015	гербарный образец
<i>Thismia javanica</i> J.J.Sm.	<i>Do Thi Xuyen &amp; Nguyen Tan Hieu BHH 800</i> (HNU, MW)	Vietnam, Quang Tri Province, Huong Hoa District, Huong Phung commune, Bac Huong Hoa Nature Reserve, Sa Mu mountain, 1012 m a.s.l., 11.10.2015	70% этанол
	<i>Truong Ba Vuong, Tu Bao Ngan, Mang Van</i>	Vietnam, Khanh Hoa Province, Cam Lam district, Hon Ba Nature Reserve, N 12°07'33.58", E	70% этанол



	<i>Lam BV426</i> (MW)	108°57'19.99", 1300 m a.s.l., 21.06.2019	
<i>Thismia mucronata</i> Nuraliev	<i>M.S. Nuraliev 813</i> (MW, голотип)	Vietnam, Lam Dong Province, Bao Lam District, Loc Bac Municipality, 22.2 km NNW of Bao Loc town, forest, not far from river, N 11°44'18", E 107°43'22", ca. 1000 m a.s.l., 13.04.2013	70% этанол
	<i>M.S. Nuraliev 1009</i> (MW)	Vietnam, Dak Lak Province, Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 10 km S of Krong Kmar village, forest, not far from river, N 12°25'35", E 108°21'58", 970 m a.s.l., 21.05.2014	70% этанол
	<i>S.V. Yudina, M.S. Nuraliev YUD 6</i> (MW)	Vietnam, Dak Lak Province, Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 10 km S of Krong Kmar village, forest, not far from river, N 12°25'34", E 108°21'58", 963 m a.s.l., 26.05.2019	2.5% глутаровый альдегид с фосфатным буфером
<i>Thismia puberula</i> Nuraliev	<i>M.S. Nuraliev 1000</i> (MW, голотип)	Vietnam, Dak Lak Province, Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, forest, on an islet of a small river, N 12°23'41", E 108°20'55", ca. 1100 m a.s.l., 28.05.2014	70% этанол
	<i>S.V. Yudina, M.S. Nuraliev YUD 15</i> (MW)	Vietnam, Dak Lak Province, Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, forest, on an islet of a small river, N 12°23'41", E 108°20'55", ca. 1100 m a.s.l., 27.05.2019	2.5% глутаровый альдегид с фосфатным буфером
<i>Thismia tentaculata</i> K.Larsen & Aver.	<i>X. Guo 160628-1</i> (MW)	Hong Kong, Taimoshan, 28.06.2016	70% этанол
	<i>Truong Ba Vuong BV175b</i> (MW)	Vietnam, Khanh Hoa Province, Hon Ba Nature Reserve, N 12°07'38.05", E 108°56'32.54", 1378 m a.s.l., 2014	70% этанол

Пыльцевые зерна всех видов исследовали с помощью световой микроскопии (СМ) и СЭМ, а пыльцу *T. annamensis*, *T. mucronata* и *T. puberula* также исследовали с помощью трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ). Для СМ пыльцу обрабатывали стандартным методом ацетализа (Erdtman, 1960; Halbritter et al., 2018). Изучение пыльцы и получение ее цифровых изображений было осуществлено с использованием микроскопа Nikon Eclipse Ci (Nikon, Токио, Япония), оснащенного цифровой камерой Nikon DS-Vi1. Измерения проводились на постоянных препаратах пыльцы в глицериновом геле, с использованием программы AxioVision и в соответствии с протоколом Halbritter et al. (2018); измеряли не менее 20 пыльцевых зерен каждого образца. Все пыльцевые зерна были измерены в экваториальной проекции.

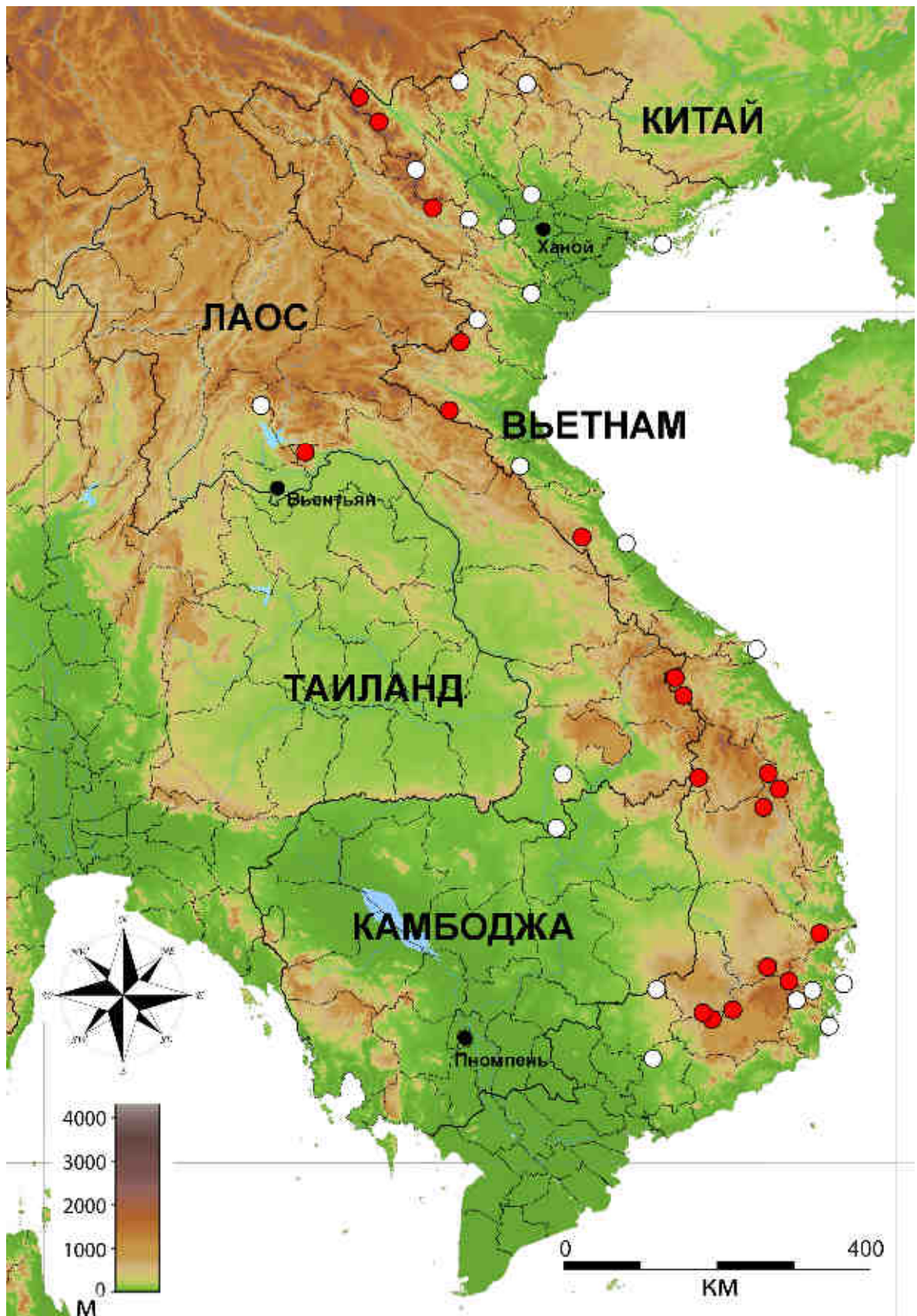
Для СЭМ пыльцу гербарных образцов предварительно замачивали в горячей воде. Как жидкий, так и предварительно замоченный гербарный материал обезвоживали в 96% этаноле, затем в 100% ацетоне и сушили методом критической точки с использованием прибора Hitachi HCP-2 (Hitachi, Токио, Япония). Сухие образцы покрывали золотом и палладием с помощью устройства для ионного покрытия Eiko IB-3 (Eiko Engineering Co. Ltd, Токио, Япония) и

изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа CamScan 4 DV (CamScan, Кембридж, Великобритания).

Виды для ТЭМ-исследований были выбраны в соответствии с доступностью живого материала, необходимого для специальной фиксации. Для ТЭМ использовали фиксацию глутаральдегидом, за которым следовала промывка в буфере и последующая фиксация 1% четырехокисью осмия ( $\text{OsO}_4$ ). Затем материал обезвоживали в последовательности смесей этанола и ацетона и заливали в среду Epon. Для приготовления ультратонких срезов использовали ультрамикротом Leica UC-5 (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany) с алмазным ножом. Срезы окрашивали уранилацетатом и исследовали на трансмиссионном электронном микроскопе Jeol 1011 B (JEOL, Япония).

Используемая нами палинологическая терминология следует Punt et al. (2007) для СМ и Halbritter et al. (2018) для СЭМ и ТЭМ.

Для определения клеточного состояния пыльцы свежую пыльцу *T. mucronata* помещали в каплю ацетокармина, нагревали до 70 °С в течение нескольких минут и наблюдали с помощью СМ (Halbritter et al., 2018). Для опытов по проращиванию свежие пыльцевые зерна *T. mucronata* помещали на предметное стекло в каплю жидкой питательной среды. Предметное стекло инкубировали в чашке Петри при 25°С. В экспериментах использовали две среды, различающиеся по кислотности (рН 5,5 и рН 5,9); обе среды содержали 0,3 М сахарозы, 1,6 мМ  $\text{H}_3\text{BO}_3$ , 3 мМ  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ , 0,8 мМ  $\text{MgSO}_4$  и 1 мМ  $\text{KNO}_3$ , добавленные к 50 мМ буферу MES-Tris.



**Рис. 1.** Места проведения полевых исследований в Восточном Индокитае. Красными точками обозначены места сбора микогетеротрофных растений, белыми – места, в которых микогетеротрофные растения не обнаружены.

### ГЛАВА 3. СЕМЕЙСТВО PETROSAVIACEAE

#### ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

*Petrosaviaceae* в настоящее время считается единственным семейством порядка *Petrosaviales*, который вместе с *Ascorales* и *Alismatales* образует базальную граду однодольных (APG IV, 2016). Альтернативное филогенетическое положение *Petrosaviales*, обнаруженное в пластидном филогеномном анализе зеленых растений (Gitzendanner et al., 2018), не подтверждается другими анализами, основанными на пластомных данных (например, Givnish et al., 2018; Li et al., 2021). Таксономическое положение и предполагаемые филогенетические отношения типового рода *Petrosaviaceae*, *Petrosavia* Весс., являлись предметом длительных обсуждений, в основном вследствие бесхлорофиллового (микогетеротрофного) образа жизни его представителей.

При описании *Petrosavia* Вессари (1871) отнес этот род к семейству *Melanthiaceae*. Bentham, Hooker (1883) отнесли его к широко понимаемому ими семейству *Liliaceae* и указали, что *Petrosavia* имеет определенную близость к *Triuridaceae* (включающему исключительно бесхлорофилльные виды). Makino (1903) предложил к описанию семейство *Miyoshiaceae* (формально описанное, правда, существенно позже), в которое включил единственный вид, описанный в этой же работе и известный в настоящее время как *Petrosavia sakuraii* (Makino) J.J.Sm. ex Steenis. Это семейство Makino полагал близким к *Liliaceae*, *Bromeliaceae*, *Haemodoraceae* и *Amaryllidaceae*; род *Petrosavia* Makino в своей работе не упомянул. Krause (1930) отнес *Petrosavia* к трибе *Melanthioideae* семейства *Liliaceae*. Hutchinson (1934) описал семейство *Petrosaviaceae*, отнесенное им к порядку *Alismatales* (см. также Hutchinson, 1973). Nakai (1941) описал новый порядок, *Miyoshiales* с единственным семейством - *Miyoshiaceae* (валидизированным им), включающим все известные на тот момент виды, включаемые ныне в *Petrosavia*. Несмотря на выделение отдельного порядка, Nakai сближал *Miyoshiaceae* с семейством *Melanthiaceae* порядка *Liliales*. Cronquist (1968, 1988) отнес *Petrosaviaceae* к порядку *Triuridales*, содержащему только это семейство и *Triuridaceae*. Dahlgren et al. (1985) принимали трибу *Petrosavieae* в составе семейства *Melanthiaceae*. А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1997) принимал отдельный подкласс *Triurididae* с единственным надпорядком *Triuridanae*, в который включил два гетеротрофных порядка - *Triuridales* с единственным семейством *Triuridaceae* и *Petrosaviales* с единственным семейством *Petrosaviaceae*, что идейно соответствует концепции Cronquist (1968, 1988). Tamura (1998) отнес *Petrosavia* к трибе *Tofieldioideae* семейства *Nartheciaceae*. В системе APG (1998) было принято *Petrosaviaceae*, но это семейство не было отнесено ни к одному порядку. Наконец, Cameron et al. (2003) предложили, основываясь на молекулярно-филогенетических данных, включить в *Petrosaviaceae* два рода, вторым из

которых является монотипный автотрофный род *Japonolirion* Nakai. Cameron et al. рассматривали Petrosaviaceae как единственное семейство порядка Petrosaviales. Такое понимание и таксономическое положение Petrosaviaceae получило впоследствии широкое признание (например, Stevens, 2001-onwards; Heywood et al., 2007; Merckx et al., 2013a; Trias-Blasi et al., 2015; Christenhusz, Byng, 2016; Govaerts, Radcliffe-Smith, 2016).

Род *Petrosavia*, аналогично семейству Petrosaviaceae, имеет сложную таксономическую историю, которая привела к появлению большого числа синонимов на уровне видов и родов. Таксономия и морфологическое разнообразие *Petrosavia* были детально рассмотрены Ohashi (2000b), который пришел к выводу, что этот род состоит из двух видов: *P. sakurarii* (Makino) J.J.Sm. ex Steenis и *P. stellaris* Becc. Ohashi (2000b) впервые трактовал *P. sinii* (K.Krause) Gagnep. как синоним первого вида. Cameron et al. (2003) поддержали такую трактовку. Довольно многочисленные флористические и таксономические работы, опубликованные после работ Ohashi (2000b) и Cameron et al. (2003), по-прежнему принимают *P. sinii* либо эксплицитно, либо же указывая, что род содержит три вида (включая World checklist of Petrosaviaceae: Govaerts, Radcliffe-Smith, 2016). Игнорирование результатов Ohashi (2000b), по всей видимости, является следствием компилятивного характера подобных публикаций.

После появления обсуждаемых выше ревизий Petrosaviaceae было опубликовано несколько важных находок *Petrosavia*, некоторые из которых сопровождались новыми таксономическими трактовками. *Petrosavia sakurarii* был обнаружен в индийском штате Аруначал-Прадеш, что представляет собой новое семейство для флоры Индии (Bhat et al., 2018), и в китайском Сицзане (Тибетском автономном районе) как новое семейство для этого района (Liu et al., 2020). Затем, Jin, Mint (2018) сообщили об обнаружении *P. sakurarii* в Мьянме как о новой национальной находке, несмотря на то, что этот вид уже внесен в список флоры этой страны (Kress et al., 2003, см. также нашу работу Remizowa et al., 2017). Наконец, новый для науки вид, *P. amamiensis* Hir.Takah., T.Yukawa & M.Maki, был описан с островов Рюкю в Японии (Takahashi et al., 2021).

Возникновение значительного количества разрозненных новых данных о географическом распространении и морфологическом разнообразии *Petrosavia*, а также появление новых образцов из материковой Восточной и Юго-Восточной Азии делают необходимым проведение обобщающего анализа, включающего пересмотр представлений о числе видов в данном роде, их морфологических границ и ареалов.

## АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ТАКСОНОМИИ *PETROSAVIA SAKURAI* В МИРОВОЙ ФЛОРЕ (Nuraliev et al., 2022b)

### Лектотипификация *Petrosavia sakuraii*

В протологе *Miyoshia sakuraii* (Makino, 1903), базионима *Petrosavia sakuraii*, цитируется единственный сбор, собранный Н. Sakurai, без указания места его хранения. Литературные источники расходятся относительно числа дубликатов типового сбора *P. sakuraii* и места их хранения. Bhat et al. (2018) указывали наличие голотипа и изотипа в МАК. Tanaka & Sugawara (2011) придерживались того же мнения и указывали, что голотип и изотип имеют в МАК коллекционный (музейный) номер 24947. Согласно же Jin, Mint (2018), тип этого вида хранится в ТИ.

В ответ на наш запрос в ТИ сотрудники гербария не подтвердили наличие в нем типового материала *Petrosavia sakuraii*. В МАК были обнаружены два гербарных листа, относящихся к типовому сбору (только один из них доступен в сети Интернет). На обоих листах прописан гербарный номер МАК 24947. Согласно статье 8.3 Шэньчжэньского кодекса (Turland et al., 2018), эти листы являются дублетами, и поэтому их следует трактовать как синтипы (статья 9.6). Мы выбрали образец в МАК под номером 24947 с оригинальной этикеткой (т. е. образец, доступный онлайн) в качестве лектотипа в соответствии со статьями 9.3 и 9.11 Шэньчжэньского кодекса (Turland et al., 2018). У второго образца МАК под номером 24947 все находящиеся на нем этикетки подготовлены после публикации протолога; данный образец является изолектотипом.

### Лектотипификация *Petrosavia sinii*, гетеротипного синонома *P. sakuraii*

В протологе *Protolirion sinii* (Krause, 1929), базионима *Petrosavia sinii*, цитируется единственный сбор, а именно *Sin, Whang 421* (как «*S.S. Sin 421*»), без указания места его хранения. Мы обнаружили один лист этого сбора в В (В100366379), в то время как вторая часть этого сбора смонтирована вместе с другим сбором на листе в РЕ (00036942) с правой стороны листа. Растения с левой стороны листа в РЕ имеют на этикетке только коллекторский номер 21530; они также принадлежат *Petrosavia sakuraii*. Оба дубликата *Sin, Whang 421* по своей морфологии находятся в соответствии с протологом. Эти дубликаты являются синтипами (статья 9.6 Шэньчжэньского кодекса, Turland et al., 2018). Обзор литературы и электронных баз данных показал, что лектотип *Protolirion sinii* не был определен в более ранних исследованиях (Gagnepain, 1934; Ohashi, 2000b). Мы выбрали образец в В (В100366379) в качестве лектотипа в соответствии со статьями 9.3 и 9.11 Шэньчжэньского кодекса (Turland et al., 2018), поскольку

он, по всей видимости, был изучен Krause во время подготовки протолога. Образец в PE (правая часть листа 00036942) является изолектотипом.

### **Обоснование таксономического статуса *Petrosavia sinii***

Несмотря на то, что в более ранних работах (Ohashi 2000a, 2000b; Cameron et al., 2003) была обоснована и формально проведена синонимизация *P. sinii* с *P. sakurarii*, Takahashi et al. (2021) трактовали *P. sinii* как самостоятельный вид. Эти авторы основывались на морфологическом изучении двух сборов: *Sin, Whang 421* (образец из В: В100366379, выбранный в нашей работе в качестве лектотипа *P. sinii*) и *Takahashi, Qin & Hao CH-951082*, собранного авторами статьи в южной части провинции Юньнань, Китай. Авторы сравнили эти сборы с популяциями *P. sakurarii* из центрального Хонсю, Япония, и обнаружили, что два признака позволяют различать эти два вида. Эти признаки – (1) длина междоузлий стебля и (2) брактей (кроющие чешуи цветков) длиннее или короче цветоножек. Данные признаки были указаны ранее как диагностические для различения *P. sakurarii* и *P. sinii* (например, Chen et al., 2000).

Следует отметить, что первоописание *Protolirion sinii* К.Кrause (базионима *Petrosavia sinii*) сделано на основании единственного типового образца, содержащего растения с незрелыми плодами (Krause, 1929). Изучение массового материала позволило нам подтвердить вывод Ohashi (2000b) о том, что длина брактей сама по себе является переменной характеристикой и потому плохо подходит на роль диагностического признака. Кроме того, как видно по изученным нами образцам, длина цветоножки, а также длина междоузлия увеличиваются в процессе роста растения и достигают своего максимума при созревании плодов. Брактей, напротив, полностью развиты еще до цветения. Вследствие этого, брактей длиннее цветоножек у зрелых бутонов и короче цветоножек при полном цветении из-за удлинения цветоножек.

Важным является тот факт, что Takahashi et al. (2021) не рассматривали морфологическую изменчивость *P. sakurarii* (включая *P. sinii*) в масштабах всего ареала. Хотя размеры частей растений в некоторых популяциях *P. sakurarii* стабильны, они имеют непрерывную изменчивость между популяциями, как уже было показано Ohashi (2000b). Таким образом, основания считать *P. sinii* независимым таксоном по-прежнему отсутствуют.

### **Обоснование таксономического статуса *Petrosavia amamiensis***

*Petrosavia amamiensis* описан Takahashi et al. (2021) как новый для науки вид, эндемичный для острова Амами-Осима (Япония, префектура Кагосима). В данном разделе мы используем *P. sakurarii* s.str. для обозначения всех известных популяций этого вида (т.е. включая *P. sinii* как синоним), кроме растений с острова Амами-Осима. Ниже мы анализируем

обоснованность выделения *P. amamiensis* как отдельного вида по нескольким доступным блокам данных.

1. География. *Petrosavia sakurarii* имеет широкое распространение от острова Хонсю (Япония) на севере до острова Суматра (Индонезия) на юге, включая территорию Гималаев, южного Китая и полуострова Индокитай (см. таксономическую часть данной работы). Tamura (2016) указывал, что в Японии этот вид обитает в центральной части Хонсю, где был собран его тип, и на острове Амами-Осима. В последнем местонахождении *P. sakurarii* известен со времени сообщения о его находке Masamune (1938). Таким образом, Takahashi et al. (2021) выделили популяцию с острова Амами-Осима, давно известную японским ботаникам, в отдельный вид (*P. amamiensis*) вопреки мнению более ранних исследователей. Между тем, остров находится в пределах ареала распространения *P. sakurarii* s.str. Можно заключить, что географические данные не противоречат обеим таксономическим трактовкам растений с острова Амами-Осима, но вместе с этим наличие узкоэндемичных видов в роде *Petrosavia* менее вероятно, на наш взгляд, поскольку оба принимаемых ранее вида рода (*P. sakurarii* s.str. и *P. stellaris*) демонстрируют крайне широкий диапазон местообитаний с разнообразным климатом и растительностью.

2. Филогенетические отношения. Takahashi et al. (2021) построили молекулярное филогенетическое дерево на основе двух пластидных маркеров, *rpl14-rps8-infA-rpl36* и *rps16*. Дерево включает четыре образца *Petrosavia*: единственный образец *P. stellaris* является сестринским к кладе, состоящей из трех других образцов, из которых единственный образец *P. amamiensis* сестринский к двум образцам *P. sakurarii* s.str. Филогенетические данные свидетельствуют о монофилии *P. amamiensis* + *P. sakurarii* s.str. и, таким образом, не противоречат трактовке этих трех образцов как принадлежащих к одному и тому же виду (*P. sakurarii*). Помимо этого, оба образца *P. sakurarii* s.str. происходят из соседних мест на острове Хонсю: Какизоре (префектура Нагано) и Такаяма (префектура Гифу), расположенных не более чем в 100 км друг от друга. Их сестринское положение на филогенетическом дереве, возможно, отражает их географическую близость.

Takahashi et al. (2021) указывали на значительную генетическую дистанцию между *P. amamiensis* и *P. sakurarii* s.str. (на основе тех же трех образцов): 17 замен в двух пластидных участках и 22 замены в ядерном участке ITS. Однако известно, что такая изменчивость встречается в пределах одного и того же вида у некоторых покрытосеменных растений. В частности, высокие скорости нуклеотидных замен, особенно в пластидном геноме, характерны для многих микогетеротрофных видов (Lam et al., 2016, 2018).

3. Морфология. Как следует из пояснений в тексте Takahashi et al. (2021), в приведенной в их работе Таблице 1 указаны морфологические признаки *P. sakurarii*, полученные на



основании изучения образцов с Хонсю и образцов из субтропической китайской провинции Чжэцзян (всего 18 индивидуальных растений). Информация о морфологии этого вида в других частях его ареала авторами не использована, хотя она доступна в многочисленных таксономических публикациях и в онлайн-версиях гербариев. Даже в условиях такой ограниченной выборки *P. amamiensis* в высокой степени укладывается в диапазон variability *P. sakurarii*, как следует из Таблицы 1 в Takahashi et al. (2021). Единственным отличительным признаком является длина семян, которая, согласно Takahashi et al. (2021), у *P. amamiensis* составляет 0,3–0,35 мм, у *P. sakurarii* s.str. – 0,45–0,5 мм. В целом же размеры растений *P. amamiensis* соответствуют размерам более мелких растений *P. sakurarii* с Хонсю. При этом общая variability *P. sakurarii* (описанная Jessop, 1979; Ohashi, 2000b; Bhat et al., 2018; Jin, Mint, 2018 и в цитируемых ими работах) значительно шире, чем указано у Takahashi et al. (2021), с учетом объединения их данных для *P. sakurarii* и *P. sinii*. Например, известно, что листья *P. sakurarii* имеют длину 2–6 мм (против указанных Takahashi et al., 2021, 2–5 мм); кисти длиной 1,5–10 см и несут 3–30 (против 5–23) цветков, прицветники длиной 1–5 мм (против 1,5–4,5 мм). По совокупности приведенных доводов, можно заключить, что морфология противоречит трактовке *P. amamiensis* как отдельного вида.

4. Биология цветения. Как сообщают Takahashi et al. (2021), у *P. amamiensis* пыльники наружных тычинок контактируют с рыльцами на протяжении всего цветения. У *P. sakurarii* s.str., напротив, контакт устанавливается только через несколько дней цветения, что свидетельствует о большем вкладе ксеногамии в репродукцию этого вида по сравнению с *P. amamiensis*. Однако фенология цветков *P. sakurarii* s.str. изучалась исключительно на популяциях в префектуре Гифу, Хонсю (Takahashi et al., 1993, 2021). Таким образом, есть вероятность, что этот признак variability в пределах ареала *P. sakurarii*. Наблюдения в других частях ареала необходимы для проверки таксономической значимости различий в биологии цветка.

5. Заключение о синонимизации *Petrosavia amamiensis* с *P. sakurarii*. Хотя известно, что *P. sakurarii* имеет широкое географическое распространение (населяет различные субтропические и тропические регионы) и значительное морфологическое разнообразие, Takahashi et al. (2021) сравнили растения с острова Амами-Осима только с популяциями из центральной части Хонсю и несколькими дополнительными образцами из восточного Китая. Хонсю является типовым местонахождением *P. sakurarii* и в то же время самой северной частью его ареала, тогда как остров Амами-Осима находится приблизительно в 1000 км к юго-востоку от популяций Хонсю. Неудивительно, что популяции Хонсю оказались более похожи (и более близко родственны) друг другу, чем растениям с Амами-Осима. В то же время, растения, описанные как *P. amamiensis*, находятся в пределах видовых границ *P. sakurarii*, если учитывать весь ареал и разнообразие последнего вида. Молекулярные данные, предоставленные Takahashi

et al. (2021), не являются значимыми для решения вопроса о статусе *P. amamiensis*, поскольку не противоречат обоим возможным таксономическим решениям.

### **Географическое распространение *Petrosavia sakurii***

Географическое распространение *P. sakurii*, впервые подробно описанное в нашей работе (рис. 2), имеет некоторые заслуживающие внимания закономерности. Во-первых, на острове Хонсю этот вид, согласно имеющимся данным, занимает достаточно ограниченную территорию, так как зарегистрирован только в пяти соседних друг с другом префектурах острова (из 34 его префектур). Это, по-видимому, не является следствием неравномерного ботанического изучения острова (который входит в число наиболее хорошо исследованных районов мира), и отсутствие *P. sakurii* в других частях Хонсю не имеет прямого объяснения. Наиболее примечательным является дизъюнктивный характер распространения между островом Суматра и остальной частью ареала, которая является более или менее непрерывной. В данном случае также маловероятно незарегистрированное на сегодняшний день присутствие *P. sakurii* в центральном Таиланде, южном Вьетнаме и на Малайском полуострове (например, известны многочисленные находки *P. stellaris* из южного Вьетнама). В то же время Суматра — единственный район, где два вида *Petrosavia* встречаются симпатрически, что означает теоретическую возможность взаимодействия между ними — например, в виде гибридизации. Интересным примером являются образцы *Bünnemeijer 5762* (*P. sakurii*) и *Bünnemeijer 5761* (*P. stellaris*), оба собранные 16 ноября 1918 года: точные местоположения этих сборов не указаны в данных этикеток, но с высокой вероятностью эти сборы сделаны в непосредственной близости друг от друга. Таким образом, с географической точки зрения суматранские популяции являются лучшими кандидатами для поиска возможного отдельного таксона в составе широко распространенного и изменчивого *P. sakurii*.

### **ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ КОНСПЕКТ PETROSAVIACEAE ВО ВЬЕТНАМЕ, КАМБОДЖЕ И ЛАОСЕ (Remizowa et al., 2017; Nuraliev et al., 2022b)**

**Petrosaviaceae** Hutch. 1934, Fam. Fl. Pl.: 36, *nom. cons.*

Bullock 1959, Taxon 8: 193; Hutch. 1959, Fam. Fl. Pl. 2: 546, 1973, Fam. Fl. Pl. 3: 676; Cronquist 1968, Evol. Class. F. Pl.: 330, 1981, Integr. Syst. Class. Fl. Pl.: 1074, 1988, Evol. Class. F. Pl. 2 ed.: 467; H.Li 1991, Fl. Yunnan. 5: 694; Takht. 1997, Div. Class. Fl. Pl.: 577, 2009, Fl. Pl. 2 ed.: 598; H. Ohashi 2000a, Fl. Taiwan 2 ed.: 72, 2000b, Taiwania 45: 265; K.M. Cameron et al. 2003, Brittonia 55: 223; B. Hansen & F.N. Rasm. 2005, Fl. Thailand 9: 50; Heywood et al. 2007, Fl. Pl. Fam. World: 389.

**Типовой род:** *Petrosavia* Becc.

**Синонимы:**

Miyoshiaceae Nakai 1941, J. Jpn. Bot. 17: 190.

Типовой род: *Miyoshia* Makino.

Japonoliriaceae Takht. 1996, Бот. Журн. 81: 85. Takht. 1997, Div. Class. Fl. Pl.: 479, 2009, Fl. Pl. 2 ed.: 598.

Типовой род: *Japonolirion* Nakai 1930, Bot. Mag. (Tokyo) 44: 22.

**Описание**

Многолетние бесхлорофильные (*Petrosavia*) или фотосинтезирующие (*Japonolirion*) травы с симподиальными подземными чешуйчатыми корневищами. **Цветоносные побеги** прямостоячие, голые, неветвящиеся, обычно одиночные. **Листья** на цветоносах побегах чешуевидные, бифациальные, очередные, простые, цельнокрайние. У *Japonolirion* листья вегетативных побегов образуют прикорневую розетку, от линейных до линейно-ланцетных, с шероховатым краем. У *Petrosavia* все листья чешуевидные. **Соцветия** кистевидные (кисти, щитки или зонтики), мало- или многоцветковые, терминальные. Каждый цветок расположен в пазухе хорошо развитой ланцетной брактей (кроющей чешуи) и имеет брактеолу (флоральный предлист), прикрепленную к основанию цветоножки. **Цветки** обоеполые, актиноморфные, тримерные. **Околоцветник** двухкруговой, неоппадающий, наружные листочки околоцветника короче и уже внутренних. Листочки околоцветника свободные, от продолговатых до треугольных, отогнутые наружу или прямостоячие, гладкие, тускло окрашенные. **Тычинок** 6 в двух кругах, с уплощенными и относительно широкими нитями, свободными (*Japonolirion*) или сросшимися с плодолистиками и внутренними листочками околоцветника (*Petrosavia*). Пыльники прикреплены к тычиночным нитям своими основаниями, с двумя теками, тетраспорангиатные, вскрываются продольными щелями, интрорзные. Пыльцевые зерна моносультатные. **Гинецей** из 3 плодолистиков; плодолистики на ножках (*Japonolirion*) или сидячие (*Petrosavia*), большей частью пликатные с очень короткой стерильной асцидиальной зоной. Завязь верхняя (*Japonolirion*) или полунижняя (*Petrosavia*), трехгнездная. Плодолистики сросшиеся только постгенитально по всей длине завязи (*Japonolirion*) или сросшиеся до 1/2 длины завязи (конгенитально у основания и постгенитально выше) и свободные от уровня прикрепления внутренних листочков околоцветника или немного ниже (*Petrosavia*). Стилодии свободные, обычно загнутые наружу, короткие, полые с головчатыми рыльцами (*Petrosavia*) или выполненные с низбегающими рыльцами (*Japonolirion*). Септальные нектарники имеются, инфралокулярные (расположены на ножках плодолистиков ниже гнезд завязи, у *Japonolirion*)

или интерлокулярные (расположены между гнездами завязи, у *Petrosavia*). Семязачатки в числе 4–6 (*Japonolirion*) или многочисленные (*Petrosavia*) в каждом плодолистике, прикрепляются к субмаргинальным плацентам в пликатной зоне плодолистика, битегмальные, анатропные, крассиуцеллятные. Зародышевый мешок *Polygonum*-типа. Развитие эндосперма клеточное, первые деления первичного ядра эндосперма неравные (*Petrosavia*) или равные (*Japonolirion*). **Плоды** коробочки, септицидные (*Japonolirion*) или вскрывающиеся в апокарпной части (*Petrosavia*). Семена мелкие, крылатые (*Petrosavia*) или без придатков (*Japonolirion*); эндосперм обильный; семенная кожура эндотестально-эндотегмальная.

### **Распространение**

Семейство *Petrosaviaceae* включает 2 рода и 3 вида, которые распространены на альпийских лугах Японии (*Japonolirion*) и в горных лесах Японии, Китая, Тайваня, материковой части Юго-Восточной Азии и в Западной Малайзии (*Petrosavia*). На территории Вьетнама зарегистрированы один род и два вида. Из Камбоджи и Лаоса представители *Petrosaviaceae* до сих пор неизвестны (например, Newman et al., 2007a; Cho et al., 2016), хотя они, возможно, произрастают там, судя по их находкам из близлежащих районов.

### **Экология**

Зеленые растения, образующие эндотрофную микоризу (*Japonolirion*) или бесхлорофильные микогетеротрофы (*Petrosavia*). Yamato et al. (2011, 2014, 2016) обнаружили, что *Petrosavia* имеет гораздо более узкую специализацию и обладает значительно меньшим разнообразием микобионтов, чем *Japonolirion*.

### **Разнообразие**

Семейство состоит из двух родов — микогетеротрофного *Petrosavia* и фотосинтезирующего *Japonolirion* — с разительными морфологическими отличиями как в вегетативной, так и в репродуктивной сфере. Традиционно эти два рода никогда не считались близкородственными, пока их родство не было установлено с использованием молекулярных данных (Fuse, Tamura 2000; Cameron et al., 2003; Davis et al., 2004; Chase et al., 2006; Graham et al., 2006; Hertweck et al., 2015). Несмотря на значительные различия, эти два рода имеют некоторые общие эмбриологические особенности, такие как T-образные тетрады мегаспор (Tobe, Takahashi, 2009).

*Petrosavia* Becc. 1871, Nuov. G. Bot. Ital. 3: 7.

Benth. & Hook. 1883, Gen. Pl. 3: 828; Engl. 1888, Nat. Pfl. 2, 5: 20, 1897, Nat. Pfl. Nach. 2, 5: 72; Ridl. 1891, J. Straits Branch Roy. Asiat. Soc. 24: 170; K.Krause 1930, Nat. Pfl. 2 (15a): 256; Hutch. 1933, Bull. Misc. Inform. Kew, 1933: 156, 1934, Fam. Fl. Pl.: 36, 1959, Fam. Fl. Pl. 2: 546; Gagnep. 1934, Fl. Gén. Indo-Chine 6: 802; Steenis 1934, Tropische Natuur 23: 52, Nakai 1941, J. Jpn. Bot. 17: 191; Melch. 1964, Syll. Pfl. 12 ed., 2: 516; Jessop 1979, Fl. Malesiana 9: 198; S.C.Chen 1980, Fl. Reipubl. Popul. Sin. 14: 12; H.Ohba 1984, J. Jpn. Bot. 59: 110; R.Dahlgren & Clifford 1982, Monocot.: 172; R.Dahlgren et al. 1985, Fam. Monocot.: 209; Cronquist 1988, Evol. Class. F. Pl. 2 ed.: 467; H.Li 1991, Fl. Yunnan. 5: 694; M.N.Tamura 1998, Fam. Gen. Vasc. Pl. 3: 389; S.C.Chen et al. 2000, Fl. China: 77; P.H.Hô 2000, Ill. Fl. Vietnam 3: 473; H.Ohashi 2000a, Fl. Taiwan 2 ed.: 72, 2000b, Taiwania 45: 265), K.M.Cameron et al. 2003, Brittonia 55: 223; W.J.Kress et al. 2003, Checkl. Trees Shrubs Herbs Climbers Myanmar: 63; B.Hansen & F.N.Rasm. 2005, Fl. Tailand 9: 50; T.D.Nguyen 2005, Checkl. Pl. Spec. Vietnam: 456; Takht. 2009, Fl. Pl. 2 ed.: 598.

**Типовой вид:** *Petrosavia stellaris* Becc.

#### **Синонимы:**

*Protolirion* Ridl. 1895, Ann. Bot. 9: 56. Engl. 1897, Nat. Pfl. Nach. 2, 5: 72; Ridl. 1907, Mat. Fl. Malay. Pen.: 87, 1924, Fl. Malay. Pen. 2: 322; K.Krause 1930, Nat. Pfl. 2 (15a): 257; Nakai 1941, J. Jpn. Bot. 17: 191; Ohwi 1953, Fl. Japan: 282, 1965, Fl. Japan: 280; Melch. 1964, Syll. Pfl. 12 ed., 2: 516; R.Dahlgren & Clifford 1982, Monocot.: 172; Satake 1982, Wild Flowers Japan: 23; R.Dahlgren et al. 1985, Fam. Monocot.: 209; Ohwi & Kitag. 1992, New Fl. Japan: 386.

Типовой вид: *Protolirion paradoxum* Ridl.

*Miyoshia* Makino 1903, Bot. Mag. (Tokyo) 17: 144. Nakai 1941, J. Jpn. Bot. 17: 191.

Типовой вид: *Miyoshia sakuraii* Makino.

#### **Описание**

Многолетние микогетеротрофные беловатые, бледно-желтоватые или кремовые (при сушке буроватые) голые травы. **Корневище** чешуйчатое, тонкое. **Листья** чешуевидные, пленчатые, от яйцевидных до треугольных, с более или менее отогнутой верхушкой и покрытым влагилицеподобным основанием, цельнокрайние. Нижние листья густо расположены, прижаты к стеблю; верхние листья дистантно расположены, отстоящие от стебля. **Соцветие** кисть либо щиток/зонтик, терминальное, имеющее брактеи и брактеолы. Брактеи (кроющие чешуи цветков) ланцетные, длиннее цветоножек или равны им в зрелых бутонах и начале цветения, но значительно короче цветоножек при плодах из-за удлинения цветоножек.

Брактеолы хорошо заметны, расположены у основания цветоножек, короче брактеей. **Цветки** прямостоячие, обоеполые. **Околоцветник** двукруговой, непадающий, листочки околоцветника в числе по 3 в каждом круге, в начале цветения прямостоячие, при плодах распростерты. Наружные листочки околоцветника в 1,5–2 раза короче и значительно уже внутренних, в бутоне не соприкасаются. Внутренние листочки околоцветника прямостоячие, прикрепляются выше наружных, дельтовидно-треугольные, их поскосложение створчатое. **Тычинки** в числе 6, короче внутренних листочков околоцветника; наружные тычинки сросшиеся с плодолистиками, а внутренние тычинки сросшиеся с внутренними листочками околоцветника основаниями своих нитей; нити шиловидные. Пыльники яйцевидные, неподвижные, с двумя теками, тетраспорангиатные. **Плодолистиков** 3, сидячие, сросшиеся до 1/2 длины завязи. Завязь полунижняя, трехгнездная в синкарпной области, расширенная (чашевидная) часть завязи равна по длине внутренним листочкам околоцветника при цветении. Стилдии короткие, отогнутые наружу или более или менее прямые, полые, в верхней части запечатаны секреторными выделениями; рыльца головчатые, обращены наружу. Септальные нектарники интерлокулярные. Семязачатки многочисленные, с фуникулярным obturatorом. **Коробочка** полусинкарпная; синкарпная часть короткая, в ней вскрывание не происходит; в апокарпной части каждый плодolistик вскрывается вдоль вентрального шва и дорзальной жилки. Семена многочисленные, коричневатые, от эллиптических до продолговатых, с прозрачным крылом вокруг тела семени, пылевидные, продольно исчерченные; зародыш мелкий и недифференцированный.

### Распространение

Род *Petrosavia* включает два вида, распространенных в Японии, Китае, Тайване, Мьянме, Таиланде, Вьетнаме, Малайзии, Индонезии. На территории Вьетнама зарегистрированы оба вида.

В базе данных MO и LE присутствуют записи об образцах *Petrosavia* из вьетнамских провинций Каобанг (*Loc, Hoang, Averyanov CBL1571, CBL2035*) и Хатинь (*Loc, Averyanov, The, Vinh HAL 5079*), сведения из которых отсутствуют в нашем конспекте. По состоянию на сегодняшний день, кураторы не обнаружили в фондах данные образцы.

Вьетнам и Индонезия являются единственными странами, в которых известны оба вида *Petrosavia*. Примечательно, что во Вьетнаме распространение *P. stellaris* ограничено южной частью страны (южнее 16-й параллели), тогда как *P. sakurii* распространен исключительно в северной части (преимущественно вдоль границы с Китаем) (рис. 2, 3). В Индонезии, напротив, два вида рода в некоторых местах прирастают симпатрично (см. примеры с Суматры выше).

Виды *Petrosavia* встречаются в лесах среди лесной подстилки на высотах от уровня моря до 2300 м.

**Ключ для определения видов *Petrosavia***

1. Соцветие кисть; плоды с округлыми и умеренно отогнутыми (примерно на 45° от вертикального положения) плодолистиками.....1. *Petrosavia sakuraii*  
 - Соцветие зонтик или щиток; плоды с уплощенными с боков и сильно отогнутыми (почти до горизонтального положения) плодолистиками.....2. *Petrosavia stellaris*

**1. *Petrosavia sakuraii*** (Makino) J.J.Sm. ex Steenis 1934, *Tropische Natuur* 23: 52). (рис. 4, 5)

Masamune 1938, *Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa*: 46; Jessop 1979, *Fl. Malesiana* 9: 200, fig. 5b–d; S.C.Chen 1980, *Fl. Reipubl. Popul. Sin.* 14: 13 (ошибочно как "*Petrosavia sakurai* (Makino) Dandy"); H.Ohba 1984, *J. Jpn. Bot.* 59: 110; Shimizu 1997, *Fl. Nagano Pref.*: 1194), S.C.Chen et al. 2000, *Fl. China*: 77; H.Ohashi 2000a, *Fl. Taiwan* 2 ed.: 72, 2000b, *Taiwania* 45: 266, fig. 1; G.W.Hu et al. 2002, *Bull. Bot. Res.* 22: 137; K.M.Cameron et al. 2003, *Brittonia* 55: 223; W.J.Kress et al. 2003, *Checkl. Trees Shrubs Herbs Climbers Myanmar*: 63.

**Базионим:** *Miyoshia sakuraii* Makino 1903, *Bot. Mag. (Tokyo)* 17: 145.

**Гомотипные синонимы:**

*Miyoshia sakuraii* Makino 1903, *Bot. Mag. (Tokyo)* 17: 145, Pl. 5, как "*Sakuraii*"). Nakai 1941, *J. Jpn. Bot.* 17: 191.

*Protolirion sakuraii* (Makino) Dandy 1931, *J. Bot.* 69: 53. F.Maek. 1939, *J. Jpn. Bot.* 15: 147; Ohwi 1953, *Fl. Japan*: 282, 1965, *Fl. Japan*: 281; F.Maek. et al. 1961, *New Ill. Fl. Japan*: 827 (ошибочно как "*Petrosavia sakuraii* Dandy"); Hatus. 1971, *Fl. Ryukyu*: 780; Okuyama 1977, *Ill. Fl. Japan*: fig. 3316; Satake 1982, *Wild Flowers Japan*: 23, Pl. 13-2; R.Dahlgren et al. 1985, *Fam. Monocot.*: 210, fig. 99j–o; Ohwi & Kitag. 1992, *New Fl. Japan*: 386.

*Protolirion miyoshia-sakuraii* Makino, *nom. nud.* Makino 1903, *Bot. Mag. (Tokyo)* 17: 208 (как "*Miyoshia-Sakuraii*", основано на *Miyoshia sakuraii* Makino). Makino 1925, *Ill. Fl. Japan*: 678, fig. 1305 (ошибочно как "*miyoshi sakuraii*"), 1940, *Ill. Fl. Nippon*: fig. 2275; K.Krause 1930, *Nat. Pfl.* 2 (15a): 257.

*Petrosavia miyoshia-sakuraii* Makino, *nom. nud.* Makino 1903, *Bot. Mag. (Tokyo)* 17: 208 (как "*Miyoshia-Sakuraii*", основано на *Miyoshia sakuraii* Makino). Pilg. 1908, *Nat. Pfl.* 2, 3: 44, fig. 8; Makino & Nemoto 1925, *Fl. Japan*: 1272, 1931, *Fl. Japan ed.* 2: 1561.

**Тип:** ЯПОНИЯ. [Gifu Prefecture:] Mino, foot of Mt Ena, shady forests, 27 July 1903, H. Sakurai s.n. (лектотип, **выбран нами при подготовке диссертации (Nuraliev et al., 2022b: 278): МАК:**

24947 [лист с оригинальной этикеткой]!; изолектотип: МАК: 24947 [лист без оригинальной этикетки]!).

Изображение лектотипа доступно по ссылке:

[http://ameba.i.hosei.ac.jp/BIDP/MakinoCD/makino/prep\\_e/МАК024947.html](http://ameba.i.hosei.ac.jp/BIDP/MakinoCD/makino/prep_e/МАК024947.html)

### Гетеротипные синонимы:

*Protolirion sinii* K.Krause 1929, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 98: 806.

≡ *Petrosavia sinii* (K.Krause) Gagnep. 1934, Fl. Gén. Indo-Chine 6: 802, fig. 78 (10–13). Anon. 1976, Icon. Cormoph. Sin. 5: 424; S.C.Chen 1980, Fl. Reipubl. Popul. Sin. 14: 12, fig. 1; H.Ohba 1984, J. Jpn. Bot. 59: 110; Wu 1984, Index Fl. Yunan. 2: 1888; H.Li 1991, Fl. Yunnan. 5: 694, Pl. 213; S.C.Chen et al. 2000, Fl. China: 77, fig. 64; P.H.Hô 2000, Ill. Fl. Vietnam 3: 473, fig. 9592; B.Hansen & F.N.Rasm. 2005, Fl. Thailand 9: 50; T.D.Nguyen 2005, Checkl. Pl. Spec. Vietnam: 456.

≡ *Petrosavia sinii* (K.Krause) Chun 1940, Sunyatsenia 4: 269, *nom. illeg.*

≡ *Miyoshia sinii* (K.Krause) Nakai 1941, J. Jpn. Bot. 17: 191.

Тип: КИТАЙ. Guangxi: [Laibin City, Jinxiu County], Yao shan [Dayaoshan Mountain], in a bamboo thicket, 3000 ft [1000 m], 6 June 1927, S.S. Sin, K.K. Whang 421 (лектотип, **выбран нами при подготовке диссертации (Nuraliev et al., 2022b: 278)**: В: В100366379!; изолектотип: РЕ: 00036942!, правый образец).

*Petrosavia amamiensis* Hir.Takah., T.Yukawa & M.Maki 2021, Acta Phytotax. Geobot. 72: 272, **синоним установлен нами при подготовке диссертации (Nuraliev et al., 2022b: 278)**.

Тип: ЯПОНИЯ. Kagoshima Prefecture: Amami City (on Amami-Oshima Island), Naze, in half shade on flatland by mountain stream in evergreen forest, 28°20'13"N 129°27'18"E, 228 m, 07 July 2011, H. Takahashi, H. Yamashita 28028 (голотип: GIFU, the herbarium of Gifu University!).

### Описание

Травы, обычно до 10–20 см высотой, беловатые, бледно-желтоватые или кремовые. **Корневище** чешуйчатое, тонкое. **Листья** чешуевидные, до 5 мм длиной, пленчатые, очередные, от яйцевидных до дельтовидных с более или менее отогнутой верхушкой, цельнокрайние. **Соцветие** - терминальная кисть, иногда в базальной части переходящее в тирс. Цветков (3)6–25(30), обычно около 10, цветки равномерно расположены на оси соцветия, на одинаковых цветоножках. Брактеи ланцетные, 2–3 мм длиной. Брактеолы около 1 мм длиной. **Цветки** прямостоячие, обоеполые, 3–5 мм в диаметре. **Околоцветник** двукруговой, непадающий. Наружные листочки околоцветника в числе 3, от дельтовидных до яйцевидных, примерно вдвое короче и значительно уже внутренних. Внутренние листочки околоцветника в числе 3, длиной



1,5–2 мм, дельтовидно-треугольные. **Тычинки** в числе 6, около 1 мм длиной. **Плодолистиков** 3, сросшихся до 1/2 длины завязи. Завязь полунижняя, трехгнездная в синкарпной области, бокал нижней завязи равен длине внутренним листочкам околоцветника при цветении. Стилodium короткие, более или менее прямостоячие при цветении, полые. **Коробочка** полусинкарпная, звездчатая; свободные части плодолистиков отогнуты примерно на 45° от вертикального положения, округлые в поперечном сечении. Семена от эллиптических до продолговатых, с прозрачным крылом вокруг тела семени, длиной около 0,5–0,8 мм и шириной 0,2–0,4 мм, включая крыло, темно-коричневые.

### Распространение

Япония (Фукуи, Гифу, Исикава, Кагосима, Киото, Нагано), Индия (Аруначал-Прадеш), Мьянма (Качин), Таиланд (Чиангмай), Китай (Чунцин, Фуцзянь, Гуандун, Гуанси, Хайнань, Хунань, Тибет, Юньнань, Чжэцзян), Тайвань (Синьчжу, Илань), Вьетнам (Хазянг: район Висуйен, Лаокай: в окрестностях Шапа и район Ванбан, Нгеан: район Кисон, Виньфук: национальный парк Тамдао), Индонезия (Ачех, Западная Суматра).

### Экология и фенология

*Petrosavia sakurairi* населяет коренные горные широколиственные и смешанные леса, вторичные леса с бамбуком; 0–2300 м над уровнем моря.

Цветение с марта по август (ноябрь), плодоношение с сентября по октябрь.

Takahashi et al. (1993) обнаружили самоопыление у *P. sakurairi*. Как выяснили эти выторы, цветок *P. sakurairi* протогинный, и рыльца рецептивны с момента распускания цветка. Во время цветения стилodium изначально прямостоячие, но постепенно отгибаются наружу и в итоге соприкасаются с наружными тычинками. Насекомые могут способствовать процессу самоопыления или обеспечивать перекрестное опыление.

### Изученные образцы

В целях установления таксономического статуса *P. amamiensis* нами изучены и нанесены на карту все доступные образцы *P. sakurairi*. Цифры в квадратных скобках после процитированных образцов указывают на точки, нанесенные на карту (см. рис. 2); образцы без таких указаний не нанесены на карту по причине неточности местонахождения.

**ЯПОНИЯ. Gifu Prefecture:** Mino, Kani-gun, Kukuri-mura, Mt. Okuiso, 11 May 1914, *S. Kato s.n.* (TI: TI00082299) [1];

Mino, Kani-gun, Kukuri-mura, Sengen Shrine, 300 m, 12 July 1914, *S. Kato s.n.* (TI: TI00138525) [2];

- Mino, Kani-gun, Kukuri-mura, 12 July 1914, *Onuma s.n.* (TI: TI00138526) [3];
- Kani-gun, Kukuri-mura, 374 m, 13 September 1914, *S. Kato s.n.* (TI: TI00138527) [4];
- Kani District [Kani City], Kukuri Village, 07 October 1914, *K. Onuma s.n.* (KAG: KAG057120) [5];
- там же, 22 June 1916, *S. Kato s.n.* (TI: TI00138529) [6];
- там же, June 1917, *S. Kato s.n.* (TI: TI00138530) [7];
- там же, 22 August 1918, *S. Kato s.n.* (KAG: KAG057121) [8];
- там же, 24 June 1919, *T. Nakajima s.n.* (TI: TI00138531) [9];
- там же, 25 June 1919, *S. Kato s.n.* (KAG: KAG057122) [10];
- Kani-gun, Kani-machi, Kukuri, 170–300 m, 15 September 1981, *H. Ohba, S. Akiyama 3096* (TI: TI00138536) [11];
- Kani-gun, Koizumi-mura, 417 m, 13 August 1915, *S. Kato s.n.* (TI: TI00138528) [12];
- Toki-gun, *T. Nakajima s.n.* (TI: TI00138532) [13];
- Kamo-gun, Kutami-mura, Aza Nakamori, 18 July 1931, *K. Shiota s.n.* (TI: TI00138533) [14];
- Tajimi, Sengen Shrine, 02 August 1973, *T. Tominari s.n.* (TI: TI00138535) [15];
- Mino, foot of Mt Ena, shady forests, 27 July 1903, *H. Sakurai s.n.* (тип, МАК: 24947) [16];
- Mino, Mount Ena, ca. 4000' [1200 m], 01 August 1907, *s.coll. s.n.* (E: E00180982) [17];
- Mino, Ena-gun, Kawakami, 07 August 1910, *Okada s.n.* (TI: TI00138523) [18];
- Mino, Mt. Ena, 07 August 1912, *S. Seisakusho s.n.* (TI: TI00138524) [19];
- Mino Province, August 1930, *S. Kato s.n.* (P: P02052768) [20];
- Kagoshima Prefecture:** Kagoshima Prefecture: Amami City (on Amami-Oshima Island), Naze, in half shade on flatland by mountain stream in evergreen forest, 28°20'13"N 129°27'18"E, 228 m, 07 July 2011, *H. Takahashi, H. Yamashita 28028* (тип *P. amamiensis*, GIFU) [21];
- Amami City (on Amami-Oshima Island), *T. Yukawa 09-25* (паратип *P. amamiensis*, TNS: 8501698) [22].
- ИНДИЯ. Arunachal Pradesh:** Lower Subansiri district, Talle Valley Wildlife Sanctuary, 27°32.977'N 93°54.395'E, 2012 m, 13 August 2017, *N.A. Bhat, L. Jeri 702* (ASSAM) [23].
- МЬАНМА. Kachin State:** Putao County, from big tree camping site to Ziyardam, 1150–2200 m, 17 June 2016, *X.H. Jin, R.J. Wang, Y.S. Chen PT-2277* (PE: 02112942) [24].
- КИТАЙ. Tibet Autonomous Region:** Nyingchi City, Mêdog County, Beibeng Township, Dergong, under subtropical evergreen broad-leaved forest, 29°10'28.64"N 95°08'03.12"E, 1730 m a.s.l., 26 November 2018, *C. Liu, J. Ya 18CSI7291* (KUN: 1482766) [25];
- Yunnan Province:** Honghe Hani and Yi Autonomous Prefecture, Yuping Town, Daweishan Nature Reserve, under forest, 22°54'53.03"N 103°41'45.66"E, 2087 m, 17 October 2019, *T. Zhang et al. 19PXA125* (KUN: 1483850) [26];

Honghe Hani and Yi Autonomous Prefecture, Pingbian County, near Daweishan Nature Reserve, 22°54'45.01"N 103°41'55.14"E, 5 October 2021, *B.Y. Zhang s.n.* (KUN) [27];

Hekou, near the junction between Pingbian and Hekou, Wanzhangyantou, on the road from Jianshan to Shijiacao, in thick humus soil, under forest, 22°55'11.35"N 103°40'16.70"E, 1940 m, 23 July 2014, *T. Zhang, C. Liu 14CS8783* (KUN: 1396619) [28];

**Chongqing Municipality:** Nanchuan County [Nanchuan District], Jinpo Mountain, Yangqiangping, under forest, 1750 m, 26 July 1978, *Phytogeographic Survey Team 713* (PE: 01273291) [29];

Nanchuan County [Nanchuan District], 1650 m, 13 July 1957, *J. Xiong, Z. Zhou 92022* (IBSC: 0644577; PE: 00036766) [30];

там же, 1710 m, 08 October 1957, *J. Xiong, Z. Zhou 93882* (PE: 00036765) [31];

**Guangxi Zhuang Autonomous Region:** [Baise City, Leye County], Huaping Forest District, Baicheng River, 980 m, 21 August 1962, *S. Yuan, L. Liu 5783* (IBSC: 0644575) [32];

[Guilin City], Longsheng County, 29 September 1956, *S. Yu, H. Tan 700647* (IBSC: 0644574) [33];

[Laibin City, Jinxiu County], Yao shan [Dayaoshan Mountain], in a bamboo thicket, 3000 ft [1000 m], 6 June 1927, *S.S. Sin, K.K. Whang 421* (тип *P. sinii*, В: В100366379; PE: 00036942, right specimen) [34];

[Laibin City], Jinxiu County, Wuzhi Mountain, bamboo forest, 22 June 1936, *Z. Huang 39493* (IBSC: 0617253) [35];

[Laibin City, Jinxiu County], Ku-Chun [Gu Chen], Guchenpeng [Peng] Mountain, under forest, 17 June 1934, *X. Liu 23167* (IBK: IBK00139145; IBSC: 0644573) [36];

[Laibin City], Jinxiu County, Laoshan, forest-based ground under the peak, 21 May 1931, *S. Xin 22172* (IBSC: 0617254) [37];

*Y. Lin 400371* (IBSC: 0644576);

**Hainan Province:** Wuzhishan, along the path from No. 1 summit to No. 2 of Wuzhishan, in *Fargesia* and *Rhododendron* forest, 18°53'53.63"N 109°42'12.29"E, 1853 m, 21 August 2014, *T. Zhang, J.D. Ya 14CS8908* (KUN: 1396618) [38];

**Guangdong Province:** [Shaoguan City], Ruyuan County, Wuzhishan Forest Farm, Shijing Hole, under forest, 980 m, 10 July 1964, *P. Zeng 13729* (SYS: SYS00020664; фото IBSC: 0644578) [39];

**Fujian Province:** Nanping City, Mangdang Mountain, broad-leaved forest, 1000 m, 21 July 1999, *G. He s.n.* (PE: 01939895) [40];

**Zhejiang Province:** Lishui City, Songyang County, Fengping Township, Ruoliao Primeval Forest Scenic Area, secondary forest, 28°17'58.1604"N 119°16'45.1632"E, 1306 m, 01 July 2017, *Q. Zhang, X. Zhong, Y. Yi, Z. Yang, X. Li ZX02054* (CSH: CSH0154242) [41];

Lishui City, Songyang County, Fengping Township, subtropical evergreen and deciduous broad-leaved forest, forest edge, roadside, 28.299544°N 119.279296°E, 23 July 2018, 1310 m, *B. Ge, S. Huang, Y. Zhou GBJ07522* (CSH: CSH0158051) [42].

**ТАЙВАНЬ. Hsinchu County:** Chutung, northern part of Mt. Rulin, above Pabunbagayu, 1400 m, 27 August 1941, *T. Suzuki ST 21365* (TI: TI00138534) [43];

**Yilan County:** Nanshan Village, 1600–1800 m, 25 December 2012, *T.C. Hsu 6211* (TAIF: 413375) [44];

там же, 05 September 2014, *T.C. Hsu 7236* (TAIF: 4566893) [45];

Ssuchi Village, under forest, 1550–1800 m, 27 September 2014, *C.F. Chen 5441* (TAIF: 456175) [46];  
mt. Milo, 1750 m, 07 October 2015, *S.W. Chung 12333* (TAIF: 470426) [47].

**ВЬЕТНАМ. Lao Cai Province:** Chapa [Sapa], forest along trail, 1500 m a.s.l., September 1929, *P.A. Pételot 3598* (P: P02081865, P02081866; US: 01964309) [48];

Van Ban district, Khanh Yen Ha Municipality, SW of Na Nheo village, primary evergreen broad-leaved and mixed montane forests (with *Fokienia hodginsii*) along granite and quartzite ridge, in the vicinity of the point 21°57'41"N 104°13'29"E, 2000–2100 m a.s.l., 16 March 2002, *L. Averyanov, P.K. Loc, D.T. Doan HAL 2408* (LE: LE01077855) [49];

**Ha Giang Province:** Vi Xuyen District, Cao Bo Municipality, Tam Ve village, closed mossy (cloud) primary broadleaved montane forest, 22°46'30"N 104°49'01"E, from top (1900 m a.s.l.) down to ca. 1800 m a.s.l., 10 September 2000, *D.K. Harder, N.V. Du, N.Q. Hieu, P.K. Loc 5409* (HNU: HNU019378; LE: LE01077857; MO: 5319204) [50];

Vi Xuyen District, Tay Con Linh mountain, Xan Xa Ho Village Lao Commune, 22°49'37"N 104°49'49"E, 1175 m a.s.l., 11 October 2014, *Bui Hong Quang s.n.* (photo record in HN) [51];

**Vinh Phuc Province:** Tam Dao National Park, Tam Dao 3 summit, in jungles, on mossy soil, 12 June 1985, *L. Averyanov et al. LX-VN 2342* (LE: LE01041988) [52];

**Nghe An Province:** Ky Son District, Na Ngoi Municipality, village, eastern slopes of Phu Xai Lai Leng Mountain, primary very humid broad-leaved forest on steep mountain slopes composed of sandstone and gray shale, shady place along edge of ridge, 19°11'58.2"N 104°11'38.6"E, 2000–2300 m a.s.l., 24 October 2013, *L. Averyanov, N.T. Hiep, N.S. Khang, L.M. Tuan, N.A. Trang, L.H. Dan CPC 6184* (LE: LE01077859, LE01077860) [53];

Ky Son District, Na Ngoi Municipality, village, eastern slopes of Phu Xai Lai Leng Mountain, primary and secondary broad-leaved forest on steep mountain slopes composed of sandstone and gray shale, shady place, 19°12'54"N 104°12'01"E, 1300–2000 m a.s.l., 26 October 2013, *L. Averyanov, N.T. Hiep, N.S. Khang, L.M. Tuan, N.A. Trang, L.H. Dan CPC 6321* (LE: LE01077858) [54].

**ИНДОНЕЗИЯ. Atjeh [Aceh] (Northern Sumatra):** boven Takengon, 1250–1350 m, 1934, *C.G.G.J. van Steenis 5953* (L: L.1449828) [55];

Gajolanden, from Sangir bivouac 2 to 3 at the confluence of river Kapi and river Aoenan, flat forest ridges, ca. 1100 m, 20 March 1937, *C.G.G.J. van Steenis 9907* (L: L.1449829) [56];  
 route from Takingeun to Isak, evergreen forest, 1000–1300 m, 02 September 1971, *K. Iwatsuki, G. Murata, J. Dransfield, D. Saerudin 1400* (L: L.1449822) [57];  
 Gunung Leuser Nature Reserve, climbing Gunung Leuser West top, from Penosan via Putjuk Angasan, ca. 25 km SW of Blang Kedjeren [Blangkejeren], montane rainforest, 1600–1800 m, 31 March 1975, *W.J.J.O. de Wilde, B.E.E. Duyfjes-de Wilde 15933* (L: L.1449840; MO: 2420566) [58];  
 Gunung Leuser Nature Reserve, c. 30 km NW of Kuta-tjané [Kutacane], Kapi-grounds, edge of crater, in dead leaves, ca. 1500 m, 07 June 1973, *Rijksen H.D. s.n.* (L: L.1449826) [59];  
**West Sumatra:** Bukit Gombak, Laras Talang, 1700 m, 04 November 1910, *Bünnemeyer 5451* (L: L.1449824; P: P02081927; U: U.1464806) [60];  
 там же, 1900–2100 m, 16 November 1910, *Bünnemeyer 5462* (L: L.1449827) [61];  
 G. Koerintji [Gunung Kerinci], 1650 m, 15 March 1920, *Bünnemeyer 8830* (L: L.1449825) [62];  
**Sumatra,** Batang Palupan, N. of Bukitrugyi, along forest path, 1000 m, 16 May 1955, *W. Meijer 3356* (L: L.1449823).

2. *Petrosavia stellaris* Becc. 1871, Nuov. G. Bot. Ital. 3: 8, t. 1. (рис. 6)

Ridl. 1891, J. Straits Branch Roy. Asiat. Soc. 24: 171 (ошибочно как "*Petrosavia stellata*"); Groom 1892, Ann. Bot. 6: 380; Hutch. 1933, Bull. Misc. Inform. Kew, 1933: 156, 1934, Fam. Fl. Pl.: 36, fig. 5, 1959, Fam. Fl. Pl. 2: 546, fig. 347; Steenis 1934, Tropische Natuur 23: 52, fig. 12; Nakai 1941, J. Jpn. Bot. 17: 191; Henderson 1954, Malay. Wild Flowers: 178, fig. 103; Stant 1970, Bot. J. Linn. Soc. 63, Supp 1: 147; Jessop 1979, Fl. Malesiana 9: 199, fig. 5a; H. Ohba 1984, J. Jpn. Bot. 59: 110; R. Dahlgren et al. 1985, Fam. Monocot.: 210, fig. 99f–i; K.M. Cameron et al. 2003, Brittonia 55: 223.  
**Тип:** МАЛАЙЗИЯ. Borneo, Sarawak: Mt. Poe, about 3000 ft., August 1866, *Beccari 2399* (ГОЛОТИП: FI!).

**Гетеротипные синонимы:**

*Protolirion paradoxum* Ridl. 1895, Ann. Bot 9: 57, pl. 3. Ridl. 1907, Mat. Fl. Malay. Pen.: 87, 1924, Fl. Malay. Pen. 2: 322, fig. 195; Nakai 1941, J. Jpn. Bot. 17: 191.

**Тип:** МАЛАЙЗИЯ. Malay Peninsula, Perak: Larut Hills, in dry hill woods at an altitude of from 1000 to 3000 ft., *Ridley s.n.*, смонтирован Groom 25 октября 1985 (ГОЛОТИП: K!).

*Petrosavia borneensis* P.J.M. Maas, in sched.

## Описание

Травы до 10–12 см высотой, беловатые, бледно-желтоватые или кремовые. **Корневище** чешуйчатое, тонкое. **Листья** чешуевидные, до 5 мм длиной, пленчатые, очередные, от яйцевидных до дельтовидных с более или менее отогнутой верхушкой, цельнокрайние. **Соцветие** терминальный зонтик или щиток. Цветков 1–12 (обычно 3–5). Брактеи ланцетные, 2–3 мм длиной. Брактеолы около 1 мм длиной. **Цветки** прямостоячие, обоеполые, 3–5 мм в диаметре. **Околоцветник** двукруговой, неоппадающий. Наружные листочки околоцветника в числе 3, от дельтовидных до яйцевидных, иногда ланцетные, примерно вдвое короче и значительно уже внутренних. Внутренние листочки околоцветника в числе 3, 1,5 мм длиной, дельтовидно-треугольные. **Тычинок** 6, 1 мм длиной. **Плодолистиков** 3, сросшихся на 1/4–1/2 длины завязи. Завязь полунижняя, трехгнездная в синкарпной области, бокал нижней части завязи равен по длине внутренним листочкам околоцветника при цветении. Стилдии короткие, более или менее отогнутые при цветении, полые. **Коробочка** полусинкарпная, звездчатая; свободные части плодолистиков сильно отогнуты почти до горизонтального положения, уплощены с боков. Семена от эллиптических до продолговатых, с прозрачным крылом вокруг тела семени, длиной 0,3–0,5 мм, коричневые.

## Распространение

Вьетнам (Контум: гора Нгоклинь и район Конплонг, Даклак: районы Кронг Бонг и Лак, Кханьхоа: район Камлам, Ниньтуан: район Бакай, Ламдонг: гора Бидуп и район Лакдуонг), Малайзия (Малайский полуостров, Борнео), Индонезия (Суматра, Сулавеси).

## Экология и фенология

*Petrosavia stellaris* населяет горные коренные моховые леса на песчаных почвах, вторичные леса с бамбуком; 100–1900 м над уровнем моря. Цветение с февраля по сентябрь, плодоношение с (апреля) августа по октябрь.

Наши предварительные наблюдения показали, что у цветка *P. stellaris* три наружные тычинки своими раскрывшимися пыльниками на определенной стадии цветения касаются рыльца (рис. 6А,В), способствуя, скорее всего, самоопылению по тому же механизму, который описан для *P. sakuraii*.

## Изученные образцы из Восточного Индокитая

**ВЬЕТНАМ. Kon Tum Province:** primary dry forest with *Lithocarpus* and *Quercus* on NW slope of Ngoc Linh mountain system above Long Nam village, 1800–1900 m, 4 April 1995, L.V. Averyanov, N.T. Hier, P.K. Loc VH 1116 (LE, MO, P);

evergreen primary forest on W slope of Ngoc Linh mountain system on elevation to Ngoc Gua peak, dry forest with *Lithocarpus* and *Quercus* sp., 1800–1850 m, 10 April 1995, *L.V. Averyanov, N.T. Hiep, P.K. Loc VH 1301* (LE, P);

Kon Plong district, Thach Nham protected forest, 17 km N from Mang Den town, in open forest, N 14°45'23" E 108°17'30", 1580 m, 18 April 2015, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1381* (MW);

Kon Plong district, Thach Nham protected forest, 18 km N from Mang Den town, N 14°45'44" E 108°17'33", 1540 m, 7 June 2016, *M.S. Nuraliev, A.V. Alexandrova 1668* (MW);

**Dak Lak Province:** Krong Bong district, Cu Pui municipality, elevation from Dak Tour village (N 12° 30' E 108° 30') to main peak of Chu Yang Sinh mt system (N 12° 24' E 108° 26') along Dak Tour river (N slope), primary wet closed mountain broad-leaved and mixed forest on granite along very steep shady slopes of river canyon, on vertical mossy shady cliffs along river, 1700 m, 11 May 2000, *L.V. Averyanov, N.T. Hiep, N.Q. Hieu, P.H. Hoang, D.X. Du, N.T. Vinh VH 6348* (MO, photo record in HN);

Lak district, Bong Krang municipality, Chu Yang Sin National Park, 14 km S from Krong Kmar village, in mixed forest, on the mountain ridge, N 12°22'45" E 108°21'25", 1800 m, 6 April 2012, *M.S. Nuraliev 486* (MW);

Lak district, Bong Krang municipality, Chu Yang Sin National Park, 14 km S of Krong Kmar village, in mixed forest, on local mountain ridge, N 12°22'54" E 108°21'34", 1700 m, 20 March 2013, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 681* (MW);

там же, N 12°22'43" E 108°21'25", 1780 m, 23 May 2019, *M.S. Nuraliev, S.V. Yudina 2598* (MW);

Lak district, Bong Krang municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km SSE from Krong Kmar village, in mixed forest, N 12°24'30" E 108°23'15", 1600 m, 20 May 2014, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 946* (MW);

**Khanh Hoa Province:** Cam Lam district, Hon Ba Nature Reserve, evergreen primary montane mostly broadleaved forest, N 12°06'47.9" E 108°56'46.0", 1535 m, 30 June 2011, *J. Leong-Skornickova, R. Rybkova, H.D. Tran, B.V. Truong, J. Ponert HB-34* (SING);

**Ninh Thuan Province:** Ninh Son district, Phuoc Binh municipality and Lam Dong province, Lac Duong district, Da Chay municipality boundary region in 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved cloud very wet forest along Gia Rinht. ridge, mossy shadow place, N 12°07', E 108°41', 1800–1900 m, 4 April 1997, *L.V. Averyanov, N.Q. Binh, P.K. Loc VH 3687* (LE);

**Lam Dong Province:** Lac Duong district, Da Chay municipality, 40 km to NE of Dalat city, closed primary wet broadleaved cloud forest on SW macroslope of Hon Giao mt. ridge, shaded steep slope, N 12°11' E 108°43', 1800 m, 21 April 1997, *L.V. Averyanov, N.Q. Binh, N.T. Hiep VH 4131* (LE, MO);

Lac Duong district, Da Chais municipality, SIE Forest Dynamics Plot, near Giang Ly Forest Station, evergreen forest mixed with conifers, N 12° 10' 21" E 108° 41' 14", 1608 m, 28 July 2013, *Dang Minh Tri BD022* (VNM); Lam Dong: Bi Doup mt., August 2014, *Phung My Trung s.n.* (LE);

Lac Duong district, Da Chais municipality, Bidoup Nui Ba National Park, 1.5 km N of Giang Ly forest ranger station, mixed forest, N 12° 11' 43" E 108° 40' 39", elev. 1520 m, completely dry plants, 11 December 2022, *M.S. Nuraliev, C.I. Fomichev, D.F. Lyskov NUR 3961* (MW);

Hon Giao Forest Station, 23 May 2011, *Luu Hong Truong s.n.* (photo record).

## Примечания

1. Образец *Averyanov, Hiep, Loc VH 1301*, хранящийся в LE, состоит из нескольких растений *P. stellaris* с незрелыми бутонами и одного плодоносящего растения *P. sakurarii*. Поскольку место этого сбора расположено далеко за пределами известного ареала последнего вида, мы предполагаем, что это растение попало в образец случайно. Таким образом, мы не учитываем эту находку *P. sakurarii*. Это согласуется с составом другой части данного сбора, хранящейся в P.

2. Несмотря на то, что *P. stellaris* встречается в нескольких горных районах Вьетнама, часто посещаемых ботаниками (например, Бидуп, Чуянсин, Хонба, Нгоклин), и является нередким по крайней мере в некоторых из них, на сегодняшний день этот вид отсутствует во всех основных региональных флористических сводках (например, Pham-Hoang, 2000; Nguyen, 2005). Единственным источником, в котором до наших работ упоминался *P. stellaris* из Вьетнама (а также откуда-либо еще за пределами Малайзии), является технический отчет Tordoff et al. (2000), где указание этого вида основано на образце *Averyanov et al. VH 1116* (цитируется ошибочно как «VA 1116»). Другой образец, указанный Tordoff et al. (2000) как принадлежащий *P. stellaris*, *Averyanov et al. VH 1323* (указан как «VA 1323»), на самом деле является представителем рода *Balanophora* J.R.Forst. & G.Forst. (Balanophoraceae).

Одной из причин такого несоответствия, очевидно, является общая низкая плотность коллекций растений из Вьетнама, представленных в мировых гербариях. В качестве косвенного подтверждения можно привести тот факт, что нам не удалось найти ни одного образца *P. stellaris* из Вьетнама, собранного до 1990 г. Другая причина – неправильная идентификация коллекций: так, значительная часть процитированных образцов была переопределена нами при подготовке диссертации.

Вьетнамские образцы *P. stellaris* существенно расширяют известный ареал этого вида в северном направлении по сравнению с ранее зарегистрированными находками в Малайзии и Индонезии (например, Jessop, 1979). Ближайшие малазийские популяции расположены более чем в 1000 км от вьетнамских. *Petrosavia stellaris* – один из характерных примеров



преимущественно малезийских таксонов, которые лишь недавно были обнаружены в южном Вьетнаме. Обзор таких таксонов представлен Nuraliev et al. (2022a).



**Рис. 2.** Карта распространения *Petrosavia sakuraii*. Номера возле местонахождений отсылают к образцам, перечисленным выше. Местонахождение в Таиланде нанесено на карту согласно Hansen, Rasmussen (2005).



Рис. 3. Карта распространения видов *Petrosavia* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе.

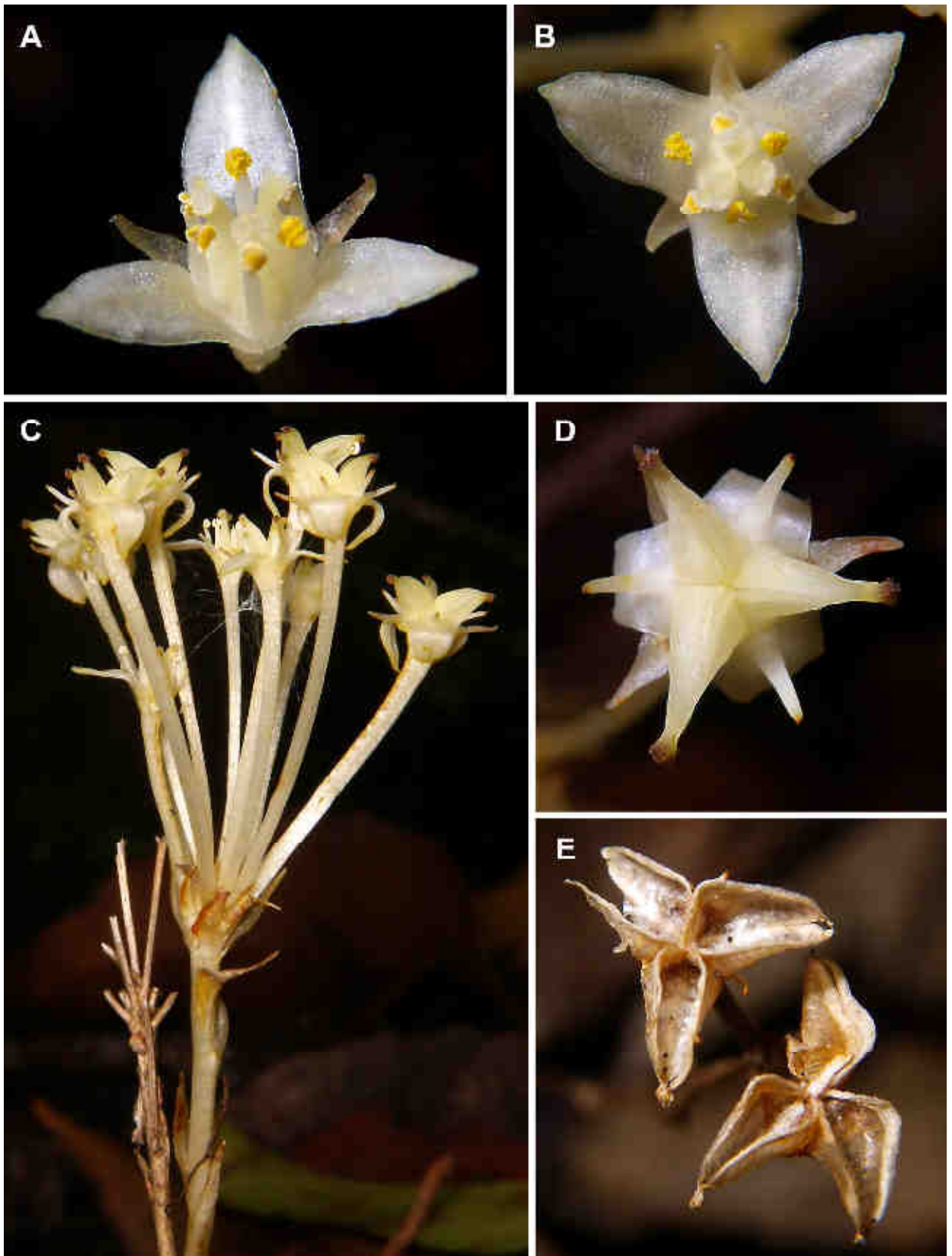




**Рис. 4.** Гербарный образец *Petrosavia sakurai* (Averyanov et al. HAL 2408; LE: LE01077855), демонстрирующий изменчивость размеров растений и числа цветков в соцветии.



**Рис. 5.** Гербарные образцы *Petrosavia sakuraii*. **A.** *Averyanov et al.* CPC 6321 (LE: LE01077858).  
**B.** *Averyanov et al.* CPC 6184 (LE: LE01077859).



**Рис. 6.** *Petrosavia stellaris*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev 486*). **А, В.** Цветок, вид под углом и вид сверху; три из шести тычинок касаются рылец. **С.** Соцветие с незрелыми плодами. **Д.** Незрелый плод, вид сверху. **Е.** Полностью высохшие и вскрывшиеся плоды предыдущего сезона.

## ГЛАВА 4. СЕМЕЙСТВО BURMANNIACEAE

### ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Burmanniaceae — пантропическое семейство, некоторые представители которого также обитают в субтропиках. Семейство включает восемь родов и около 100 видов (Maas et al., 1986; Maas-Van de Kamer, 1998; Merckx et al., 2013a). *Burmannia* L. — самый крупный род Burmanniaceae и единственный из них, включающий как фотосинтезирующие (полностью автотрофные, либо частично микогетеротрофные), так и нефотосинтезирующие (полностью микогетеротрофные) виды; остальные роды состоят только из гетеротрофных видов. В настоящее время в роде *Burmannia* принимается 61 вид (Li et al., 2020; Francis et al., 2021; Govaerts et al., 2021). Географическое распространение *Burmannia* почти такое же обширное, как распространение семейства Burmanniaceae в целом, при этом примерно половина видов рода являются азиатскими.

В Азии встречаются два рода Burmanniaceae: *Burmannia* и *Gymnosiphon* Blume. Из них во флоре Вьетнама, Камбоджи и Лаоса известен только *Burmannia*. В последних флористических сводках приводится девять видов *Burmannia* для флоры Вьетнама (Pham-Hoang, 2000; Nguyen et al., 2003), восемь видов во флоре Камбоджи (Cho et al., 2016) и пять видов во флоре Лаоса (Newman et al., 2007a). Со времени опубликования этих сводок был сделан ряд важных находок, некоторые из которых представлены в исследованиях Zhang, Saunders (2000), Averyanov (2005) и Dang et al. (2015). В рамках подготовки данной диссертации проведена ревизия видового разнообразия *Burmannia* в регионе на основании доступных литературных сведений, а также полученных в ходе работы новых данных (Nuraliev et al., 2022c).

Один из вьетнамских видов, *B. championii*, Li et al. (2023) предложили перенести в род *Campylosiphon* на основании полученных ими молекулярно-филогенетических реконструкций. Мы полагаем, что хотя такой перенос действительно может отражать филогенетическое положение вида, в настоящее время оснований для этого недостаточно. В деревьях, полученных Li et al. (2023), некоторые клады имеют низкие уровни поддержки ряда важных узлов, в особенности это касается взаимоотношения родов Burmanniaceae. Кроме того, важным для такого таксономического изменения является проведение детального морфологического сравнения родов *Burmannia* и *Campylosiphon* в границах, принятых Li et al. (2023). В частности, авторы предлагают использовать пять отличий *Campylosiphon* от *Burmannia* (клубневидное корневище, сильно волокнистые корни, отсутствие крыльев околоцветника, продольно или хаотично вскрывающаяся коробочка, хаотичное расположение эпидермальных клеток семени), однако некоторые виды *Burmannia*, как следует из их работы, также обладают этими

особенностями. По вышеуказанным причинам в данной работе мы принимаем *B. championii* в составе рода *Burmannia*.

Таксономические исследования Burmanniaceae, как и некоторых других групп покрытосеменных со сложным строением цветка, осложнены традиционно принимаемым физиономическим подходом к описанию частей растения. Такой подход во многих случаях делает затруднительным интерпретацию морфологических описаний, ключей и других составляющих таксономической литературы. При составлении ключа, приведенного в данной работе, мы опираемся на результаты проведенного нами структурного анализа (Yudina et al., 2022; Vislobokov, Nuraliev, 2023) с целью получения морфологически корректных формулировок.

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ *BURMANNIA* (Nuraliev et al., 2018, 2022c)**

В ходе обработки собранного нами материала выявлено три новые национальные находки *Burmannia*. На основании изучения наших образцов и анализа литературных источников обновлены представления о географическом распространении (рис. 7) и экологии этих видов.

### **1. *Burmannia itoana* Makino 1913, Bot. Mag. (Tokyo) 27: 1, fig. 1. (рис. 8)**

Jonker 1938, Monogr. Burmann.: 153; C.Y.Wu 1977, Fl. Hainan. 4: 185; T.L.Wu & S.J.Chen 1981, Fl. Reipubl. Popul. Sin. 16: 173; H.Ohashi et al. 2000, Fl. Taiwan 2 ed., 5: 143; T.L.Wu et al. 2010, Fl. China 23: 123; S.I.Hsieh et al. 2011, Nature Conserv. Quarterly 76: 17; Tsukaya 2016, Fl. Japan 4: 195. **Лектотип**, выбран Jonker (1938: 154): ЯПОНИЯ. [Okinawa Prefecture:] Yaeyama archipelago, Ishigaki Island, Mt. Fazan in Okawa-mura, 28 June 1891, *Tanaka S. s.n.* (n.v., место хранения неизвестно).

### **Экология и фенология**

Вид произрастает в субтропических и тропических влажных вечнозеленых лесах на высотах 300–1200 м над уровнем моря. В заповеднике Тасуа была обнаружена только одна особь, тогда как в заповедниках Кончуранг и Сонгтхань этот вид местами довольно обычен по берегам небольших рек. Цветение и плодоношение с апреля по декабрь.

## Распространение

Япония: префектура Окинава (острова Окинава и архипелаг Яэяма); Китай: провинции Гонконг, Гуандун, Гуанси, Тайвань, Хайнань, Юньнань; Вьетнам: провинции Шонла (заповедник Тасуа), Куангнам (заповедник Сонгтхань), Зялай (заповедник Кончуранг).

Вид приводится для флоры Вьетнама в данной работе впервые.

## Изученные образцы из Восточного Индокитая

**ВЬЕТНАМ. Son La Province:** Phu Yen District, Ta Xua Nature Reserve, open forest on local ridge, 21°21'06"N 104°40'12"E, elev. 770 m, 09 October 2019, *Nuraliev M.S., Kopylov-Guskov Yu.O., Lyskov D.F.* 2886 (MW);

**Quang Nam Province:** Nam Giang District, Song Thanh Nature Reserve, forest, river bank, 15°34'12"N 107°22'39"E, elev. 1050 m, 30 April 2019, *Nuraliev M.S.* 2444 (IBSC, MW);

**Gia Lai Province:** K'Bang District, Son Lang Municipality, Kon Chu Rang Nature Reserve, 33 km ESE of Mang Den town, trail to K50 waterfall, forest, river bank, 14°30'24"N 108°35'05"E, elev. 820 m, 30 November 2022, *Nuraliev M.S., Fomichev C.I., Lyskov D.F.* NUR 3928 (MW).

**2. *Burmannia lutescens*** Весс. 1878, Malesia: 246. (рис. 9)

Jonker 1938, Monogr. Burmann.: 148, 1948, Fl. Malesiana 4: 19.

**Тип:** МАЛАЙЗИЯ. Borneo. Sarawak: Mt. Mattang, *Beccari 1505* (голотип: FI, n.v.).

## Экология и фенология

Вид произрастает во влажных тенистых тропических вечнозеленых лесах на высотах до 1500 м над уровнем моря. Цветение и плодоношение на протяжении всего года.

## Распространение

Вьетнам: провинции Контум (охраняемый лес Тхакням), Зялай (заповедник Кончуранг), Фуйен (охраняемый лес Сонхинь); Филиппины (Палаван, Минданао); Малайзия: полуостровная Малайзия, Борнео; Бруней; Индонезия: Борнео, Суматра, Ява, Сулавеси, Новая Гвинея; Папуа — Новая Гвинея: Новая Ирландия.

Вид впервые обнаружен нами во флоре Вьетнама в ходе подготовки данной диссертации (Nuraliev et al., 2018). *Burmannia lutescens* представляет собой еще один пример вида, распространенного преимущественно в Малазии и лишь недавно обнаруженного в странах Восточного Индокитая (см. обзор в Nuraliev et al. 2022a).



### Изученные образцы из Восточного Индокитая

**ВЬЕТНАМ. Kon Tum province:** Kon Plong district, Thach Nham protected forest, 17 km N of Mang Den town, in the forest, on slope, 14°45'05"N 108°18'25"E, 1150 m, 09 June 2016, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1657* (IBSC, MW);

**Gia Lai Province:** K'Bang District, Son Lang Municipality, Kon Chu Rang Nature Reserve, 29 km ESE of Mang Den town, forest, river bank, N 14°30'55'' E 108°32'50'', 1000 m a.s.l., 29 November 2022, *M.S. Nuraliev, C.I. Fomichev, D.F. Lyskov NUR 3919* (MW);

**Phu Yen Province:** Song Hinh District, Song Hinh Municipality, Song Hinh Protected Forest, forest, near river, 12°48'19"N 109°01'06"E, 250 m, 10 January 2021, *M.S. Nuraliev, D.F. Lyskov NUR 3081* (MW);

Song Hinh District, Song Hinh Municipality, Song Hinh Protected Forest, forest on slope, near trail, 12°48'00"N 109°00'50"E, 360 m, 13 January 2021, *M.S. Nuraliev, D.F. Lyskov NUR 3120* (MW).

### 3. *Burmanna nepalensis* (Miers) Hook. f. 1888, Fl. Brit. India 5: 666. (рис. 10)

Gagnep. 1908, Fl. Gén. Indo-Chine 6: 21; Jonker 1938, Monogr. Burmann.: 155; T.L.Wu & S.J.Chen 1981, Fl. Reipubl. Popul. Sin. 16: 174; P.H.Hô 2000, Ill. Fl. Vietnam 3: 759; T.D.Nguyen 2003, Checkl. Pl. Spec. Vietnam: 23; T.L.Wu et al. 2010, Fl. China 23: 122; S.H.Cho et al. 2016, Checkl. Seed Pl. Cambodia: 54.

**Тип:** НЕПАЛ. 1821, *Wallich 9006* (голотип: BM, n.v.; изотип: CA, n.v.).

### Экология и фенология

Вид произрастает во влажных субтропических и тропических вечнозеленых лесах на высотах 300–1600 м над уровнем моря. Цветение и плодоношение практически на протяжении всего года.

### Распространение

Япония; Индия: Ассам; Непал; Китай: провинции Гуандун, Гуанси, Тайвань, Фуцзянь, Хунань, Юньнань; Таиланд: Лаос: провинция Боликхамсай (национальный парк Фу Кхао Кхуай); Камбоджа: провинции Кампонгспы, Кампот, Кахконг; Вьетнам: провинции Биньфьюк (Сонгбе), Бариа-Вунгтау, Донгнай (Динькуан), Кьензянг (остров Фукуок); Филиппины: Минданао; Индонезия: Суматра.

Вид впервые обнаружен нами во флоре Лаоса в ходе подготовки данной диссертации (Nuraliev et al., 2018).

### Изученные образцы из Восточного Индокитая

**ЛАОС. Bolikhamsai province:** Thaphabat district, Phou Khao Khouay National Park, 5.5 km NNW of Hat Khay village, forest edge, 18°27'20"N 103°08'40"E, 300 m, 09 December 2015, *M.S. Nuraliev 1420* (IBSC, MW).

### СПИСОК ВИДОВ СЕМЕЙСТВА BURMANNIACEAE ВЬЕТНАМА, КАМБОДЖИ И ЛАОСА (Nuraliev et al., 2018, 2022c)

Наличие видов во Вьетнаме Камбодже и Лаосе подтверждено цитированием соответствующих публикаций, за исключением случаев, когда указание на наличие имеется в протологе. Разнообразие облика цветков *Burmannia* Восточного Индокитая представлено на рис. 11.

Из 15 приведенных видов четыре вида являются эндемичными для данного региона. Все они встречаются во Вьетнаме, восемь видов из Камбоджи и шесть видов известны из Лаоса.

В список включены только гетеротипные синонимы с типовыми образцами, собранными в Камбодже, Лаосе и Вьетнаме; более полная синонимика изученных видов приводится Zhang (1999), Wu et al. (2010) и Zhang, Saunders (2000).

Для каждого вида указан предположительный способ питания, выявленный на основе морфологии вегетативных органов. Терминология соответствует Merckx (2013), Jacquemyn, Merckx (2019) и Zhao et al. (2021): АТ = полная автотрофность; ЧМТ = частичная микогетеротрофность (также называемая полумикогетеротрофностью, частичной автотрофностью или полуавтотрофностью); МТ = полная микогетеротрофность (также называемая голомикогетеротрофностью).

*Burmannia* L. 1753, Sp. Pl. 1: 287

1. *Burmannia championii* Thwaites 1864, Enum. Pl. Zeyl.: 325 **МТ**  
 ≡ *Campylosiphon championii* (Thwaites) X.J.Li & D.X.Zhang 2023, Syst. Bot.: in press  
 Вьетнам (Dang et al., 2015; Li et al., 2023)

2. *Burmannia chinensis* Gand. 1919, Bull. Soc. Bot. France 66: 290 **ЧМТ**  
 = *Burmannia rigida* Gand. 1919, Bull. Soc. Bot. France 66: 290  
 Вьетнам (Zhang, Saunders, 2000)  
 Лаос (Gandoger, 1919; Zhang & Saunders, 2000; Newman et al., 2007a, 2007b)

3. *Burmannia cochinchinensis* Gagnep. 1907, Bull. Soc. Bot. France 54: 463 **ЧМТ**

Вьетнам (типовое местонахождение)

4. *Burmannia coerulea* Aver. 2005, J. Sci. (Hanoi) 21: 49 **МТ**

Вьетнам (типовое местонахождение)

5. *Burmannia coelestis* D.Don 1825, Prodr. Fl. Nepal.: 44 **ЧМТ**

Вьетнам (Gagnepain, 1908; Jonker, 1938; Pham-Hoang, 2000; Zhang & Saunders, 2000; Nguyen et al., 2003)

Камбоджа (Gagnepain, 1908; Zhang & Saunders, 2000; Cho et al., 2016)

Лаос (Gagnepain, 1908; Zhang & Saunders, 2000; Newman et al., 2007a)

6. *Burmannia disticha* L. 1753, Sp. Pl. 1: 287 **АТ**

Вьетнам (Gagnepain, 1908; Jonker, 1938; Pham-Hoang, 2000; Nguyen et al., 2003)

Камбоджа (Gagnepain, 1908; Cho et al., 2016)

Лаос (Gagnepain, 1908; Newman et al., 2007a)

7. *Burmannia itoana* Makino 1913, Bot. Mag. (Tokyo) 27: 1 **МТ**

Вьетнам (данная работа)

8. *Burmannia luteoalba* Gagnep. 1907, Bull. Soc. Bot. France 54: 463 **ЧМТ**

Вьетнам (типовое местонахождение)

Камбоджа (возможно)

Мы считаем указания на наличие *B. luteoalba* в Камбодже сомнительными. Этот вид внесен в список Cho et al. (2016), скорее всего, на основании цитирования Gagnepain (1907, 1908) типового сбора этого вида как происходящего из «Камбоджа: остров Фукуок»; Между тем, остров Фукуок в настоящее время является вьетнамской территорией. Помимо образцов из Фукуока, Zhang (1999) приводил для *B. luteoalba* образец *Godefroy 920* (P: P02086282), собранный в Камбодже, однако идентификация этого образца представляется неясной.

9. *Burmannia lutescens* Becc. 1878, Malesia: 246 **МТ**

Вьетнам (данная работа)

10. *Burmannia nepalensis* (Miers) Hook. f. 1888, Fl. Brit. India 5: 666 **МТ**

≡ *Gonianthes nepalensis* Miers 1841, Trans. Linn. Soc. London 18: 537

Вьетнам (Gagnepain, 1908; Jonker, 1938; Pham-Hoang, 2000; Nguyen et al., 2003)

Камбоджа (Cho et al., 2016)

Лаос (данная работа)

11. *Burmannia oblonga* Ridl. 1904, J. Straits Branch Roy. Asiat. Soc. 41: 33 **МТ**

= *Burmannia bifida* Gagnep. 1907, Bull. Soc. Bot. France 54: 462

Вьетнам (Gagnepain, 1907, 1908; Jonker, 1938; Pham-Hoang, 2000; Nguyen et al., 2003)

Камбоджа (Gagnepain, 1907, 1908; Cho et al., 2016)

12. *Burmannia pusilla* (Miers) Thwaites 1864, Enum. Pl. Zeyl.: 325 **ЧМТ**

≡ *Gonianthes pusilla* Miers 1841, Trans. Linn. Soc. London 18: 537

≡ *Burmannia coelestis* var. *pusilla* (Miers) Trimen 1898, Handb. Fl. Ceylon 4: 131

Вьетнам (Gagnepain, 1908; Jonker, 1938; Pham-Hoang, 2000; Nguyen et al., 2003)

Камбоджа (Cho et al., 2016)

Наличие *B. pusilla* в Камбодже и Вьетнаме вызывает сомнения: Zhang (1999) не обнаружил ни одного образца этого вида из Восточного Индокитая и указал, что этот вид часто путают с *B. coelestis*.

13. *Burmannia subcoelestis* Gagnep. 1907, Bull. Soc. Bot. France 54: 464 **ЧМТ**

Вьетнам (Pham-Hoang, 2000; Nguyen et al., 2003)

Камбоджа (Gagnepain, 1908; Cho et al., 2016)

Лаос (типовое местонахождение)

Наличие *B. subcoelestis* в Камбодже вызывает сомнения: Gagnepain (1908) и Cho et al. (2016) приводили этот вид для Камбоджи без указания каких-либо образцов или местонахождений, тогда как Zhang (1999) цитировал образцы *B. subcoelestis* только из Лаоса и Вьетнама.

14. *Burmannia unguiculata* Aver. 2005, J. Sci. (Hanoi) 21: 50 **МТ**

Вьетнам (типовое местонахождение)

15. *Burmannia wallichii* (Miers) Hook. f. 1888, Fl. Brit. India 5: 666 **МТ**

≡ *Gonianthes wallichii* Miers 1841, Trans. Linn. Soc. London 18: 537

Вьетнам (Gagnepain, 1908; Jonker, 1938; Pham-Hoang, 2000; Nguyen et al., 2003)

Камбоджа (Cho et al., 2016)

Лаос (Newman et al., 2007a, 2007b)

**Ключ для определения видов *Burmannia* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе**

1. Растение содержит хлорофилл (с зелеными листьями и стеблем).....2  
 - Растение бесхлорофильное (зеленая окраска во всех частях растения отсутствует).....8
2. Растение многолетнее, хотя бы с некоторыми листьями длиной более 3 см и шириной более 0,3 см.....*Burmannia disticha*  
 - Растение однолетнее, с листьями длиной до 3 см и шириной 0,3 мм.....3
3. Наружные и внутренние доли околоцветника с двойными краями.....*Burmannia coelestis*  
 - Наружные доли околоцветника с одинарными или двойными краями; внутренние доли околоцветника с одинарными краями.....4
4. Крылья околоцветника узкие, шириной около 0,5–0,8 мм; наружные доли околоцветника с одинарными краями.....*Burmannia cochinchinensis*  
 - Крылья околоцветника хорошо заметные, шириной не менее 1 мм (обычно 2–3 мм); наружные доли околоцветника с одинарными или двойными краями.....5
5. Наружные доли околоцветника с одинарными или двойными краями (одинарные края только у популяций в Китае и Индии); внутренние доли околоцветника длиной около 0,4–1,5 мм (во Вьетнаме длиной около 1–1,5 мм).....*Burmannia chinensis*  
 - Наружные доли околоцветника с одинарными краями; внутренние доли околоцветника длиной около 0,5–0,8 мм.....6
6. Цветок длиной 10–13 мм; наружные доли околоцветника длиной около (1)1,8–2,2 мм.....  
 .....*Burmannia subcoelestis*  
 - Цветок длиной 6–11 мм; наружные доли околоцветника длиной около 1–1,5 мм.....7
7. Наружные доли околоцветника мясистые; внутренние доли околоцветника обратноланцетные или лопатчатые.....*Burmannia luteoalba*  
 - Наружные доли околоцветника тонкие; внутренние доли околоцветника ланцетные.....  
 .....*Burmannia pusilla*
- 8(1). Все растение голубоватое.....9  
 - Все растение беловатое.....12

9. Крылья околоцветника хорошо заметные, шириной 1–2 мм.....*Burmannia itoana*  
 - Крылья околоцветника узкие (часто в виде ребер), шириной до 0,8 мм.....10
10. Крылья околоцветника в виде ребер или полуэллиптические, шириной 0,2–0,8 мм;  
 наружные доли околоцветника длиной около 1 мм.....*Burmannia wallichii*  
 - крылья околоцветника в виде ребер; наружные доли околоцветника длиной 2,5–4 мм.....  
 .....11
11. Цветок крупнее (наружные доли околоцветника 3–4 мм × 1,5–2 мм, внутренние доли  
 околоцветника 2 мм × 1,5 мм, завязь длиной 2,5–3 мм); наружные доли околоцветника на  
 верхушке слегка оттянутые и тупые.....*Burmannia coerulea*  
 - Цветок меньше (наружные доли околоцветника 2,5–3 мм × 1,25–1,5 мм, внутренние доли  
 околоцветника 1 мм × 0,8 мм, завязь длиной 2–2,5 мм); наружные доли околоцветника на  
 верхушке сужаются в длинное хвостовидное остроконечие длиной около 1 мм.....  
 .....*Burmannia unguiculata*
- 12(8). Соцветие густое (обычно головчатое), из 3–13 цветков; цветок бескрылый или с  
 крыльями околоцветника в виде ребер.....*Burmannia championii*  
 - соцветие рыхлое (оси обычно явно удлиненные), включает до 5 (реже до 9) цветков; крылья  
 околоцветника хорошо заметные или редко в виде ребер.....13
13. Наружные доли околоцветника от широкопродолговатых до широкочетырёхугольных, с  
 выемчатой верхушкой; внутренние доли околоцветника отсутствуют.....*Burmannia oblonga*  
 - Наружные доли околоцветника яйцевидные, треугольные или продолговатые, с заостренной,  
 тупой, закругленной или слегка уплощенной верхушкой; внутренние доли околоцветника  
 отсутствуют или присутствуют.....14
14. Цветочная трубка длиной 1,5–2,5 мм; наружные доли околоцветника длиной 0,5–1,2 мм;  
 внутренние доли околоцветника присутствуют.....*Burmannia nepalensis*  
 - Цветочная трубка длиной 3,5–5 мм; наружные доли околоцветника длиной 1–1,8 мм;  
 внутренние доли околоцветника отсутствуют или присутствуют.....*Burmannia lutescens*

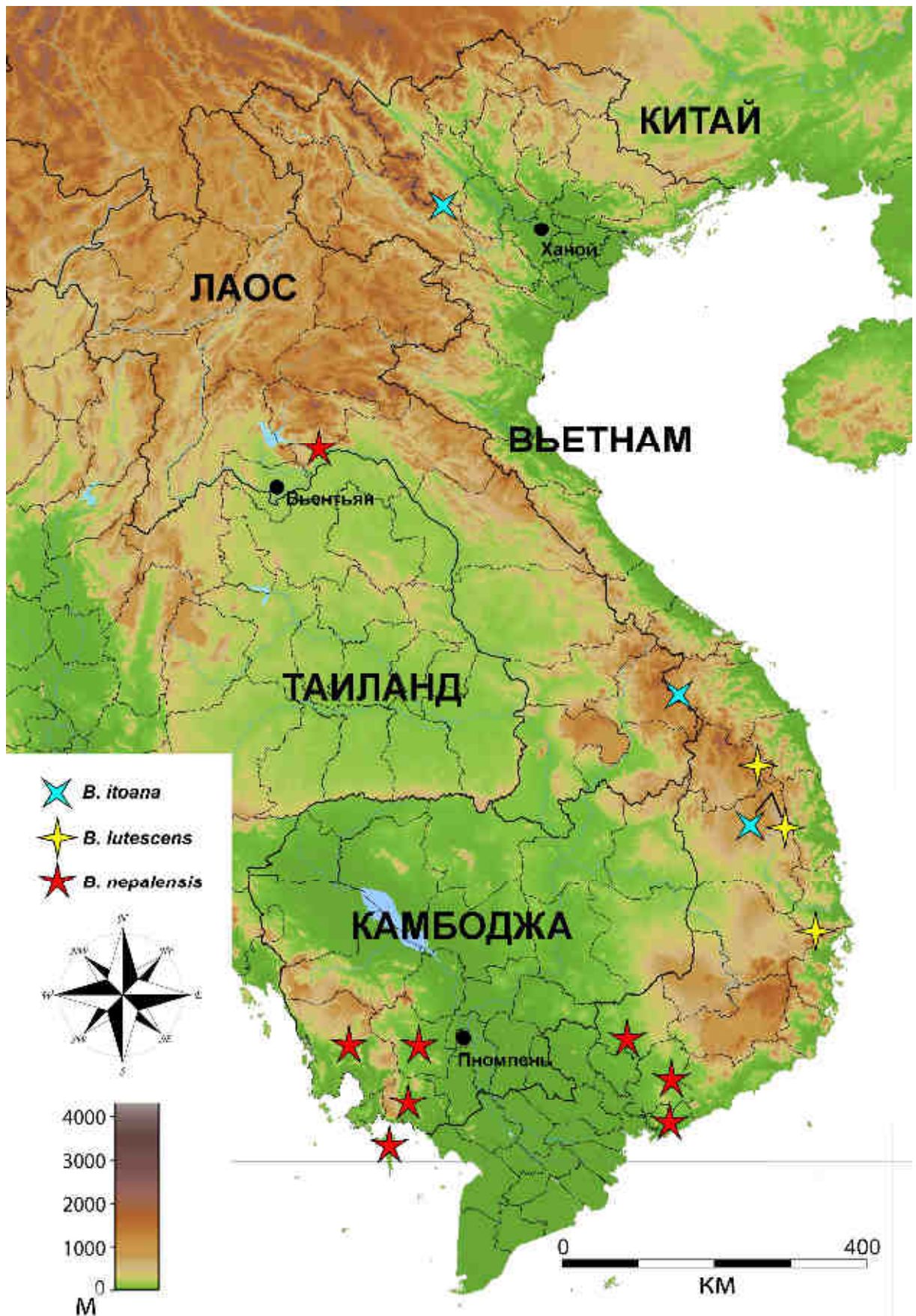
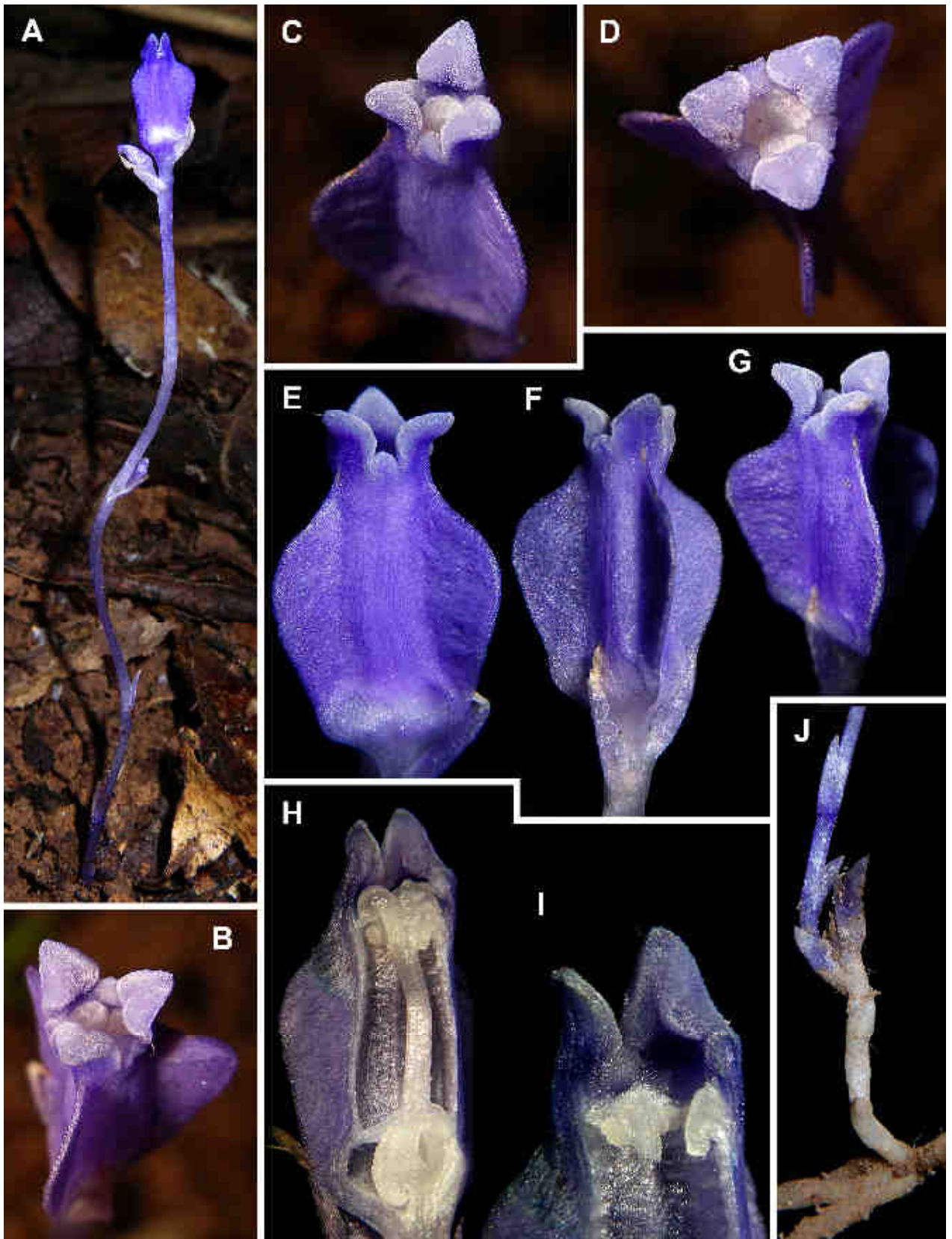


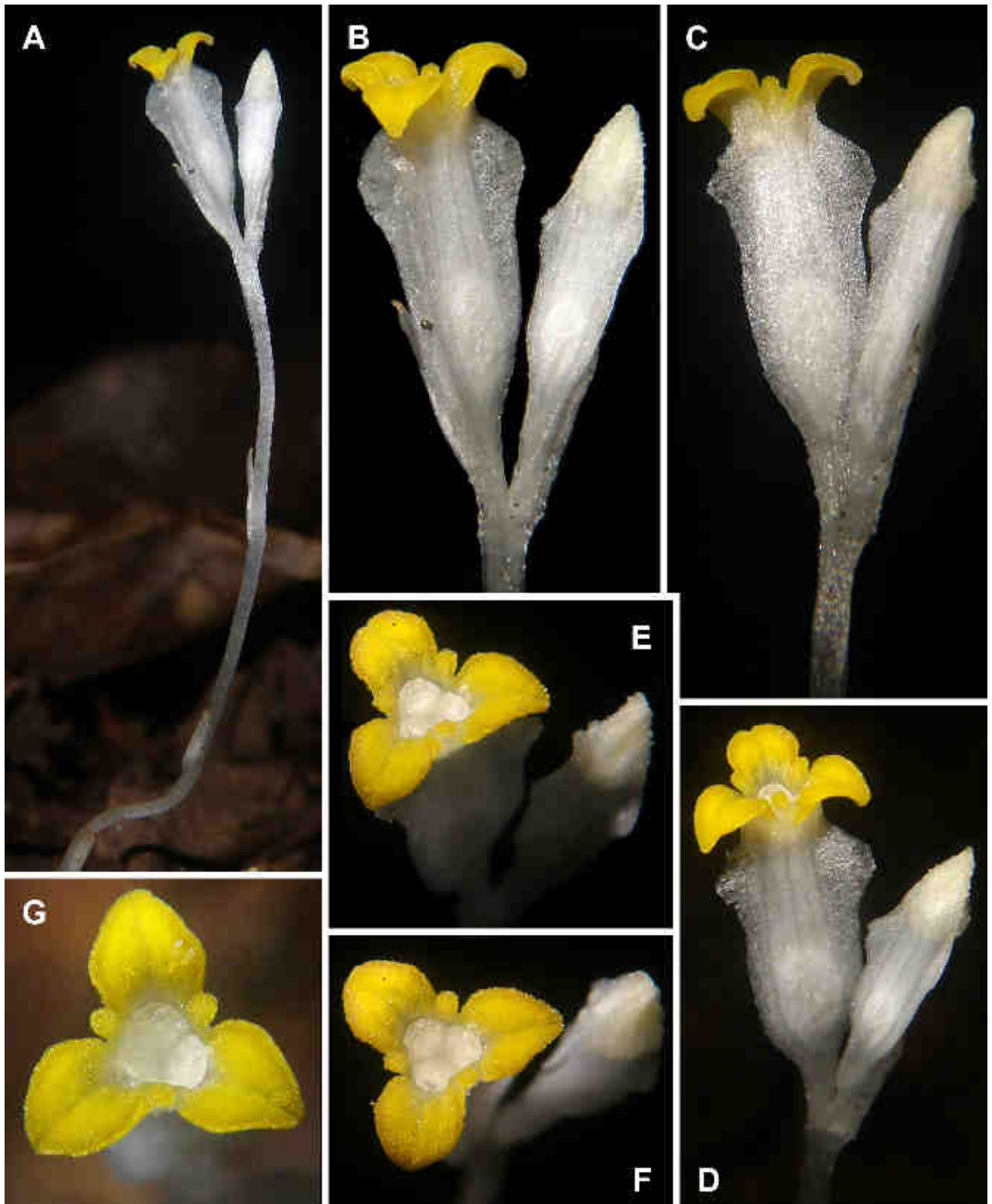
Рис. 7. Карта распространения *Burmannia itoana*, *B. lutescens* и *B. nepalensis* в Камбодже, Лаосе и Вьетнаме.



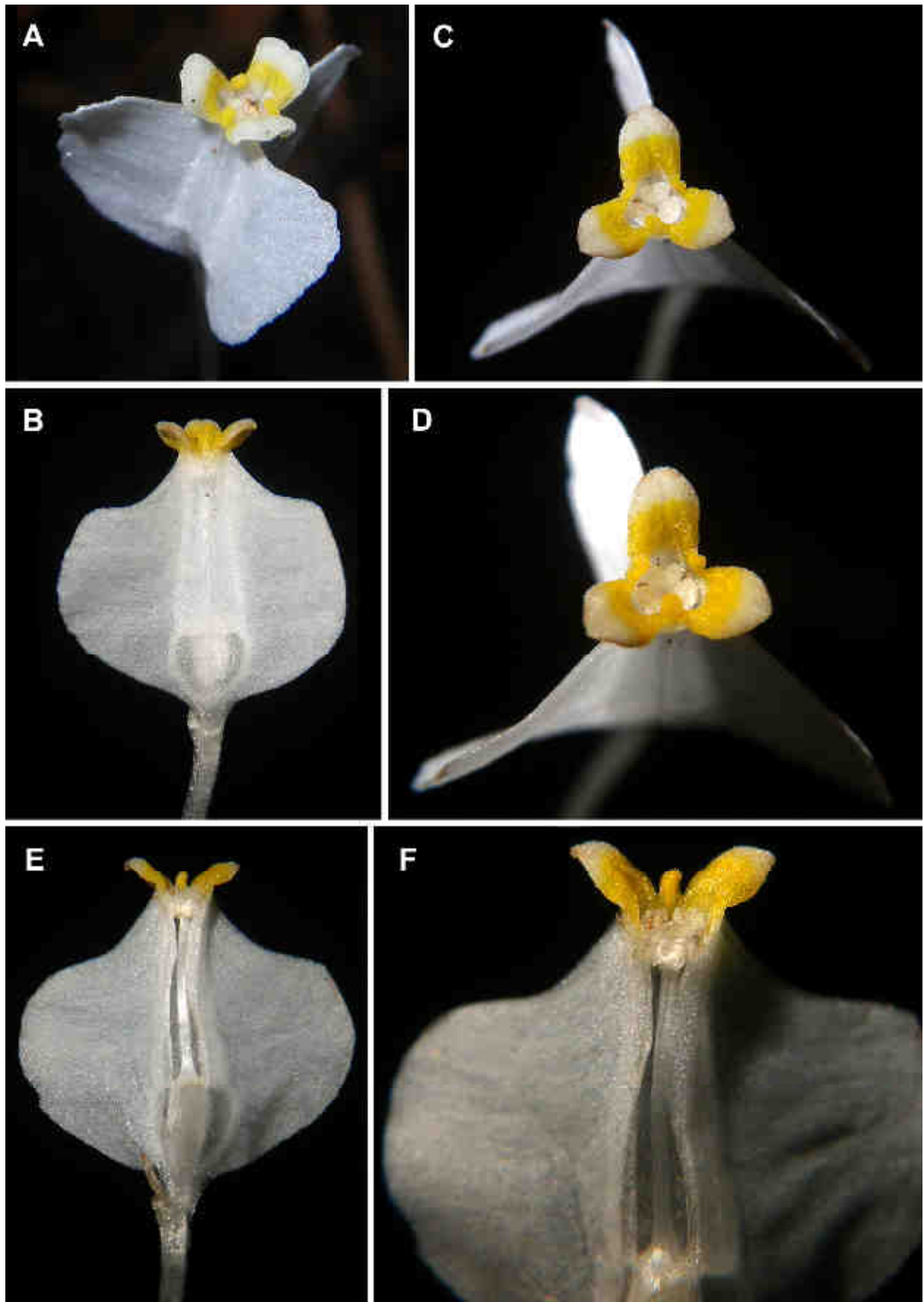


**Рис. 8.** *Burmannia itoana*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev 2444*). **А.** Общий вид. **В,** **С.** Цветок, вид под углом. **Д.** Цветок, вид сверху. **Е–Г.** Цветок, вид сбоку. **Н.** Цветок, продольный срез. **И.** Дистальная часть цветочной трубки, вид изнутри; видны тычинки. **Ж.** Побег с отходящими корнями.

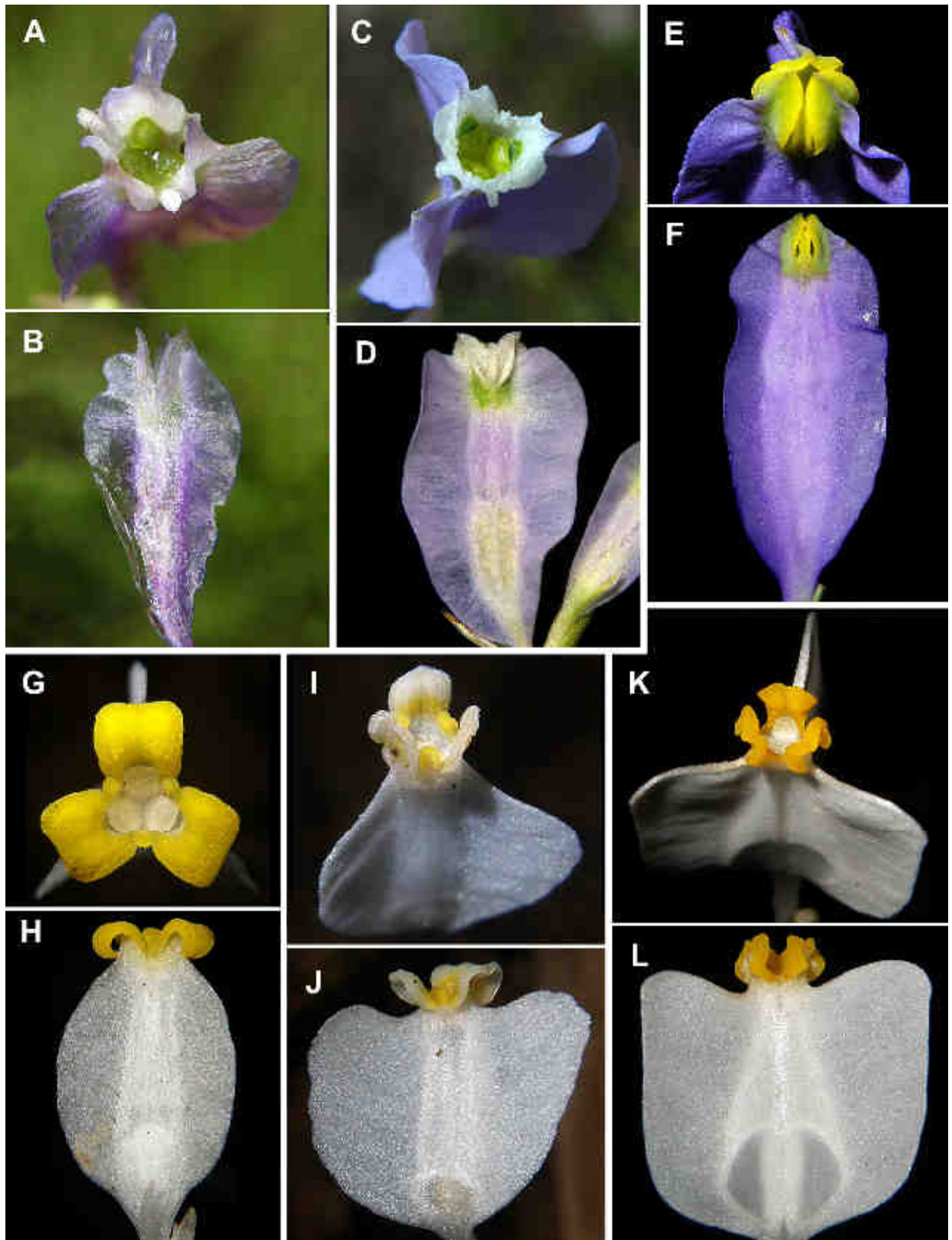




**Рис. 9.** *Burmannia lutescens*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev, Kuznetsov, Kuznetsova 1657*). **A.** Общий вид. **B, C.** Соцветие, вид сбоку. **D.** Соцветие, вид под углом. **E–G.** Цветки, вид под углом и сверху.



**Рис. 10.** *Burmannia nepalensis*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev 1420*). **А.** Цветок, вид под углом. **В.** Цветок, вид сбоку. **С, D.** Цветок, вид под сверху. **Е, F.** Цветок, продольный срез; видны тычинки и столбик.



**Рис. 11.** Разнообразие цветков индокитайских видов *Burmannia*; фотографии живых растений. **А, В.** *B. chinensis* (образец *Nuraliev, Vislobokov 2624*). **С, D.** *B. coelestis* (образец *Nuraliev et al. 2736*). **Е, F.** *B. disticha* (образец *Vislobokov 19037*). **Г, H.** *B. lutescens* (образец *Nuraliev, Lyskov NUR 3120*). **И, J.** *B. nepalensis* (образец *Nuraliev NUR 1420*). **К, L.** *B. oblonga* (образец *Yudina, Nuraliev 1*).

## ГЛАВА 5. СЕМЕЙСТВО THISMIACEAE

## ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

**Филогения семейства и проблема подразделения на роды**

В настоящее время род *Thismia* и близкие к нему роды отнесен большинством исследователей к семейству Thismiaceae порядка Dioscoreales (Stevens, 2001-onwards; Merckx et al., 2013a, 2017; Lam et al., 2018; Sochor et al., 2018b; Da Silva et al., 2020). А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 2009) помещал Thismiaceae в не принимаемый большинством современных авторов порядок Burmanniales. Филогенетические отношения внутри Dioscoreales до сих пор в значительной степени не решены на уровне семейства, и, следовательно, отсутствует единое мнение о разграничении порядка на семейства (например, Kumar et al., 2017; Chantanaorrapint, Suddee, 2018). В системе APG (APG III, 2009; APG IV, 2016) было предварительно принято чрезвычайно широкое понимание семейств Dioscoreales, при этом Thismiaceae были включены в Burmanniaceae, а Taccaceae в Dioscoreaceae. Для разрешения существующего несоответствия необходимы дальнейшие исследования: молекулярно-филогенетические исследования показали, что представители Thismiaceae довольно отдаленно связаны с Burmanniaceae s.str., что привело к рассмотрению первых в качестве отдельного семейства (Merckx et al., 2006, 2009a, 2010; Lam et al., 2016, 2018). С другой стороны, некоторые филогенетические реконструкции, основанные на молекулярных признаках, показывают, что Thismiaceae является парафилетическим по отношению к *Tacca* J.R.Forst. & G.Forst., традиционно считающимся единственным родом Taccaceae (Merckx, Bidartondo, 2008; Merckx et al., 2009a, 2010; Merckx, Smets, 2014). При этом топология филогенетических реконструкций значительно варьирует в зависимости от использованных участков ДНК и методов реконструкции (Merckx et al., 2009a). Чтобы сохранить монофилетичность семейства Thismiaceae, Hunt et al. (2014) предложили исключить из него род *Afrothismia* Schltr., однако соответствующие таксономические и номенклатурные изменения, необходимые для альтернативного размещения *Afrothismia* в системе порядка, никогда не публиковались. В неопубликованной работе Cheek et al. (2023) проведен обзор сведений, накопленных к настоящему моменту относительно *Afrothismia*, и предложено выделить этот род в отдельное семейство Afrothismiaceae. В то же время, Cheek et al. (2023) не приводят каких-либо дополнительных филогенетических данных в поддержку такого решения.

Семейство Thismiaceae s.l. (т.е. включая *Afrothismia*) подразделяется на пять родов, из которых *Thismia* - самый крупный, включающий почти 4/5 всех видов этого семейства. На сегодняшний день принято около 100 видов *Thismia* (Dančák et al., 2018; Sochor et al., 2018a; Suetsugu et al., 2018d, 2018e; Chantanaorrapint et al., 2019; Siti-Munirah, Dome, 2019, 2022, 2023;

Da Silva et al., 2020, 2022, 2023; Da Silva, Braga, 2022; Siti-Munirah et al., 2022; Aguilar-Cano et al., 2023; Li et al., 2023b); каждый год описывается по несколько новых видов. Кроме *Thismia*, семейство включает *Afrothismia* с 16 видами, *Oxygyne* Schltr. с шестью видами и монотипные роды *Tiputinia* P.E.Berry & C.L.Woodw. и *Haplothismia* Airy Shaw (Merckx et al., 2013a; Cheek et al., 2018, 2019). Аналогично ситуации с семейством Thismiaceae, монофилия рода *Thismia* также представляет собой открытый вопрос: согласно филогенетическому анализу, основанному на молекулярных и морфологических данных, виды *Thismia* Нового Света не группируются с остальными представителями рода (Merckx et al., 2006, 2009a; Yokoyama et al., 2008; Merckx, Smets, 2014).

Последняя таксономическая ревизия рода *Thismia* в мировом масштабе была опубликована Jonker (1938, см. также Jonker, 1948), который представил подробную классификацию и ввел подразделение на секции и подсекции. С тех пор число видов, отнесенных в настоящее время к *Thismia*, увеличилось более чем вдвое; более того, некоторые из недавно описанных видов имеют такие комбинации морфологических признаков и географического распространения, которые не соответствуют ни одному из внутриродовых таксонов, принятых Jonker (Thiele, Jordan, 2002; см. также данную работу и Nuraliev et al., 2014b, 2015). Кладистический анализ морфологических признаков, проведенный Merckx & Smets (2014), показал, что некоторые внутриродовых таксоны не являются монофилетическими, что может отражать значительную степень конвергенции морфологических признаков, используемых в традиционных системах *Thismia*. Чтобы облегчить дальнейшие филогенетические исследования *Thismia*, Kumar et al. (2017) составили обновленную версию традиционной системы, в которой были приняты модификации, предложенные Maas et al. (1986) и Merckx, Smets (2014), и перечислили все виды, известные на момент их работы. Как Maas et al. (1986), так и Kumar et al. (2017) подразделяли *Thismia* на два подрода в соответствии с географическим распространением видов: неотропический подрод *Ophiomeris* (Miers) Maas & H.Maas и азиатско-австралазийский подрод *Thismia* (к последнему также отнесен вымерший североамериканский вид *T. americana*).

В отношении молекулярной филогенетики до нашей работы были изучены лишь отдельные группы *Thismia*, в основном из Австралии и Борнео (штат Саравак в Малайзии и Бруней), всего около 20 видов (Hunt et al., 2014; Merckx, Smets, 2014; Merckx et al., 2017; Kumar et al., 2017; Sochor et al., 2018b). Эти исследования подтверждают, что текущая таксономическая система не отражает реальных филогенетических отношений; они также ясно указывают на необходимость масштабной филогенетической реконструкции с включением представителей всех основных областей ареала и морфологических типов.

### Экологические взаимосвязи

Наблюдения за некоторыми видами *Thismia* показали, что цветки, по всей вероятности, перекрестно опыляются грибными комариками и, возможно, другими мелкими насекомыми (Mar & Saunders, 2015; Guo et al., 2019; Yudina et al., 2021b). Известно, что цветки *Thismiaceae* в основном не имеют запаха; *Tiputinia*, в отличие от других членов семейства, привлекает многочисленных насекомых запахом тухлой рыбы, как сообщалось Woodward et al. (2007: 157). Нектарники, по всей видимости, отсутствуют: по крайней мере, нет ни одного документального подтверждения выделения нектара в цветке представителей *Thismiaceae*.

На основании строения плода *Thismia*, имеющего форму чаши и закрытого сверху постепенно разрушающейся крышей завязи, Stone (1980) предположил, что семена распространяются всплесками от дождевых капель, и что распространение происходит на небольшие расстояния. Эти предположения полностью подтвердились в экспериментах Coelho et al. (2021) на неотропическом виде *T. panamensis* (как отмечают Da Silva, Braga, 2023, возможно, использованные в экспериментах растения представляют собой *T. violacea* D.F.Silva & J.M.A.Braga).

### Палинологические данные: обзор литературы

Имеющиеся сведения о морфологии пыльцы *Thismiaceae* довольно ограничены, а в ряде случаев неоднозначны, что затрудняет составление палинологической характеристики семейства и его родов. Что касается апертур, пыльцевые зерна *Thismiaceae* были описаны как однопоровые (без указания положения поры; Caddick et al., 1998), безапертурные (Cranwell, 1953; Furness, Rudall, 1999a), дистально-однопоровые (Rübsamen, 1986) или поровые с различным числом пор (Maas et al., 1986). Согласно Caddick et al. (1998), Maas-Van de Kamer (1998) и Furness, Rudall (1999b), *Thismia* характеризуется сукцессивным типом микроспорогенеза с образованием квадратных тетрад (Caddick et al., 1998). Важно, что положение апертуры из этих работ неясно, поскольку остаются неизвестными положения полярной оси и экваториальной плоскости. Это не позволяло определить тип пыльцы в семействе. Известно, что поверхность пыльцевых зерен у *Thismiaceae* сетчатая, псилатная (гладкая) или перфорированная. Имеющиеся описания строения спородермы очень короткие и неполные; спородерма обычно описывается как гомогенная под световым микроскопом (Chakrapani, Raj 1971; Caddick et al., 1998), а наблюдения с использованием ТЭМ практически отсутствуют. Наконец, палинологические признаки у *Thismiaceae* никогда не подвергались тщательному анализу в контексте таксономии и филогении этого семейства.



### Клада *Thismia* Старого Света.

На сегодняшний день морфология пыльцы исследована у шести видов клады *Thismia* Старого Света (или предположительно принадлежащих к ней): *T. americana* (Maas et al., 1986), *T. clavigera* (Becc.) F.Muell. (Caddick et al., 1998), *T. huangii* (Chiang, Hsieh, 2011), *T. javanica* (Caddick et al., 1998), *T. ornata* (Caddick et al., 1998, как *T. aseroe* Becc., см. Dančák et al., 2020b) и *T. rodwayi* (Cranwell, 1953; Maas et al., 1986). Сообщается, что пыльцевые зерна этих видов имеют яйцевидную или плосковыпуклую форму, однопоровые, с перфорированной или гладкой поверхностью. Единственным исключением является *T. rodwayi*, характеризующийся безапертурной (Cranwell, 1953) или, возможно, однопоровой (Maas et al., 1986) пыльцой.

### Неотропические виды *Thismia*.

Морфология пыльцы описана для четырех неотропических видов *Thismia*: *T. espirito-santensis* (Chakrapani, Raj, 1971; Maas et al., 1986), *T. hyalina* (Maas et al., 1986), *T. luetzelburgii* (Maas et al., 1986; Rübsamen, 1986; Maas-van de Kamer, 1998) и *T. panamensis* (Maas et al., 1986; Rübsamen, 1986). Эти виды демонстрируют более разнообразную морфологию пыльцы, чем представители клады *Thismia* Старого Света, и различаются по числу апертур. Пыльцевые зерна *T. luetzelburgii* и *T. panamensis* являются однопоровыми, при этом известно, что *T. luetzelburgii* имеет гладкую и мелкоперфорированную поверхность пыльцы (Maas et al., 1986; Rübsamen, 1986); пыльца *T. hyalina* трехпоровая (Maas et al., 1986); *T. espirito-santensis* имеет 4- (до 7)-поровую или 3-кольчатую пыльцу с гладким и тонко мелкоперфорированным тектуром (Chakrapani, Raj, 1971; Maas et al., 1986; Rübsamen, 1986). Chakrapani, Raj (1971) указывали, что только одна или две из нескольких пор *T. espirito-santensis* имеют «нормальную структуру», тогда как остальные более мелкие и считаются этими авторами рудиментарными.

### *Afrothismia*.

Имеются скудные данные о пыльце рода *Afrothismia*. Пыльцевые зерна *Afrothismia winkleri* были описаны Erdtman (1952) как дистально-однопоровые с мелкосетчатой поверхностью. По данным Rübsamen (1986), изученный ею неидентифицированный образец этого рода имеет однопоровую пыльцу с сетчатой поверхностью.

### **Краткая характеристика рода *Thismia***

Род *Thismia*, описанный Griffith (1844), известен под тривиальным названием «волшебные фонарики» («fairy lanterns»). Род включает большую часть видов семейства. Он целиком состоит из микогетеротрофных нефотосинтезирующих трав. Род имеет разорванный ареал, который включает тропическую и субтропическую Азию до умеренных широт

Австралии, а также Америку (преимущественно тропические широты) (Maas-Van de Kamer, 1998; Merckx et al., 2013a; Merckx, Smets, 2014). Наибольшее видовое разнообразие *Thismia* обнаружено на Борнео и на Малайском полуострове (Chantanaorrapint, 2012; Tsukaya, Okada, 2012a; Sochor et al., 2018b; Siti-Munirah, 2018; Siti-Munirah, Dome, 2019). Планомерное изучение *Thismia* в восточной части Индокитайского полуострова началось только в 21 веке. Первое указание на наличие *Thismia* на этой территории было опубликовано Pham-Hoang (2000) без ссылок на образцы. Ни один образец *Thismia* из Камбоджи, Лаоса или Вьетнама не был известен до публикации Larsen, Averyanov (2007), основанной на образцах, собранных группой Л.В. Аверьянова в 2005 и 2006 годах во Вьетнаме. С тех пор были сделаны более обширные сборы, которые показали значительное разнообразие *Thismia* в Восточном Индокитае.

Виды *Thismia* примечательны своеобразным внешним видом и морфологией цветков, которая во многом уникальна и в то же время весьма разнообразна. Цветки ярко окрашены. От нижней завязи отходит длинный гипантий (также называемый цветочной трубкой), формирующий цветочную камеру. Гипантий несет шесть листочков околоцветника. Гипантий закрыт сверху разрастанием – аннулюсом, к которому прикрепляются шесть тычинок. Тычинки свисают внутрь гипантия и поэтому снаружи не видны. Пыльники обычно объединены друг с другом в трубку своими связниками и имеют различные волоски и придатки. Короткие стилодии отходят от дна цветочной камеры, и таким образом располагаются ниже тычинок. Три внешних листочка околоцветника всегда свободны (или отсутствуют), в то время как внутренние листочки околоцветника иногда срастаются в куполообразную или шляповидную структуру, называемую митрой. Оба круга листочков околоцветника или только один из них часто несут нитевидные или цилиндрические придатки (Maas-Van de Kamer, 1998; Merckx et al., 2013a; Merckx, Smets, 2014). Своеобразие *Thismia* было также продемонстрировано в отношении их образа жизни, паттернов развития цветка и организации пластидных геномов (Lim et al., 2016; Merckx et al., 2017; Guo et al., 2019; Garrett et al., 2023), в том числе – в наших работах (Nuraliev et al., 2021; Yudina et al., 2021a, 2021b).

### **Морфологическая природа подземных органов *Thismia***

Детальные сведения об анатомическом строении подземных органов имеются среди всех *Thismiaceae* только для представителей рода *Thismia*, причем исключая неотропические виды. Из-за уникальности внешнего и внутреннего строения этих органов вопрос об их морфологической природе стал предметом дискуссий. Подземные органы представляют собой ветвящиеся безлистные цилиндрические оси, расположенные преимущественно плагиотропно. Согласно Groom (1895), описавшему их строение на примере *T. aseroe*, среди них выявляются условно главные оси, на которых развиваются такие же боковые оси и почки надземных



(несущих соцветия) побегов. Главные оси удлиняются за счет апикального роста, и по мере этого роста на них в акропетальном порядке формируются боковые оси. После появления боковой оси рядом с ней на главной оси возникают дополнительные боковые оси, а также как минимум одна почка надземного побега. Таким образом, на сформированной главной оси наблюдаются через некоторые промежутки надземные побеги (или их почки), каждый из которых окружен пучком небольших боковых осей (Groom 1895).

На поперечном срезе оси *T. aseroe* Groom (1895) выделил следующие зоны. (1) Наружная зона, характеризующаяся как бы «рваной» поверхностью, то есть лишенная явного (ровного) внешнего слоя клеток. Эта зона имеет толщину в несколько клеток, и сложена клетками, напоминающими клетки паренхимы. Groom отмечает, что некоторые из наиболее внешних клеток вытянуты перпендикулярно поверхности оси и формируют волосоподобные выросты; работа Groom при этом является единственным указанием на какое-либо подобие корневых волосков у *Thismiaceae*, и в целом считается, что в этом семействе они полностью отсутствуют (Maas-van de Kamer, 1998). (2) Три зоны конутри от наружной, представленные паренхимой и отличающиеся друг от друга морфологией грибных гиф в клетках. (3) Однослойная эндодерма с суберинизированными стенками (т.е. с поясками Каспари). (4) Узкий центральный цилиндр, включающий однослойный перицикл, несколько примыкающих к нему небольших тяжей флоэмы, центральный ксилемный тяж из нескольких проводящих элементов, а также паренхиму, разделяющую тяжи проводящих тканей. В ксилемном тяже спиральные и кольчатые трахеиды (которые, вероятно, представляют собой протоксилему) располагаются снаружи от лестничных и сетчатых, но, в отличие от протоксилемы типичных корней семенных растений, не примыкают вплотную к перициклу.

Боковые органы, как обнаружил Groom (1895), закладываются на осях эндогенно: как подземные оси следующего порядка, так и надземные побеги развиваются из клеток коры, расположенных глубже, чем наружная зона. Судя по приведенному рисунку (Groom, 1895: fig. 3), заложение боковых органов происходит во внутренних слоях паренхимы (глубже слоя клеток, примыкающего к наружной зоне).

Groom (1895) также описал строение апекса оси. Наружная зона на верхушке оси является непрерывной и представлена собранием клеток, выступающих наподобие волосков. Меристема расположена под наружной зоной. В меристеме Groom выделил три группы инициалей, дающих начало, по его мнению, следующим зонам: наружной зоне, остальным зонам первичной коры (включая эндодерму) и центральному цилиндру. Groom заключил, что хотя в меристеме три гистогена выявляются не совсем четко, выявленная им структура соответствует типичному корню однодольных, в котором калиптроген, периблема и плерома плохо разграничены в самой верхушечной части. Из этого сходства Groom сделал

предположение о том, что оси представляют собой корни, в которых корневой чехлик сохраняется на протяжении всей жизни корня (кроме некоторых слущивающихся клеток) и формирует наружную зону. Соответственно, по мнению автора, слой клеток непосредственно под наружной зоной (образующийся из периблемы) представляет собой ризодерму. Строение центрального цилиндра, по мнению Groom, согласуется с идеей о корневой природе осей.

В качестве альтернативной гипотезы Groom (1895) рассматривает стеблевую природу осей *Thismia*. В частности, если гомологизировать оси *Thismia* с олиственным побегом (т.е. корневищем), то наружную зону следует считать листьями, конгенитально объединенными со стеблем, а слой клеток под ними – эпидермой. В качестве косвенной поддержки этой идеи Groom (1895) приводит то факт, что у *Dictyostega orobanchoides* (Hook.) Miers (Burmanniaceae) листья на корневище выполняют всасывающую функцию за счет развивающихся на них всасывающих волосков. Кроме того, Groom (1895) обсуждает возможную гомологию осей *Thismia* с безлистным побегом, и отмечает, что он наблюдал безлистные всасывающие корневища у некоторых фотосинтезирующих Burmanniaceae и Orchidaceae. Groom также обращает внимание на то, что у некоторых гетеротрофных и миксотрофных Burmanniaceae и Orchidaceae строение стелы стебля очень похоже на таковое корня, и таким образом, подобное корню строение стелы не является доказательством корневой природы органа. Относительное расположение элементов ксилемы также не является, согласно Groom, абсолютным доказательством природы органа, поскольку и в оси соцветия *Thismia* есть отклонения от строго радиального расположения (с внутренним положением протоксилемы), и в междоузлиях несомненных подземных побегов разных микогетеротрофных покрытосеменных расположение протоксилемы относительно образовавшейся позже ксилемы достаточно хаотичное. Однако в совокупности особенности строения апекса и стелы подземных осей *Thismia* убеждают, как считает Groom (1895), в их корневой природе. Во избежание морфологических противоречий Groom также предлагал называть эти органы талломом, что, однако, не было принято в последующих работах.

Анатомия подземных органов других азиатских видов *Thismia* (*T. clandestina* F.Muell., *T. crocea* (Becc.) J.J.Sm. – как *T. versteegii* J.J.Sm., *T. javanica*) была изучена Bernard, Ernst (1910a, 1911). Эти авторы описывали подземные органы *Thismia* как корни. В отношении сформированных участков органов эти работы выявили лишь незначительные количественные отличия изученных видов от *T. aseroe*. Важным отличием результатов Bernard, Ernst (1910a, 1911) от описаний *T. aseroe* Groom (1895) является указание на наличие корневого чехлика (ограниченного только верхушкой корня) у всех трех видов; у *T. crocea* отмечено развитие чехлика и эпиблемы из общей инициали.

Pfeiffer (1914) в детальном описании североамериканского вида *Thismia americana* отметила, что подземные органы внешне напоминают корневища с отходящими от них корнями, причем на участках и того, и другого облика развиваются почки. Гистологически, однако, все эти органы идентичны, и все они имеют на верхушке чехлик. По этой причине Pfeiffer трактовала их как корни. Они состоят, согласно Pfeiffer, из эпидермы (т.е. ризодермы), лишенной корневых волосков, мощной паренхимы коры, включающей три зоны в соответствии с различиями в строении грибных гиф, однослойной эндодермы, и центрального цилиндра. Центральный цилиндр на поперечном срезе имеет несколько ксилемных элементов со спиральными утолщениями в центре, несколько флоэмных тяжей снаружи, и паренхиму между тяжами проводящих тканей. В районе апекса корня Pfeiffer выявила меристематическую зону с активно делящимися клетками, зону растяжения и зону дифференциации. В апикальной меристеме наблюдается подразделение инициалей на калиптроген, дерматоген, периблему и плерому. Pfeiffer (1914) сообщает, что развитие надземного побега (несущего соцветия) начинается с активного деления клеток под ризодермой (судя по fig. 12 работы Pfeiffer – в центральном цилиндре).

Таким образом, наиболее важным отличием между видами *Thismia* по строению корней является наличие или отсутствие корневого чехлика (правда, отсутствие несомненного корневого чехлика к настоящему моменту описано только для *T. aseroe* в работе Groom, 1895). Из этого отличия также вытекает различная гомологизация наружных слоев коры сформированного корня. В дополнение к приведенным выше данным имеются сведения о том, что корневой чехлик обнаружен у *T. rodwayi* (Maas et al., 1986).

Важным совокупным итогом проведенных к настоящему моменту исследований является представление о единой природе всех подземных осей каждого отдельно взятого старосветского вида *Thismia*: несмотря на внешнее подразделение осей на «главные» и «второстепенные», все они имеют одинаковое анатомическое строение и интерпретируются во всех анатомических работах как корни. Соответственно, корневища у *Thismia*, по всей вероятности, отсутствуют (Maas et al., 1986). В то же время, для некоторых азиатских видов *Thismia*, включая *T. alba* (Chantanaorrapint & Sridith 2007), *T. clavarioides* (Thiele, Jordan, 2002), *T. gongshanensis* (Li, Bi, 2013), *T. huangii* (Chiang, Hsieh, 2011), подземные органы описаны как корневища. На основании общих представлений о данном роде, а также опубликованных изображений перечисленных выше видов, мы полагаем, что их подземные органы также представляют собой корни, несущие корневые отпрыски.

Принципиально такое же анатомическое строение сформированных корней, как у *Thismia*, имеет *Oxugyne duncanii* Cheek (Cheek et al., 2018). Для некоторых видов рода *Afrothismia*, подземные органы которых трактуют как корневища с клубневидными корнями,

корневище описывают как состоящее из эпидермы, паренхимы первичной коры, эндодермы и тяжелой ксилемы, окружающей паренхимную сердцевину (флоэма не выявляется) (Imhof et al., 2020). Опубликованные данные по *Oxuyne* и *Afrothismia* очень краткие. Их можно рассматривать как предварительные. Про остальных представителей *Thismiaceae* такие данные полностью отсутствуют.

### **Таксономически важные признаки строения цветков и соцветий *Thismia***

В литературе, посвященной роду *Thismia*, отсутствует унифицированная система терминов для обозначения частей цветка. Это связано со сложным устройством цветка, а также с неочевидными гомологиями некоторых частей цветка с таковыми покрытосеменных в целом. Например, для обозначения гипантия часто используются понятия «цветочная камера» или «трубка околоцветника» (Stone, 1980; Chantanaorrapint, 2009; Kumar et al., 2017 и многие другие); для обозначения аннулюса встречается понятие «корона» (Thiele, Jordan, 2002). Соцветие часто описывают как извилину (*sincinnus*), однако эти описания не сопровождаются анализом порядка ветвления и взаимного расположения осей (например, Maas-van de Kamer, 1998; Larsen, Averyanov, 2007; Chantanaorrapint, Sridith, 2015). В данной работе мы используем систему терминов и морфологических интерпретаций, основанную на морфогенетических и анатомических исследованиях Caddick et al. (2000) и Nuraliev et al. (2021). Ниже изложены ключевые положения этих исследований.

Надземный побег завершается терминальным цветком, под которым расположены три чешуи, называемые оберткой. Междоузлия между чешуями обертки укороченные, что делает обертку похожей на мутовку, однако чешуи располагаются явно на разных уровнях, и их расположение продолжает спираль филлотаксиса побега. В пазухе одной из чешуй обертки (чаще всего – верхней) расположен малоцветковый монохазий. Таким образом, соцветие *Thismia* – тирзоид с одним монохазием. Цветки монохазия также имеют обертку из двух или трех спирально расположенных чешуй. Каждый боковой цветок следующего порядка развивается в пазухе одной из чешуй, что позволяет, согласно Nuraliev et al. (2021), трактовать чешуи обертки как флоральные профиллы (= брактеолы), несмотря на то что наличие двух и трех профиллов крайне нетипично для однодольных, в целом характеризующихся единственным профиллом (Choob, 2022). Следует отметить, что возможна и интерпретация данных филломов просто как обертки пазушных цветков, без непременно трактовки их как профиллов. В пользу этого говорит наличие такой же обертки у терминального цветка всего соцветия. Обертку терминального цветка никак нельзя считать состоящей из профиллов.

Тип монохазия варьирует в пределах рода (и при этом является видоспецифичным) что связано с тем, в пазухе какого профилла развивается цветок следующего порядка. Установлено,

что *T. annamensis* имеет монохазий – серп (*drepanium*; ветвление в пазухе медианного профилла, который находится в абаксиальном положении), а *T. javanica* – улитку (*bostryx*; ветвление в пазухе бокового профилла, точнее – трансверзально-адаксиального). *Thismia mucronata* может образовывать улитку (*bostryx*) и/или извилину (*cincinnus*); уточнение типа монохазия у этого вида требует обнаружения растения с более чем двумя цветками в монохазии.

Цветочная трубка *Thismia* соответствует понятию гипантий, поскольку отходит от крышки завязи (занимающей, таким образом, нижнее положение) и несет на своем верхнем крае листочки околоцветника и тычинки (прикрепленные к аннулюсу). Аннулюс интерпретируется как орган тычиночной природы, представляющий собой конгенитально объединенные разрастания тычиночных нитей.

Тычиночная нить на ранних этапах своего развития претерпевает резко неравное удлинение: происходит более интенсивный рост абаксиальной стороны, чем адаксиальной, за счет чего нить изгибается по направлению к центру цветка, и в конечном итоге тычинка приобретает перевернутое (свисающее) положение. В этом процессе также принимает участие разрастание аннулюса, к которому прикрепляется тычинка. В сформированном цветке, таким образом, адаксиальная сторона тычинки обращена наружу (к гипантию), а абаксиальная – внутрь (к центру цветка). Образование трубки пыльников происходит за счет постгенитального срастания связников.

Полностью сформированная завязь *Thismia* является одногнездной и имеет три колонновидные плаценты, которые прикрепляются как к основанию стенки гнезда завязи, так и к ее верхней части. Плацентация *Thismia* нередко описывается как свободная центральная (например, Maas-Van de Kamer, 1998). Nuraliev et al. (2021) показали, что плаценты *Thismia* имеют схизогенную природу: на ранних стадиях развития завязь имеет париетальные плаценты, однако затем они отрываются от стенки завязи по всей длине, за исключением основания и верхушки. Nuraliev et al. (2021) классифицируют такую плацентацию как исходно париетальную, вторично напоминающую свободную центральную с несколькими плацентами.

## **РЕЗУЛЬТАТЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ И МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В СВЕТЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ВОПРОСОВ**

### **Молекулярно-филогенетическое исследование рода *Thismia* и реконструкция эволюции морфологических признаков. (Shepeleva et al., 2020)**

Нами впервые проведена масштабная молекулярно-филогенетическая реконструкция для рода *Thismia*. Всего в выборку вошло 42 вида, с фокусом на виды, произрастающие в Юго-Восточной Азии. Получены новые данные о последовательностях ДНК для 28 образцов,

относящихся к 25 видам (из них для 20 видов и одной разновидности – впервые) (рис. 12). Важно, что значительная часть этих образцов представляют типовые сборы; кроме того, подавляющее большинство использованных образцов документировано прижизненными фотографиями, что обеспечивает их надежное определение и сравнение друг с другом. Полученные филогенетические данные использованы нами для изучения эволюции морфологических признаков, традиционно используемых для описания внутривидовых таксонов этого рода. Данное исследование является важным для комплексного таксономического пересмотра *Thismia*, основанного на современных филогенетических взглядах и отражающего биологические характеристики его видов.

Используя секвенирование по Сэнгеру, мы получили последовательности для всех трех маркеров для 17 видов *Thismia*, а для восьми видов - последовательности для одного или двух маркеров. Кроме того, мы проанализировали данные геномного скимминга для четырех образцов. Для трех образцов секвенирование по Сэнгеру оказалось безуспешным для всех трех маркеров: *T. annamensis* (Averyanov et al. HLF 5510, т.е. типовой образец), *T. hexagona* (Hroneš s.n.) и *T. okhaensis*. Для *T. mucronata* типовой образец (Nuraliev 813) был изучен с помощью геномного скимминга, а второй образец (Nuraliev 1009) был изучен с помощью секвенирования по Сэнгеру. Последовательности *T. tentaculata* были получены из опубликованных геномных данных, на основании которых ранее сообщалось о полной структуре пластидного генома (Lim et al., 2016).

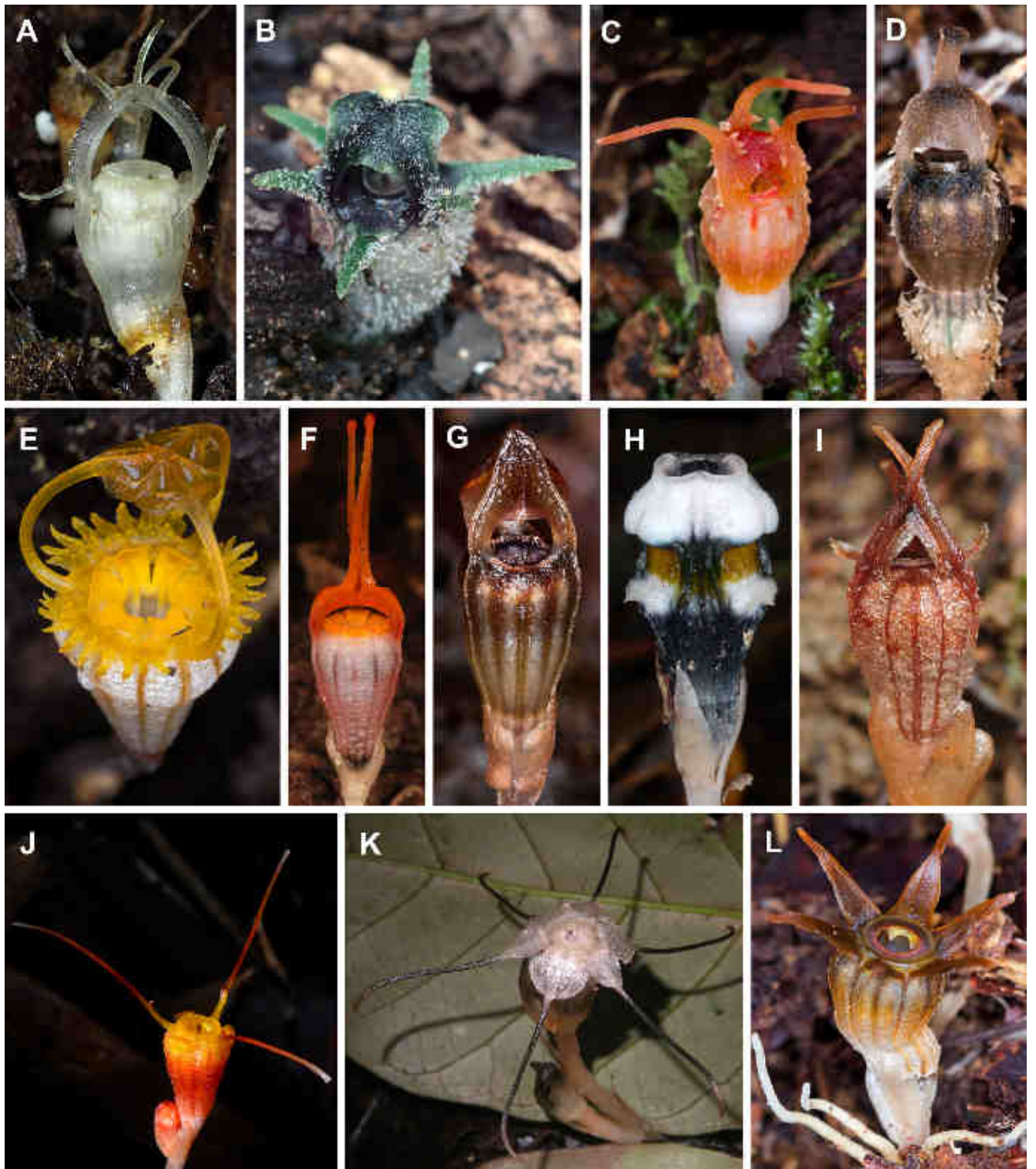
#### Филогенетический анализ и топология деревьев.

Основные характеристики выравниваний приведены в Таблице 3.

**Таблица 3.** Количественные характеристики множественного выравнивания.

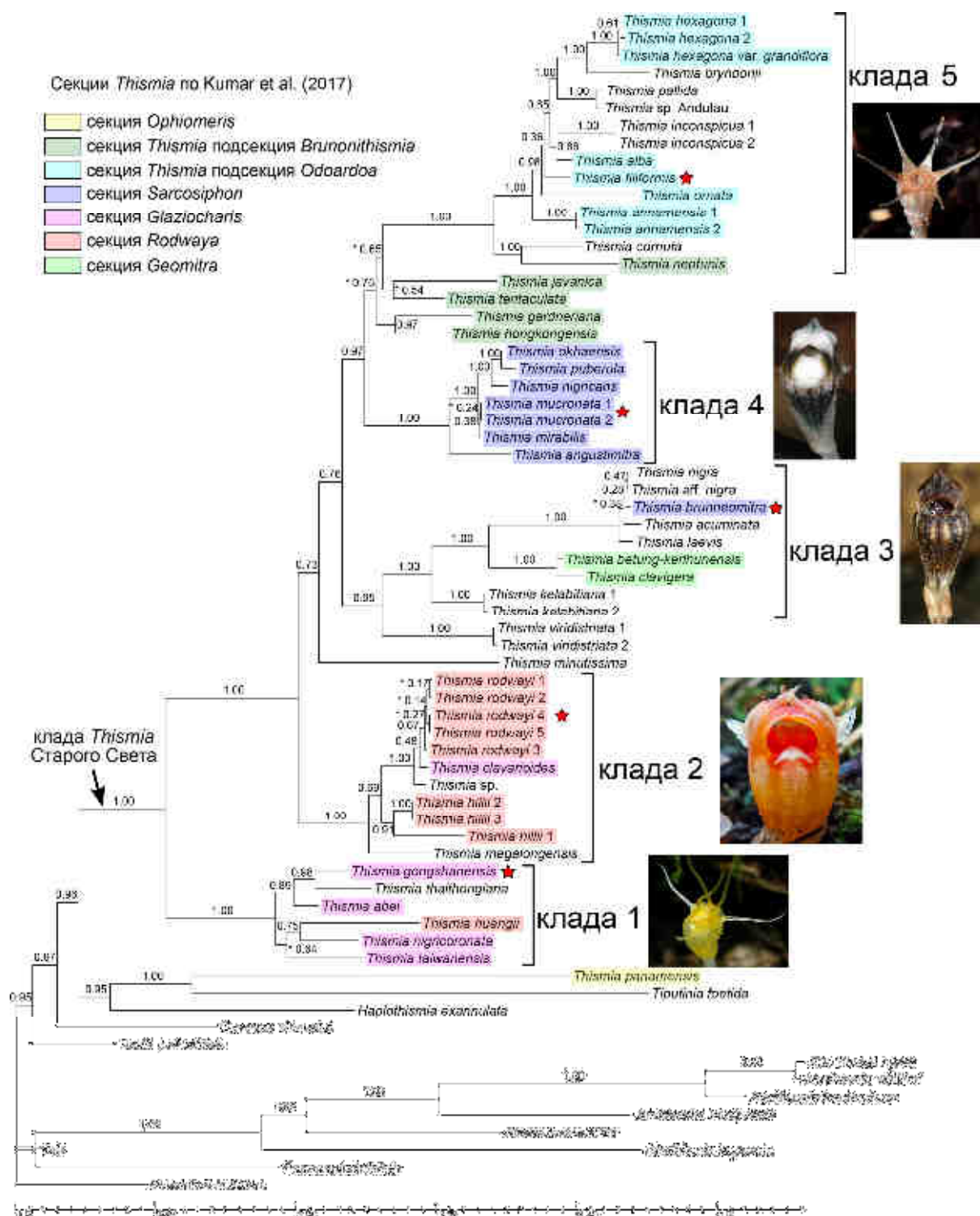
Длины указаны в парах оснований.

маркер	длина выравнивания	длина выравнивания после обработки Gblocks	число переменных сайтов в выравнивании после обработки Gblocks	процент переменных сайтов в выравнивании после обработки Gblocks
ITS	1597	321	233	67%
18S rDNA	2827	1712	405	23.7%
<i>atp1</i>	1571	1265	239	18.9%



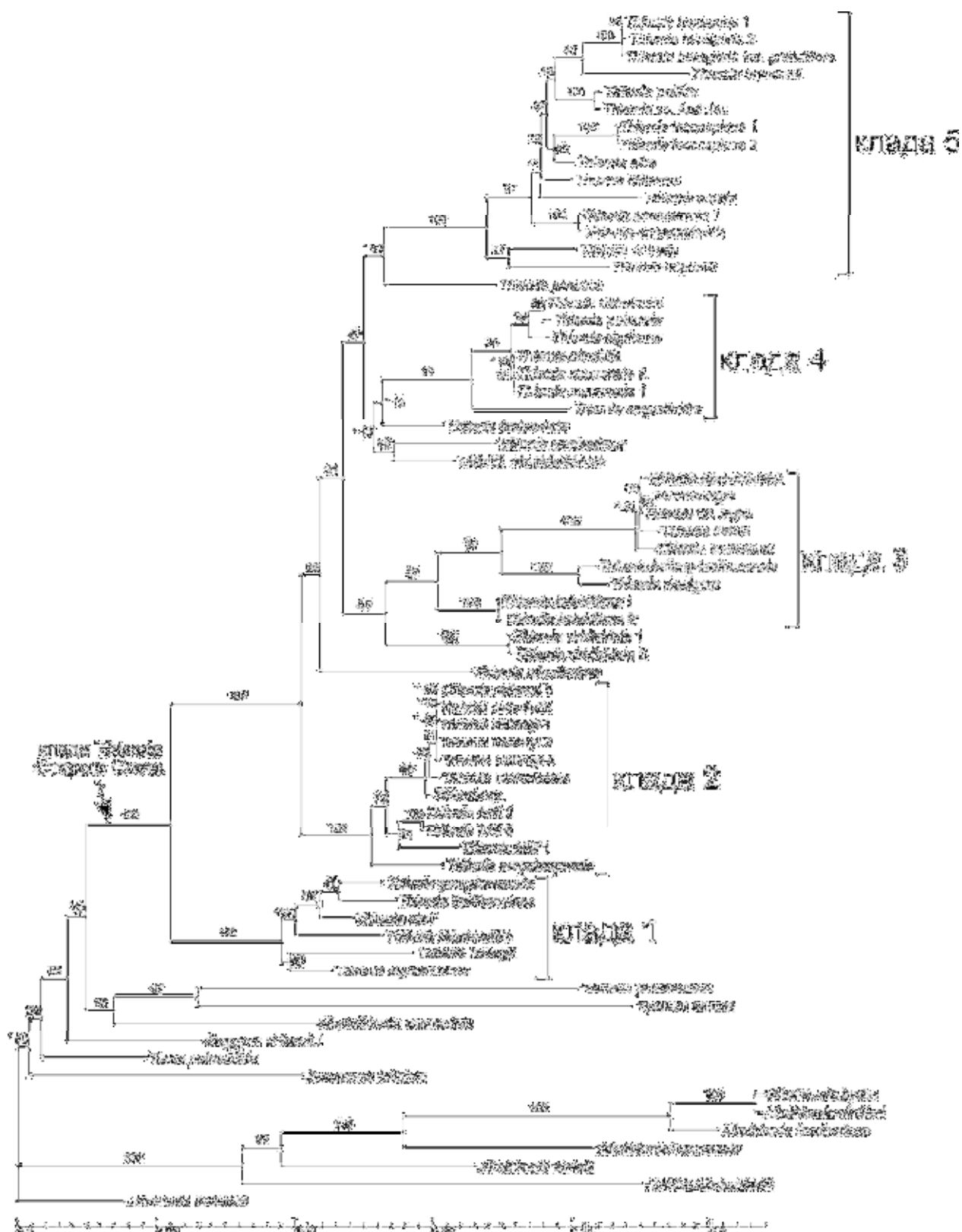
**Рис. 12.** Разнообразие цветков среди азиатских видов *Thismia*, включенных в молекулярно-филогенетическое исследование. **A.** *T. abei*. **B.** *T. thaithongiana*. **C.** *T. minutissima*. **D.** *T. viridistriata*. **E.** *T. kelabitiana*. **F.** *T. clavigera*. **G.** *T. acuminata*. **H.** *T. mirabilis*. **I.** *T. hongkongensis*. **J.** *T. gardneriana*. **K.** *T. annamensis*. **L.** *T. inconspicua*. Фотография А сделана К. Suetsugu, В, F, H, J - S. Chantanaorrapint, C, D, E, G, L - M. Sochor, I - S.S. Mar.



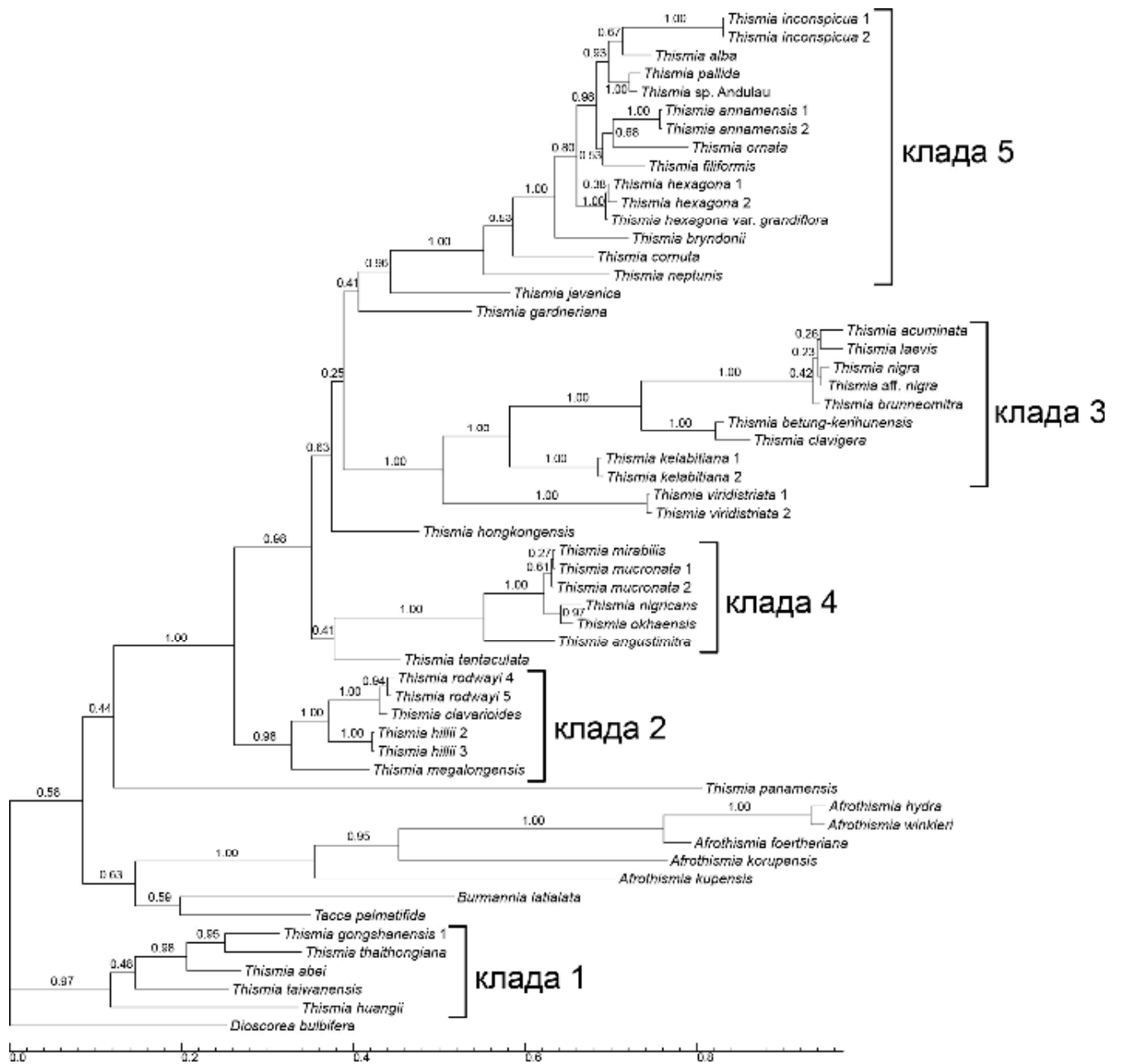


**Рис. 13.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thismiaceae, построенное методом Байеса по комбинированному набору участков ITS+18S+atp1. Числа напротив ветвей означают апостериорные вероятности (PP); звездочки перед числами означают клады, не поддерживанные в анализе методом максимального правдоподобия (рис. 14). Виды, отмеченные красными звездами, проиллюстрированы фотографиями. Фотография *T. filiformis* сделана S. Chantanaorrapint, *T. brunneomitra* - M. Hroneš, *T. rodwayi* - V.S.F.T. Merckx, *T. gongshanensis* - H.-Q. Li.

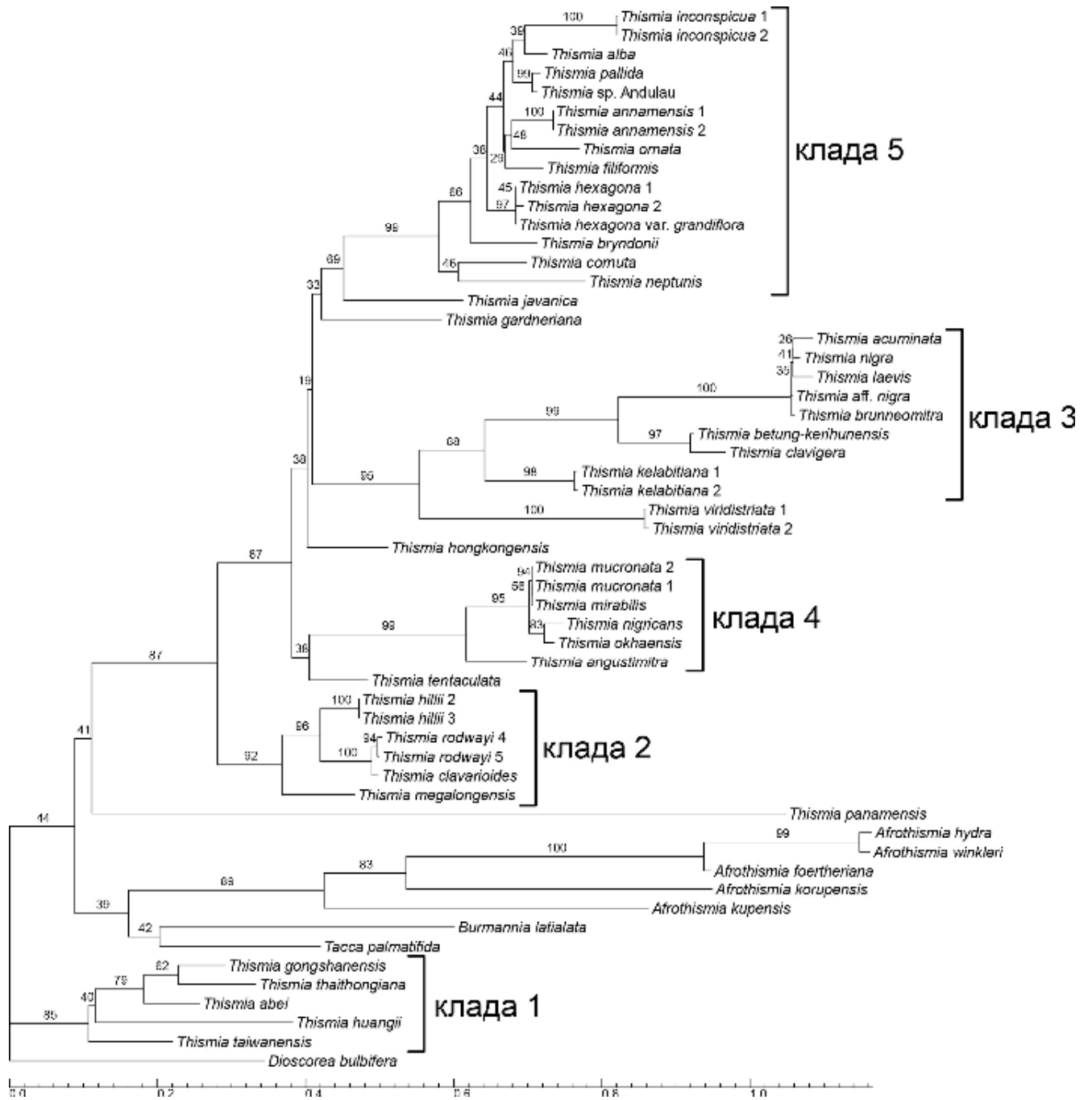




**Рис. 14.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thymiaceae, построенное методом максимального правдоподобия по комбинированному набору участков ITS+18S+atp1. Числа напротив ветвей означают бутстреп-поддержку в анализе максимального правдоподобия ( $BP_{ML}$ ); звездочки перед числами означают клады, не поддержанные в анализе методом Байеса (рис. 13).

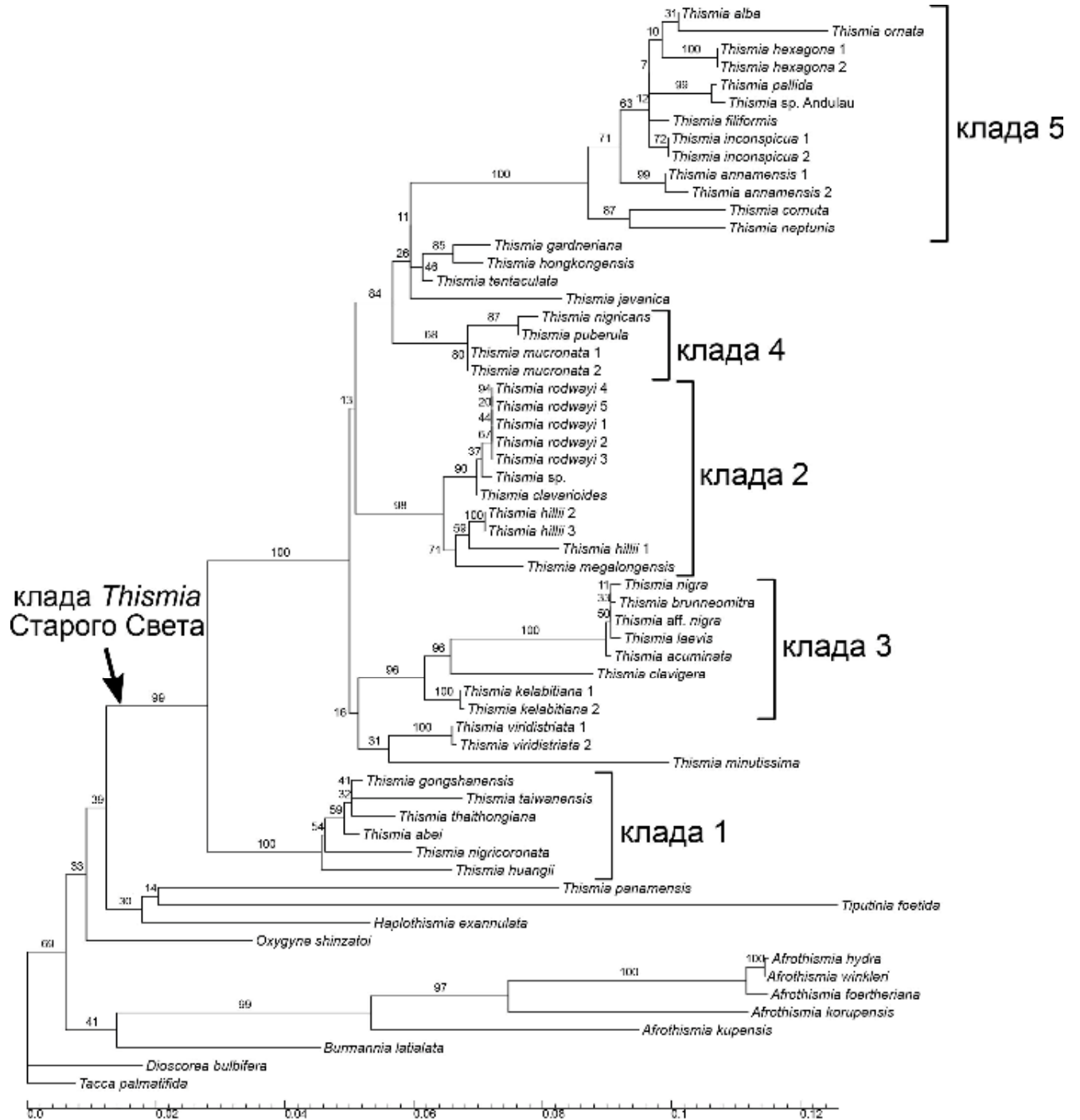


**Рис. 15.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thismiaceae, построенное методом Байеса по участку ITS. Числа напротив ветвей означают апостериорные вероятности (PP).

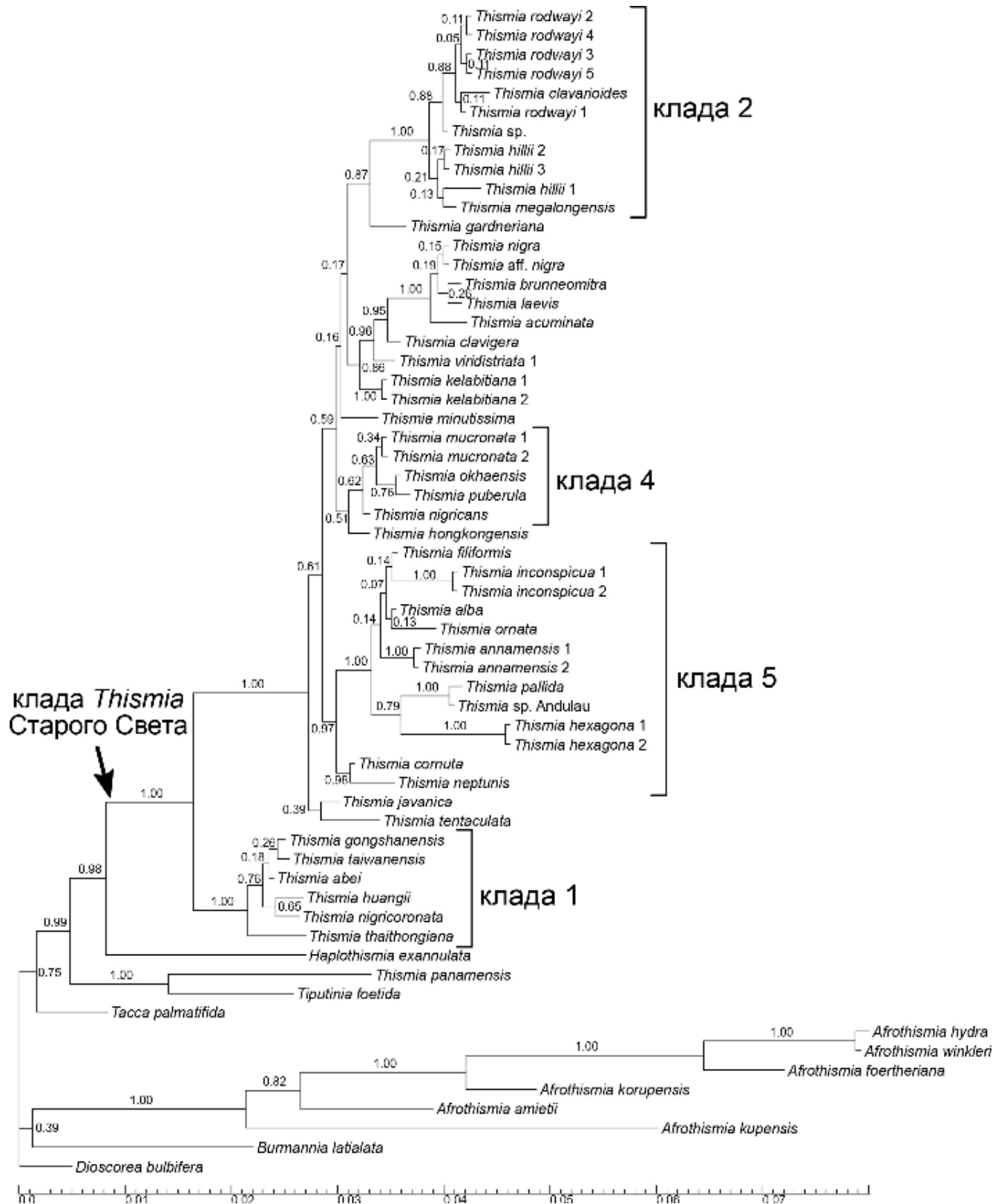


**Рис. 16.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thymiaceae, построенное методом максимального правдоподобия по участку ITS. Числа напротив ветвей означают бутстреп-поддержку в анализе максимального правдоподобия (BP<sub>ML</sub>).

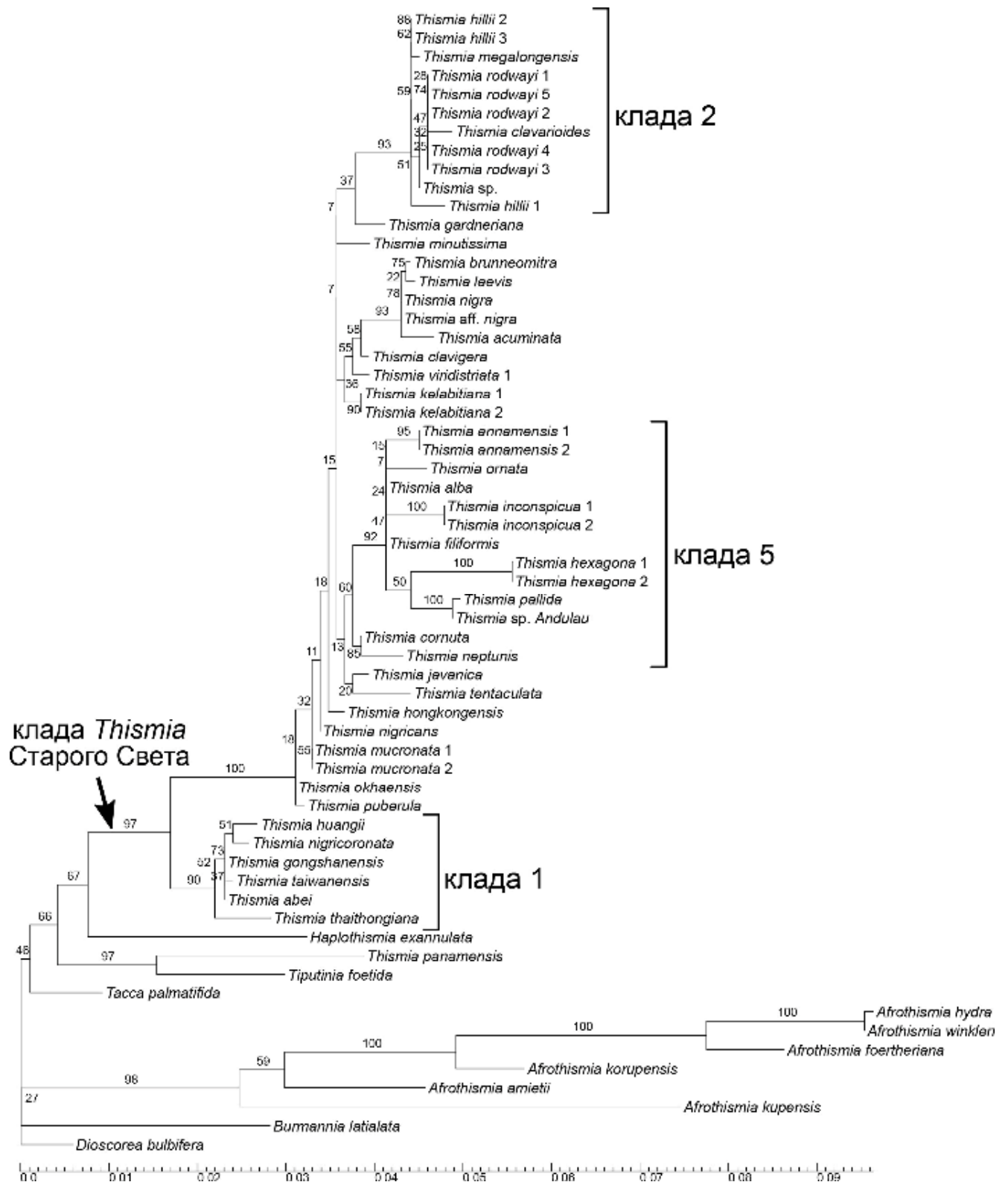




**Рис. 18.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thismiaceae, построенное методом максимального правдоподобия по участку 18S. Числа напротив ветвей означают бутстреп-поддержку в анализе максимального правдоподобия (BP<sub>ML</sub>).

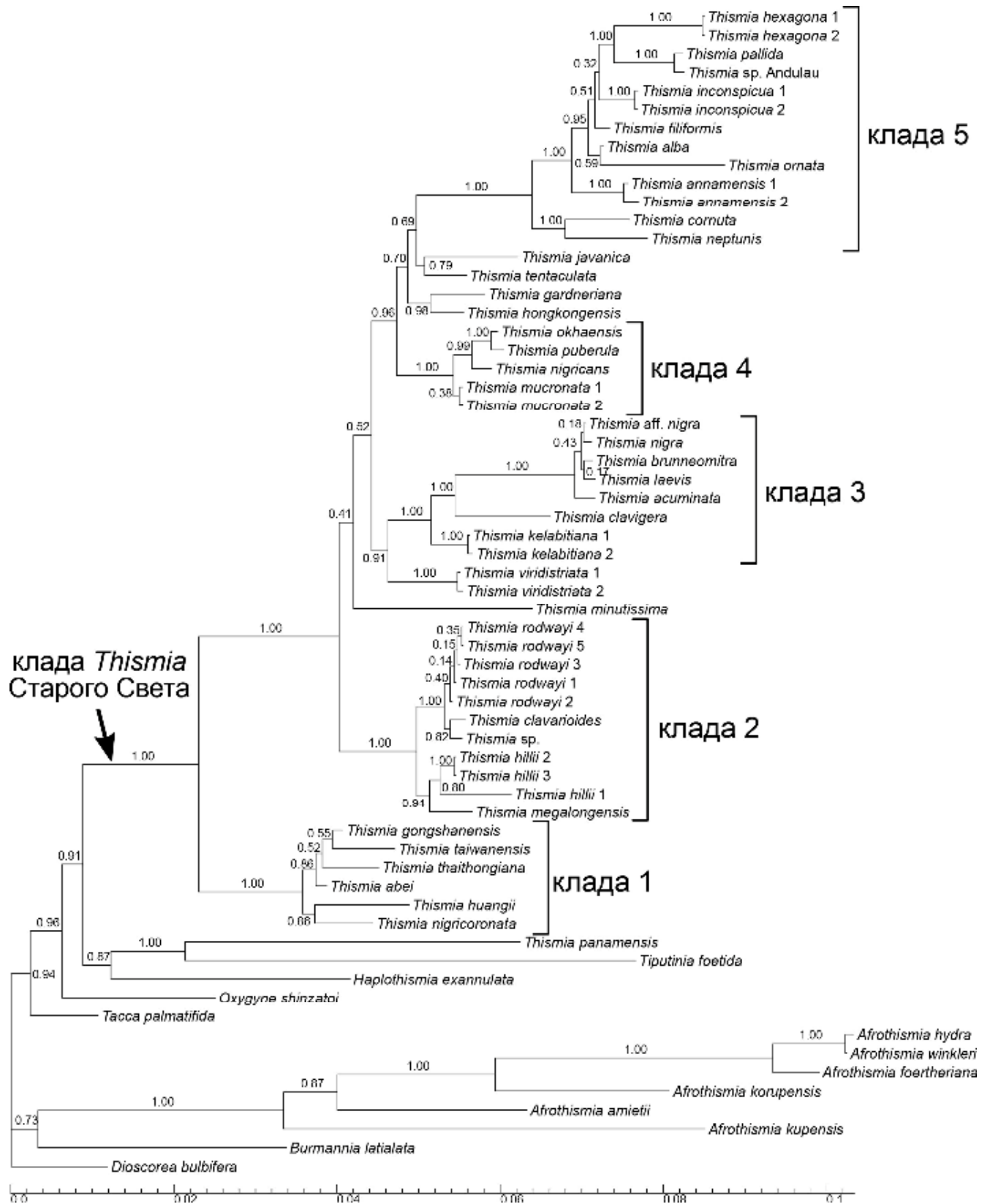


**Рис. 19.** Молекулярно-филогенетическое дерево *Thymiaceae*, построенное методом Байеса по участку *atp1*. Числа напротив ветвей означают апостериорные вероятности (PP)



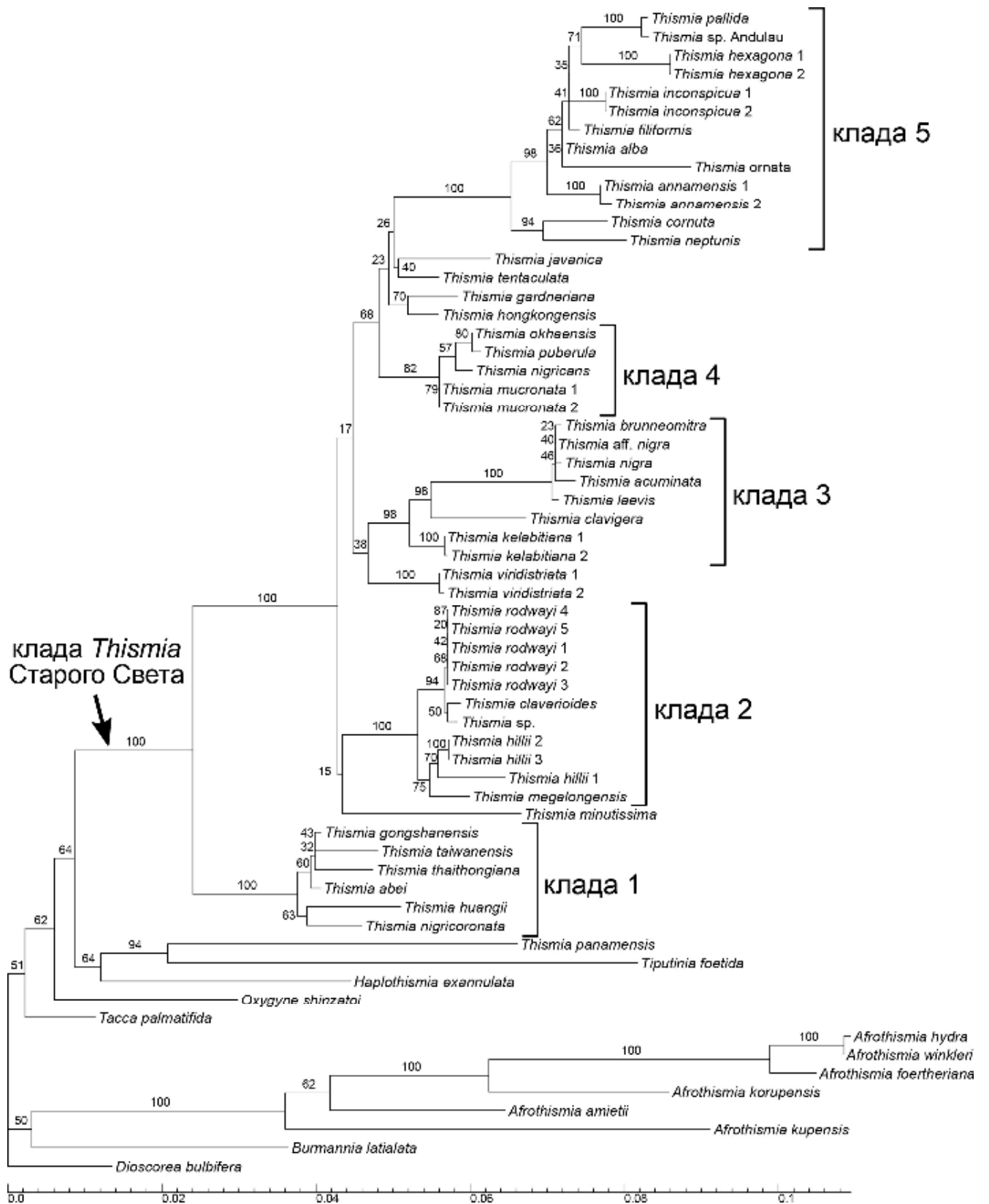
**Рис. 20.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thismiaceae, построенное методом максимального правдоподобия по участку *atp1*. Числа напротив ветвей означают бутстреп-поддержку в анализе максимального правдоподобия (BP<sub>ML</sub>).



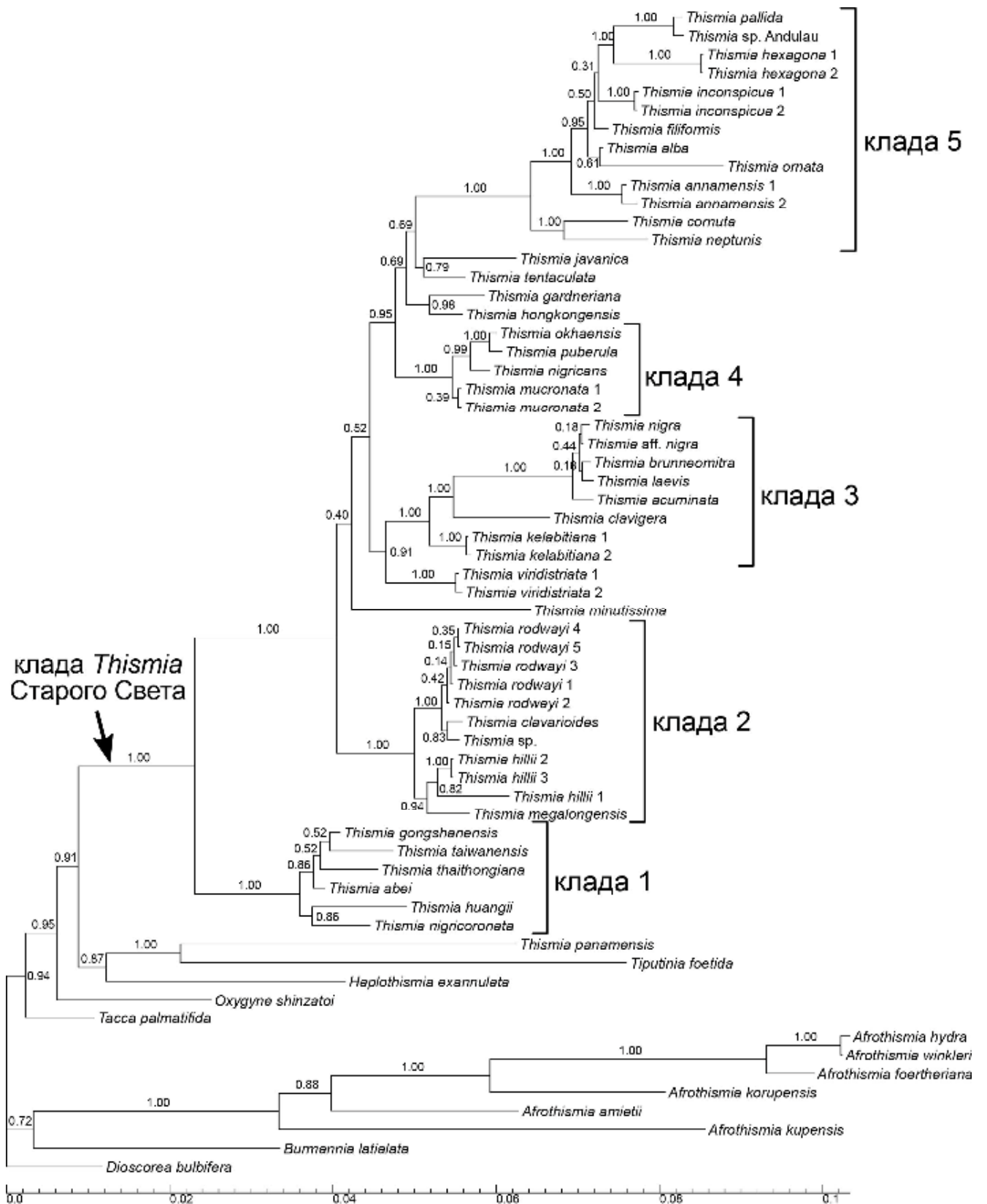


**Рис. 21.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thismiaceae, построенное методом Байеса по комбинированному набору участков 18S+*atp1*. Числа напротив ветвей означают апостериорные вероятности (PP).

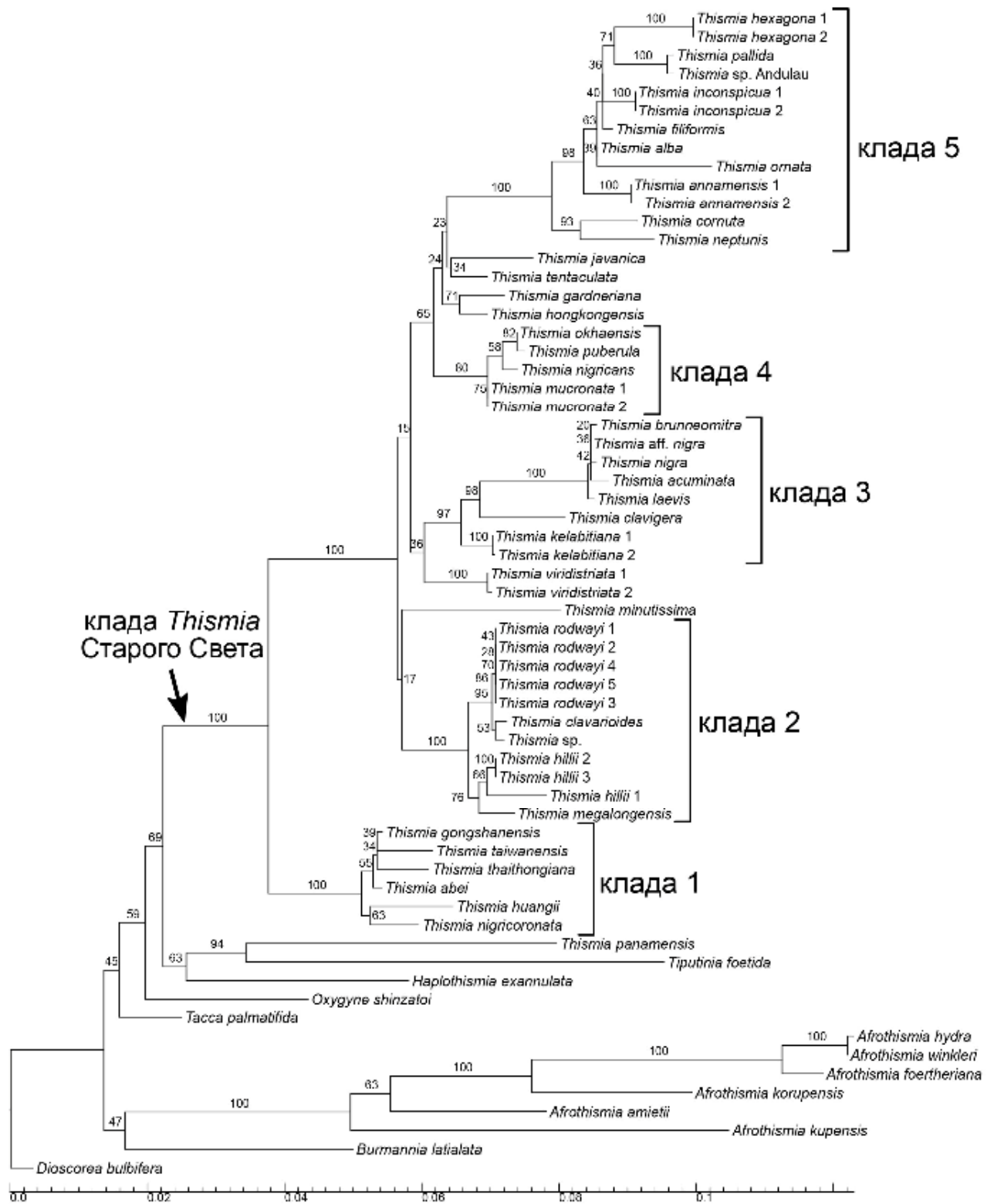




**Рис. 22.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thymiaceae, построенное методом максимального правдоподобия по комбинированному набору участков 18S+atp1. Числа напротив ветвей означают бутстреп-поддержку в анализе максимального правдоподобия (BP<sub>ML</sub>).



**Рис. 23.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thismiaceae, построенное методом Байеса по комбинированному набору участков 18S+ITS. Числа напротив ветвей означают апостериорные вероятности (PP).



**Рис. 24.** Молекулярно-филогенетическое дерево Thismiaceae, построенное методом максимального правдоподобия по комбинированному набору участков 18S+ITS. Числа напротив ветвей означают бутстреп-поддержку в анализе максимального правдоподобия (BP<sub>ML</sub>).

Реконструкции, полученные при помощи метода максимального правдоподобия и байесовского подхода по комбинированному набору данных из трех участков, имеют высокую степень конгруэнтности (рис. 13, 14). Среди анализов отдельных маркеров (рис. 15–20) анализы, основанные на гене 18S (рис. 17, 18), наиболее соответствовали деревьям по трем маркерам; в этих анализах наблюдалась более низкая поддержка некоторых клад, включая некоторые небольшие клады в пределах пяти основных клад (см. ниже) и отношения между основными кладами. Деревья, основанные на гене *atp1* (рис. 19, 20), в целом соответствуют деревьям по трем маркерам, но имеют ряд различий в топологии, а именно разные отношения между основными кладами и разное положение нескольких видов (*T. gardneriana*, *T. mucronata*, *T. nigricans*, *T. viridistriata*). Анализы, основанные на регионе ITS (рис. 15, 16), являются наиболее отличающимися от дерева по трем маркерам, особенно в отношении положения основных клад и положения *T. hongkongensis* и *T. panamensis*, хотя в целом они поддерживают наличие большинства основных клад. Реконструкции, полученные по комбинированным наборам данных из двух участков (18S+*atp1*, рис. 21, 22, и ITS+18S, рис. 23, 24), в целом конгруэнтны деревьям по трем маркерам, но имеют более низкие поддержки некоторых клад.

В деревьях, основанных на объединенном наборе данных, единственный вид *Thismia* Нового Света, включенный в анализ, *T. panamensis*, сгруппирован с монотипным неотропическим родом *Tiputinia*. Остальные виды *Thismia* сформировали хорошо поддержанную кладу, названную нами кладой Старого Света (апостериорная вероятность, PP, 1.00, бутстреп-поддержка в анализе максимального правдоподобия, BP<sub>ML</sub>, 100). В кладе Старого Света было идентифицировано пять хорошо поддержанных основных клад. Клада 1 (PP 1.00, BP<sub>ML</sub> 100) включает шесть видов, три из которых обитают в материковой части Восточной и Юго-Восточной Азии (*T. gongshanensis*, *T. nigricoronata*, *T. thaithongiana*), а три других - на островах Восточной Азии (*T. abei*, *T. huangii*, *T. taiwanensis*). Клада 2 (PP 1.00, BP<sub>ML</sub> 100) состоит из четырех видов из Юго-Восточной Австралии и Новой Зеландии (*T. clavarioides*, *T. hillii*, *T. megalongensis*, *T. rodwayi*), наряду с "*Thismia* sp." из Нового Южного Уэльса с неопределенным таксономическим статусом. Клада 3 (PP 0.95, BP<sub>ML</sub> 97) включает семь видов с острова Борнео (*T. acuminata*, *T. betung-kerihunensis*, *T. brunneomitra*, *T. clavigera*, *T. kelabitiana*, *T. laevis*, *T. nigra*); *T. clavigera* также отмечен из полуостровной части Таиланда и для Суматры (однако, см. Suetsugu et al., 2018d). Клада 4 (PP 1.00, BP<sub>ML</sub> 99) включает шесть видов из Вьетнама и Таиланда (*T. angustimitra*, *T. mirabilis*, *T. mucronata*, *T. nigricans*, *T. okhaensis*, *T. puberula*). Клада 5 (PP 1.00, BP<sub>ML</sub> 100), самая крупная из пяти клад, включает десять видов, распространенных от полуострова Индокитай до Борнео (*T. alba*, *T. annamensis*, *T. bryndonii*, *T. cornuta*, *T. filiformis*, *T. hexagona*, в том числе var. *grandiflora*, *T. inconspicua*, *T. neptunis*, *T. ornata*, *T. pallida*), а также «*Thismia* sp. Andulau» из Брунея с неопределенным

таксономическим статусом. Кроме того, несколько видов занимали достаточно изолированные и неустойчивые позиции: это *T. minutissima*, *T. viridistriata*, *T. hongkongensis*, *T. gardneriana*, *T. tentaculata* и *T. javanica*. Как в анализе методом максимального правдоподобия, так и в байесовском анализе основные клады располагались в виде грады следующим образом: клада 1, клада 2, *T. minutissima*, клада 3 + *T. viridistriata*, клада 4, остальные виды *Thismia* Старого Света.

Для проверки возможной внутривидовой изменчивости для некоторых видов было изучено более одного образца из разных популяций. Для большинства таких видов между последовательностями, полученными из разных образцов, выявлено мало различий (1–2 замены), или не выявлено вовсе. При этом почти все виды, представленные более чем одним образцом, образовали монофилетические группы. Единственным исключением является *T. mucronata*, для которого характерны неопределенные отношения с другими видами клады 4.

#### Топология деревьев в сравнении с традиционной таксономической системой *Thismia*.

Наша таксономическая выборка (42 из примерно 80 видов, известных в мировой флоре) охватывает значительную часть морфологической изменчивости, а также географического ареала рода *Thismia* в Старом Свете. Полученные нами реконструкции имеют высокую поддержку основных групп. Таким образом, наши результаты позволяют оценить традиционные (основанные на морфологии) таксономические построения в свете филогенетической структуры рода, а также прояснить закономерности морфологической эволюции *Thismia* с акцентом на азиатских и австралийских представителей.

Род *Thismia* в настоящее время подразделяется на два подрода, из которых подрод *Thismia* включает все виды Старого Света, а также *T. americana*, а подрод *Ophiomeris* включает всех неотропических представителей (и только их) (Maas et al., 1986; Merckx & Smets, 2014; Kumar et al., 2017). Как и предыдущие построения (Merckx et al., 2006, 2009a; Yokoyama et al., 2008; Merckx, Smets, 2014), наши результаты демонстрируют полифилию рода с подродом *Ophiomeris* (представленным в нашем исследовании одним видом, *T. panamensis*) отдаленно родственным по отношению к подроду *Thismia*. Клада Старого Света в наших деревьях соответствует подроду *Thismia*, что подтверждает монофилию этого таксона на используемой нами выборке.

Подразделения подрода *Thismia*, принятые в недавней обзорной работе (Kumar et al., 2017), по-видимому, в основном полифилетичны, согласно нашим молекулярно-филогенетическим реконструкциям. Подроде *Thismia* подразделяется на шесть секций. Из них секция *Scaphiophora* (Schltr.) Kumar & S.W.Gale, включающая два вида (здесь и далее – согласно Kumar et al., 2017), в нашем анализе отсутствует. Секция *Geomitra* (Becc.) Kumar & S.W.Gale, состоящая из *T. betung-kerihunensis* и *T. clavigera*, представляет собой

монофилетическую группу внутри клады 3. Представители как секции *Rodwaya* (Schltr.) Jonker, так и секции *Glaziocharis* (Taub. ex Warm.) Hatus. распределены между кладами 1 и 2. При этом перенос единственного азиатского вида секции *Rodwaya*, *T. huangii*, в секцию *Glaziocharis* и единственного австралийского вида секции *Glaziocharis*, *T. clavarioides*, в секцию *Rodwaya*, привело бы секции *Glaziocharis* и *Rodwaya* в полное соответствие с кладами 1 и 2. Важно, что такая модификация подразделения на секции также согласовывалась бы с некоторыми морфологическими признаками (а именно, наличие придатков тычинок и наличие межтычиночных железок). Виды большой секции *Sarcosiphon* (Blume) Jonker в основном помещаются в кладу 4, но также и в кладу 3. Типовая секция, *Thismia*, подразделяется на две подсекции. Клада 5 соответствует подсекции *Odoardoa* Schlechter (за исключением наличия в этой кладе *T. neptunis*, помещенной в подсекцию *Brunonithismia* Jonker); большинство других видов подсекции *Brunonithismia* (т.е. *T. gardneriana*, *T. hongkongensis*, *T. javanica*, *T. tentaculata*) занимают изолированные и довольно слабо поддерживаемые позиции, в основном вблизи клад 4 и/или 5.

Наши данные подтверждают идею о том, что многие из недавно описанных видов рода были достаточно искусственно помещены в существующие таксономические подразделения *Thismia* (принятые Jonker 1938) различными авторами, в том числе Kumar et al. (2017). Фактически, ряд недавних открытий представляют собой совершенно новые для науки линии эволюции этого рода, которые, скорее всего, заслуживают отнесения к отдельным (неописанным на данный момент) внутривидовым таксонам. В особенности это относится к представителям клады 4, а также, в меньшей степени, и к видам клады 3.

Из видов клады 4, *T. mirabilis* был описан в 1965 г., а все остальные — в XXI столетии. Таким образом, эта клада была совершенно неизвестна во время работы Jonker (1938, 1948), которая до сих пор является широко принятой системой классификации *Thismia*. Jonker (1938, 1948) сгруппировал виды *Thismia* из Юго-Восточной Азии с митровидными цветками (исключая *Geomitra* Весс. и *Scaphiophora* Schltr., которые рассматривались как отдельные роды на основании длинных свободных или сросшихся придатков митры) в секцию *Sarcosiphon* (Blume) Jonker. Jonker, помимо этого, охарактеризовал данную секцию как имеющую коралловидные подземные органы. Поскольку виды клады 4 обладают червевидными корнями, они являются морфологически более близкими к секции *Rodwaya* Schltr. sensu Jonker (1938), которая, как утверждалось автором, распространена за пределами Азии. Таксономическое решение, следующее данной логике, было принято Chiang, Hsieh (2011) в отношении размещения тайваньского эндемика *T. huangii* P.Y.Jiang & T.H.Hsieh, отнесенного этими авторами (а также Kumar et al., 2017) к секции *Rodwaya*. Поскольку азиатские виды *Thismia* (в нынешнем широком понимании границ рода) с одновременным наличием митры и

червевидных корней не были известны во время работы Jonker, их нельзя с уверенностью вписать в принятую этим автором таксономическую систему (см. также Chantanaorrapint, 2008). Несмотря на это, некоторые из видов клады 4 уже были отнесены к секции *Sarcosiphon* (Larsen, 1965; Luu et al., 2014), несмотря на несоответствие типа корневой системы. Неадекватность родовой и внутривидовой классификации, принятой Jonker, также отмечалось Thiele, Jordan (2002), обсуждавшим проблемы классификации *T. clavarioides*, австралийского вида с митрой и червевидными корнями, расположенного в наших филогенетических деревьях в кладе 2. В классификации Maas et al. (1986), разработанной с особым вниманием к неотропическим видам, род *Thismia* был разделен на два подрода, и все виды со сросшимися в митру внутренними листочками околоцветника соответствуют в подроде *Thismia*. Виды клады 4 подходят под описание подрода *Thismia*, секции *Rodwaya* в этой классификации, поскольку, помимо митры, имеют цилиндрические (т.е. червевидные) корни, гладкий стебель (без борозд), расставленные листья, трубку пыльников тычинок, расположенные отдельно друг от друга теки пыльника, и центральные плаценты. Этими же признаками обладают *T. huangii* из клады 1, *T. clavarioides* и *T. rodwayi* из клады 2, а также *T. americana*. Согласно Merckx, Smets (2014), расширившим классификацию Maas et al. (1986), азиатские виды с митрой и червевидными корнями следует рассматривать в рамках подрода *Thismia*, секции *Sarcosiphon* (см. также Kumar et al., 2017), что делает эту секцию морфологически неоднородной, т.е. включающей виды как с коралловидными, так и с червевидными корнями. Исключение было сделано для *T. huangii*, помещенного Merckx, Smets (2014) в секцию *Rodwaya* вслед за Chiang, Hsieh (2011) из-за его большого сходства с *T. rodwayi* и *T. americana*. Merckx, Smets (2014) также показали немонофилию ряда секций *Thismia*, включая секции *Sarcosiphon* и *Rodwaya*, и пришли к выводу, что текущая классификация *Thismia* не отражает естественных взаимоотношений ее видов.

Наконец, в пределах клады 3 во времена Jonker были известны только некоторые группы видов; в нашем исследовании они представлены одним видом (*T. clavigera*), тогда как несколько других видов (*T. clandestina*, *T. crocea* и *T. episcopalis* F.Muell.) по своей морфологии очень близки к некоторым видам клады 3 (т. е. к *T. laevis*, *T. acuminata* и *T. brunneomitra*; см. Hroneš et al., 2015; Sochor et al., 2018b). Поскольку *T. clandestina* является типовым видом секции *Sarcosiphon*, наши данные свидетельствуют о том, что представители клады 4 были неправильно отнесены к этой секции, поскольку *T. clandestina*, вероятно, является членом клады 3.

#### Топология деревьев и географическое распространение видов.

Выявленные в нашем исследовании пять основных клад в пределах *Thismia* Старого Света обладают ареалами, соответствующими тем или иным обособленным участкам суши;

иными словами, распространение их видов значительно отличается от случайного, а ареалы, занимаемые кладами, значительно меньше ареалов всего рода. Это свидетельствует о наличии филогенетического сигнала в видовых ареалах. С другой стороны, ареалы клад значительно перекрываются. Некоторые из участков суши населены представителями одной клады: острова Восточной Азии, т.е. Япония и Тайвань (клада 1), юго-восточная Австралия и Новая Зеландия (клада 2). На Борнео, который является центром известного видового разнообразия *Thismia*, встречаются только две клады, (клады 3 и 5). Напротив, виды сразу четырех клад встречаются в материковой части Юго-Восточной Азии (клады 1, 4, 5 и *T. clavigera* клады 3), хотя этот регион в целом беден видами *Thismia*, за исключением Малайского полуострова (Chantanaorrapint, Sridith, 2007, 2015; Chantanaorrapint, Chantanaorrapint, 2009; Chantanaorrapint et al., 2015, 2016; Chantanaorrapint, 2018; Siti-Munirah, 2018; Siti-Munirah, Dome, 2019), который, как известно, флористически близок к Борнео (van Steenis, 1950; Тахтаджян, 1978; Johns, 1995; Raes, van Welzen, 2009; van Welzen, Raes, 2011; Камелин, 2017).

Очерченные нами ареалы пяти клад, скорее всего, расширятся, когда в анализ будут включены дополнительные виды; тем не менее, важно, что географические данные не противоречат группам, выявленным в результате молекулярно-филогенетических реконструкций, и представляют собой существенное дополнение к характеристикам клад.

#### Разнообразие морфологических признаков в выявленных кладах.

Полученные молекулярно-филогенетические реконструкции позволили нам впервые проанализировать морфологическую эволюцию рода *Thismia* с учетом репрезентативных молекулярных данных, что важно для создания диагностических описаний выявленных нами естественных групп (клад), а также для выявления предковых состояний признаков. На основании изучения литературных источников и имеющихся образцов мы отобрали 12 морфологических признаков, являющихся потенциально ценными для систематики рода *Thismia* и наиболее важными для изучения эволюции семейства *Thismiaceae*. Часть признаков традиционно использовалась для разграничения внутривидовых таксонов *Thismia*, другие предложены нами для использования впервые.

Ниже приведен список выделенных признаков и их состояний. Поскольку в нашем молекулярно-филогенетическом дереве помимо видов *Thismia* имеется расширенная внешняя группа, включающая другие рода *Thismiaceae* и другие семейства *Dioscoreales*, некоторые из перечисленных состояний не встречаются у *Thismia*.

1 - Подземная часть: горизонтальные червевидные корни (без специализированного подземного стебля) (0); коралловидные корни (без специализированного подземного стебля) (1);



клубневидные корни (без специализированного подземного стебля) (2); нитевидные корни (без специализированного подземного стебля) (3); короткое корневище с пучками небольших «корневых клубеньков» (4); вертикальное цилиндрическое симподиально ветвящееся корневище (без корней) (5); клубень с нитевидными корнями (6).

2 - Симметрия цветка: актиноморфия (0); зигоморфия (1).

3 - Трансверзальные перекладки на внутренней поверхности гипантия: отсутствие (0); присутствие (1).

4 - Строение внутреннего круга околоцветника: листочки свободные и не перекрываются между собой (0); листочки срастаются в митру (1); листочки перекрываются с образованием неплотного купола (2).

5 - Ямки на поверхности митры: отсутствие (0); присутствие (1). Виды без митры закодированы как “-”.

6 - Придатки внутренних листочков околоцветника: отсутствуют, либо менее 1.5 мм длиной (0); присутствуют, более 1.5 мм длиной (1).

7 - Придатки митры, расположенные в ее центре: свободные друг от друга (0); срастаются в колонку (1). Виды без митры закодированы как “-”.

8 - Придатки наружных листочков околоцветника: отсутствуют (0); присутствуют (1). Виды без наружных листочков околоцветника закодированы как “-”.

9 - Число тычинок: 3 (0), 6 (1).

10 - Связники тычинок: свободные (0); постгенитально срастаются в тычиночную трубку (1).

11 - Межтычиночные железки: отсутствуют (0); присутствуют (1).

12 - Крыловидные придатки связника: отсутствуют (0); присутствуют (1).

Разработанная нами система признаков и их состояний имеет ряд существенных отличий от системы, использованной более ранними исследователями (Merckx, Smets, 2014) для проведения кладистического анализа рода *Thismia* по морфологическим признакам:

(1) Мы исключили признаки, разнообразие состояний которых не выявляется на использованной нами выборке *Thismiaceae*. Эти признаки – форма стебля и наличие листьев на стебле; они варьируют только в пределах неотропических *Thismia* (которые представлены в нашем исследовании единственным видом).

(2) В отличие от последних авторов, мы рассматривали разнообразие подземных частей как единый признак с семью состояниями, чтобы избежать смешения случаев, сходных по внешнему виду, но различных морфологически, таких как клубни и клубневидные корни. Выбранный нами вариант, возможно, так же не является оптимальным, поскольку сочетает в себе особенности строения одновременно подземных стеблей и корней. Мы придерживаемся

этого варианта по следующим причинам. Во-первых, между строением подземных стеблей и корней имеется явная функциональная связь, заключающаяся в локализации запасящих веществ. Во-вторых, данные о разнообразии подземной сферы у *Thismiaceae* достаточно скудны и не дают возможности выделить морфологически более строгие признаки. Из выделенных нами состояний только первые два встречаются у *Thismia* Старого Света, в то время как остальные (включая все варианты с утолщенными запасящими органами) имеются у неотропических *Thismia* и у других родов, информация о которых зачастую ограничена таксономическими сводками. Соответственно, анатомическое строение этих органов в основном неизвестно, и определение их морфологической природы остается предварительным и в некоторых случаях противоречивым. Так, некоторые авторы не делают различия между понятиями «клубень» и «клубневидный корень», по крайней мере, в отношении неотропических *Thismia* (Merckx, Smets, 2014; Feller et al., 2022). Подземный орган *Tiputinia* (рода, известного по единственному образцу) описан в протологе как “вертикальный цилиндрический червевидный симподиально ветвящийся главный корень” (Woodward et al., 2007), а в сводке Merckx et al. (2013a) интерпретирован как корневище. В отношении *Tiputinia* мы следуем Merckx et al. (2013a), осознавая, что гомологию утолщенных подземных органов этого и других родов семейства еще предстоит установить. Важно, что эти вопросы не влияют на результаты изучения целевой группы нашего исследования – клады *Thismia* Старого Света.

В отношении разнообразия формы корней *Thismiaceae* мы придерживаемся общепринятого для данного семейства способа описания, основанного на внешнем сходстве: червевидные, коралловидные, нитевидные, клубневидные корни (Jonker, 1938; Maas et al., 1986; Merckx et al., 2013a; Merckx, Smets, 2014).

(3) Для строения внутреннего круга околоцветника мы ввели три состояния вместо обычно используемых двух: листочки околоцветника свободные, листочки околоцветника сросшиеся в митру (независимо от почкосложения листочков) и листочков околоцветника налегающие друг на друга с образованием неплотного купола (т.е. срастание отсутствует). Такой подход применен нами для избежания морфологической неоднозначности и решения проблемы значимости наличия митры как таксономического признака, сформулированной Thiele, Jordan (2002; см. также Nuraliev et al., 2014b).

(4) Мы не делали различия между придатками свободных внутренних листочков околоцветника и придатками митры (включая дорзальные придатки и отходящие от центра митры); вместо этого, мы трактовали эти признаки как единый признак, т.е. отсутствие или наличие придатков внутренних листочков околоцветника. Мы также уточнили состояния этого признака и сгруппировали наличие мелкие выростов (короче 1,5 мм), отдаленно напоминающих придатки, например, у *T. brunneomitra* и *T. mucronata*, с отсутствием придатков. По нашему

мнению, эти мелкие выросты существенно отличаются от придатков по форме, и их кодирование как наличие придатков сделает понятие «придаток» слишком гетерогенным. Кроме того, в нашем варианте кодирования все виды с придатками обладают характерным обликом цветка, тогда как мелкие выросты не придают цветку такой облик.

(5) При кодировании числа тычинок мы приняли одинаковое состояние этого признака для обоих таксонов, характеризующихся тремя тычинками в цветке (т.е. для родов *Burmannia* и *Oxyphe*). Такое решение принято в связи с тем, что у обоих родов тычинки представляют собой внутренний круг андроеца. Хотя некоторые авторы (например, Cheek et al., 2018) указывали, что тычинки *Oxyphe* расположены напротив наружных листочков околоцветника, мы установили на основании соответствующих изображений цветков этого рода, что на самом деле они чередуются с рыльцами, что означает, что тычинки расположены напротив внутренних листочков околоцветника.

Для видов, представленных в нашей молекулярно-филогенетической реконструкции, мы создали матрицу морфологических данных (Таблица 4). Морфологические данные взяты из протологов этих видов, а также получены в ходе данной работы (см. Таксономический конспект).

**Таблица 4.** Матрица данных, используемая при реконструкции предковых состояний признаков *Thismia* и родственных таксонов. Признаки и их состояния перечислены в тексте «?» означает отсутствие данных; «-» означает неприменимость признака (по Brazeau, 2011).

Вид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Thismia abei</i>	0	1	0	2	-	1	-	1	1	0	0	0
<i>Thismia acuminata</i>	1	0	0	1	0	0	-	-	1	1	1	1
<i>Thismia alba</i>	0	0	1	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia angustimitra</i>	0	0	0	1	1	0	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia annamensis</i>	0	0	1	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia betung-kerihunensis</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Thismia brunneomitra</i>	1	0	0	1	0	0	-	-	1	1	1	1
<i>Thismia bryndonii</i>	0	0	1	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia clavarioides</i>	0	0	0	1	0	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia clavigera</i>	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1
<i>Thismia cornuta</i>	0	1	0	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia filiformis</i>	0	0	0	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia gardneriana</i>	0	0	1	0	-	1	-	0	1	1	1	1

<i>Thismia gongshanensis</i>	0	0	0	2	-	1	-	1	1	0	0	0
<i>Thismia hexagona</i>	0	0	1	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia hillii</i>	0	0	0	1	0	1	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia hongkongensis</i>	0	0	1	2	-	1	-	0	1	1	?	1
<i>Thismia huangii</i>	0	0	0	1	0	0	-	0	1	1	0	0
<i>Thismia inconspicua</i>	0	1	1	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia javanica</i>	0	0	1	0	-	1	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia kelabitiana</i>	1	0	1	1	0	0	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia laevis</i>	1	0	0	1	0	0	-	-	1	1	1	1
<i>Thismia megalongensis</i>	0	0	?	1	0	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia minutissima</i>	0	0	0	1	0	1	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia mirabilis</i>	0	0	0	1	1	0	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia mucronata</i>	0	0	0	1	0	0	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia neptunis</i>	0	0	1	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia nigra</i>	1	0	0	1	0	0	-	-	1	1	1	1
<i>Thismia nigricans</i>	0	0	0	1	1	0	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia nigricoronata</i>	0	0	0	1	0	1	-	0	1	1	0	0
<i>Thismia okhaensis</i>	0	0	0	1	0	0	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia ornata</i>	0	0	1	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia pallida</i>	0	0	0	0	-	1	-	1	1	1	1	1
<i>Thismia panamensis</i>	6	1	0	0	-	1	-	0	1	0	0	0
<i>Thismia puberula</i>	0	0	0	1	1	0	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia rodwayi</i>	0	0	0	1	0	1	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia taiwanensis</i>	0	0	0	2	-	1	-	1	1	1	0	0
<i>Thismia tentaculata</i>	0	0	0	0	-	1	-	0	1	1	1	1
<i>Thismia thaithongiana</i>	0	0	0	1	0	1	-	1	1	1	0	0
<i>Thismia viridistriata</i>	1	0	0	1	0	1	1	-	1	1	1	1
<i>Afrothismia amietii</i>	4	1	0	0	-	0	-	0	1	0	0	0
<i>Afrothismia foertheriana</i>	4	1	0	0	-	1	-	1	1	0	0	0
<i>Afrothismia hydra</i>	4	1	0	0	-	1	-	1	1	0	0	0
<i>Afrothismia korupensis</i>	4	1	0	0	-	1	-	1	1	0	0	0
<i>Afrothismia kupensis</i>	4	1	0	0	-	0	-	0	1	0	0	0
<i>Afrothismia winkleri</i>	4	1	0	0	-	1	-	1	1	0	0	0
<i>Burmannia latialata</i>	3	0	?	0	-	0	-	0	0	0	0	0

<i>Dioscorea bulbifera</i>	6	0	-	0	-	0	-	0	1	0	0	0
<i>Haplothismia exannulata</i>	2	0	0	0	-	0	-	0	1	0	0	0
<i>Oxygyne shinzatoi</i>	0	0	0	0	-	1	-	1	0	0	0	0
<i>Tacca palmatifida</i>	6	0	-	0	-	0	-	0	1	0	0	0
<i>Tiputinia foetida</i>	5	0	1	0	-	0	-	0	1	0	1	0

Из изученных морфологических признаков лишь один (число тычинок) неизменен в кладе Старого Света, тогда как большинство других, согласно нашей реконструкции, гомопластичны в пределах этой клады (рис. 25–36). Тем не менее, многие из этих признаков являются важными для морфологического очерчивания естественных (монофилетических) групп внутри клады Старого Света. Клада 1 уникальна отсутствием межтычиночных железок (рис. 35) и отсутствием крыловидного (часто называемого боковым) придатка связника (рис. 36); эти особенности встречаются только в данной кладе и характеризуют все ее виды. Кроме того, все виды клады 1 характеризуются отсутствием трансверзальных перекладин внутри гипантия (рис. 27). Наконец, это единственная клада, включающая виды со свободными связниками тычинок (наряду с видами со сросшимися в трубку связниками) (рис. 34). Клада 2 характеризуется отсутствием трансверзальных перекладин внутри гипантия (рис. 27), наличием придатков внутренних листочков околоцветника (рис. 30), наличием митры (рис. 28), и отсутствием ямок на поверхности митры (рис. 29). Клада 3 характеризуется коралловидными корнями (которые являются ее синапоморфией и уникальной особенностью) (рис. 25), наличием митры (рис. 28), отсутствием ямок на поверхности митры (рис. 29); она включает единственные два вида *Thismia*, включенные в наш анализ, у которых имеются свободные придатки, отходящие от центра митры (рис. 31). Клада 4 характеризуется отсутствием трансверзальных перекладин внутри гипантия (рис. 27), отсутствием придатков наружных (рис. 32) и внутренних (рис. 30) листочков околоцветника, а также наличием митры (рис. 28). Уникальной особенностью этой клады (скорее всего, ее синапоморфией) является наличие ямок на поверхности митры: ямки имеются у четырех из шести входящих в нее видов (отсутствуют у *T. mucronata* и *T. okhaensis*) (рис. 29). Клада 5 характеризуется свободными внутренними листочками околоцветника (рис. 28) и наличием придатков наружных (рис. 32) и внутренних (рис. 30) листочков околоцветника.

#### Эволюция морфологических признаков.

Наши результаты подтверждают обширную морфологическую гомоплазию в кладе *Thismia* Старого Света (Merckx, Smets, 2014) - вывод, тесно связанный с заключением о

немонофилетичности традиционно принимаемых внутривидовых таксонов, базирующихся на морфологических признаках. Большинство изменений состояний изученных признаков в этой кладе заключается в накоплении таких состояний, которые усложняют структуру цветка и, возможно, являются приспособлениями к тем или иным способам опыления. К ним относятся: возникновение зигоморфии цветка (3 раза; рис. 26), возникновение трансверзальных перекладин внутри гипантия (неопределенно, но несколько раз; рис. 27), возникновение митры (т.е. постгенитального срастания внутренних листочков околоцветника) или неплотного купола через налегание листочков друг на друга (всего около 6 трансформаций; но также и реверсия к свободным внутренним листочкам околоцветника в большой группе, содержащей кладу 5; рис. 28) и возникновение придатков наружных листочков околоцветника (скорее всего, 4 раза; рис. 32). Утрата структур наблюдается значительно реже, она отмечена для придатков внутренних листочков околоцветника (вероятнее всего, 4 раза; рис. 30); кроме того, возможная полная потеря наружных листочков околоцветника произошла в одной из субклад клады 3.

Тычиночная трубка, скорее всего, возникла в основании клады *Thismia* Старого Света и исчезла у двух видов клады 1 (рис. 34). Однако следует отметить, что реконструкция предкового состояния этого признака, по-видимому, очень чувствительна к выборке видов в кладе 1. Например, если в анализ включить два дополнительных вида этой клады со свободными тычинками, более правдоподобной гипотезой станет гипотеза о независимом происхождении тычиночной трубки у клады, сестринской к кладе 1, и у соответствующих видов клады 1 (без каких-либо реверсий).

Межтычиночные железки появились после первой дивергенции в пределах клады Старого Света, т.е. в кладе, сестринской к кладе 1 (рис. 35). Этот признак, по-видимому, морфологически скоррелирован с предыдущим признаком (наличие трубки тычинок), поскольку железки располагаются на швах постгенитального срастания связников. Следует, однако, отметить, что аналогичные железки (обычно описываемые как шаровидные лопасти; Woodward et al., 2007; Merckx et al., 2013a) также обнаружены у *Tiputinia foetida*, который кодируется нами как имеющий свободные связники тычинок; с другой стороны, наличие железок может косвенно свидетельствовать о фактическом наличии короткой трубки в основании тычинок у *Tiputinia*, что согласуется с имеющимися иллюстрациями, но не может быть доказано без детального морфологического исследования этого растения. В нашей реконструкции межтычиночные железки в пределах клады *Thismia* Старого Света гомологичны друг другу (т.е. их эволюция негомопластична); наличие этой особенности у *Tiputinia* – единственное зарегистрированное появление железок в эволюции за пределами *Thismia* Старого Света. Следует отметить, что железки иногда едва различимы, и часто остаются незамеченными, если не производится их прицельный поиск; в частности, в нашем исследовании мы были

вынуждены перепроверить этот признак для нескольких видов по сравнению с их первоначальными описаниями.

Крыловидные придатки связника появились один раз в крупной кладе в пределах клады Старого Света одновременно с межтычиночными железками (рис. 36). Этот признак представляет собой редкий случай полностью негомопластической морфологической эволюции у *Thismiaceae* (по крайней мере, в рамках использованной нами выборке видов). Интересно, что в отношении признаков андроеца клады 1 демонстрирует значительное сходство с остальными изученными *Dioscoreales*, что можно рассматривать как еще одно свидетельство постепенного накопления сложности строения цветка в кладе *Thismia* Старого Света.

Выявленные у видов клады 3 состояния двух признаков строения цветка, а именно наличия придатков внутренних листочков околоцветника и наличия перекладин гипантия (наряду с несколькими дополнительными), согласуются с подразделением этой клады на две субклады. Одна из этих субклад, состоящая из *T. betung-kerihunensis* и *T. clavigera*, характеризуются наличием обеих структур; эта субклада соответствует секции *Geomitra*. В другой субкладе, включающей *T. acuminata*, *T. brunneomitra*, *T. laevis* и *T. nigra*, эти структуры отсутствуют; по всей видимости, такая характеристика согласуется с границами секции *Sarcosiphon* в понимании Jonker (1938), но противоречит широкому пониманию этой секции, предложенному Kumar et al. (2017). *Thismia betung-kerihunensis* и *T. clavigera* также имеют некоторые дополнительные общие признаки (эволюция которых не изучена в нашей работе), такие как наличие продольного внутреннего ребра на связнике тычинки.

Реконструкция эволюции строения внутреннего круга околоцветника позволяет предложить сценарий происхождения своеобразного структурного типа, трактуемого здесь как «перекрытие листочков с образованием неплотного купола». С морфологической точки зрения, неплотный купол ближе к свободным внутренним листочкам околоцветника, поскольку между листочками отсутствует срастание. Молекулярные данные свидетельствуют о том, что неплотный купол возникал как минимум дважды в ходе эволюции *Thismia*. Одним из таких случаев является вид *T. hongkongensis*; согласно его положению в филогенетической реконструкции, его неплотный купол произошел из свободных внутренних листочков околоцветника, но его филогенетическое положение довольно слабо поддержано. Все остальные виды с неплотным куполом принадлежат к кладе 1. Возможно, эта особенность представляет собой синапоморфию клады 1, хотя точная реконструкция ее эволюции сильно зависит от достаточно субъективных решений относительно кодирования признаков. В частности, цветки с митрой обнаруживают значительную морфологическую неоднородность, и некоторые из них приближаются к таковым с неплотным куполом. Так, согласно нашим наблюдениям, у большинства видов с митрой внутренний круг околоцветника створчатый, как

и у видов со свободными внутренними листочками околоцветника. Однако у некоторых видов, включая *T. nigricoronata* (Kumar et al., 2017) и, скорее всего, все четыре вида клады 2 (Mueller, 1890, 1891; Hunt et al., 2014; V.S.F.T. Merckx, устное сообщение), внутренний круг околоцветника черепитчатый или контортный, т.е. листочки околоцветника накладываются друг на друга, и их края хорошо различимы в пределах митры. Как минимум у некоторых из этих видов листочки околоцветника можно легко отделить друг от друга (Jonker, 1938). Такой же характер расположения внутренних листочков околоцветника характерен для видов с неплотным куполом (Akasawa, 1950; Yang et al., 2002; Li, Bi, 2013; Mar, Saunders, 2015). Пример *T. nigricoronata* особенно показателен для иллюстрации разнообразия митры, так как митра этого вида обладает центральным отверстием (Kumar et al., 2017), что, вероятно, невозможно для митры из створчатых листочков околоцветника (и до сих пор не было обнаружено ни у одного другого вида *Thismia*).

Несмотря на незначительные неопределенности, наша реконструкция событий морфологической эволюции в основании клады *Thismia* Старого Света показывает, что неплотный купол мог образоваться либо из свободных внутренних листочков околоцветника, либо из митры. Иными словами, эти три состояния одинаково близки друг к другу эволюционно, несмотря на то, что неплотный купол более напоминает свободные листочки околоцветника по своему строению, и митру по внешнему виду. Возможность различных переходов между этими состояниями является важным для оценки родства видов (и их таксономической принадлежности) на основе морфологии.

Неопределенное положение *T. gardneriana*, *T. javanica* и *T. tentaculata* в наших молекулярно-филогенетических реконструкциях заслуживает обсуждения в свете их необычного строения цветка. В целом, их цветки морфологически сходны с цветками представителей клады 5 (к которой все эти виды близки согласно байесовскому дереву), с основным отличием - отсутствием придатков наружных листочков околоцветника. Таким образом, эти виды уникальны в нашей выборке комбинацией из свободных внутренних листочков околоцветника (что всегда совпадает с наличием придатков внутренних листочков околоцветника) и отсутствием придатков наружных листочков околоцветника. Такое строение околоцветника подпадает под состояние «свободные доли околоцветника, сильно различающиеся по форме и размеру» в системе кодирования Merckx, Smets (2014); однако в такой группировке обсуждаемые здесь виды оказываются, по-видимому, смешанными с некоторыми видами, обладающими как придатками внутренних, так и наружных листочков околоцветника, такими как *T. neptunis* (который в нашем исследовании принадлежит к кладе 5). На основании этого же признака все виды со свободными внутренними листочками околоцветника и без придатков наружных листочков околоцветника вместе с *T. hongkongensis* и



*T. neptunis* были ранее отнесены секции *Thismia*, подсекции *Brunonithismia* (Kumar et al., 2017). Как показали наши исследования, эта подсекция полифилетична, а также значительно гетерогенна по морфологии околоцветника.

#### Значение филогенетических данных для таксономии *Thismiaceae*.

Род *Thismia* в современном понимании является полифилетическим таксоном, и его неотропические виды, скорее всего, филогенетически далеки от видов Старого Света. Таким образом, потенциальным таксономическим решением могло бы быть выделение неотропических видов в отдельный род, тогда как *Thismia* s.str. может быть ограничен видами Старого Света, вероятно, вместе с вымершим североамериканским *T. americana* (Merckx, Smets, 2014).

Среди *Thismia* Старого Света мы выделяем пять монофилетических групп (клад), каждая из которых заслуживает статуса, соответствующего внутривидовому таксону. Эти группы населяют четко очерченные географические и флористические регионы, а именно материковую часть Юго-Восточной Азии (клады 1, 4, 5 и *T. clavigera* клады 3), острова Восточной Азии (клады 1), Борнео (клады 3, 5) и юго-восточную Австралию и Новую Зеландию (клада 2).

На основании проведенного анализа мы предлагаем набор из четырех структурных признаков, использование которых достаточно для составления уникальных морфологических описаний пяти выявленных клад: строение подземной части, строение внутреннего круга околоцветника, наличие придатков внутренних листочков околоцветника, наличие придатков тычинок. В дополнение, предлагается использовать наличие трансверзальных перекладин на внутренней поверхности гипантия. В совокупности с четким географическим распределением выявленных клад, перечисленные признаки указывают на высокую достоверность результатов молекулярно-филогенетического анализа, а также создают базу для создания новой таксономической системы рода и определительных ключей монофилетических внутривидовых таксонов.

Составленный нами общий перечень из двенадцати структурных признаков, позволяющих морфологически разграничить монофилетические группы и отдельные виды *Thismia*, необходим для тщательного изучения образцов в ходе дальнейших работ по таксономии рода. В частности, нами показана важность выявления морфологической природы соответствующих частей растений и использования для их описания единой терминологии. Такой подход позволит однозначно кодировать признаки для различных анализов, а также проводить более точное морфологическое сравнение и таксономическое размещение вновь описанных и уже существующих таксонов.













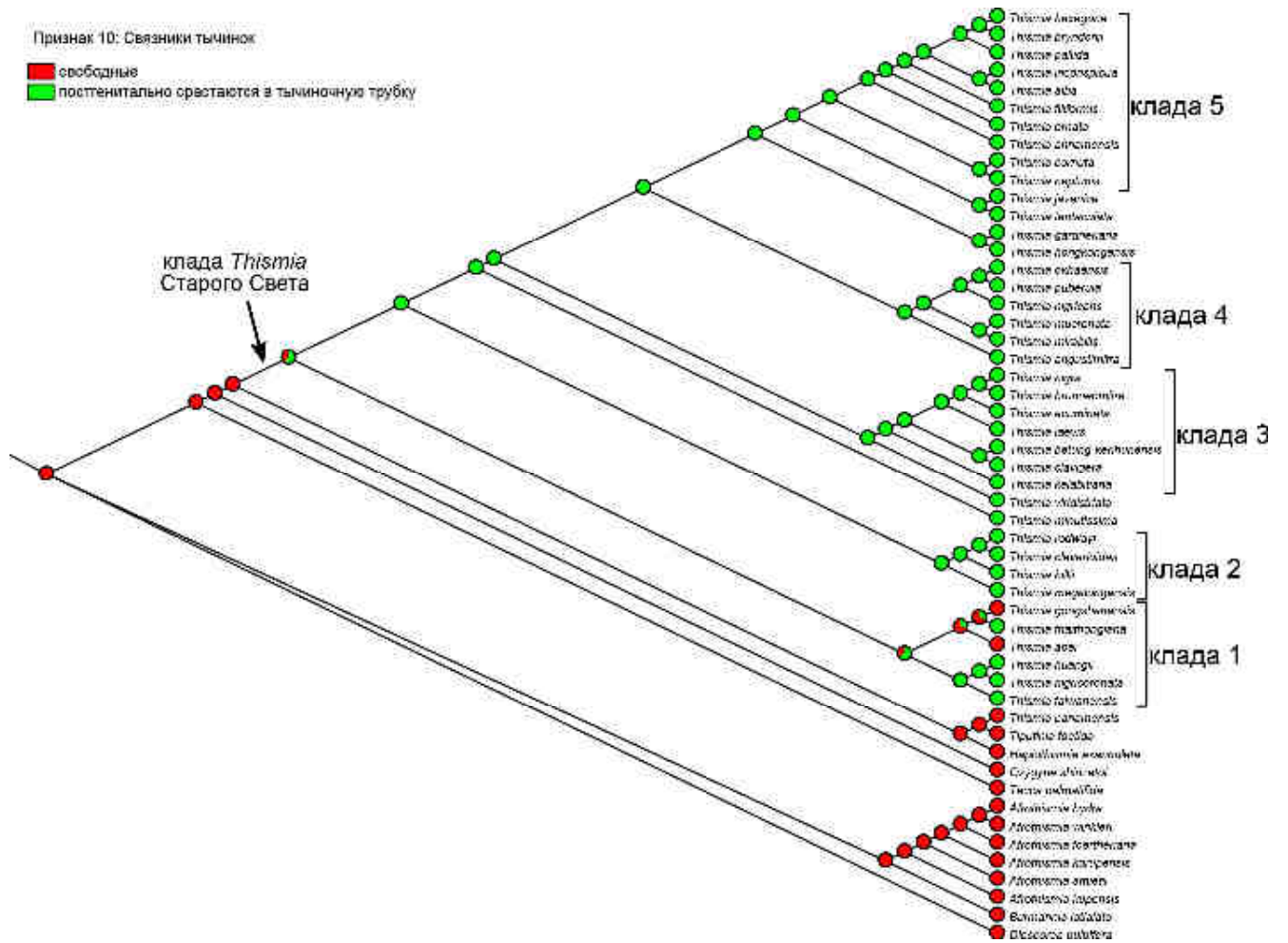












**Рис. 34.** Реконструкция предковых состояний методом максимального правдоподобия в программе MESQUITE. Вероятности состояний признаков нанесены на Байесовское дерево. Признак 10 – Связники тычинок.







Подразделение *Thismia* Старого Света на секции в свете новых данных.

На основании проведенного нами молекулярно-филогенетического анализа и сопоставления его результатов с особенностями морфологии и географического распространения видов мы предлагаем отнести изученные нами виды к следующим секциям.

Секция *Glaziocharis* (Taub. ex Warm.) Hatus.: виды клады 1.

Секция *Mirabilis* Nuraliev, nom. prov.: виды клады 4.

Секция *Rodwaya* (Schltr.) Jonker: виды клады 2.

Секция *Sarcosiphon* (Blume) Jonker: виды клады 3, а также *T. viridistriata*.

Секция *Thismia*: виды клады 5, а также *T. gardneriana*, *T. hongkongensis*, *T. javanica*, *T. tentaculata*.

*Thismia minutissima*, i.s. Данный вид обладает уникальной комбинацией морфологических признаков (см. также Dančák et al., 2020a) и занимает филогенетически изолированное положение. По этой причине мы не включаем его ни в одну из принятых нами секций. Возможно, этот вид заслуживает выделення в отдельную секцию; для уточнения этого вопроса необходимо более точного установления его филогенетических связей.

**Результаты палинологического исследования *Thismia* (Severova et al., 2021)**

Нами изучено разнообразие строения пыльцы *Thismia* на выборке из 16-ти образцов, относящихся к девяти азиатским видам (рис. 37). Эти виды представляют четыре из пяти основных клад в пределах клады *Thismia* Старого Света, выделенных в нашем молекулярно-филогенетическом исследовании (Shepeleva et al., 2020, см. выше). Все образцы изучены при помощи световой микроскопии и сканирующей электронной микроскопии, что является первым масштабным изучением формы, размера и поверхности пыльцевых зерен для *Thismiaceae*. Кроме того, образцы двух видов (*T. mucronata* и *T. puberula*) изучены при помощи трансмиссионной электронной микроскопии.

Морфология пыльцы (рис. 38–41).

Все изученные образцы характеризуются однотипной пылью. Морфологические признаки исследованных экземпляров приведены в Таблице 5. Зрелые пыльцевые зерна плосковыпуклые, вытянутые параллельно плоской стороне. Из двух оконечностей пыльцевого зерна (расположенных на стыке плоской и выпуклой поверхностей) один более острый, а другой более тупой, что делает пыльцевое зерно асимметричным. На некоторых СЭМ-изображениях (например, рис. 39А, 40А,С) видно, что плоская сторона на самом деле не является строго плоской, а имеет более или менее заметный продольный выступ; таким образом, пыльцевые зерна по своей форме напоминают дольку апельсина. Пыльцевые зерна

однопоровые, пора расположена на острой оконечности пыльцы. Форма пыльцы не позволяет определить положение апертуры относительно полюсов и экватора пыльцевого зерна без изучения тетрадной стадии микроспорогенеза. Поры мелкие, 1–2 мкм в диаметре. Экзина под СМ однослойная, без отчетливой слоистости.

Скульптура спородермы, наблюдаемая под СМ, у большинства экземпляров псилатная (гладкая), но перфорированная у *T. tentaculata* и *T. javanica* (образец *Truong Ba Vuong et al. BV426*) (рис. 38). На СЭМ поверхность спородермы гладкая у *T. abei*, *T. alba*, *T. annamensis*, *T. brunneomitroides* (рис. 39) и микро- или наноперфоратная у *T. angustimitra*, *T. mucronata*, *T. puberula*, *T. tentaculata*. Наноперфорации (диаметром менее 0,1 мкм) характерны для *T. angustimitra*, *T. mucronata* и *T. puberula* (рис. 40). Эти виды отличаются друг от друга плотностью перфораций, но с другой стороны этот признак имеет значительную внутривидовую изменчивость. Микроперфорации (диаметром до 0,4–0,5 мкм) типичны для *T. tentaculata* (рис. 41D–F); плотность перфораций у этого вида варьирует даже в пределах одного и того же экземпляра. Кроме того, два исследованных экземпляра *T. javanica* демонстрируют контрастно различающуюся скульптуру поверхности: образец *Truong Ba Vuong et al. BV426* (рис. 41А,В) характеризуется спородермой с отчетливыми микроперфорациями (0,3–0,4 мкм в диаметре), очень похожей на таковую у *T. tentaculata*, тогда как пыльца образца *Do Thi Xuyen et al. ВНН 800* (рис. 41С) имеет гладкую спородерму.

**Таблица 5.** Строение пыльцы изученных образцов *Thismia*. Все измерения указаны в мкм.

	<i>T. abei</i>	<i>T. alba</i>	<i>T. angustimitra</i>	<i>T. annamensis</i>	<i>T. brunneomitroides</i>
Апертура	пора	пора	пора	пора	пора
Число апертур	1	1	1	1	1
Форма	плоско-выпуклые	плоско-выпуклые	плоско-выпуклые	плоско-выпуклые	плоско-выпуклые
Полярная ось: (мин.) среднее (макс.) [ст. отклонение]	(8.9) 10.3 (11.7) [0.97]	(11.0) 13.2 (14.6) [0.94]	(14.6) 17.1 (19.8) [1.49]	(11.1) 12.9 (15.4) [1.29]	(6.9) 7.1 (7.5) [0.19]
Экваториальный диаметр: (мин.) среднее (макс.) [ст. отклонение]	(15.5) 17.0 (19.7) [1.24]	(23.9) 24.9 (26.1) [0.76]	(22.4) 26.7 (29.9) [2.21]	(20.0) 21.7 (24.7) [1.46]	(10.5) 12.1 (13.6) [1.23]
P/E ratio	0.61	0.53	0.64	0.59	0.59
Толщина экзины: (мин.)	(0.5) 0.6 (0.7) [0.11]	(0.6) 0.8 (1.0) [0.13]	(0.6) 0.8 (1.0) [0.11]	(0.7) 0.8 (0.9) [0.09]	(0.5) 0.6 (0.7) [0.08]

среднее (макс.) [ст. отклонение]					
диаметр апертуры: (мин.) среднее (макс.) [ст. отклонение]	(1.7) 1.9 (2.0) [0.08]	(1.5) 1.9 (2.1) [0.20]	(1.9) 2.0 (2.2) [0.15]	(1.1) 2.3 (2.7) [0.39]	(0.9) 1.2 (1.5) [0.27]
Скульптура на СМ	гладкая (psilate)	гладкая (psilate)	гладкая (psilate)	гладкая (psilate)	гладкая (psilate)
Скульптура на СЭМ	гладкая (psilate)	гладкая (psilate)	с мелкими перфорациями (nanoperforate)	гладкая (psilate)	гладкая (psilate)
Диаметр перфораций	без видимых перфораций	без видимых перфораций	не более 0.1	без видимых перфораций	без видимых перфораций
Число перфораций на 10 мкм <sup>2</sup>			18–34		

Таблица 5. Окончание.

	<i>T. javanica</i> , <i>Xuyen &amp; Hieu</i> <i>VNH 800</i>	<i>T. javanica</i> , <i>Vuong et al.</i> <i>BV426</i>	<i>T. micronata</i>	<i>T. puberula</i>	<i>T. tentaculata</i>
Апертура	пора	пора	пора	пора	пора
Число апертур	1	1	1	1	1
Форма	плоско- выпуклые	плоско- выпуклые	плоско-выпуклые	плоско- выпуклые	плоско-выпуклые
Полярная ось: (мин.) среднее (макс.) [ст. отклонение]	(9.8) 10.4 (10.8) [0.40]	(9.9) 10.3 (10.6) [0.33]	(10.9) 12.0 (12.6) [0.45]	(12.6) 13.1 (14.0) [0.73]	(11.4) 12.0 (13.4) [0.61]
Экваториальны й диаметр: (мин.) среднее (макс.) [ст. отклонение]	(13.9) 15.2 (16.5) [0.87]	(13.6) 14.2 (14.8) [0.41]	(16.0) 17.9 (19.7) [1.15]	(16.8) 17.9 (19.4) [0.92]	(17.4) 18.4 (20.8) [1.19]
R/E ratio	0.68	0.73	0.67	0.73	0.65
Толщина эскины: (мин.) среднее (макс.) [ст. отклонение]	(0.5) 0.7 (0.9) [0.13]	(0.5) 0.6 (0.7) [0.07]	(0.5) 0.6 (0.8) [0.08]	(0.6) 0.7 (0.8) [0.09]	(0.5) 0.7 (0.8) [0.11]



диаметр апертуры: (мин.) среднее (макс.) [ст. отклонение]	(1.3) 1.5 (1.9) [0.22]	(1.2) 1.5 (2.2) [0.31]	(1.5) 2.0 (2.8) [0.50]	(1.4) 1.9 (2.4) [0.39]	(1.3) 1.4 (1.5) [0.09]
Скульптура на СМ	гладкая (psilate)	с перфорациям и (perforate)	гладкая (psilate)	гладкая (psilate)	с перфорациями (perforate)
Скульптура на СЭМ	гладкая (psilate)	с крупными перфораци- ями (micro- perforate)	с мелкими перфорациями (nanoperforate)	с мелкими перфорациями (nanoperforate)	с крупными перфорациями (microperforate)
Диаметр перфораций	без видимых перфораций	0.3–0.4	не более 0.1	не более 0.1	0.4–0.5
Число перфораций на 10 мкм <sup>2</sup>		8–23	7–33	6–10	11–32

#### Положение поры.

Мы обнаружили квадратные тетрады микроспор у *Thismia micronata*, что согласуется с более ранними данными по *T. ornata* (Caddick et al., 1998). Как видно из ТЭМ-микрографий (рис. 42), микроспоры на поздней тетрадной стадии микроспорогенеза окружены толстой каллозной стенкой. Они ориентированы в тетраде таким образом, что их плоские стороны обращены к центру тетрады (рис. 42А). Таким образом, плоская сторона представляет собой проксимальное полушарие, тогда как выпуклая сторона представляет собой дистальное полушарие, при этом экваториальная плоскость проходит через границу между сторонами. Следовательно, апертура занимает экваториальное (или близкое к экваториальному) положение. Согласно рис. 42А, пыльцевые зерна в тетраде имеют поры, обращенные к противоположным сторонам тетрады.

#### Ультраструктура спородермы.

Строение зрелой спородермы у всех трех исследованных видов (*T. annamensis*, *T. micronata* и *T. puberula*) в основном сходно.

В неапертурной части зрелой пыльцы структура экзины эутектатно-колумеллятная с непрерывным подстилающим слоем (рис. 42). Тектум толстый, однородный, с редкими мелкими перфорациями. Коллумеллы тонкие и редкие. Эндэксина отсутствует. Интина вне апертуры однослойная, однородная.

В области апертуры эктэксина тоньше, но непрерывно присутствует по всей площади: поверхность поры равномерно покрыта тонким электронно-плотным слоем. Интина значительно утолщена не только непосредственно под порой, но и вокруг нее (рис. 38, 42), она отчетливо двухслойная. Внутренний слой интины (эндинтина) однороден, по структуре и электронной плотности аналогичен интине в неапертурных областях. Наружный слой интины (эктинтина) рыхлый, неоднородный.

#### Эксперименты с живой пылью.

Зрелые пыльцевые зерна двухклеточные. Окрашивание ацетокармином происходило очень медленно, и клеточное состояние становилось видимым только после нескольких часов инкубации. Все эксперименты по прорастанию оказались неудачными. Нам не удалось добиться прорастания пыльцевых зерен *Thismia* *in vitro*, но было показано, что объем и форма пыльцевых зерен не зависят от условий гидратации, т. е. у пыльцы отсутствует нормально функционирующий гармомегатный механизм.

#### Выявленный у *Thismia* тип апертуры в контексте разнообразия апертур покрытосеменных.

Полученные в данной работе ТЭМ-изображения поздней тетрадной стадии *T. mucronata* (рис. 42А) позволяют заключить, что пора занимает экваториальное положение. Основываясь на выявленном нами однородности типа пыльцы в кладе *Thismia* Старого Света, мы предполагаем, что эта группа полностью характеризуется экваториальным положением одной поры. Экваториальное положение единственной апертуры — чрезвычайно редкая особенность среди семенных растений (Halbritter et al., 2018). Насколько нам известно, ранее такой тип апертуры был зарегистрирован только для *Burmannia longifolia* Весс. (Caddick et al., 1998), представителя семейства Burmanniaceae (из того же порядка Dioscoreales, что и Thismiaceae, но филогенетически далекого от *Thismia*), хотя и не упоминался в литературе в явном виде. На СЭМ-изображении, опубликованном Caddick et al. (1998: fig. 5), видна квадратная тетрада пыльцы с порами, обращенными в одну и ту же сторону. В этом отношении изображение *B. longifolia* отличается от наших данных о том, что у *T. mucronata* пыльцевые зерна в тетраде ориентированы в разные стороны.

Строение спородермы в области апертуры у всех трех исследованных видов типично для апертуры покрытосеменных в целом (Halbritter et al., 2018). Таким образом, наши результаты ТЭМ подтверждают идею о том, что исследованные пыльцевые зерна обладают настоящими апертурами, функционирующими как места прорастания пыльцы.

Разнообразие пыльцы в порядке Dioscoreales.

Пыльцу Thismiaceae традиционно сравнивают с пыльцой Burmanniaceae, поскольку оба семейства принадлежат к Dioscoreales, и виды обоих семейств имеют однопоровую пыльцу, тогда как пыльца других Dioscoreales в основном однобороздная или двухбороздная (Huber, 1998; Kubitzki, 1998; Maas-van de Kamer, 1998; Tamura, 1998; Schols et al., 2001, 2005).

Пыльца плосковыпуклой формы, описанная нами у азиатских видов *Thismia* и ранее зарегистрированная у других представителей клады *Thismia* Старого Света, таких как *T. americana* (Maas et al., 1986), достаточно необычна, но не уникальна для покрытосеменных. В пределах Dioscoreales плосковыпуклая форма пыльцевых зерен известна у неотропического вида *T. panamensis* (Maas et al., 1986), у *Afrothismia* (Erdtman, 1952; Rübsamen, 1986) и у нескольких видов Burmanniaceae (Chakrapani, Raj, 1971; Maas et al., 1986). У Burmanniaceae плосковыпуклый тип обычно встречается вместе с другими типами в пределах одного и того же вида, включая яйцевидную и двояковыпуклую форму (Maas et al., 1986).

Разнообразие числа апертур у Burmanniaceae и Thismiaceae было интерпретировано Maas et al. (1986) как последовательная эволюционная редукция, с одноапертурным состоянием в качестве конечного в редукционной серии. Аналогичная гипотеза была предложена Chakrapani, Raj (1971) в отношении числа апертур и структуры экзины у Burmanniaceae и Thismiaceae. Из неотропических видов *Thismia* у *T. luetzelburgii* (Maas et al., 1986; Rübsamen, 1986; Maas-van de Kamer, 1998) и *T. panamensis* (Maas et al., 1986; Rübsamen, 1986) наблюдалась однопоровая пыльца; трехпоровая пыльца известна у *T. hyalina* (Maas et al., 1986), а 4(-7)-поровая пыльца у *T. espirito-santensis* (Chakrapani, Raj 1971; Maas et al., 1986). Erdtman (1952) указывал, что *Afrothismia winkleri* имеет однопоровую пыльцу. Таким образом, однопоровая пыльца встречается во всех трех изученных на сегодняшний день линиях эволюции Thismiaceae.

Среди Burmanniaceae несколько видов обладают плосковыпуклой пыльцой с одной или двумя порами (число пор при этом изменчиво у одних видов и постоянно у других), расположенными на одном или двух оконечностях пыльцевого зерна, что сходно с расположением у азиатских видов *Thismia*. Такое строение наблюдалось у *Burmannia bicolor* Mart., *B. capitata* Mart., *B. dasyantha* Mart., *B. densiflora* Schltr., *B. grandiflora* Malme, *B. indica* Jonker, *Campylosiphon purpurascens* Benth., *Dictyostega orobanchoides* (Hook.) Miers и *Miersiella umbellata* Urb. (Chakrapani, Raj 1971; Maas et al., 1986; Rübsamen, 1986). Среди них, *Burmannia capitata* имеет пыльцу с 1–2 апертурами или без апертур, а *B. grandiflora* обычно имеет одноапертурную пыльцу, но иногда также встречается пыльца с двумя или тремя апертурами (Maas et al., 1986). Кроме того, некоторые виды Burmanniaceae, Dioscoreaceae, Nartheciaceae, Taccaceae имеют одноапертурную пыльцу с формой, отличной от плосковыпуклой (Chakrapani, Raj, 1971; Maas et al., 1986; Caddick et al., 1998; Furness, Rudall, 1999b). Можно заключить, что

число (и наличие) пор в пыльце Dioscoreales сильно варьирует на уровне рода, а иногда даже обнаруживает значительную внутривидовую изменчивость. Положение одиночной поры у *Afrothismia* и неотропических *Thismia* еще предстоит определить.

#### Экология опыления *Thismia* в свете палинологических данных

Семейство *Thismiaceae* традиционно считается полностью энтомофильным (Stone, 1980; Maas et al., 1986; Maas-van de Kamer, 1998; Woodward et al., 2007; Merckx et al., 2013a; Guo et al., 2019; Cheek et al., 2019; Suetsugu, Sueyoshi 2021; Yudina et al., 2021b). Признаки *Thismiaceae*, свидетельствующие о перекрестном опылении, включают разнообразные формы железистой ткани, яркую окраску цветков и сложную структуру цветка, явно затрудняющую самоопыление (Maas et al., 1986; Guo et al., 2019). Эти особенности считаются частью различных зоофильных синдромов (Faegri, Van Der Pijl, 1979; Девятов, Зернов, 2023). Несмотря на это, предполагаемые агенты переноса пыльцы редко наблюдались у *Thismiaceae*. Согласно Maas et al. (1986), Vogel (1978a, 1978b) классифицировал неотропическую *Thismia fungiformis* (Taub. ex Warm.) Maas & H. Maas как растение, имитирующее гриб, и предположил, что этот вид опыляется грибными комариками, откладывающими яйца в цветок (следует отметить, что в оригинальных публикациях Vogel мы не смогли обнаружить ни одного упоминания *Thismia*). Позднее эта гипотеза была подтверждена разрозненными случайными наблюдениями за цветками азиатских видов *Thismia*, которые посещались различными мелкими двукрылыми (Li, Bi, 2013; Mar, Saunders, 2015). Guo et al. (2019) показали, что *T. tentaculata* опыляется одним видом грибных комариков (Corynoptera, Sciaridae), которых привлекают желтые пигменты околоцветника. Эксперименты по опылению показали, что *T. tentaculata* является самосовместимым, но преимущественно ксеногамным видом (Guo et al., 2019). Альтернативная гипотеза была предложена Maas et al. (1986), которые на основании наблюдений Miers (1866) считали цветки неотропического *Thismia hyalina* клейстогамными. Сообщалось также, что ксеногамия является основной репродуктивной стратегией для большинства семейств Dioscoreales (Burkill, 1960; Huber, 1998; Kubitzki, 1998; Tamura, 1998; Lim, Raguso, 2017; Chua et al., 2020), но самоопыление, по-видимому, довольно типично для многих видов *Burmanniaceae* (Maas et al., 1986; Zhang, 1999; Zhang, Saunders, 2000), нескольких видов *Tacca* (*Taccaceae*) (Zhang et al., 2005, 2006, 2007; Chua et al., 2020) и *Nartheccium ossifragum* Huds. (*Narthecciaceae*) (Jacquemart, 1996).

Наши результаты вместе с более ранними исследованиями палинологических признаков находятся в существенном противоречии с представлениями о зоофилии *Thismia*. Сочетание признаков пыльцы *Thismia* весьма необычно для энтомофильных покрытосеменных растений. В частности, к признакам не-зоофильных растений обычно относят малый размер пыльцы, очень

малый размер апертуры, слабо функционирующий гармомегатный механизм, отсутствие скульптуры спородермы и полленкита, толстый тектум, низкую степень витализации экзины (Faegri, Van Der Pijl, 1979; Halbritter et al., 2018; Девятов, Зернов, 2023). Принимая во внимание явный энтомофильный синдром, демонстрируемый цветками *Thismia*, и данные прямых наблюдений за их взаимодействием с насекомыми, мы считаем, что для этого рода характерна смешанная стратегия самоопыления и перекрестного опыления, как это предполагали Guo et al. (2019).

Хотя наши эксперименты по прорастанию пыльцы показали отрицательные результаты, строение спородермы свидетельствует о том, что пыльца *Thismia* способна к прорастанию. Поэтому наиболее вероятно, что у исследованных видов *Thismia* имеет место оплодотворение, а не альтернативные механизмы (т.е. апомиксис). Единственными видами *Thismiaceae*, для которых, как сообщается, характерен апомиксис, является *Thismia clandestina* (Blume) Miq. (изученный Meyer, 1909) и *T. javanica* (изученный Bernard, Ernst, 1910b). Результаты этих двух исследований цитируются в многочисленных более поздних работах (Ernst, Bernard, 1912; Maas et al., 1986; Rudall, Morley, 1992; Maas-van de Kamer, 1998; Waterman et al., 2013). Мы полагаем, что наличие апомиксиса у *Thismiaceae* следует перепроверить, поскольку оно не подтверждается данными о строении спородермы. Кроме того, эта идея противоречит данным о жизнеспособных пыльцевых зернах и о прорастании пыльцы на рыльцах у *T. americana* (Pfeiffer, 1918). В наших экспериментах *in vitro* пыльца не прорастала, возможно, из-за неподходящих условий, в том числе из-за состава среды.

#### Разнообразие палинологических признаков у *Thismia* в филогенетическом контексте.

Выборка, использованная в нашем исследовании, охватывает большинство основных линий эволюции клады *Thismia* Старого Света. Как следует из нашей работы (см. выше, также Shepeleva et al. 2020), клада *Thismia* Старого Света включает пять основных клад, которые хорошо согласуются с морфологическими и географическими данными. При этом филогенетическое положение нескольких видов (включая *T. javanica* и *T. tentaculata*) остается нерешенным; эти виды не были помещены ни в одну из пяти клад.

Размер пыльцевых зерен у видов *Thismia* Старого Света в целом однороден, варьирует в пределах 7–20 мкм по полярной оси и 11–30 мкм по экваториальному диаметру. Наименьшие пыльцевые зерна отмечены у *T. brunneomitroides* (предположительно относящегося к кладе 3 в соответствии с морфологией), а самая крупная пыльца характерна для двух видов из клады 5 (*T. annamensis* и особенно *T. alba*) и *T. angustimitra* из клады 4.

Поверхность спородермы является наиболее изменчивым палинологическим признаком *Thismia*. Нами проведена реконструкция предковых состояний скульптуры спородермы (рис.

43) на основе филогенетического дерева ITS+18S+*atp1*, согласно той же методике, что и приведенные выше реконструкции. Матрица данных, использованная при реконструкции, представлена в Таблице 6. Пыльца всех изученных видов клады 4 (*T. angustimitra*, *T. mucronata* и *T. puberula*) имеет наноперфоратную поверхность спородермы (диаметр отверстий не более 0,1 мкм), что позволяет предположить, что этот тип поверхности характерен для всей клады 4 и, вероятно, представляет собой синапоморфию клады. Плотность перфораций изменчива не только в пределах вида, но и в пределах одного образца. Наиболее многочисленные перфорации характерны для *T. angustimitra*, а наименьшая плотность перфораций отмечена для *T. puberula*. Гладкая поверхность, напротив, обнаружена у нескольких видов, принадлежащих к разным группам клады *Thismia* Старого Света: *T. abei* из клады 1, *T. brunneomitroides* из клады 3 и *T. alba* и *T. annamensis* из клады 5. Реконструкция показывает, что эволюция скульптуры спородермы у азиатских видов *Thismia* включала значительный уровень гомоплазии.

Наиболее необычная поверхность спородермы с многочисленными перфорациями была выявлена у *T. tentaculata* и у одного из двух образцов *T. javanica* (*Truong Ba Vuong et al. BV426*). Другой образец *T. javanica* (*Do Thi Xuyen et al. BHH 800*) разительно отличается от первого наличием гладкой поверхности.

**Таблица 6.** Состояния признаков скульптуры спородермы, использованные в реконструкции предковых состояний.

Скульптура с перфорациями различного размера (с крупными - microperforate, с мелкими - nanoporforate) закодирована в виде одного состояния - с перфорациями (perforate) в целях сопоставимости наших результатов с литературными данными.

вид	состояние признака	источник
<i>Thismia abei</i>	гладкая (psilate)	наши данные
<i>Thismia alba</i>	гладкая (psilate)	наши данные
<i>Thismia angustimitra</i>	с перфорациями (perforate)	наши данные
<i>Thismia annamensis</i>	гладкая (psilate)	наши данные
<i>Thismia huangii</i>	с перфорациями (perforate)	Chiang, Hsieh (2011)
<i>Thismia javanica</i>	гладкая (psilate) и с перфорациями (perforate)	наши данные
<i>Thismia mucronata</i>	с перфорациями (perforate)	наши данные
<i>Thismia ornata</i>	с перфорациями (perforate)	Caddick et al. (1998)
<i>Thismia panamensis</i>	гладкая (psilate)	Rübsamen (1986, СЭМ-изображение)

		Taf. 81b неубедительно)
<i>Thismia puberula</i>	с перфорациями (perforate)	наши данные
<i>Thismia rodwayi</i>	гладкая (psilate)	Cranwell (1953)
<i>Thismia tentaculata</i>	с перфорациями (perforate)	наши данные
<i>Afrothismia winkleri</i>	сетчатая (reticulate)	Erdtman (1952)
<i>Burmannia latialata</i>	гладкая (psilate)	Zhang (1999)
<i>Dioscorea bulbifera</i>	с перфорациями (perforate)	Schols et al. (2001, 2005)
<i>Tacca palmatifida</i>	с перфорациями (perforate)	Schols et al. (2005)

### Разнообразие пыльцы в комплексе видов *Thismia javanica*.

*Thismia javanica* и *T. tentaculata* принадлежат к группе из нескольких азиатских видов, очень сходных морфологически и нечетко разграниченных таксономически. Эта группа обозначена в данной работе как комплекс видов *T. javanica* (см. также Nuraliev et al., 2020b). На сегодняшний день эти два вида - единственные виды комплекса, включенные в филогенетический анализ (см. выше). Филогенетический анализ подтвердил их близкое родство, но не смог установить их точное место в пределах видов *Thismia* Старого Света. При идентификации изученных в данной работе образцов мы основывались на структурных признаках цветков, таких как число зубцов на верхушке тычинки. При этом таксономическая принадлежность сборов из природного заповедника Хонба (Вьетнам) оказалась не до конца понятной (см. Таксономический конспект): образцы *T. javanica* (*Truong Ba Vuong et al. BV426*) и *T. tentaculata* (включая *Truong Ba Vuong BV175b*), обнаруженные в этом районе, удивительно похожи друг на друга по форме и окраске цветков, и в то же время отличаются по форме и окраске цветков от других известных находок этих видов.

В нашем исследовании два образца *T. tentaculata* (из Хонба и из Гонконга) демонстрируют сходную (микроперфоратную) структуру спородермы, что согласуется с представлением об их конспецифичности. Образец *T. javanica* из Хонба (*Truong Ba Vuong et al. BV426*), а также образец этого вида из Таиланда (*Geesink et al. 7392*), изученный Caddick et al. (1998), имеют тот же тип поверхности спородермы. СЭМ-изображение пыльцевого зерна, опубликованное Caddick et al. (1998: fig. 18), по-видимому, отличается от пыльцы образца *Truong Ba Vuong et al. BV426* несколько более крупными перфорациями.

Образец *T. javanica* из природного заповедника Бакхьонгхоа, Вьетнам (*Do Thi Xuyen et al. ВНН 800*), по-видимому, отличался не только от образцов *T. tentaculata*, но даже от предположительно конспецифического ему образца из Хонба. Образец из Бакхьонгхоа - единственный изученный во всей группе видов *T. javanica*, у которого отсутствуют какие-либо

перфорации в спородерме. По-видимому, такое различие соответствует в целом межвидовому уровню изменчивости *Thismia*, и не ожидается в пределах одного вида или даже видового комплекса. Наше наблюдение является значительным дополнением к известной неоднородности группы видов *T. javanica*. В то же время, разнообразие пыльцы в этой группе не коррелирует ни с морфологическими признаками, используемыми для видовой идентификации, ни с признаками, которые в настоящее время считаются представляющими внутривидовую изменчивость (такие как цвет и форма цветка). Наши данные говорят о том, что морфология пыльцы является важной группой признаков, которую необходимо учитывать при всестороннем пересмотре этой группы видов.

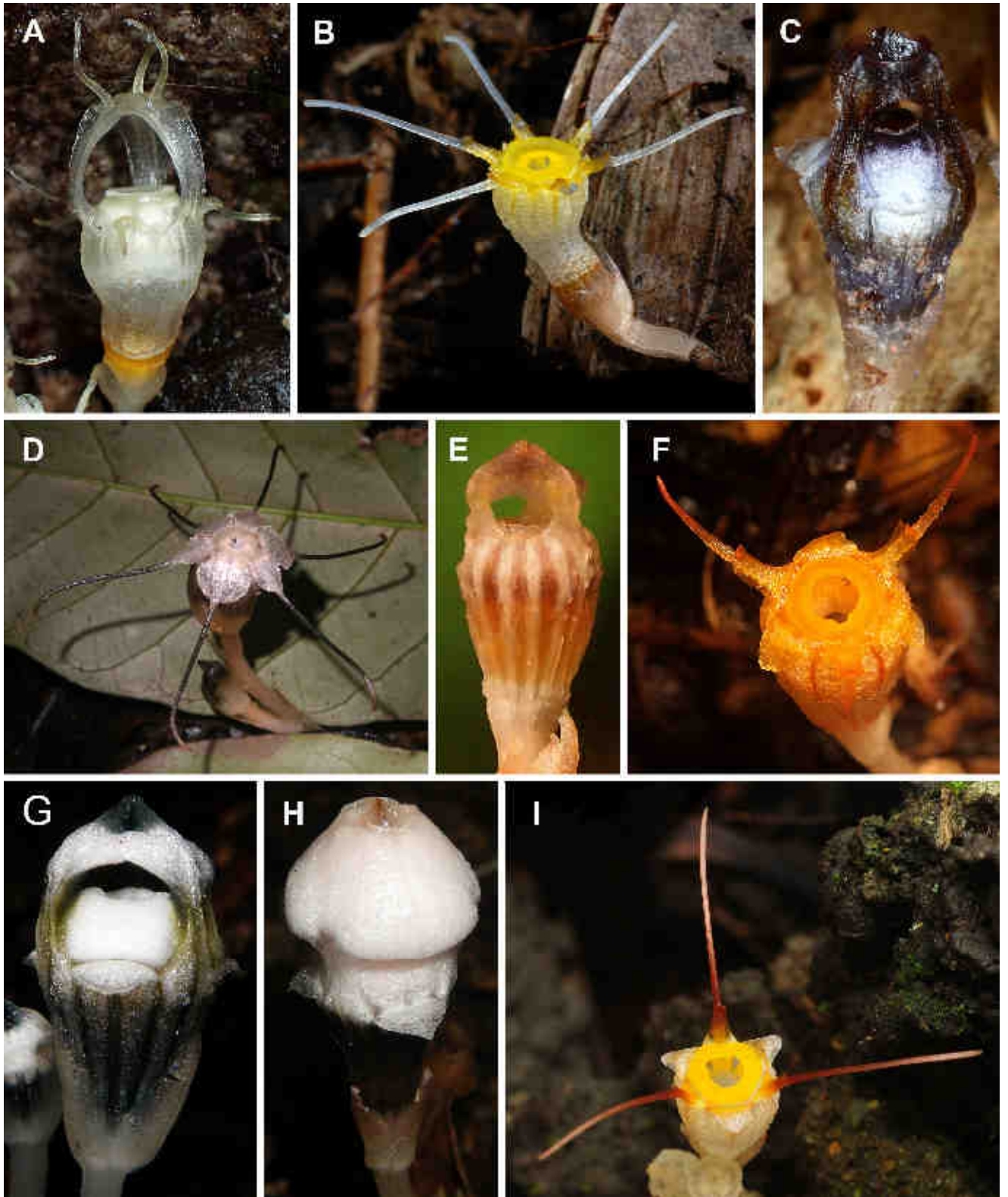
#### Значение палинологических данных для таксономии Thismiaceae и представлений об их биологии.

Впервые для семейства Thismiaceae нами установлено положение апертуры и, соответственно, палиноморфологический тип: по нашим данным, азиатская группа видов рода *Thismia* обладает однопоровой пыльцой с апертурой в экваториальном положении. Такой тип пыльцы ставит семейство Thismiaceae особняком в разнообразии покрытосеменных, поскольку является крайне редким и неизвестен за пределами порядка Dioscoreales.

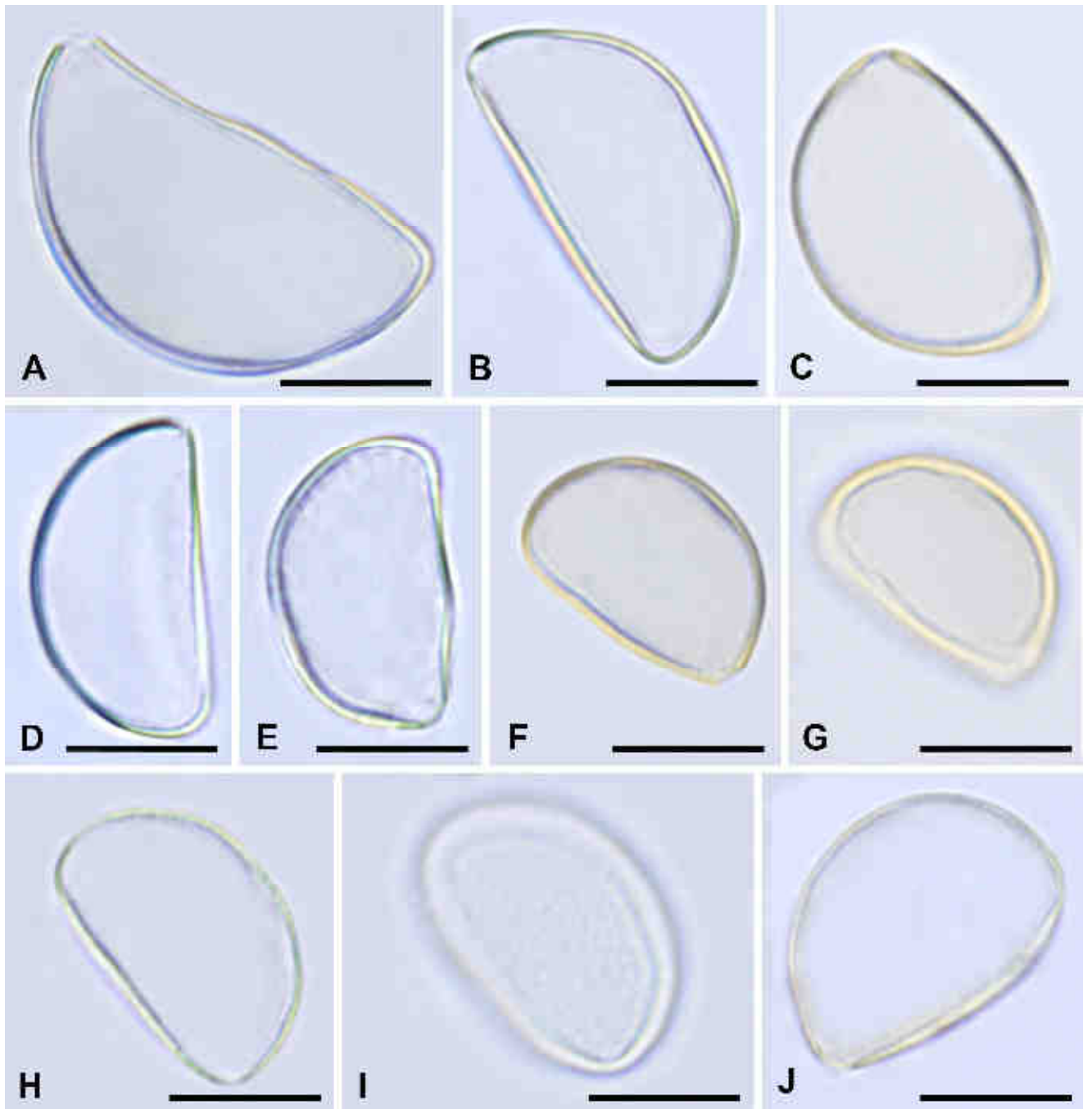
Несмотря на комплекс свидетельств в пользу энтомофилии *Thismia*, пыльца этого рода лишена каких-либо признаков, характерных для энтомофильных покрытосеменных. Таким образом, на данный момент имеются доводы как в пользу автогамии, так и в пользу ксеногамии у этого рода. Полученные нами данные указывают на необходимость детального изучения процесса переноса пыльцы у *Thismia*.

Скульптура поверхности пыльцы у азиатских *Thismia* достаточно разнообразна и при этом чаще всего инвариантна на уровне вида. Это делает данный признак таксономически ценным на уровне разграничения видов внутри рода. В частности, согласно нашим данным о скульптуре поверхности пыльцы у видов группы *T. javanica*, представления о числе видов в группе и об их морфологических и географических границах требуют тщательного пересмотра.

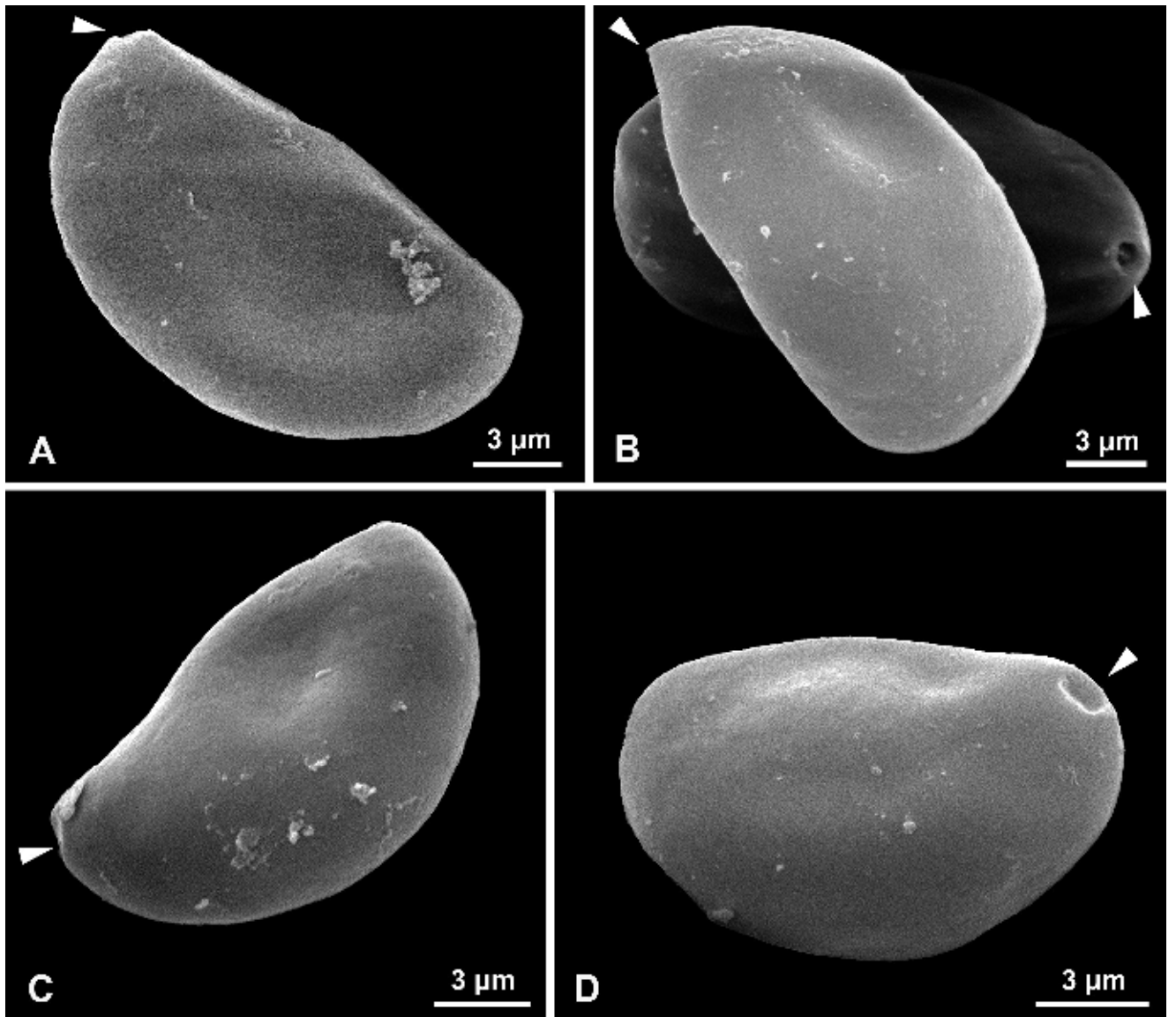




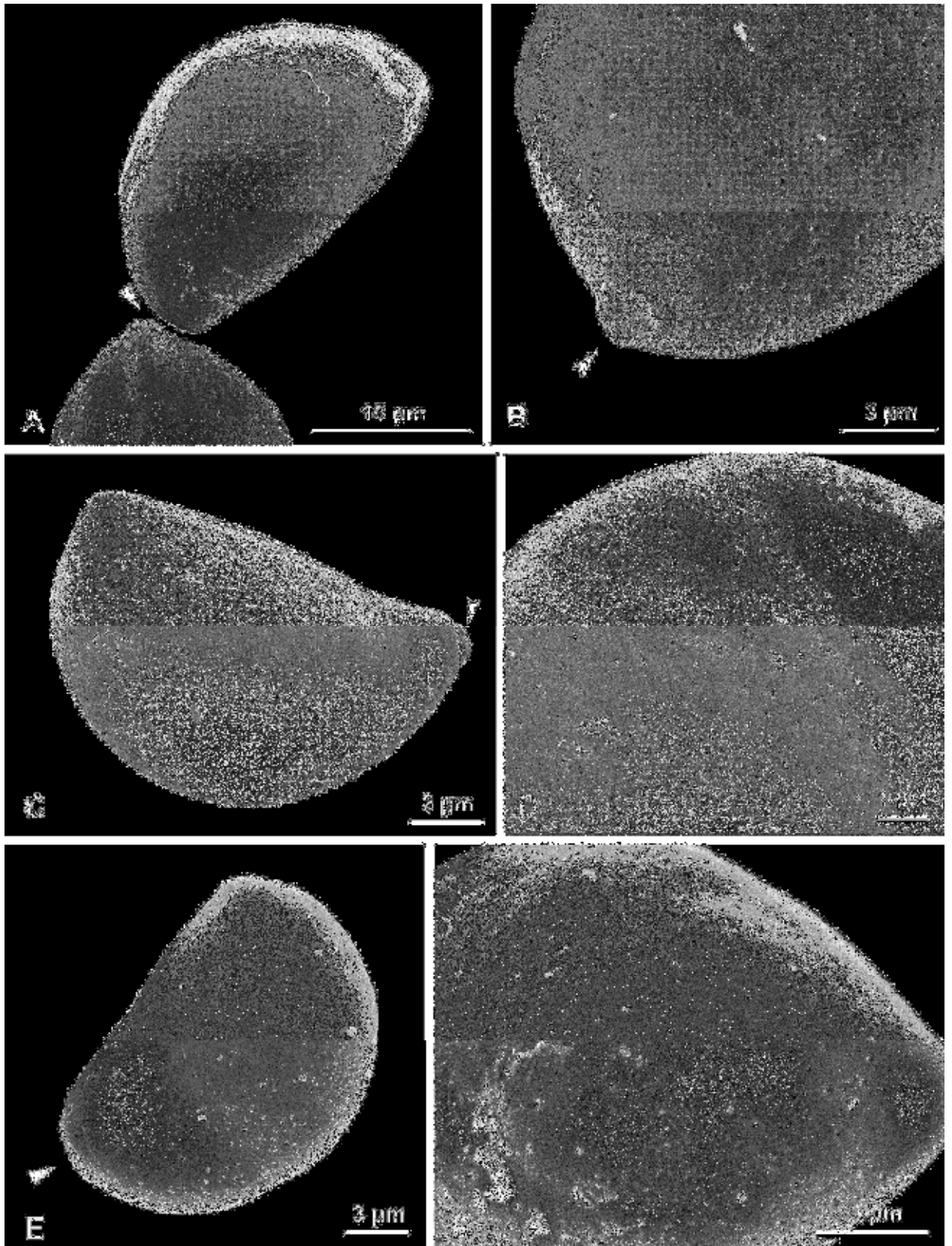
**Рис. 37.** Цветки азиатских видов *Thismia*, включенных в палинологическое исследование. **A.** *T. abei*. **B.** *T. alba*. **C.** *T. angustimitra*. **D.** *T. annamensis*. **E.** *T. brunneomitroides*. **F.** *T. javanica*. **G.** *T. mucronata*. **H.** *T. puberula*. **I.** *T. tentaculata*. Фотография А сделана К. Suetsugu, В, С - S. Chantanaorrapint, E – S. Tagane, F – Т.В. Vuong, I – S.S. Mar.



**Рис. 38.** Ацетолизированные пыльцевые зерна *Thismia* под световым микроскопом. **А.** *T. angustimitra* (образец *Chantanaorrapint et al.* 3904). **В.** *T. alba* (образец *Chantanaorrapint* 2801). **С.** *T. puberula* (образец *Yudina, Nuraliev* 15). **Д.** *T. annamensis* (образец *Nuraliev* 1562). **Е.** *T. abei* (образец *Suetsugu s.n.*). **Ф, Г.** *T. javanica* (образец *Xuyen, Hieu BHH* 800). **Н, И.** *T. tentaculata* (образец *Guo* 160628–1). **Ж.** *T. mucronata* (образец *Nuraliev* 813). Масштабный отрезок 10 мкм.

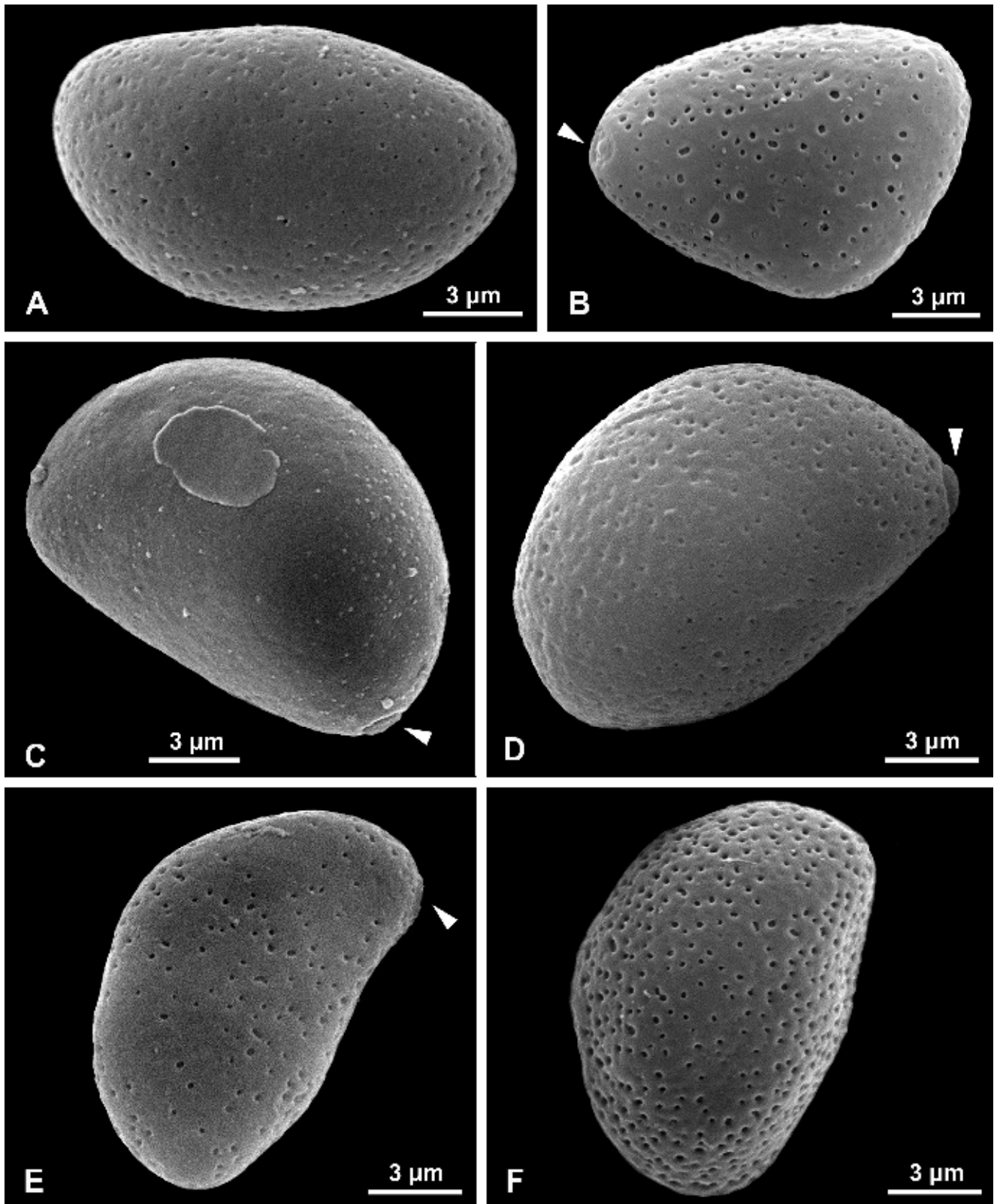


**Рис. 39.** Пыльцевые зерна *Thismia* (СЭМ-изображения): образцы с гладкой поверхностью. **А.** *T. alba* (образец *Chantanaorrapint 2801*). **В.** *T. brunneomitroides* (образец *Tagane et al. T4968*). **С.** *T. annamensis* (образец *Vuong BV175a*). **Д.** *T. annamensis* (образец *Nuraliev 999*). Стрелка-указатель означает апертуру.

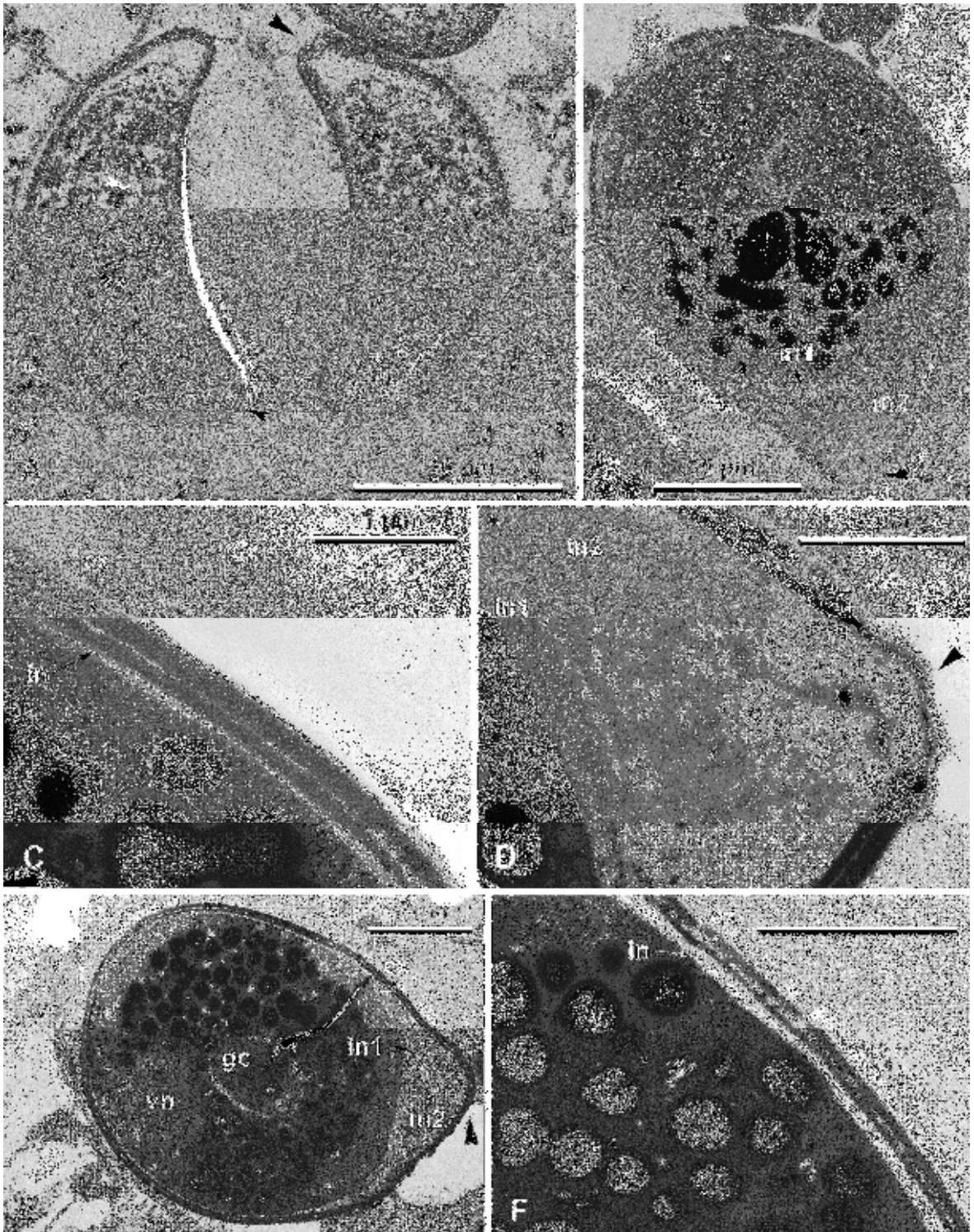


**Рис. 40.** Пыльцевые зерна *Thismia* (СЭМ-изображения): образцы с мелкими перфорациями (не более 0,1 мкм в диаметре). **А, В.** *T. angustimitra* (образец *Chantanaorrapint et al. 3904*). **С.** *T. mucronata* (образец *Nuraliev 1009*). **Д.** *T. mucronata* (образец *Nuraliev 813*). **Е, Ф.** *T. puberula* (образец *Nuraliev 1000*). Стрелка-указатель означает апертуру.





**Рис. 41.** Пыльцевые зерна *Thismia* (СЭМ-изображения): образцы с крупными перфорациями (0,3–0,5 мкм в диаметре) и виды с переменной поверхностью. **А, В.** *T. javanica* (образец *Vuong et al. BV426*). **С.** *T. javanica* (образец *Xuyen, Hieu BHH 800*, гладкая поверхность). **Д.** *T. tentaculata* (образец *Vuong BV175b*). **Е, Ф.** *T. tentaculata* (образец *Guo 160628-1*). Стрелка-указатель означает апертуру.



**Рис. 42.** Пыльцевые зерна *Thymia* (ТЭМ-изображения). **А–D.** *T. mucronata* (образец *Yudina, Nuraliev* 6). **Е, F.** *T. puberula* (образец *Yudina, Nuraliev* 15). **А.** Микроспорогенез на стадии поздней тетрады. Апертуры находятся в экваториальном (или почти экваториальном) положении. **В, Е.** Зрелая пыльца, общий вид. **С, F.** Зрелая пыльца, участок спородермы вне области апертуры. **Д.** Зрелая пыльца, участок спородермы в области апертуры. Стрелка-указатель означает апертуру; *с*: каллозная стенка; *ех*: эктэкзина; *gc*: генеративная клетка; *in*: интина; *in1*: эндинтина; *in2*: эктинтина; *vp*: вегетативное ядро.



## ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ КОНСПЕКТ THISMIACEAE ВО ВЬЕТНАМЕ, КАМБОДЖЕ И ЛАОСЕ (Nuraliev et al., 2014b, 2015, 2020b)

**Thismiaceae** J. Agardh 1858, *Theoria Syst. Pl.*: 99, *nom. cons.*

Miq. 1859, *Flora Nederl. Ind.* 3: 615, Hutch. 1934, *Fam. Fl. Pl.*: 177, 1959, *Fam. Fl. Pl.* 2: 687, 1973, *Fam. Fl. Pl.* 3: 844; R. Dahlgren & Clifford 1982, *Monocot.*: 308; R. Dahlgren et al. 1985, *Fam. Monocot.*: 219; K. Larsen 1987, *Fl. Thailand* 5: 124; Takht. 1997, *Div. Class. Fl. Pl.*: 495, 2009, *Fl. Pl.* 2 ed.: 637; P. H. Hô 2000, *Ill. Fl. Vietnam* 3: 759; V. Merckx *et al.* 2013, *Mycoheterotrophy*: 44; Cheek et al. 2018, *PeerJ* 6: 5.

**Тип:** *Thismia* Griff.

### Описание

Мелкие наземные нефотосинтезирующие микогетеротрофные травы. **Подземная часть** — горизонтальные червевидные корни, или коралловидные корни, или клубневидные корни, или короткое корневище с пучками небольших «корневых клубеньков», или вертикальное цилиндрическое симподиально ветвящееся корневище, или клубень. **Корни** лишены корневых волосков. **Надземный побег** обычно удлиненный и более или менее прямостоячий (или очень короткий), неветвящийся или (в редких случаях) ветвящийся. **Листья** очередные, простые, сидячие, чешуевидные. **Цветки** одиночные терминальные, либо собраны в тирзоид с одним малоцветковым монохазием, или (редко) собраны в тирзоид с несколькими монохазиями. Цветки иногда окружены оберткой, включающей до 3 чешуй. Цветки актиноморфные или зигоморфные, разнообразно окрашенные. Листочки околоцветника и тычинки прикреплены к верхушке длинного гипантия, образующего цветочную камеру (в редких случаях трубка продолжается выше уровня прикрепления тычинок, что следует интерпретировать как трубку околоцветника). **Гипантий** обратноконический, кувшинчатый или цилиндрический, прямой или согнутый посередине. Листочков околоцветника 6, в 2 чередующихся кругах, иногда листочки с нитевидными придатками. **Наружные листочки околоцветника** свободные, редко очень маленькие или видимо отсутствующие. **Внутренние листочки околоцветника** свободные, постгенитально сросшиеся в митру или перекрывающиеся с образованием неплотного купола (без срастания). **Тычинок** 6 или редко 3, расположены на радиусах листочков околоцветника (внутренних листочков околоцветника в случае 3 тычинок), висячие и, таким образом, полностью скрытые в цветочной камере (или, редко, изогнутые книзу), часто с надсвязниками и/или с различными придатками, железками и волосками, иногда сросшиеся постгенитально в тычиночную трубку. Основания тычиночных нитей обычно конгенитально



объединены в кольцевидный аннулюс. Теки 2 в каждой тычинке, экстрорзные или (редко) латрорзные, вскрывающиеся продольно. **Завязь** нижняя, одногнездная; плаценты 3, париетальные различной формы, иногда вторично преобразующиеся в подобие отдельных свободных центральных плацент (т.е. столбчатые плаценты); септальные нектарники отсутствуют; семязачатки многочисленные; столбик короткий и широкий, иногда несущий 3 свободных стилодия. **Плод** – коробочка, чашевидная и вскрывающаяся сверху (пиксидиум) или реже локулицидная. Семена многочисленные, пылевидные.

### Распространение

Семейство *Thismiaceae* включает пять родов и более 110 видов, которые распространены в тропиках Азии, Австралии, Африки и Нового Света, а также в субтропических и редко умеренных регионах. На территории Камбоджи, Лаоса и Вьетнама известен один род и восемь видов (рис. 44).

### Экология

В основном встречаются под пологом первичных вечнозеленых тропических лесов, в тенистых местах среди листового опада.

*Thismia* Griff. 1844, Proc. Linn. Soc. London 1: 221.

Miq. 1859, Flora Nederl. Ind. 3: 615; Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 34; Jonker 1938, Monogr. Burmann.: 227, 1948, Fl. Malesiana 4: 21; R.Dahlgren et al. 1985, Fam. Monocot.: 219; Maas et al. 1986, Fl. Neotrop. Monogr. 42: 143; K.Larsen 1987, Fl. Thailand 5: 124; Takht. 1997, Div. Class. Fl. Pl.: 495, 2009, Fl. Pl. 2 ed.: 637; Maas-Van de Kamer 1998, Fam. Gen. Vasc. Pl. 3: 163; P.H.Hô 2000, Ill. Fl. Vietnam 3: 759; T.D.Nguyen 2003, Checkl. Pl. Spec. Vietnam 2: 27; T.L.Wu et al. 2010, Fl. China 23: 124; V.Merckx *et al.* 2013, Mycoheterotrophy: 47; Trias-Blasi et al. 2015, Taxon 64: 557; Tsukaya 2016, Fl. Japan 4: 197; Kumar et al. 2017, Phytotaxa 319: 230; Wapstra & V.Merckx 2019, Fl. Tasmania: 1; Da Silva et al. 2020, Phytotaxa 429: 262.

**Тип:** *Thismia brunonis* Griff. 1844, Proc. Linn. Soc. London 1: 221.

### Синонимы:

*Ophiomeris* Miers 1847, Proc. Linn. Soc. London 1: 328. Miers 1851, Trans. Linn. Soc. London 20: 373; Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 42.

Типовой вид (выбран Maas et al., 1986: 143): *O. macahensis* Miers 1847, Proc. Linn. Soc. London 1: 329) [≡ *Thismia macahensis* (Miers) F.Muell. 1891, Proc. Roy. Soc. Tasm. 1890: 234].

*Sarcosiphon* Blume 1849, Mus. Bot. 1: 65. Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 36; R.Dahlgren et al. 1985, Fam. Monocot.: 219.

Типовой вид: *S. clandestinus* Blume 1849, Mus. Bot. 1: 65 [= *Thismia clandestina* (Blume) Miq. 1859, Flora Nederl. Ind. 3: 616].

*Tribrachys* Champ. ex Thwaites 1864, Enum. Pl. Zeyl.: 325, *nom. inval.*

*Myostoma* Miers 1866, Trans. Linn. Soc. London 25: 474. Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 40.

Типовой вид: *M. hyalinum* Miers 1866, Trans. Linn. Soc. London 25: 474 [= *Thismia hyalina* (Miers) Benth. & Hook.f. ex F.Muell. 1891, Proc. Roy. Soc. Tasm. 1890: 234].

*Bagnisia* Becc. 1878, Malesia: 249.

Типовой вид: *B. crocea* Becc. 1878, Malesia: 249 [= *Thismia crocea* (Becc.) J.J.Sm. 1909, Nova Guinea 8: 193].

*Geomitra* Becc. 1878, Malesia: 250. Jonker 1938, Monogr. Burmann.: 254, 1948, Fl. Malesiana 4: 25; R.Dahlgren et al. 1985, Fam. Monocot.: 219; Takht. 1997, Div. Class. Fl. Pl.: 495, также 2009, Fl. Pl. 2 ed.: 637 в составе Burmanniaceae).

Типовой вид (выбран Jonker 1938: 255): *G. clavigera* Becc. 1878, Malesia: 251 [= *Thismia clavigera* (Becc.) F.Muell. 1891, Proc. Roy. Soc. Tasm. 1890: 235].

*Rodwaya* F.Muell. 1890, Victorian Naturalist 7: 116, *nom. inval.*

*Triscyphus* Taub. 1895, Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 36: 66. Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 42; Jonker 1938, Monogr. Burmann.: 225; R.Dahlgren et al. 1985, Fam. Monocot.: 219.

Типовой вид: *T. fungiformis* Taub. ex Warm. 1901, Overs. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Forh. Medlemmers Arbejder 1901: 178 [= *Thismia fungiformis* (Taub. ex Warm.) Maas & H.Maas 1986, Fl. Neotrop. Monogr. 42: 165].

*Glaziocharis* Taub. 1895, Verh. Bot. Vereins Prov. Brandenburg 36: 66. Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 40; Jonker 1938, Monogr. Burmann.: 226.

Типовой вид: *G. macahensis* Taub. ex Warm. 1901, Overs. Kongel. Danske Vidensk. Selsk. Forh. Medlemmers Arbeider 1901: 175 [= *Thismia caudata* Maas & H.Maas. 1986, Fl. Neotrop. Monogr. 42: 162].

*Scaphiophora* Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 39. Jonker 1938, Monogr. Burmann.: 256, 1948, Fl. Malesiana 4: 25; R.Dahlgren et al. 1985, Fam. Monocot.: 219; Takht. 1997, Div. Class. Fl. Pl.: 495, 2009, Fl. Pl. 2 ed.: 637.

Типовой вид: *S. appendiculata* (Schltr.) Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 39 [= *Thismia appendiculata* Schltr. 1918, Bot. Jahrb. Syst. 55: 202].

*Triurocodon* Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 41.

Типовой вид: *T. glaziovii* (Poulsen) Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 41 (= *Thismia glaziovii* Poulsen 1889, Rev. Gén. Bot. 1: 549).

*Mamorea* de la Sota 1960, Darwiniana 12: 43.

Типовой вид: *M. singeri* de la Sota 1960, Darwiniana 12: 45 [= *Thismia singeri* (de la Sota) Maas & H.Maas 1986, Fl. Neotrop. Monogr. 42: 166].

## Описание

**Травы** до 10(–15) см высотой. **Подземная часть** - горизонтальные червевидные корни, или коралловидные корни, или клубень. **Цветки** одиночные терминальные, либо собраны в тирзоид с одним малоцветковым монохазием. Терминальные цветки окружены оберткой, состоящей обычно из 3 чешуй; боковые цветки окружены оберткой из 2 или 3 чешуй. Цветки актиноморфные или реже зигоморфные, разнообразно окрашенные. Листочки околоцветника и тычинки прикреплены к верхушке гипантия. Внутренняя поверхность гипантия иногда с продольными перекладинами или иной орнаментацией. Наружные и/или внутренние листочки околоцветника иногда с придатками - от коротких, похожих на протуберанцы, до длинных и нитевидных. **Наружные листочки околоцветника** свободные, в редких случаях очень маленькие или видимо отсутствуют. **Внутренние листочки околоцветника** свободные, постгенитально сросшиеся в митру или перекрывающиеся с образованием неплотного купола (без срастания). Митра иногда имеет три ямки на верхней поверхности. **Тычинок** 6, свисающих и, таким образом, полностью скрытых в цветочной камере, с расширенными связниками, обычно с длинными надсвязниками (у неотропических видов надсвязники короткие или отсутствуют), часто постгенитально сросшимися в тычиночную трубку. Надсвязник часто с адаксиальным юбкообразным или крыловидным придатком, иногда с межтычиночными

железками (по одной железке на каждом шве срастания тычинок; выделение какого-либо секрета не зарегистрировано), часто с несколькими либо многочисленными зубцами и/или с несколькими длинными волосками на верхушке. Основания тычиночных нитей конгенитально объединены в кольцевидный аннулюс. Пыльники экстрорзные, часто окружены рядами железистых волосков. **Плаценты** париетальные, обычно преобразующиеся в столбчатые путем отделения от стенки завязи; столбик несет три стилодия. При созревании плодов гипантий опадает, отделяясь от завязи по кругу. **Плод** чашевидный (пиксидиум), растрескивающийся в верхней части по мере высыхания.

### Распространение

Род *Thismia* включает около 100 видов, распространенных в тропической и субтропической Азии до умеренной Австралии и в Америке, в основном в тропических широтах. На территории Камбоджи, Лаоса и Вьетнама зарегистрировано восемь видов. Во Вьетнаме известно шесть видов, четыре из которых являются национальными эндемиками. В Камбодже и Лаосе известно по одному эндемичному виду.

Виды *Thismia* имеют тенденцию сосуществовать друг с другом (а также с другими микогетеротрофными растениями), причем иногда встречаются по два или три в смешанных популяциях. Во Вьетнаме выявляется два центра разнообразия *Thismia*: природный заповедник Хонба и национальный парк Чуянсин, в которых выявлено четыре и три вида соответственно.

### Этимология

Название рода *Thismia* является анаграмматизированным именем г-на Томаса Смита (Thomas Smith). Этот род увековечивает открытия Смита в области морфологии растений.

### Ключ для определения видов *Thismia* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе

1. Внутренние листочки околоцветника свободные, с распростертыми нитевидными придатками.....2
- Внутренние листочки околоцветника объединены своими верхними частями в митру, имеют придатки либо лишены их.....5
  
2. Внутренние и наружные листочки околоцветника более или менее одинаковые, и те и другие с распростертыми нитевидными придатками длиной 6.5–20.5(42) мм; весь цветок от беловато-серого до коричневого цвета.....5. *Thismia annamensis*

- Внутренние и наружные листочки околоцветника отличаются по строению, наружные листочки околоцветника без придатков; цветок белого, желтого и/или (оранжево-) красного цвета, аннулюс желтый или оранжевый.....3

3. Гипантий внутри с трансверзальными перекладинами; гипантий снаружи бледно-оранжевый (по крайней мере, в верхней части); надсвязники на верхушке трехзубчатые.....7. *Thismia javanica*

- Гипантий внутри мелко неравномерно морщинистый, без трансверзальных перекладин; гипантий снаружи часто равномерно белый (но иногда светло-оранжево-красный); надсвязники на верхушке двузубчатые или трехзубчатые (если трехзубчатые, то гипантий снаружи равномерно белый).....4

4. Надсвязники на верхушке двузубчатые.....8. *Thismia tentaculata*

- Надсвязники на верхушке трехзубчатые.....6. *Thismia bokorensis*

5. Внутренние листочки околоцветника в пределах митры черепитчато сросшиеся (их перекрывающиеся края видны на внешней поверхности), митра с узким центральным отверстием и тремя длинными жгутиковыми придатками; тычинки без межтычиночных железок и юбкообразных / крыловидных придатков.....1. *Thismia nigricoronata*

- Внутренние листочки околоцветника в пределах митры створчато сросшиеся (их края не перекрываются), митра без отверстия и хорошо заметных придатков (иногда имеются только придатки длиной не более 2 мм); тычинки с межтычиночными железами и юбкообразными / крыловидными придатками.....6

6. Митра уже гипантия, с тремя короткими верхушечными придатками, изначально прижатыми друг к другу с образующим остроконечия, с черной и голой или более или менее опушенной внутренней поверхностью.....2. *Thismia mucronata*

- Митра шире гипантия, без верхушечных придатков, с белой внутренней поверхностью, покрытой сосочковидными трихомами.....7

7. Цветки крупные (длиной около 3 см); аннулюс вертикальный, снаружи голый, равномерно белый; верхушка митры с тремя пальчататыми бороздами.....3. *Thismia okhaensis*

- Цветки мелкие (длиной около 2 см); аннулюс куполообразный с явными вертикальной и горизонтальной частями, снаружи покрытый короткими волосками, в основании белый, на верхушке красновато-оранжевый; верхушка митры с тремя ямками.....4. *Thismia puberula*

**Секция *Glaziocharis* (Taub. ex Warm.) Hatus.**

**1. *Thismia nigricoronata* Kumar & S.W.Gale 2017, Phytotaxa 319: 234, fig. 4, 5.**

**Тип:** ЛАОС. Vientiane Province: Vang Vieng District, Nam Pae Village, elevation 544 m, 28 April 2012, S.W. Gale, P. Kumar, P. Santainsy, P. Phunthavong HNL-KFBG 0099 (голотип: HNL, в спиртовой коллекции, n.v.).

**Описание**

**Растение** высотой около 5.5 см. **Корни** червевидные. **Побеги** голые (кроме некоторых частей цветка, см. ниже), ниже обертки - с удлинёнными междоузлиями. **Листья** до 7,5 мм длиной. Цветоножка около 2 мм длиной. **Цветок** одиночный терминальный, актиноморфный, длиной 25–40 мм, шириной 7–7,5 мм. **Гипантий** около 4,5 мм длиной, к основанию сужен (около 4,5 мм в диаметре), кверху расширен (около 5,5 мм в диаметре); наружная поверхность белая с желто-зеленым оттенком, густо покрыта продольно расположенными бородавками разного размера, с 12 вдавленными зелеными ребрышками; внутренняя поверхность гладкая (без трансверзальных перекладин), с выступающим кольцеобразным образованием непосредственно под рыльцем. Аннулюс в виде вертикально вытянутого купола, 3,5–4 мм длиной, около 5,5 мм в диаметре в основании, ярко-желто-зеленый с 6 темно-зелеными продольными ребрышками, снаружи покрыт густо расположенными папиллами, кроме ребер, внутри гладкий, с отверстием около 2,7 мм в диаметре. **Наружные листочки околоцветника** треугольные, постепенно сужающиеся, отогнутые, белые, полупрозрачные, длиной 2,5–3 мм, около 1 мм шириной у основания. **Внутренние листочки околоцветника** косо лопатчатые, черные, шероховатые и неравномерно покрытые неровностями, дистально широко сросшиеся контурно налегающими широкими частями с образованием короновидной митры с отверстием в центре, в основании около 1 мм шириной, расширяются к митре до ширины около 4 мм. Каждый листочек несет жгутиковидный придаток вблизи отверстия митры; придатки прямостоячие, черные и покрытые неровностями у основания и полупрозрачные белые и гладкие к верхушке, 7,2–17,7 мм длиной, около 0,8 мм шириной у основания и резко сужаются к верхушке до ширины менее 0,2 мм. **Тычинки** прямоугольные, 4,8–5,5 мм длиной, 0,7–0,9 мм шириной, с длинными надсвязниками, сросшиеся латерально по всей длине, за исключением тычиночных нитей и закругленных верхушек, с образованием тычиночной трубки. Надсвязники с верхней третью, загнутой на 90° в сторону гипантия, опушены редкими многоклеточными волосками, без придатков. Теки адаксиальные (обращены к гипантию, поскольку тычинки

свисающие), отстоящие друг от друга, окружены редкими железистыми трихомами. Межтычиночные железки отсутствуют. **Завязь** обратноконическая, с продольно бородавчатой наружной поверхностью, около 3,5 мм длиной. Столбик цилиндрический, около 0,75 мм длиной, около 0,7 мм шириной; стилодии объединены с образованием куполообразной структуры около 1 мм длиной и шириной. **Плоды** неизвестны.

### Этимология

Видовой эпитет «*nigricoronata*» отсылает к черной коронообразной митре, характерной для этого вида.

### Фенология

Цветение в апреле.

### Распространение

Эндемик Лаоса, района Вангвиенг. Известно только по типовому сбору.

**Секция** *Mirabilis* Nuraliev, nom. prov.

Типовой вид: *Thismia mirabilis* K.Larsen

Диагноз: подземная часть растения представлена червевидными корнями, выраженный подземный побег отсутствует; внутренняя поверхность гипантия без поперечных перекладин; внутренние листочки околоцветника сростаются с образованием митры; внутренние листочки околоцветника лишены придатков (у некоторых видов есть селкие выросты на верхушке митры длиной не более 1,5 мм); тычинки имеют придатки.

**2. *Thismia mucronata*** Nuraliev 2014, Phytotaxa 167: 246, fig. 1–3. (рис. 45–47)

Kumar et al. 2017, Phytotaxa 319: 232; Nuraliev et al. 2019, Wulfenia 26: 150, fig. 1J.

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Lam Dong Province: Bao Lam District, Loc Bac Municipality, 22.2 km NNW of Bao Loc town, in the forest, not far from river, elevation ca. 1000 m a.s.l., N 11°44'18'' E 107°43'22'', 13 April 2013, M.S. Nuraliev 813 (голотип: MW: MW0591768!, включая растения с цветками в спиртовой коллекции).

Изображение голотипа доступно по ссылке:

<https://depo.msu.ru/open/public/en/item/MW0591768>

## Описание

**Растение** высотой около 4–5 см, ветвящееся за счет образования корневых отпрысков. **Корни** червевидные. **Побеги** голые (кроме некоторых частей цветка, см. ниже), ниже обертки - с удлинненными междоузлиями. **Листья** в числе 3–11, до 7 мм длиной. Цветки редко одиночные терминальные, обычно собраны в тирзоид с одним монохазием, включающим до 2 цветков. Терминальный цветок окружен оберткой из (2)3 чешуй; боковые цветки окружены оберткой из 2 или 3 чешуй. Соцветие ветвится в трансверзальной плоскости; тип монохазия – улитка (bostrux) или извилина (sincinnus). Чешуи обертки до 9 мм длиной. Цветоножка (междоузлие между оберткой и завязью) длиной менее 1 мм. **Цветок** актиноморфный, длиной 12–17 мм от основания завязи. **Гипантий** обратноконический, длиной (4,5) 5–8 мм (исключая нижнюю завязь), около (5.7)6–7,5 мм шириной в верхней части; чешуи обертки достигают примерно двух третей гипантия; наружная поверхность гипантия с 12 выдающимися продольными жилками, неравномерно покрыта мелкими папиллами, особенно вдоль жилок, темно-синяя и постепенно темнеющая в дистальном направлении, но с узким беловатым воротничком в верхней части, жилки темнее окружающей ткани; внутренняя поверхность без трансверзальных перекладин, окончатая, равномерно темно-синяя и полупрозрачная, но со светло-оранжевым воротничком в верхней части (выше уровня придатков тычинок). Аннулюс почти горизонтально покрывающий гипантий, куполообразный, мясистый, молочно-белый, снаружи очень мелко опушенный (иногда видимо голый), с округло-треугольным отверстием около 1,5–2,5 мм в диаметре. **Наружные листочки околоцветника** распростерты, широкотреугольные, 1,4–2,4 мм длиной, 2–3,6 мм шириной в основании, белые и по краям полупрозрачные, края цельные, верхушка от заостренной до округлой. **Внутренние листочки околоцветника** в дистальной части изогнуты внутрь и сросшиеся широкими верхушками (неразделимы без разрывов), образуя толстую митру с выпуклой верхушкой около 1,5–3,5 (4,5) мм высотой (исключая свободные базальные части листочков) и 4–6 (6,8) мм шириной с заметными швами срастания, оставляют 3 широких дугообразных боковых отверстия шириной 3–4,5 мм между митрой, двумя соседними свободными базальными частями листочков и аннулюсом. Внутренние листочки околоцветника мясистые, широко прикреплены к аннулюсу вдоль всего его радиуса, кроме внутреннего края, в основании около 2 мм шириной, слегка сужены выше до ширины около 1 мм и расширены к митре. Свободные части внутренних листочков околоцветника каждая с краевыми утолщениями и с выраженным дорзальным срединным килем, продолжающимся от одной из жилок гипантия; кили продолжаются до верхушки митры, где они переходят в 3 свободных прямостоячих остропирамидальных придатка высотой 0,5–1 мм; придатки изначально плотно прижаты друг к другу, напоминая короткой, но отчетливо выделяющееся остроконечие на верхушке митры, позднее слегка расходятся. Ямки митры



отсутствуют. Внутренняя поверхность митры голая или более или менее опушенная, особенно у молодых цветков. Самые узкие части внутренних листочков околоцветника снаружи черновато-голубые, постепенно становятся зеленовато-коричневыми в основании и белыми в дистальной части; митра снаружи молочно-белая, кроме придатков; придатки от темных до бледно-голубых, а затем приобретают оттенок от оранжевого до светло-коричневого; внутренние листочки околоцветника внутри равномерно черные, включая митру. **Тычинки** около 4–5 мм длиной, с длинными с длинными надсвязниками, сросшиеся латерально по всей длине, за исключением тычиночных нитей и округлых верхушек, с образованием тычиночной трубки. Каждая тычинка со срединной продольной бороздой на внутренней (абаксиальной) стороне. Надсвязники с юбкообразными придатками на наружной (адаксиальной) стороне немного ниже тек, вогнутые адаксиально ниже придатков; каждый придаток шире надсвязника, шириной 1,3–1,5 мм, наклонен к верхушке надсвязника и достигает ее, с прямоугольной главной пластинкой и перпендикулярными краевыми крыловидными выступами пластинки, образующими Н-образную структуру (при виде снизу), которые прикрепляются к ткани надсвязника так, что проксимальные части выступов оттянуты наружу в виде треугольника (и избегают проксимально по направлению к текам), а дистальные части закруглены. Теки адаксиальные (обращены к гипантию, поскольку тычинки свисающие), отстоящие друг от друга, около 1–1,3 мм длиной. Опушение андроеца состоит из 3–4 папилл на вершине каждого надсвязника, жестких длинных игольчатых волосков по краям придатков и 2 рядов более коротких железистых волосков по бокам каждой теки. Имеются межтычиночные железки. Тычинки белые, за исключением зеленовато-голубых дистальных частей надсвязников и полупрозрачных светло-оранжевых придатков. **Завязь** обратноконическая, 2,2–3,5 мм длиной, 2,8–3,8 мм шириной в верхней части. При рассмотрении цветка сбоку граница между нижней завязью и гипантием не видна. Плаценты столбчатые. Столбик короткоцилиндрический, около 0,4–1 мм длиной, около 0,4–0,9 мм в диаметре, темно-синий; стилодии расположены примерно на 2–3,6 мм ниже верхушек тычинок, прямостоячие, прижатые друг к другу, простые, прямоугольные, 0,5–1 мм длиной, полупрозрачные светло-голубые, с рыльцами, покрытыми густыми мелкими папиллами. **Плоды** неизвестны.

### Этимология

Видовой эпитет «*mucronata*» отсылает к примечательному остроконечию на верхушке митры, характерному для этого вида.

### Фенология

Цветение с апреля по июнь и, возможно, дольше, плодоношение начиная с мая.

Цветок в начале цветения белый с синим; появление красного или коричневого оттенка, по всей видимости, маркирует более поздние стадии цветения, наряду с расхождением придатков внутренних листочков околоцветника (митры).

### Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Dak Lak Province:** Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 10 km S of Krong Kmar village, forest, not far from river, N 12°25'35'', E 108°21'58'', 970 m a.s.l., 21 May 2014, *M.S. Nuraliev 1009* (MW);

там же, 26 May 2019, *S.V. Yudina, M.S. Nuraliev YUD 6* (MW);

**Lam Dong Province:** Bao Lam District, Loc Bac Municipality, 22.2 km NNW of Bao Loc town, in the forest, not far from river, elevation ca. 1000 m a.s.l., N 11°44'18'' E 107°43'22'', 13 April 2013, *M.S. Nuraliev 813* (голотип: MW: MW0591768).

### Распространение

Эндемик Вьетнама, где встречается в двух соседних провинциях: Даклак (национальный парк Чуянсин) и Ламдонг (лесное хозяйство недалеко от города Баолок).

### Примечания

1. При помещении живых растений *Thismia mucronata* растений в этиловый спирт наблюдалось резкое изменение окраски цветков: менее чем через минуту все темные части цветка становились интенсивно оранжевыми. Позже цветки постепенно обесцвечивались.

2. *Thismia mucronata* описан в рамках подготовки данной диссертации как новый для науки вид. Он морфологически сходен с *T. okhaensis* и *T. puberula* из Вьетнама, а также с *T. angustimitra* и *T. mirabilis* из Таиланда. Детальное морфологическое сравнение *T. mucronata* с этими четырьмя видами приведено в Таблице 7.

*Thismia mucronata* имеет наибольшее сходство с *T. angustimitra* (Chantanaorrapint, 2008) и *T. mirabilis* (Larsen, 1965, 1987) Оба вида ошибочно включены в определитель малазийских видов (Tsukaya, Okada, 2012a). В частности, *T. mucronata* очень схож с этими видами цветовой палитрой цветка, а также заметным изменением цвета при погружении в спирт, описанным Larsen (1965). *Thismia mucronata* отличается как от *T. angustimitra*, так и от *T. mirabilis* короткими, но явно выступающими придатками внутренних листочков околоцветника, которые вместе выглядят как остроконечие на вершине выпуклой митры (по сравнению с митрой с плоской вершиной и без придатков) и отсутствием ямок митры (по сравнению с тремя ямками). Он также отличается от *T. mirabilis* митрой, более узкой, чем гипантий (по сравнению с более широкой, чем гипантий), горизонтальным (по сравнению с прямым) аннулюсом, и пыльниками,

сросшимися на уровне тек (по сравнению со свободными на уровне тек). Отличия *T. mucronata* от *T. angustimitra* заключаются в цельном (по сравнению с городчатым) краем наружных листочков околоцветника, хорошо заметным (по сравнению с почти отсутствующим) столбиком, и окраской цветка, в том числе преимущественно белой (по сравнению с пурпурной или коричневатой) митрой.

В дополнение, *T. okhaensis*, имеющий некоторые черты сходства с *T. mucronata*, характеризуется уникальными для данной морфологической группы крупными (до 3 см) цветками, широкой митрой с железистыми волосками под ее верхушкой и высоким прямостоячим аннулюсом, оставляющим очень узкие отверстия под митрой.

**Таблица 7.** Морфологические отличия *Thismia mucronata* и *T. puberula* от других видов из той же морфологической и филогенетической группы (клада 4 в филогенетической части данной работы, см. также Shepeleva et al., 2020). Признаки ранее описанных видов взяты из их протологов, а также из Larsen (1987).

	<i>T. angustimitra</i>	<i>T. mirabilis</i>	<i>T. mucronata</i>	<i>T. okhaensis</i>	<i>T. puberula</i>
Длина цветка	около 1 см	< 2 см	1.2–1.7 см	около 3 см	1.9–2.2 см
Край наружных листочков околоцветника	городчатый	цельный	цельный	цельный	Цельный
Форма аннулюса	горизонтальная (куполообразная с равномерным изгибом), с более или менее узким отверстием	вертикальная (прямая) с широким отверстием	горизонтальная (куполообразная с равномерным изгибом), с узким отверстием	вертикальная (прямая) с широким отверстием (судя по иллюстрациям, хотя описана как загнутая внутрь)	куполообразная, разграничена на вертикальную и горизонтальную части, с узким отверстием
Наружная поверхность аннулюса	голая	голая	очень мелко опушенная (иногда видимо голая)	голая	покрыта густыми очень короткими волосками
Митра шире или уже гипантия	уже	шире	уже	шире	Шире
Внутренняя поверхность митры	голая	голая	голая или более опушенная	покрыта железистыми волосками	покрыта густыми сосочко-видными трихомами
Наружная поверхность митры	с ямками; верхушка плоская	с ямками; верхушка плоская	с тремя придатками, формирующими остроконечие; верхушка выпуклая	с пальчатыми бороздами; верхушка плоская	с ямками; верхушка плоская
Место прикрепления тычинок к внутренней поверхности	часть высоты аннулюса	часть высоты аннулюса	вся высота аннулюса	менее половины высоты аннулюса	вся высота аннулюса

аннулюса					
Протяженность срастания пыльников тычинок	вдоль всего связника	вдоль надсвязников (на уровне тек срастания нет)	вдоль всего связника	вдоль всего связника	вдоль всего связника
столбик	практически отсутствует	явный, длиной 0,5 мм	явный, длиной 0,4–1 мм	явный, длиной 0,8 мм	явный, длиной 0,7–1 мм

3. *Thismia okhaensis* Luu, Tich, G. Tran & Dinh 2014, Phytotaxa 164: 190, fig. 1, 2.

Kumar et al. 2017, Phytotaxa 319: 232.

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Khanh Hoa Province: Khanh Son District, Hon Ba Nature Reserve (former Khanh Son Protection Forest), O Kha Valley, approximate coordinates N 12°02'57'' E 108°59'10'', elevation ca. 800 m, 12 July 2013, *Nguyen Thien Tich, Tran Gioi, Dinh Quang Diep, Luu Hong Truong, Nguyen Thanh Trung KH 638B* (голотип: SGN!).

### Описание

**Растение** до 13 см высотой. **Корни** червевидные. **Побеги** голые (кроме некоторых частей цветка, см. ниже), ниже обертки - с удлинёнными междоузлиями. **Листья** 3 мм длиной. **Цветок** одиночный терминальный (но с небольшой боковой почкой, которая, вероятно, развивается в боковой цветок), актиноморфный, около 30 мм длиной, окружен оберткой из 3 чешуй длиной 7 мм. **Гипантий** 9–10 мм длиной, полупрозрачно-черный, у основания синевато-коричневый, снаружи с продольными полосами. Аннулюс вертикальный (прямостоячий), белый. **Наружные листочки околоцветника** около 4 длиной, около 6 мм шириной, полупрозрачно-белые, изогнутые, бороздчатые, заостренные, цельнокрайние. **Внутренние листочки околоцветника** белые, сросшиеся верхушками в мясистую митру с выпуклой верхушкой, оставляющую 3 аркообразных боковых отверстия; отверстия полностью скрыты под митрой, около 3 мм длиной и 7 мм шириной. Верхушка митры с тремя пальчатыми бороздами; внутренняя поверхность с железистыми волосками. **Тычинки** с длинными надсвязниками, сросшиеся латерально по всей длине, за исключением тычиночных нитей и верхушек, с образованием тычиночной трубки. Каждая тычинка со срединной продольной бороздой на внутренней (абаксиальной) стороне. Связники и надсвязники полупрозрачные, светло-коричневые. Надсвязники с юбковидными придатками на наружной (адаксиальной) стороне немного ниже тек; придатки четырехугольные, полупрозрачные, желтовато-коричневые, с двумя боковыми зубцами и железистыми волосками. Теки адаксиальные (обращены к гипантию, поскольку тычинки свисающие), отстоящие друг от друга, 2 мм длиной. Имеются межтычиночные железки. **Завязь** 2,5 мм длиной, полупрозрачная, белая, а сверху

синевато-коричневая. Плаценты столбчатые. Столбик длиной около 0,8 мм; стилодии длиной около 1,5 мм, полупрозрачные, голубовато-коричневые, с рыльцами, покрытыми папиллами. **Плоды** неизвестны.

### Этимология

Видовой эпитет «*okhaensis*» отсылает к долине О-Ха, типовому местонахождению этого вида.

### Фенология

Цветение в июле.

### Распространение

Эндемик Вьетнама, заповедника Хонба. Известно только по типовому сбору.

### Примечания

*Thismia okhaensis* морфологически сходен с *T. puberula*; см. примечание к последнему виду.

**4. *Thismia puberula*** Nuraliev 2015, Phytotaxa 234: 135, fig. 1–3. (рис. 48–50)

Kumar et al. 2017, Phytotaxa 319: 232; Nuraliev et al. 2019, Wulfenia 26: 150, fig. 1K.

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Dak Lak Province: Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, in the forest, on an islet of a small river, elevation ca. 1100 m a.s.l., N 12°23'41'' E 108°20'55'', 28 May 2014, *M.S. Nuraliev 1000* (голотип: MW: MW0595664!, в спиртовой коллекции).

### Описание

**Растение** до 6 см высотой, ветвящееся за счет образования корневых отпрысков. **Корни** червевидные. **Побеги** голые (кроме некоторых частей цветка, см. ниже), ниже обертки - с удлинненными междоузлиями. **Листья** в числе около 8, до 6–7 мм длиной. Цветоножка (междоузлие между оберткой и завязью) около 1–3 мм длиной. **Цветок** одиночный терминальный (но с небольшой боковой почкой, которая, вероятно, развивается в боковой цветок), актиноморфный, длиной 19–22 мм от основания завязи, окруженный оберткой из 3 чешуй длиной до 7,5 мм. **Гипантий** обратноконический, 7–8 мм длиной (исключая нижнюю завязь), шириной около 5,8–7 мм в верхней части; чешуи обертки достигают одной трети

гипантия или ниже; наружная поверхность гипантия с 18 выдающимися продольными жилками, гладкая, темно-серовато-коричневая и постепенно темнеющая дистально, с узким белым воротничком в верхней части, жилки немного темнее окружающей ткани; внутренняя поверхность без трансверзальных перекладин, слегка морщинистая, окончатая, равномерно коричневая с белым воротничком с сетчатыми оранжевыми утолщениями в верхней части (выше уровня придатков тычинок). Аннулюс примерно в 1,5–2 раза шире своей высоты, куполообразный с отграниченной вертикальной частью (стенка высотой 2,5–4,3 мм, слегка закругленная снаружи) и горизонтальной частью (крыша шириной 4,5–5 мм) с резким прямым углом между ними, мясистый, равномерно покрыт снаружи густыми очень короткими волосками; отверстие аннулюса округло-треугольное с 3 вырезами на радиусах внутренних листочков околоцветника, около 1,5 мм в диаметре; стенка аннулюса белая, крыша красновато-оранжевая с постепенным переходом между ними. **Наружные листочки околоцветника** распростерты, широкотреугольные, 1–1,5 мм длиной, 3–3,5 мм шириной в основании, белые, слегка прозрачные, цельнокрайние, верхушка от острой до заостренной. **Внутренние листочки околоцветника** в дистальной части изогнуты внутрь и сросшиеся широкими верхушками (неразделимы без разрыва) в мясистую митру с заметными бороздчатыми швами срастания, оставляют 3 широких трапециевидных боковых отверстия шириной 4–5 мм между митрой, двумя соседними свободными базальными частями листочков и аннулюсом. Свободные части внутренних листочков околоцветника прямостоячие, мясистые, широко прикреплены к стенке аннулюса по всей его высоте вентральным килем, в основании около 2,5–3 мм шириной, выше немного сужены до ширины около 1 мм, расширены к митре и резко от нее отграничены; свободные части с краевыми утолщениями и дорзально приподнятой срединной жилкой. Митра практически округлая (при виде сверху), с прямыми горизонтальными нижними краями (при виде сбоку), расположенными на уровне верхушки аннулюса (что делает щель между митрой и аннулюсом едва заметной сбоку), высотой 3,5–5 мм и шириной 8–9,7 мм; внутренняя поверхность митры слегка вогнутая и равномерно покрыта густыми сосочковидными трихомами; наружная поверхность выпуклая с 3 ямками в верхней части, чередующимися с внутренними листочками околоцветника и вместе образующими углубление (с приподнятыми краями) около 4 мм шириной, со слегка выступающими ниже ямок срединными жилками, приподнятыми с образованием гребневидных границ между ямками; гребни объединены в центре митры с образованием крошечной верхушки; наружная поверхность митры с 2 вдавленными латеральными жилками в каждом листочке околоцветника под углом 45° к срединной жилке. Внутренние листочки околоцветника белые с полупрозрачными более тонкими участками, за исключением красновато-коричневого центра верхушки митры. **Тычинки** около 4–5,5 мм длиной, с длинными надсвязниками, сросшиеся латерально по всей

длине, за исключением тычиночных нитей и закругленных верхушек, с образованием тычиночной трубки. Основания тычиночных нитей занимают всю высоту аннулюса. Каждая тычинка с глубокой срединной продольной бороздой на внутренней (абаксиальной) стороне. Надсвязники с юбкообразными придатками на наружной (адаксиальной) стороне немного ниже тек, вогнутые адаксиально ниже придатков; каждый придаток такой же ширины (около 1,5 мм), как надсвязник, наклонен к верхушке надсвязника и не достигает ее, с выпуклой квадратной основной пластинкой и перпендикулярными краевыми крыловидными выступами пластинки, образующими Н-образную структуру (при виде снизу), которые прикреплены к ткани надсвязника так, что проксимальные части выступов оттянуты наружу в виде короткого треугольника (и избегают проксимально по направлению к текам), а дистальные части узко закруглены. Теки адаксиальные (обращены к гипантию, поскольку тычинки свисающие), отстоящие друг от друга, длиной около 1–1,3 мм. Опушение андроеца включает до 10 папилл на вершине каждого надсвязника, длинных игольчатых волосков по краям придатков и 2 рядов более коротких железистых волосков по бокам каждой теки. Имеются межтычиночные железки. Тычинки светло-оранжевые адаксиально (снаружи), включая придатки, бледно-розовые абаксиально (внутри). **Завязь** белая, обратноконическая, 2–2,5 мм длиной, 3–3,6 мм шириной в верхней части. При рассмотрении цветка сбоку граница между нижней завязью и гипантием не видна. Плаценты столбчатые. Столбик короткоцилиндрический, около 0,7–1 мм длиной, около 0,6 мм в диаметре, темно-синий; стилодии примерно на 2,7–3,6 мм ниже верхушек тычинок, прямостоячие, прижатые друг к другу, простые, прямоугольные, 0,6–1,2 мм длиной, полупрозрачные, светло-голубые с коричневатыми верхушками, с рыльцами, покрытыми густыми мелкими папиллами. **Плоды** неизвестны.

### Этимология

Видовой эпитет «*puberula*» отсылает к опушенному аннулюсу, характерному для этого вида.

### Фенология

Цветение с конца мая по июнь.

### Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Dak Lak Province:** Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, in the forest, on an islet of a small river, ca. 1100 m a.s.l., N 12°23'41'' E 108°20'55'', 28 May 2014, *M.S. Nuraliev 1000* (голотип: MW: MW0595664);

Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, in the forest, near small river, 1100 m a.s.l., N 12°23'41'' E 108°20'55'', 27 May 2019, S.V. Yudina, M.S. Nuraliev YUD 15 (MW).

### Распространение

Эндемик Вьетнама, национального парка Чуянгсин. Известен из единственного местонахождения, где был собран дважды.

### Примечания

*Thismia puberula* описан в рамках подготовки данной диссертации как новый для науки вид. Он морфологически сходен с *T. mucronata* и *T. okhaensis* из Вьетнама, а также с *T. angustimitra* и *T. mirabilis* из Таиланда. Детальное морфологическое сравнение *T. puberula* с этими четырьмя видами приведено в Таблице 7. Наиболее важными отличиями *T. puberula* являются куполообразный аннулюс с ограниченными вертикальной и горизонтальной частями, а также покрытая волосками наружная поверхность аннулюса. Кроме того, *T. puberula* отличается от этих видов следующей совокупностью признаков: короткий цветок (1,9–2,2 см длиной), митра шире гипантия, наружная митры поверхность с ямками, внутренняя поверхность митры покрыта сосочковыми трихомами, основания тычиночных нитей занимают всю высоту внутренней поверхности аннулюса.

*Thismia puberula* наиболее близок по своему строению к *T. okhaensis*. Эта близость согласуется с их географическим распространением, поскольку данные виды встречаются в сходных местообитаниях в двух соседних горных системах с расстоянием между их популяциями около 80 км. Более того, *T. puberula* и *T. okhaensis* занимают сестринское положение в проведенной в данной работе молекулярно-филогенетической реконструкции (см. выше, также Shereleva et al., 2020). Как следствие, таксономическая индивидуальность этих видов подлежит проверке. Одним из основных морфологических признаков, отличающих эти виды, является строение наружной поверхности митры (см. также Nuraliev et al., 2015). У *T. puberula* она имеет явные ямки, тогда как у *T. okhaensis* она имеет пальчатые борозды. Однако фотография, включенная в протокол *T. okhaensis* (Luu et al., 2014: fig. 2E), показывает митру очень асимметричного облика в ее центральной части, что позволяет предположить, что она образовалась после повреждения или представляет собой тератологическое отклонение. По этой причине таксономическое значение наружной поверхности митры для разграничения этих двух видов в настоящее время вызывает сомнения. С другой стороны, у этих видов существенно различаются некоторые признаки аннулюса. У *T. puberula* аннулюс куполообразный с ограниченными вертикальной и горизонтальной частями, с узким



отверстием, опушенный снаружи и несущий прикрепленные по всей высоте аннулюса тычиночные нити; у *T. okhaensis*, напротив, аннулюс вертикальный, с широким отверстием, голый, с тычиночными нитями, прикрепленными к базальной половине аннулюса. Кроме того, у *T. puberula* аннулюс дистально красновато-оранжевый, тогда как у *T. okhaensis* он полностью белый. Наконец, цветки *T. okhaensis* значительно крупнее, чем у *T. puberula* (длина цветка 30 против 19–22 мм, соответственно), хотя измерения проводились на ограниченном материале: на сегодняшний день исследовано три цветка *T. okhaensis* и четыре *T. puberula*. Как итог, мы рассматриваем *T. puberula* и *T. okhaensis* в настоящее время как отдельные виды, но считаем необходимым расширить знания о вариабельности каждого из них для принятия окончательного решения.

### Секция *Thismia*

**5. *Thismia annamensis*** K.Larsen & Aver. 2007, Rheedeana 17: 13, fig. 1, 2. (рис. 51)

Kumar et al. 2017, Phytotaxa 319: 232; Nuraliev et al. 2019, Wulfenia 26: 150, fig. 11.

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Dak Nong Province: Dak Glong District, Dak Plao Municipality, the territory of Ta Dung Nature Reserve, steep hill slopes at elevation 700–750 m, secondary open broad-leaved evergreen forest with bamboo and *Pinus kesiya*, around point N 11°51'47'' E 107°56'59'', 04 November 2005, L. Averyanov, T.V. Thao, N.T. Vinh HLF 5510 (голотип: LE: LE01055866!).

Изображение голотипа доступно по ссылке: <https://herbariumle.ru/?t=occ&id=7511>.

### Описание

**Растение** до 9 см высотой, ветвящееся за счет образования корневых отпрысков. **Корни** червевидные. **Побеги** голые (кроме некоторых частей цветка, см. ниже), ниже обертки - с удлиненными междоузлиями. **Листья** в числе до 6, до 14 мм длиной. Цветки редко одиночные терминальные, а обычно собраны в тирзоид с одним монохазием, включающим до 6 цветков. Терминальный цветок окружен оберткой из 3 чешуй; боковые цветки окружены оберткой из (2)3 чешуй. Соцветие ветвится в медианной плоскости; тип монохазия – серп (drepanium). Чешуи обертки до 12,5 мм длиной. Цветоножка (междоузлие между оберткой и завязью) до 4,2 мм длиной (при плодах до 28 мм). **Цветок** актиноморфный, (11)13–17(22) мм длиной от основания завязи. **Гипантий** от узко- до широкогрушевидного, (7.5)9–18 мм длиной (исключая нижнюю завязь), (6)8–11(12) мм шириной в верхней части; чешуи обертки достигают чаще всего от одной трети до двух третей гипантия; наружная поверхность гипантия с 12 выдающимися продольными жилками, от мелкобугорчатой до выраженно бугорчатой, от

бледно-серовато-коричневой до темно-каштаново-коричневой, жилки темнее окружающей ткани; внутренняя поверхность с продольными перекладинами, соединенными многочисленными короткими трансверзальными перекладинами, окончатая, окраска аналогична окраске наружной поверхности с перекладинами, слегка или сильно контрастирующими с окружающей тканью. Аннулюс выступающий, плоский, практически округлый, от беловатого или светло-серовато-коричневого до оливково-коричневого цвета, 4–8,3 мм в диаметре, с круглым отверстием 2,2–5,1(6,5) мм в диаметре. **Листочки околоцветника** свободные, более или менее одинаковые; околоцветник колесовидный (листочки околоцветника распростерты). Наружные листочки околоцветника широкоромбовидные, (3)4–8 мм длиной и (4)5–8(9,5) мм шириной. Внутренние листочки околоцветника узкоромбовидные, (2.6)3–9 мм длиной, (2.5)3–6 мм шириной. Как наружные, так и внутренние листочки околоцветника неравномерно мелкозубчатые по краю, адаксиально гладкие и абаксиально сильно бугорчатые (аналогично внешней поверхности гипантия), от светло-серовато-коричневого до темно-коричневого, слегка полупрозрачные, с сильно приподнятой с абаксиальной стороны средней жилкой, переходящей в нитевидный придаток, с крошечной треугольной верхушкой пластинки листочка, свободной от придатка; придатки прямые или слегка дуговидные, их верхушки часто загнуты вниз и в стороны, у более старых цветков поникающие, 6,5–20,5(42) мм длиной, от беловато-серых и светло-коричневых до темно-коричневых и почти черных, часто с более светлыми верхушками. **Тычинки** (2.8) 4–6.5 мм длиной, с длинными надсвязниками, сросшиеся латерально по всей длине, за исключением тычиночных нитей и самых верхушек, с образованием тычиночной трубки. Верхушка надсвязника прямоугольная, несущая 5 зубчатых выростов; из них 3 выроста остроконечные, сужающиеся в волоски 0,8–1,2 мм длиной, и 2 выроста, расположенные между первыми тремя, узкие, тупобулавовидные, 0,6–1 мм длиной. Надсвязники с юбкообразными придатками на наружной (адаксиальной) стороне немного ниже тек. Придаток шире надсвязника, шириной (1.7)2.4–3.5(4.2) мм, наклонен к верхушке надсвязника и достигает или немного превышает ее; основная пластинка придатка широко прикреплена латеральными краями к ткани надсвязника, широкотреугольная, с более или менее выраженной срединной складкой, по верхнему краю мелко выгрызенно-зубчатая, на каждом латеральном крае с треугольным выступом, наклоненным наружу (в сторону гипантия). Теки адаксиальные (обращены к гипантию, поскольку тычинки свисающие), отстоящие друг от друга, длиной 0,5–1,5 мм. Опушение андроцея (помимо апикальных отростков) состоит из жестких игольчатых волосков по краям придатков и 2 рядов более коротких железистых волосков по бокам каждой теки. Имеются межтычиночные железки. Тычинки белые, за исключением дистальных частей надсвязников, которые иногда с зеленовато-голубым оттенком, а придатки от белых до темно-синих. **Завязь**

обратноконическая, 2.2–6(10) мм длиной, 3–5.5 мм шириной в верхней части. При рассмотрении цветка сбоку граница между нижней завязью и гипантием не видна. Плаценты столбчатые. Столбик цилиндрический, (0.3)0.9–1.1(2.5) мм длиной, 0.3–0.8 мм в диаметре, от голубого до почти черного; стилодии расположены на 1.5–2.5 мм ниже верхушек тычинок, прямостоячие, глубоко двузубчатые на верхушке и с острым коготком в пазухе между зубцами, направленным вверх и наклоненным к центру цветка (коготок от едва различимого до превышающего по длине зубцы стилодия), длиной 1–1.5 мм, от темно-синего до почти черного цвета, с рыльцами, покрытыми густыми мелкими папиллами. **Плоды** от коричневого до почти черного цвета; семена эллипсоидные, 0.3–0.35 мм длиной, светло-желтовато-коричневые, с длинными узкими выростами семенной кожуры на полюсах.

### Этимология

Видовой эпитет «*annamensis*» отсылает к бывшей области Аннам, соответствующей центральной части Вьетнама, где был собран тип этого вида.

### Фенология

Цветение и плодоношение с конца мая по ноябрь (январь).

### Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Kon Tum Province:** Kon Plong District, Mang Canh Municipality, Thach Nham Protection Forest, 14 km NNE of Mang Den town, in the forest, near river, N 14°43'54'' E 108°18'01'', 1100 m a.s.l., 05 June 2016, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1644* (MW);

**Quang Ngai Province:** Ba To District, N 14°35'54'' E 108°43'24'', 906 m a.s.l., 23 January 2016, *Nguyen Quoc Dat, Nguyen Hieu Cuong, Dinh Nhat Lam Pl\_Q.NG 0025* (SGN);

**Gia Lai Province:** K'Bang District, Son Lang Municipality, Kon Chu Rang Nature Reserve, 29 km ESE of Mang Den town, forest, river bank, N 14°30'55'' E 108°32'50'', 1000 m a.s.l., 26 May 2016, *M.S. Nuraliev 1562* (MW);

там же, 29 November 2022, *M.S. Nuraliev, C.I. Fomichev, D.F. Lyskov NUR 3918* (MW);

**Phu Yen Province:** Song Hinh District, Song Hinh Municipality, Song Hinh Protected Forest, forest on slope, near trail, N 12° 48' 00" E 109° 00' 48", 360 m a.s.l., 13 January 2021, *M.S. Nuraliev, D.F. Lyskov NUR 3119* (MW);

**Dak Lak Province:** Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, forest, near small river, N 12°23'40'' E 108°20'55'', 1100 m a.s.l., 28 May 2014, *M.S. Nuraliev 999* (MW);

там же, 27 May 2019, *S.V. Yudina, M.S. Nuraliev YUD 16* (MW);

**Dak Nong Province:** Dak Glong District, Dak Plao Municipality, the territory of Ta Dung Nature Reserve, steep hill slopes at elevation 700–750 m, secondary open broad-leaved evergreen forest with bamboo and *Pinus kesiya*, around point N 11°51'47'' E 107°56'59'', 04 November 2005, *L. Averyanov, T.V. Thao, N.T. Vinh HLF 5510* (голотип: LE: LE01055866);

**Khanh Hoa Province:** Hon Ba Nature Reserve, N 12°07'38.05'' E 108°56'32.54'', 1378 m a.s.l., 2014, *Truong Ba Vuong BV175a* (MW).

### Распространение

Эндемик Вьетнама, он встречается в нескольких южных его провинциях: Контум (охраняемый лес Тхакням), Куангнгай (район Бато), Зялай (природный заповедник Контюранг), Фуйен (охраняемый лес Сонхинь), Даклак (национальный парк Чуянгсин), Дакнонг (заповедник Тадунг), Кханьхоа (заповедник Хонба).

### Примечания

1. *Thismia annamensis* характеризуется необычной структурой стилодиев, которые имеют звузубчатую форму с коготком между зубцами. Коготок обычно хорошо заметен. Самые крупные коготки были обнаружены у образцов *Nguyen Quoc Dat et al. Pl\_Q.NG 0025* и *Truong Ba Vuong BV175a*; у *Yudina, Nuraliev 16* коготки несколько меньше, и у *Nuraliev 1562* они едва различимы. Мы предполагаем, что коготки не описаны в протологе *T. annamensis* (Larsen, Averyanov, 2007), поскольку они были упущены из виду при изучении типового материала.

2. Выявлено значительное разнообразие цветков *T. annamensis* по окраске и пропорциям. В частности, встречаются более интенсивно окрашенные экземпляры (в том числе и типовой экземпляр) с некоторыми частями цветков от темно-коричневых до почти черных, в то время как другие экземпляры имеют более бледные и беловатые цветки. Между этими крайностями есть промежуточные варианты, и иногда различия в окраске обнаруживаются в одной и той же популяции. Что касается размера и формы цветка, то наиболее изменчивыми признаками являются форма гипантия, диаметр аннулюса и его отверстия, а также длина придатков листочков околоцветника.

**6. *Thismia bokorensis*** Suetsugu & Tsukaya 2018, *Phytotaxa* 334: 65, fig. 1, 2.

Tagane et al. 2017, *Pict. Guide Forest Trees Cambodia IV–Bokor National Park*: 761, fig. I, как "*Thismia* sp.")

**Тип:** КАМБОДЖА. Kampot Province: Bokor National Park, evergreen forest near a stream, N 10°36'33.6" E 104°04'12.6", elev. 370 m, 10 August 2013, S. Tagane, K. Fuse, M. Yokota, M. Zhang, P. Chhang 5857 (голотип: TNS, в спиртовой коллекции, n.v.).

### Описание

**Растение** до 6 см высотой. **Корни** червевидные. **Побеги** голые (кроме некоторых частей цветка, см. ниже), ниже обертки - с удлинненными междоузлиями. **Листья** до 7 мм длиной. Цветки собраны в тирзоид с одним монохазием, включающим до 2 цветков. Цветки окружены чешуями обертки до 7 мм длиной. Цветоножка и завязь вместе 6–7 мм длиной. **Цветок** актиноморфный. **Гипантий** 8–9 мм длиной, 5 мм шириной у верхушки, белый, продольно мелкобороздчатый с 12 шероховатыми низкими ребрышками; внутренняя поверхность мелко неравномерно морщинистая, без трансверзальных перекладин. Аннулюс приподнятый, плоский, широкий, светло-желтый. **Наружные листочки околоцветника** широкотреугольные, 1,2 мм длиной, 2,4 мм шириной, светло-желтые, на верхушке тупые или округлые. **Внутренние листочки околоцветника** свободные, узкотреугольные, 2,6 мм длиной, 2,1 мм шириной, светло-желтые, с нитевидным придатком на верхушке; придаток длиной 8 мм. **Тычинки** с длинными надсвязниками, сросшиеся латерально по всей длине, за исключением тычиночных нитей и верхушек, с образованием тычиночной трубки. Свободная верхушечная часть каждого надсвязника несет по 3 узкотреугольных зубца; каждый зубец на верхушке сужается в волосок около 1 мм длиной. Надсвязники несут крыловидные придатки на внешней (адаксиальной) стороне ниже тек; каждый придаток уплощен, не превышает верхушечной части надсвязника, край придатка слабозубчатый, с железистыми волосками. Имеются межтычиночные железки. **Завязь** белая. Плаценты столбчатые. Столбик длиной 0,5 мм; стилодии неглубоко двулопастные, 1 мм длиной. **Плоды** от белого до бледно-коричневого цвета.

### Этимология

Видовой эпитет «*bokorensis*», по-видимому, относится к национальному парку Бокор и горе Бокор, типичному местонахождению этого вида.

### Фенология

Цветение и плодоношение в августе.

### Распространение

Эндемик Камбоджи, национального парка Бокор. Известен только по типовому сбору.

## Примечания

*Thismia bokorensis* морфологически занимает промежуточное положение между *T. javanica* и *T. tentaculata*. Этот вид отличается от *T. javanica* главным образом морщинистой внутренней поверхностью гипантия без трансверзальных перекладин и равномерно белой наружной поверхностью гипантия. Единственным явным отличием *T. bokorensis* от *T. tentaculata* является трехзубчатая верхушка надсвязника. Другие особенности цветка, указанные Suetsugu et al. (2018e) как диагностические для *T. bokorensis*, расцениваются нами как имеющие небольшое таксономическое значение. В частности, крыловидный придаток надсвязника, не превышающий верхушки надсвязника, не отличает *T. bokorensis* ни от одного из двух сходных видов, поскольку фактически они имеют почти одинаковую морфологию (у *T. javanica* и *T. tentaculata* придаток более или менее доходит до оснований верхушечных зубцов надсвязника). Затем, длина и окраска придатков внутренних листочков околоцветника в значительной степени варьируемы у *T. javanica* и *T. tentaculata*. Морфологическое сравнение в настоящее время также затруднено из-за отсутствия фотографий внутреннего строения цветка *T. bokorensis*. Описание *T. bokorensis* основано на изучении лишь одного цветка (Suetsugu et al., 2018e), и поэтому вполне вероятно, что определенная морфологическая вариабельность этого вида будет обнаружена по мере того, как станет известно больше экземпляров и популяций. Возможно, будущие исследования покажут таксономическую идентичность *T. bokorensis* либо с *T. javanica*, либо с *T. tentaculata*; оба варианта окажутся в согласии с данными о географическом распространении видов.

**7. *Thismia javanica*** J.J.Sm. 1910, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 23: 32, Taf. 9, 10. (рис. 52)

Schltr. 1921, Notizbl. Bot. Gart. Berlin-Dahlem 8: 36; Jonker 1938, Monogr. Burmann.: 245, 1948, Fl. Malesiana 4: 23, fig. 11; K.Larsen 1987, Fl. Thailand 5: 125, fig. 39-1; P.H.Hô 2000, Ill. Fl. Vietnam 3: 759, fig. 10808; T.D.Nguyen 2003, Checkl. Pl. Spec. Vietnam 2: 27; Kumar et al. 2017, Phytotaxa 319: 232; Siti-Munirah & Dome 2019, PhytoKeys 124: 134, fig. 7.

**Неотип (предложен в данной диссертации):** изображение, опубликованное в протологе – Smith (1910: Tafel 10).

## Описание

**Растение** до 12 см высотой, ветвящееся за счет образования корневых отпрысков. **Корни** червевидные. **Побеги** голые (кроме некоторых частей цветка, см. ниже), ниже обертки - с удлиненными междоузлиями. **Листья** в числе до 8 (или, вероятно, больше), до 8,5 мм длиной. Цветки редко одиночные терминальные, обычно собраны в тирзоид с одним монохазием,

включающим до 4 цветков. Терминальные цветки окружены оберткой из (2)3 чешуй; боковые цветки окружены оберткой из 2 трансверзально-адаксиальных чешуй. Соцветие ветвится в трансверзальной плоскости; тип монохазия – улитка (*bostrux*). Чешуи обертки (4)5.5–8(9.8) мм длиной. Цветоножка (междоузлие между чешуями обертки и завязью) 1,2–1,4(2,6) мм длиной.

**Цветок** актиноморфный, 10,5–16 мм длиной от основания завязи. **Гипантий** обратноконический (либо кувшинчатый), около 6–14 мм длиной (исключая нижнюю завязь), шириной 6,5–9,5 мм в верхней части; чешуи обертки достигают примерно одной трети или середины гипантия; наружная поверхность гипантия с 12 слегка вдавленными продольными жилками, бородавчато-морщинистая, от белой до бледно-оранжевой или светло-оранжево-красной с 12 красными или оранжевыми жилками по крайней мере в верхней части; внутренняя поверхность с продольными перекладинами, соединенными многочисленными короткими трансверзальными перекладинами, окончатая, окраска аналогична наружной поверхности с перекладинами, иногда контрастирующими с окружающей тканью. Аннулюс выступающий, плоский, от почти круглого до округло-шестиугольного, ярко-желтого или оранжевого цвета, 3,6–6,2 мм в диаметре, с круглым отверстием 1,9–3,3 мм в диаметре. **Наружные листочки околоцветника** распростертые или отгибающиеся вниз, яйцевидно-треугольные, 1–2,5 (3,5) мм длиной, 2,2–3,9 мм шириной в основании, от оранжевых до красных или желтых, полупрозрачные, край цельный, верхушка тупая или округлая. **Внутренние листочки околоцветника** свободные, распростертые, узкотреугольные, 1,5–3,3 мм длиной, 2,1–3,5 мм шириной в основании, от оранжевых до красных или желтых и обычно темно-красноватые к верхушке, с цельным полупрозрачным краем, с сильно приподнятой с абаксиальной стороны средней жилкой, переходящей в нитевидный придаток, с крошечной треугольной верхушкой пластинки листочка, свободной от придатка; придатки прямые или дугообразно загнутые вверх, (3.5)4–30 мм длиной или, вероятно, длиннее, от красного до оранжевого, часто светлее к верхушке. **Тычинки** 2,5–4(5,5) мм длиной, с длинными надсвязниками, сросшиеся латерально по всей длине, за исключением тычиночных нитей и самых верхушек, с образованием тычиночной трубки. Верхушка надсвязника прямоугольная, с 3 зубцами, сужающимися в волоски длиной 0.4–1 мм. Надсвязники с юбкообразными придатками на наружной (адаксиальной) стороне немного ниже тек. Каждый придаток примерно такой же ширины, что и надсвязник, или шире, 1–2 мм шириной, наклонен к верхушка надсвязника и более или менее достигает ее; основная пластинка придатка широко прикреплена к ткани надсвязника латеральными краями, треугольно-трапециевидной или четырехугольной формы, с выгрызненным верхним краем, на каждом латеральном крае с треугольным выступом, наклоненным наружу (в сторону гипантия). Теки адаксиальные (обращены к гипантию, поскольку тычинки свисающие), отстоящие друг от друга, около 0,5–1 мм длиной. Опушение

андроцея (помимо апикальных отростков) состоит из жестких игольчатых волосков по краям придатков и 2 рядов более коротких железистых волосков по бокам каждой теки. Имеются межтычиночные железки. Тычинки белые или с красным или оранжевым оттенком. **Завязь** обратноконическая или обратнойцевидная, около 1–3,5 мм длиной, около 2,4–3,7 мм шириной в верхней части. При рассмотрении цветка сбоку граница между нижней завязью и гипантием не видна. Плаценты столбчатые. Столбик цилиндрический, 1,5–2,8 мм длины, 0,5–1 мм в диаметре, белый; стилодии расположены на 2–3,5 мм верхушек тычинок, прямостоячие, простые, усеченные на верхушке, 0,7–1,5 мм длиной, оранжевые или белые, с рыльцами, покрытыми густыми мелкими папиллами. **Плоды** около 6 мм длиной, оранжевого или белого цвета; семена эллипсоидные.

### Этимология

Видовой эпитет «*javanica*», по-видимому, относится к Яве, где был собран тип этого вида.

### Фенология

Цветение и плодоношение с (декабря) апреля по октябрь.

### Изученные образцы из Восточного Индокитая

**ВЬЕТНАМ. Quang Tri Province:** Huong Hoa District, Huong Phung Commune, Bac Huong Hoa Nature Reserve, Sa Mu mountain, 1012 m a.s.l., 11 October 2015, *Do Thi Xuyen, Nguyen Tan Hieu BHH 800* (HNU, MW);

**Khanh Hoa Province:** Cam Lam District, Hon Ba Nature Reserve, N 12°07'33.58'' E 108°57'19.99'', 1300 m a.s.l., 21 June 2019, *Truong Ba Vuong, Tu Bao Ngan, Mang Van Lam BV426* (MW).

### Распространение

Вьетнам: провинции Куангчи (заповедник Бакхьонгхоа), Кханьхоа (заповедник Хонба); Таиланд: провинции Канчанабури (Саййок), Ранонг (Клонгнакха); Малайзия (Теренггану); Индонезия (Суматра, Ява).

Кроме того, экземпляры из провинции Чантабури (водопад Кратинг и национальный парк Кхао Чамао) и провинции Сатун (национальные парки Талекан и Тарутао) Таиланда, отнесенные Chantanaorrapint (2018) к *T. arachnites*, скорее всего, принадлежат *T. javanica*. Единственный экземпляр *T. javanica* из Мьянмы, цитируемый в филогенетической части нашей работы (см. также Shepeleva et al., 2020), вероятно, относится к этому виду, но его идентификация должна быть подтверждена тщательным морфологическим анализом.



## Примечания

1. Работа Jonker (1938) является единственной, в которой поднимался вопрос о типификации *T. javanica* после описания этого вида. Jonker (1938: 246) привел следующую информацию: "Type: Not preserved, from Java, Res. Batavia, Tjibeureum". В соответствии с указанием Jonker, нами также не обнаружено ни одного образца, который мог бы являться частью типовой коллекции *T. javanica*, вследствие чего мы предлагаем неотипифицировать этот вид. Из-за плохой сохранности цветков *Thismia* при их высушивании любой гербарный образец *T. javanica* менее информативен, чем качественные изображения, сделанные на основании живого или спиртового материала. Вследствие этого в качестве неотипа мы выбрали изображение, опубликованное в протологе *T. javanica* (Smith, 1910: Taf. 10).

2. Chantanaorrapint (2018) идентифицировал несколько образцов *Thismia*, собранных в Восточном и Полуостровном Таиланде, как *T. arachnites* - вид, который долгое время был известен только по типовому сбору, происходящему из Полуостровной Малайзии. Как отмечает Chantanaorrapint (2018), тайские образцы отличаются от протолога *T. arachnites*, а также от иллюстрации Ridley, выбранной в качестве лектотипа *T. arachnites*, строением верхушки тычинки. Согласно Ridley (1905), на верхушке тычинки *T. arachnites* имеются «многочисленные мелкие зубцы», на лектотипе насчитывается 5–6 таких зубцов. Тайские образцы, напротив, все характеризуются «3-зубчатыми тычинками, каждый из зубцов несет явный жесткий волосок» (Chantanaorrapint, 2018). Chantanaorrapint (2018: 3) пришел к выводу, что различие является результатом ошибочного наблюдения Ridley «из-за разрешающей способности микроскопа Ridley». Однако на самом деле тайские образцы демонстрируют такое строение тычинок, которое известно у *T. javanica* (Jonker, 1938, 1948; Larsen, 1987; Siti-Munirah, Dome, 2019). Поскольку *T. javanica* известен из Таиланда и имеет ту же морфологию тычинок, представляется важным оценить возможность отнесения образцов, изученных Chantanaorrapint (2018), к *T. javanica*. Однако по неизвестной причине в обсуждаемой статье *T. javanica* никак не упоминается. Судя по подробному описанию и иллюстрациям, предоставленным Chantanaorrapint (2018), рассматриваемые образцы можно предварительно идентифицировать как *T. javanica*, который, как известно, обладает существенной изменчивостью в отношении окраски цветков и длины придатков внутренних листочков околоцветника. Кроме того, по крайней мере один из образцов, исследованных Chantanaorrapint (2018), имеет необычно длинные стилодии, о чем ранее не сообщалось ни для *T. javanica*, ни для *T. arachnites*. Наконец, тычинки с многочисленными мелкими зубчиками на верхушке описаны не только у *T. arachnites*, но и у *T. brunonis* (Griffith, 1844), что свидетельствует о том, что такое строение

действительно присутствует у некоторых видов *Thismia*, и нет оснований рассматривать описание Ridley как ошибочное.

3. Pham-Hoang (2000), который первым указал *Thismia javanica* для флоры Вьетнама, не привел ни одного образца, подтверждающего ее присутствие. До сих пор присутствие этого вида во Вьетнаме оставалось под большим вопросом по причине внешнего сходства *T. javanica* с *T. tentaculata* (Larsen, Averyanov, 2007). В нашей работе мы впервые сообщаем о находке *T. javanica* во Вьетнаме на основе тщательной идентификации образцов.

4. Цветки и их части у образца из природного заповедника Хонба (*Truong Ba Vuong et al. BV426*) в основном имеют меньший размер, чем у другого исследованного нами образца (*Do Thi Xuyen et al. BHH 800*). Кроме того, экземпляр *BV426* внешне похож на атипичные экземпляры *T. tentaculata*, собранные в том же месте (см. примечание к последнему виду). Однако образец *BV426* отличается от них отчетливо трехзубчатой верхушкой тычинки (с равными зубцами), что является одним из основных признаков, отличающих *T. javanica* от *T. tentaculata*. Это согласуется с красноватым гипантием и наличием поперечных полос на внутренней поверхности гипантия у этого образца.

**8. *Thismia tentaculata*** K.Larsen & Aver. 2007, *Rheedea* 17: 16, fig. 4, 5. (Рис. 53)

**Таксономическая литература:** G.W.Ho et al. 2009, *J. Syst. Evol.* 47: 605; T.L.Wu et al. 2010, *Fl. China* 23: 124; Kumar et al. 2017, *Phytotaxa* 319: 232; Guo et al. 2019, *Ann. Bot.* 124: 2, fig. 1, 3.

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Quang Tri Province: Da Krong District, Huc Nghi Municipality, in vicinities of La To village, primary broad-leaved evergreen lowland forest on montane hills composed with shale, around point N 16°29'16'' E 107°00'32'', at elevation about 414 m, 26 March 2006, L. Averyanov, P.K. Loc, P.V. The, N.S. Khang, N.V. Huy, D.C. Tri, L.M. Tuan, T.T. Tu, P.K. Vuong, P.V. Bao, P.X. Dieu, H.T. Phuong HLF 6251 (голотип: LE: LE01055867!).

Изображение голотипа доступно по ссылке: <https://herbariumle.ru/?t=occ&id=7512>

### Описание

**Растение** до 7 см высотой. **Корни** червевидные. **Побеги** голые (кроме некоторых частей цветка, см. ниже), ниже обертки - с удлинёнными междуузлиями. **Листья** в числе нескольких штук, до 8 мм длиной. Цветки редко одиночные терминальные, обычно собраны в тирзоид с одним монохазием, включающим до 3 цветков. Соцветие ветвится в трансверзальной плоскости; тип монохазия – улитка (bostryx). Терминальные цветки окружены оберткой из 3 чешуй; боковые цветки окружены оберткой из 2 чешуй. Чешуи обертки до 8 мм длиной. Цветоножка (междуузлие между оберткой и завязью) около 0,5 мм длиной. **Цветок**

актиноморфный, длиной 12,4–13 мм от основания завязи, белого, желтого и красного цветов (у растений из Хонба части цветка в основном оранжево-красные). **Гипантий** от широко обратноконического до обратнойцевидного, длиной 7,5–12 мм (исключая нижнюю завязь), в верхней части 5–7 мм шириной; чешуи обертки достигают около трети гипантия, иногда ниже; наружная поверхность гипантия с 12 тонко вдавленными продольными жилками, мелкобугорчатая, чисто белая, иногда с жилками, расположенными на радиусах листочков околоцветника, в верхней части слегка окрашенными в красный цвет; внутренняя поверхность мелко неравномерно морщинистая, без трансверзальных перекладин (у растений из Хонба орнаментация ближе к трансверзальным перекладинам), окраска сходна с наружной. Аннулюс выступающий, плоский, от почти круглого до округло-шестиугольного, ярко-желтый, около 4 мм в диаметре, с круглым отверстием около 2,5 мм в диаметре. **Наружные листочки околоцветника** распростерты или отогнутые вниз, почти равнобедренно-треугольные, 1,4–2,5 мм длиной, 2,5–3 мм шириной в основании, светло-желтоватые или с красным оттенком, полупрозрачные, цельнокрайние, верхушка тупая или округлая. **Внутренние листочки околоцветника** свободные, распростерты, узкотреугольные, около 2,3–3,2 мм длиной, 2,1–3 мм шириной в основании, светло-желтоватые у основания и красноватые к верхушке, со цельным полупрозрачным краем, с сильно выступающей абаксиально средней жилкой, переходящей в нитевидный придаток, с крошечной треугольной верхушкой пластинки листочка, свободной от придатка; придатки прямые или слегка дуговидные, (5.5)13–17 мм длиной, красные, к верхушкам часто светлее. **Тычинки** 3–5 мм длиной, с длинными надсвязниками, сросшиеся латерально по всей длине, за исключением тычиночных нитей и самых верхушек, с образованием тычиночной трубки. Верхушка надсвязника прямоугольная, с 2 зубцами, сужающимися в волоски около 0,6 мм длиной и с такими же волосками в промежутках между зубцами; средние волоски иногда с расширенным основанием, напоминающим небольшой третий зубец. Надсвязники с юбкообразными придатками на наружной (адаксиальной) стороне немного ниже тек. Каждый придаток такой же ширины, как надсвязник, или шире надсвязника, 1,8 мм шириной, наклонен к верхушке надсвязника и достигает ее; основная пластинка придатка широко прикреплена латеральными краями к ткани надсвязника, треугольно-трапециевидная, мелкозубчатая или почти цельная по верхнему краю, на каждом латеральном крае с треугольным выступом, наклоненным наружу (в сторону гипантия); края придатков несут волоски. Теки адаксиальные (обращены к гипантию, поскольку тычинки свисающие), отстоящие друг от друга, длиной около 0,9 мм. Имеются межтычиночные железки. Тычинки белые, желтоватые к основанию, с ярко-красными межтычиночными пятнами в месте соединения тычиночных нитей и аннулюса. **Завязь** обратноконическая, около 1,6–2,5 мм длиной, около 2,4–3 мм шириной в верхней части. При рассмотрении цветка сбоку граница

между нижней завязью и гипантием не видна. Плаценты, скорее всего, столбчатые. Столбик цилиндрический, 0.6–1.1 мм длиной, 0.4–0.6 мм в диаметре, белый; стилодии расположены на 3 мм ниже верхушек тычинок, прямостоячие, простые, 0.6–0.8 мм длиной, белые, с рыльцами, покрытыми густыми мелкими папиллами. **Плоды** от белого до светло-коричневого цвета; семена эллипсоидные, 0.2–0.3 мм длиной, с короткими узкими выростами семенной кожуры на полюсах.

### Этимология

Видовой эпитет «*tentaculata*» отсылает к облику придатков внутренних листочков околоцветника этого вида, которые напоминают щупальца вареной креветки.

### Фенология

Цветение и плодоношение с (февраля) марта по август.

### Изученные образцы из Восточного Индокитая

**ВЬЕТНАМ.** Quang Tri Province: Da Krong District, Huc Nghi Municipality, in vicinities of La To village, primary broad-leaved evergreen lowland forest on montane hills composed with shale, around point N 16°29'16'' E 107°00'32'', at elevation about 414 m, 26 March 2006, *L. Averyanov, P.K. Loc, P.V. The, N.S. Khang, N.V. Huy, D.C. Tri, L.M. Tuan, T.T. Tu, P.K. Vuong, P.V. Bao, P.X. Dieu, H.T. Phuong HLF 6251* (голотип: LE: LE01055867);

**Khanh Hoa Province:** Cam Lam District, Suoi Cat Commune, Hon Ba Nature Reserve, Hon Ba Peak, N 12°07'07'' E 108°56'53'', 1508 m, 19 May 2012, *Luu Hong Truong, Tran Gioi, Nguyen Thien Tich KH 163* (MW: MW-DigiPic0000018; SGN);

Hon Ba Nature Reserve, N 12°07'38.05'' E 108°56'32.54'', 1378 m a.s.l., 2014, *Truong Ba Vuong BV175b* (MW);

Khanh Son District, Son Trung Commune, Hon Ba Nature Reserve, O Kha, N 12°02'51.9'' E 108°59'44.9'', 1130 m, 13 July 2013, *Luu Hong Truong, Tran Gioi, Nguyen Thien Tich, Dinh Quang Diep, Nguyen Thanh Trung KH 638* (MW: MW-DigiPic0000019; SGN).

### Распространение

Гонконг (Тай Мо Шань); Вьетнам: провинции Куангчи (район Дакронг), Кханьхоа (заповедник Хонба).

## Примечания

1. В протологе *Thismia tentaculata* (Larsen, Averyanov, 2007: 19) описаны «двузубчатые тычиночные нити без волосков на верхушке». Однако на фото типового материала различимы волоски на верхушках субцов каждого надсвязника, а также третий волосок в промежутке между зубцами. Волоски также хорошо видны на опубликованных фотографиях представителей *T. tentaculata* из Гонконга (Guo et al., 2019: fig. 1) и у исследованных здесь экземпляров.

2. Длина и окраска придатков внутренних листочков околоцветника достаточно вариабельна на имеющемся материале *T. tentaculata*, и поэтому мы не считаем возможным использовать эти признаки для разграничения *T. tentaculata* и близких видов.

3. Сборы из заповедника Хонба (*Luu Hong Truong et al. KH 163* и *KH 638*, *Truong Ba Vuong BV175b*) отличаются от типового сбора *T. tentaculata* и от популяции этого вида в Гонконге (Ho et al., 2009; Guo et al., 2019) общей окраской цветка с преобладанием оранжево-красного (светло-оранжево-красный гипантий с 12 более темными жилками, оранжево-красный аннулюс и листочки околоцветника, темно-оранжево-красные придатки внутренних листочков околоцветника, тычинки с оранжевым оттенком и особенно их придатки), более выраженной обратнойцевидной формой цветка (т.е. с заметно сужающимся к вершине гипантием и с аннулюсом, значительно более узким, чем гипантий) и внутренней поверхностью гипантия с орнаментом, похожим на трансверзальные перекладины. Мы относим эти коллекции к *T. tentaculata* в основном на основании наличия у них двузубчатых верхушей тычинок, и полагаем при этом, что необходимы дальнейшие исследования растений из Хонба для подтверждения их таксономического и филогенетического положения.

4. Фотографии *T. tentaculata* из Гонконга, опубликованные Guo et al. (2019), показывают андроцей с тремя одинаковыми хорошо выраженными зубцами на верхушке каждой тычинки. Между тем, число зубцов тычинок (два или три) является одним из основных отличий *T. tentaculata* от морфологически близкого *T. javanica*. Наличие трехзубчатых тычинок в гонконгской популяции *T. tentaculata* на сегодняшний день не подтверждено исследованием образцов. Однако возможно, что число тычиночных зубцов варьирует в пределах определенных видов *Thismia*. Это предполагаемое явление косвенно согласуется с присутствием трех апикальных волосков тычинок у всех образцов *T. tentaculata*. С другой стороны, нельзя исключить возможность того, что растения на фотографиях, опубликованных Guo et al. (2019), на самом деле представляют собой *T. javanica*.

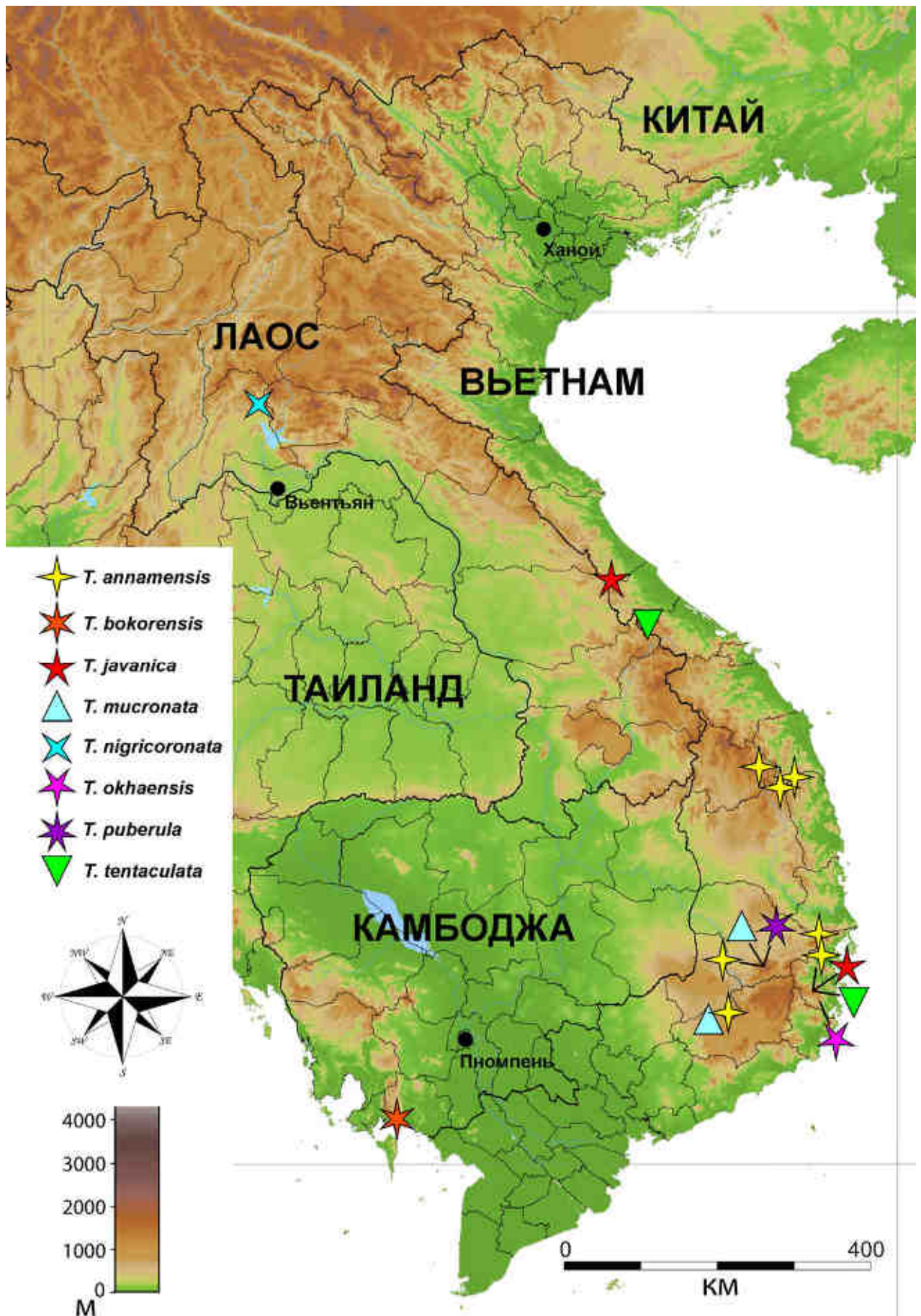
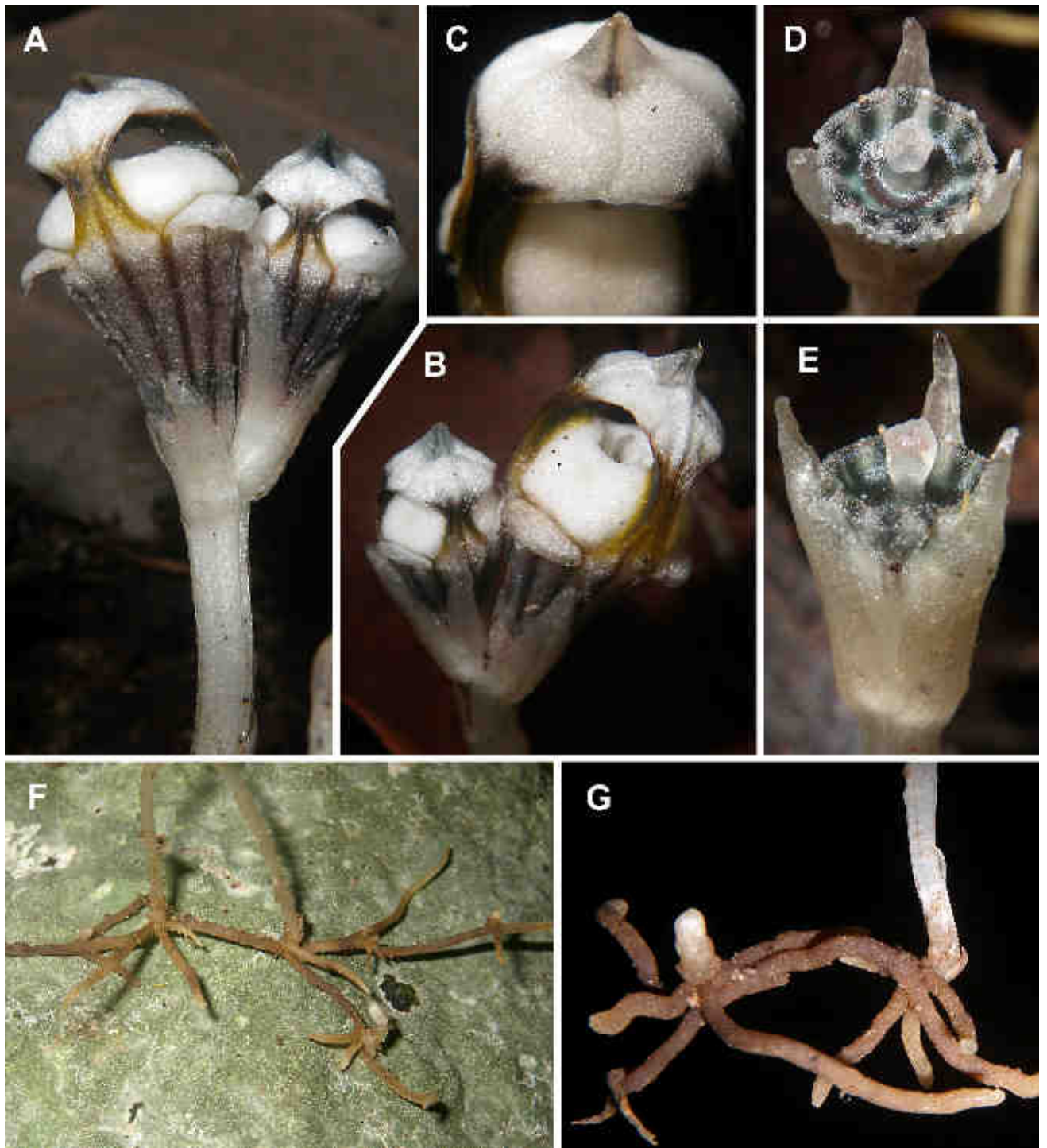


Рис. 44. Карта распространения видов *Thesium* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе.



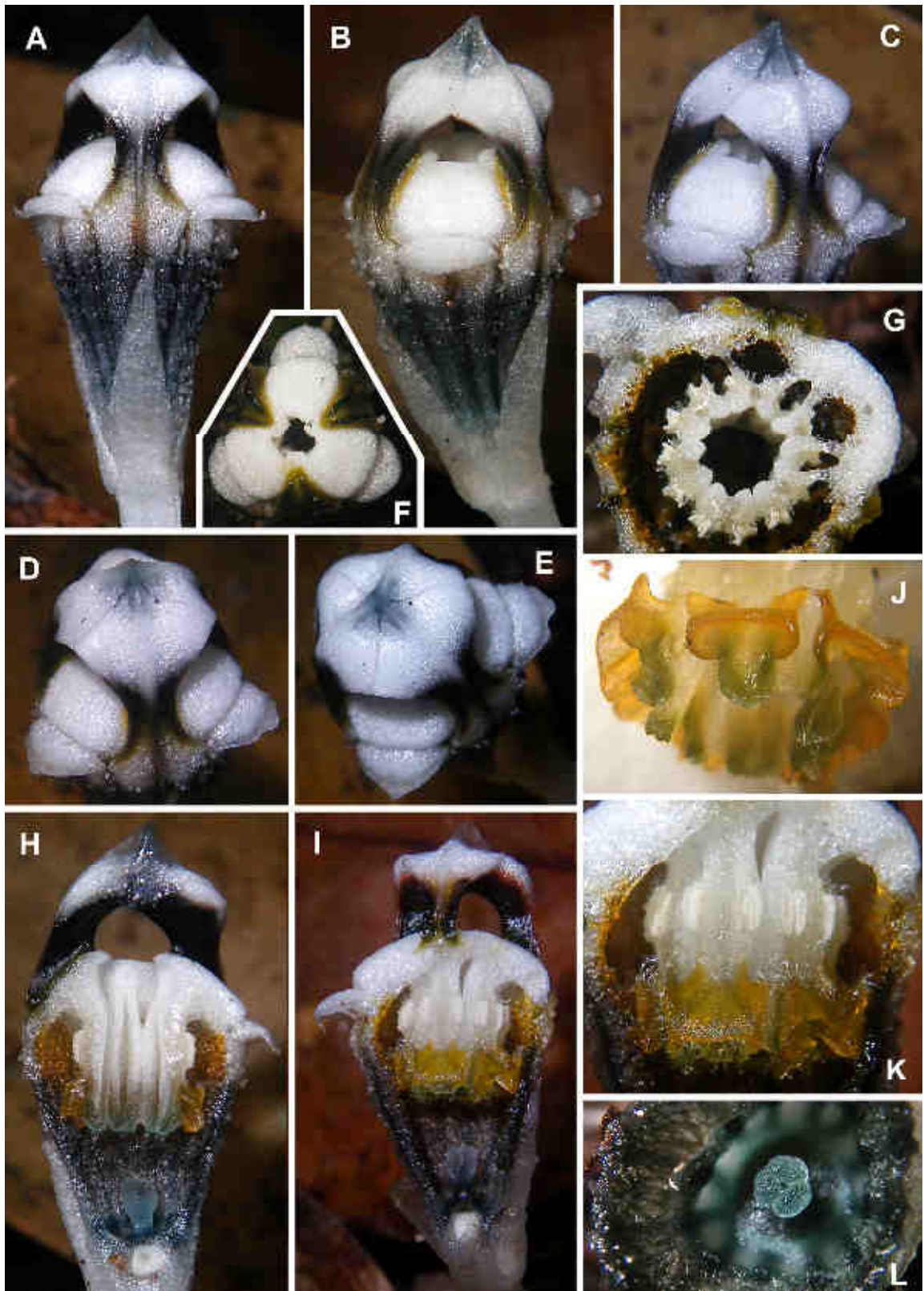


**Рис. 45.** *Thismia mucronata*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev 813*). **А.** Общий вид группы побегов; стрелками обозначены молодые побеги. **В.** Цветоносный побег. **С.** Побег с цветущим терминальным цветком (разошедшимися коричневатыми придатками митры) и боковым бутонем. **Д.** Общий вид растений в спиртовом образце (у центрального растения гипантий удален).

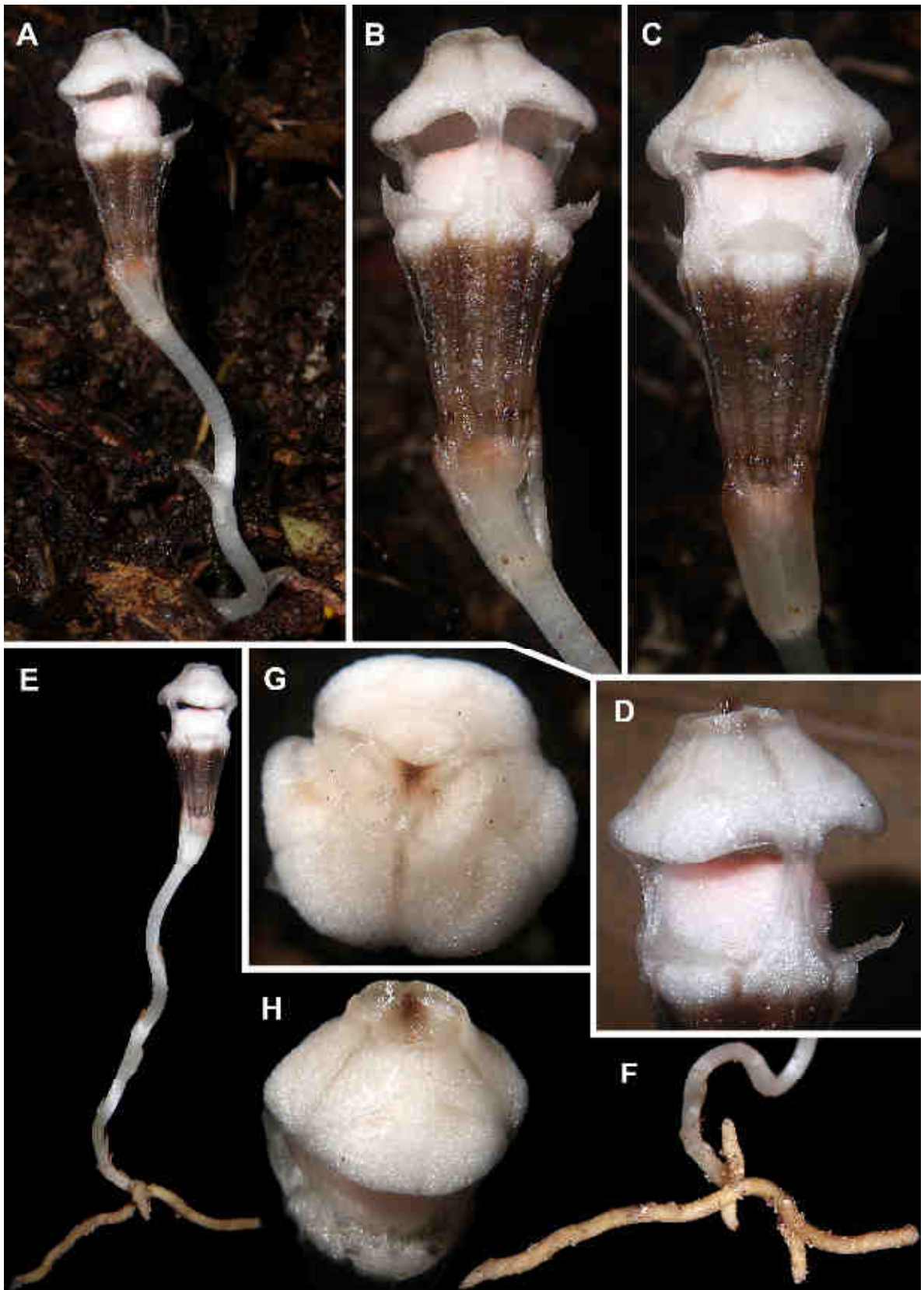


**Рис. 46.** *Thismia mucronata*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev 1009*). **A, B.** Соцветие, вид сбоку и под углом. **C.** Митра, вид под углом. **D, E.** Молодой плод (вскоре после отделения гипантия), вид сверху и сбоку. **F, G.** Корни с отходящими цветоносными побегами.

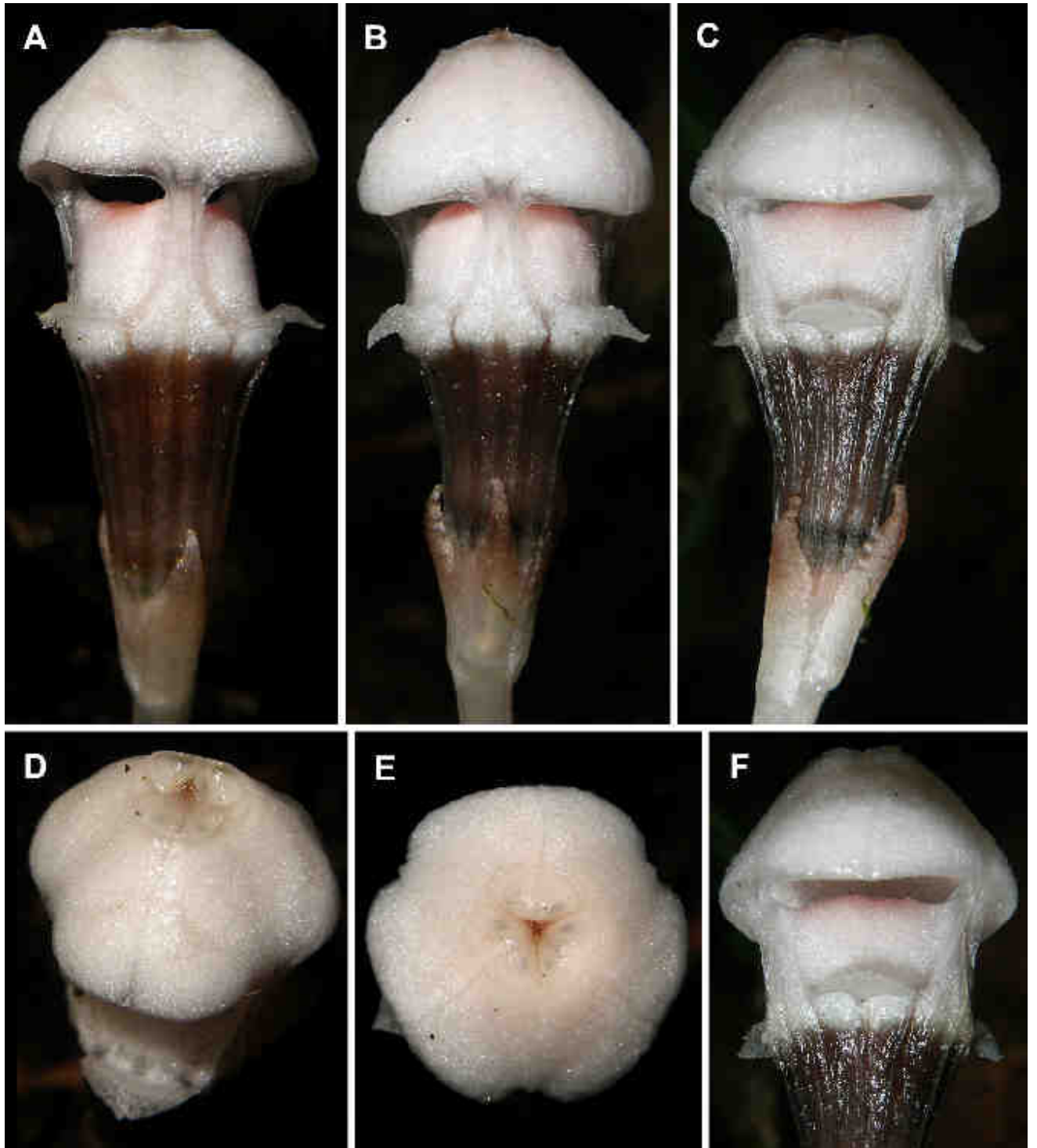




**Рис. 47.** *Thismia mucronata*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev 813*). **А–С.** Цветки в разных ракурсах. **Д, Е.** Околоцветник. **Ф.** Аннулюс, вид сверху (митра удалена) **Г.** Поперечный срез цветка на уровне прикрепления тычинок. **Н.** Продольный срез цветка. **И.** Цветок с частично удаленным гипантием, вид сбоку. **Ж.** Верхушки тычинок, вид снизу-сбоку (видны придатки тычинок). **К.** Трубка тычинок, вид сбоку. **Л.** Стилодии, вид сверху.

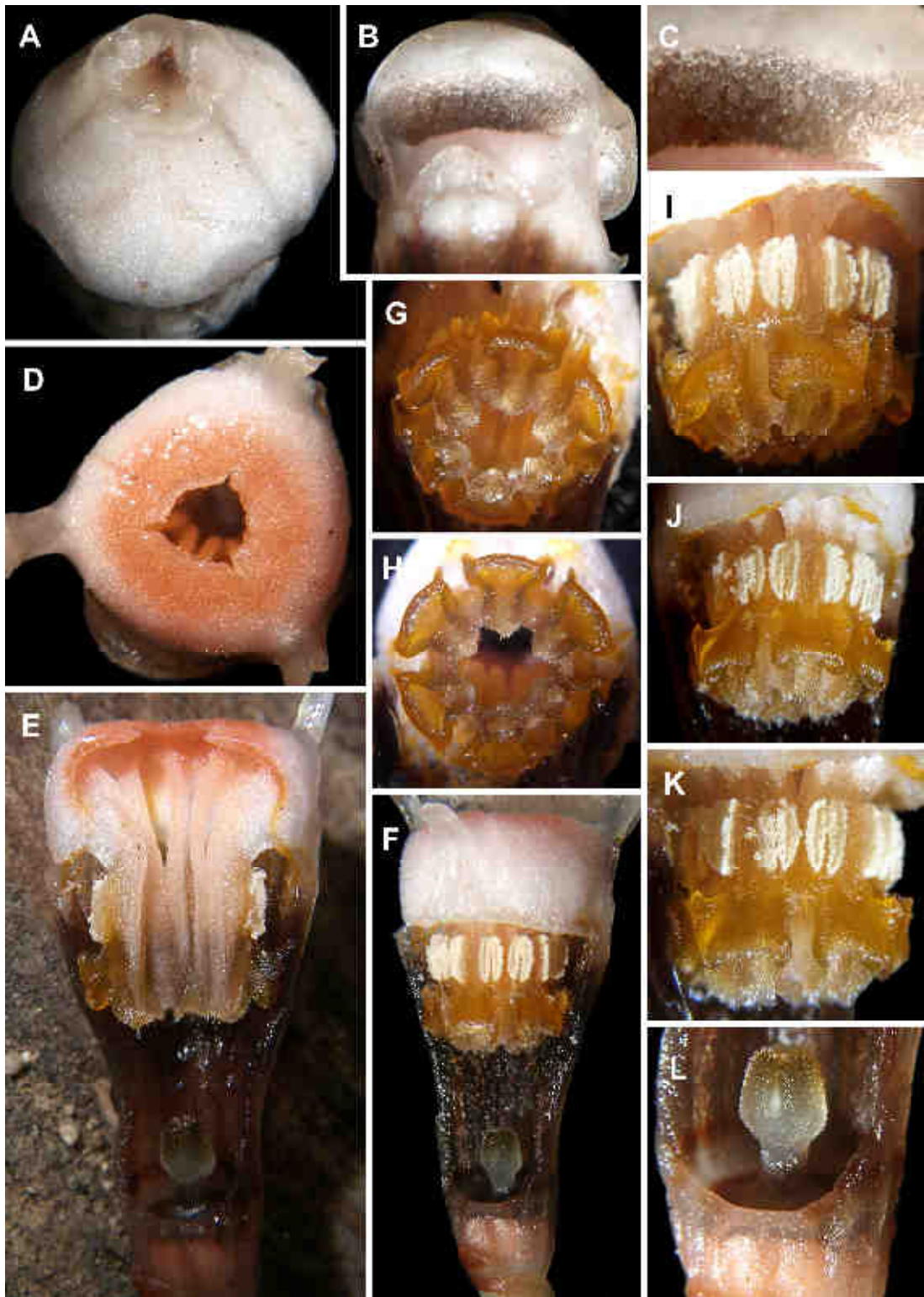


**Рис. 48.** *Thismia puberula*, фотографии живого растения (образец *Nuraliev 1000*). **А.** Общий вид. **В, С.** Цветок, вид сбоку. **Д.** Верхняя часть цветка, вид сбоку (виден опушенный аннулюс и коричневая верхушка митры). **Е.** Выкопанное растение. **Ф.** Корни с отходящим цветоносным побегом. **Г, Н.** Митра, вид сверху и под углом.

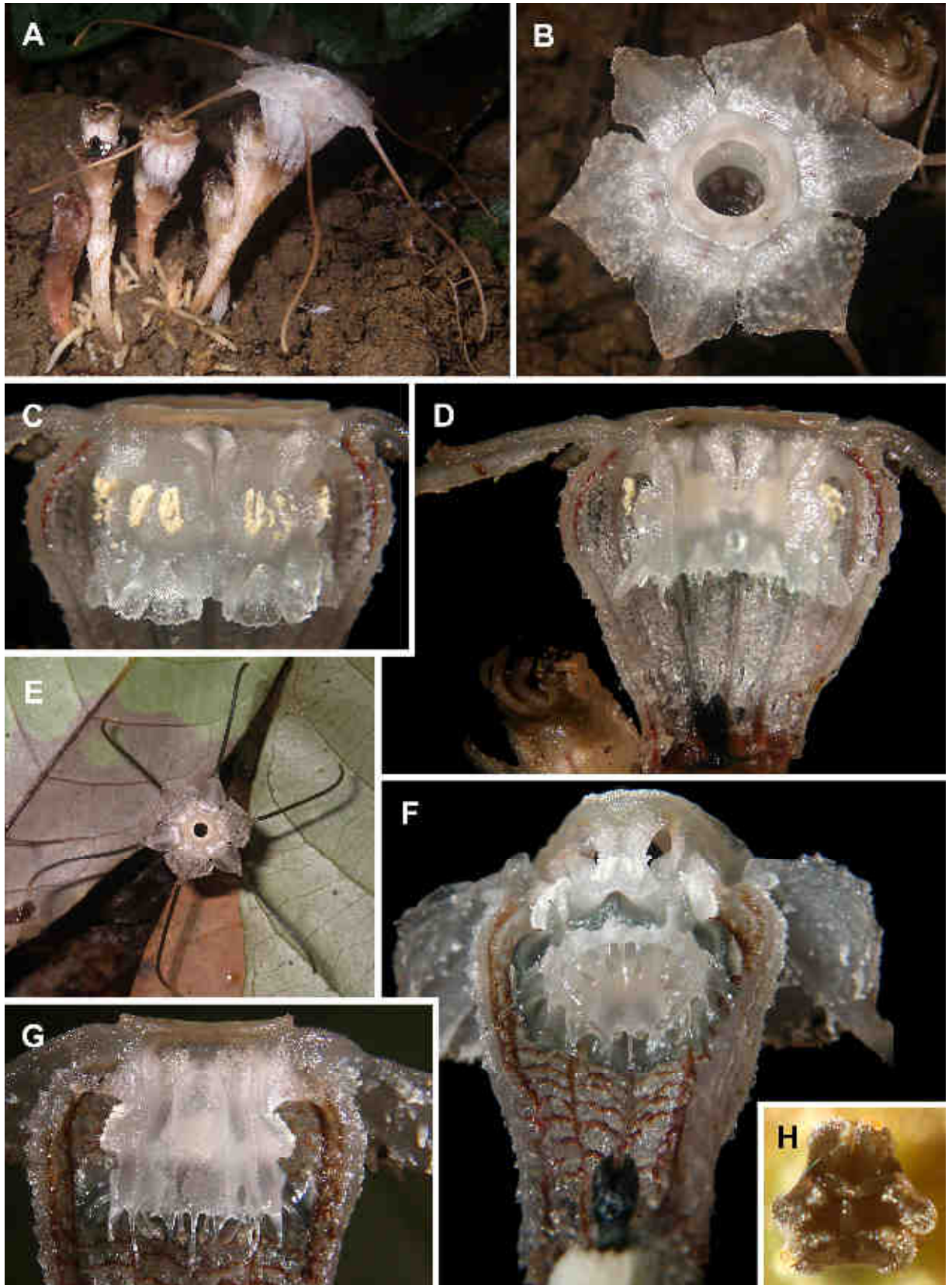


**Рис. 49.** *Thismia puberula*, фотографии живого растения (образец *Yudina, Nuraliev 15*). **A–C.** Цветки, вид сбоку с разных ракурсов. **D, E.** Митра, вид под углом и сверху. **F.** Верхняя часть цветка, вид снизу-сбоку; видна покрытая волосками внутренняя поверхность митры.



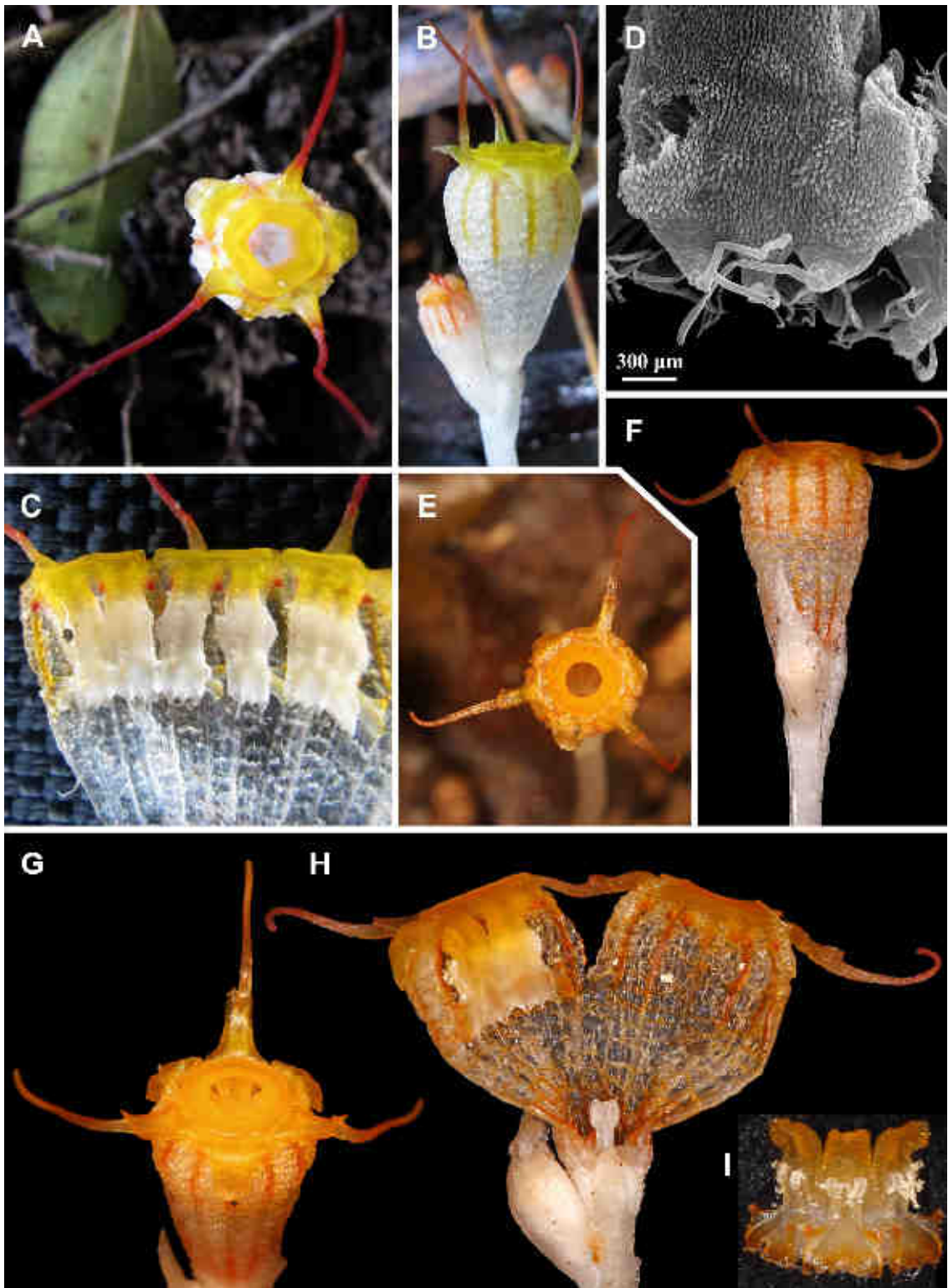


**Рис. 50.** *Thismia puberula*, фотографии живого растения (образец *Nuraliev 1000*). **А.** Митра, вид под углом. **В.** Митра, вид снизу. **С.** Внутренняя поверхность митры с трихомами. **Д.** Аннулюс, вид сверху (митра удалена). **Е.** Продольный разрез цветка (митра удалена). **Ф.** Цветок с частично удаленным гипантием, вид сбоку (митра не показана). **Г, Н.** Трубка тычинок, вид снизу-сбоку. **И–К.** Трубка тычинок, вид сбоку с разных ракурсов; видны межтычиночные железы. **Л.** Гинецей: стенка завязи и столбик со стилодиями, вид сбоку.

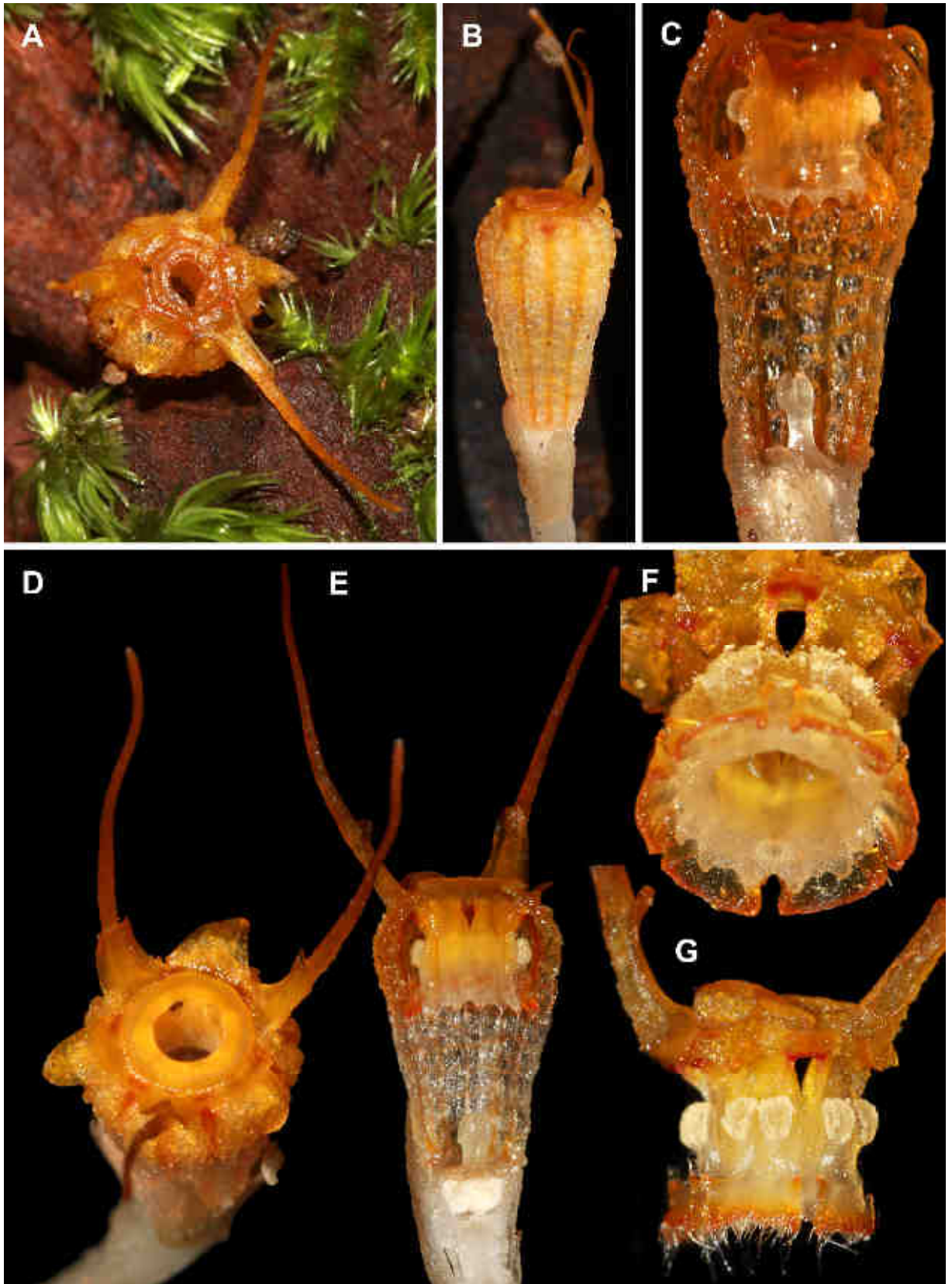


**Рис. 51.** *Thismia annamensis*, фотографии живых растений. А–D: образец *Nuraliev 1562*; Е–G: образец *Nuraliev 999*; H: образец *Dat et al. Pl\_Q.NG 0025* (фотография N.Q. Dat). А. Общий вид. В, Е. Цветок, вид сверху. С. Аннулюс и тычинки, вид сбоку. D, G. Продольный срез цветка. F. Цветок с наполовину удаленным гипантием, вид снизу-сбоку. H. Стилодии, вид сверху.





**Рис. 52.** *Thismia javanica*, фотографии живых растений. А–D: образец *Xuyen, Hieu BHH 800* (А–С: фотографии D.T. Xuyen, D: СЭМ-изображение); Е–I: образец *Vuong et al. BV426* (фотографии Т.В. Vuong). А, Е. Цветок, вид сверху. В, F. Цветок, вид сбоку. С. Продольно вскрытый и уплощенный гипантий, видны тычинки. D. Надсвязник, абаксиальная сторона (СЭМ). G. Цветок, вид под углом. H. Цветок с продольно вскрытым гипантием (три тычинки удалены). I. Три тычинки, адаксиальная сторона.



**Рис. 53.** *Thismia tentaculata*, фотографии живых атипичных растений с горы Хонба. А–С: *Truong et al. KH 163*; D–G: *Truong et al. KH 638* (все фотографии L.H. Truong). **А, В.** Цветок, вид сверху и сбоку. **С.** Продольный разрез гипантия, видны тычинки. **Д.** Цветок, вид под углом. **Е.** Продольный разрез цветка. **Ф, Г.** Андроцей, вид под углом и сбоку.

## ГЛАВА 6. СЕМЕЙСТВО TRIURIDACEAE

### ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Triuridaceae — небольшое семейство однодольных, представленное исключительно небольшими микогетеротрофными бесхлорофилльными травами. Это семейство в настоящее время рассматривается в составе порядка Pandanales (Chase et al., 2000; Stevens, 2001-onwards; Rudall, Bateman, 2006; APG IV, 2016; Mennes et al., 2013; Trias-Blasi et al., 2015; Lam et al., 2016); А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 2009) выделял его в отдельный порядок Triuridales, который полагал близкородственным Pandanales. Семейство распространено в тропических районах Азии, Африки и Америки, при этом в Бразилии, Аргентине, Китае, Парагвае и Японии доходит до субтропиков. Семейство включает 9 (по некоторым представлениям, от 8 до 11) родов и более 60 видов (Van de Meerendonk, 1984; Dahlgren et al., 1985; Maas, Rübsamen, 1986; Leake, 1994; Maas-van de Kamer, 1995; Maas-Van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Stevens, 2001-onwards; Heywood et al., 2007; Takhtajan, 2009; Guo, Cheek, 2010; Merckx et al., 2013a). В постоянно обновляемом списке Govaerts et al. (2023) указано 64 видов принятых видов Triuridaceae. Maas, Rübsamen (1986) в ревизии неотропических представителей семейства привели для Triuridaceae значительно большее число видов. Вероятнее всего, они основывались на работах других авторов, которые предлагали дробное понимание видов Старого Света. Эта точка зрения не была принята в последующих обработках.

Подобно многим другим микогетеротрофным растениям, представители Triuridaceae обитают в основном в густых, темных тропических лесах на небольших высотах, где они растут наземно среди листового опада, часто рядом с крупными деревьями или ручьями, и имеют тенденцию произрастать совместно с другими микогетеротрофами (Maas, Rübsamen, 1986; Maas-van de Kamer, 1995; Maas-Van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Cheek, Williams, 1999; Cheek, 2006; Heywood et al., 2007; Merckx et al., 2013a).

Семейство Triuridaceae подразделяется на три трибы на основе строения соцветия, числа листочков околоцветника и тычинок и морфологии плодов: Куреаеae, Sciaphileae и Triurideae (Stevens, 2001-onwards; Cheek, 2003; Takhtajan, 2009). Эти трибы получили хорошую поддержку в молекулярно-филогенетических реконструкциях (Mennes et al., 2013). В то время как триба Triurideae исключительно американская, а Куреаеae ограничена материковой Африкой (Камерун и Танзания), ареал трибы Sciaphileae почти покрывает ареал всего семейства Triuridaceae. Это является следствием, главным образом, высоким разнообразием типового рода Sciaphileae, *Sciaphila* Blume s.l. (включая *Andruris* Schltr. и *Hyalisma* Champ.), который насчитывает около 40 видов (Suetsugu et al., 2020), т.е. две трети всех видов семейства. Другими



родами трибы *Sciaphileae* являются монотипный неотропический *Soridium* Miers и олиготипный *Seychellaria* Hemsl. из восточной афро-малагасийской области.

Цветки *Triuridaceae* необычны для однодольных по ряду признаков, что нередко затрудняет их описание и использование флоральных признаков для таксономического анализа. Цветки чаще однополые (но иногда двуполые или только функционально однополые); околоцветник обычно из трех, четырех или шести (но иногда до десяти) листочков, соединенных в основании в трубку; андроцей обычно из двух, трех или шести тычинок, которые соединены в андрофор или свободны друг от друга; гинецей из многочисленных свободных плодолистиков с одним или двумя семязачатками каждый (Maas, Rübсamen, 1986; Rübсamen-Weustenfeld, 1991; Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Rudall, 2008; Merckx et al., 2013a). Одним из обсуждаемых на протяжении последних лет вопросов относительно цветков *Triuridaceae* является гомология нитевидных структур, которые обнаруживаются в различных флоральных органах. Эти структуры включают столбчатый орган в центре цветка, межтычиночные органы и придатки листочков околоцветника и тычинок. Rudall (2008) в основном интерпретировала эти структуры как морфологические новшества (и органы *sui generis*) на основании их сходства друг с другом по форме и позднего появления в развитии цветка. Однако чаще предполагается, что они представляют собой модифицированные элементы околоцветника и андроцея (или части этих элементов) (Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Ambrose et al., 2006; Merckx et al., 2013a). Еще одной проблемой представляется противоречивость сведений о числе гнезд пыльника (= микроспорангиев), а также о природе так называемых лопастей пыльника, широко используемых для разграничения видов семейства (van de Meerendonk, 1984). Наконец, филлотаксис гинецея, чрезвычайно разнообразный и сложный в этом семействе, до сих пор получил адекватное описание лишь у немногих представителей (Rudall, 2008). В данной работе мы приводим новые морфологические данные, позволяющие более точно интерпретировать строение цветка представителей трибы *Sciaphileae* и, соответственно, корректно оценивать признаки и их состояния при таксономических сравнениях.

На территории Восточного Индокитая известен единственный род семейства *Triuridaceae* – *Sciaphila*. При этом в Камбодже и Лаосе *Triuridaceae* до сих пор не обнаружены (Newman et al., 2007; Cho et al., 2016), хотя, скорее всего, и произрастают там, судя по их широкому распространению на сопредельных территориях. Во Вьетнаме род представлен четырьмя документированными видами, два из которых были описаны лишь в XXI веке (Averyanov, 2007). По всей видимости, значительная часть видовой разнообразия *Triuridaceae* в данном регионе остается невыявленной, и в еще большей степени это является верным для ареалов видов и их морфологических границ.

**РОД *SEYCHELLARIA* В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ОБЪЕМА РОДА *SCIAPHILA* (Nuraliev et al., 2016)**

Род *Seychellaria* морфологически очень похож на *Sciaphila* (Perrier de la Bâthie, 1946; Rudall, Bateman, 2006) и отличается от последнего главным образом наличием стаминодиев в мужских цветках; эта особенность также отличает *Seychellaria* от всех других Triuridaceae (Giesen, 1938; Vollesen, 1982; Maas, Rübsamen, 1986; Maas-van de Kamer, 1995; Maas-Van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Merckx et al., 2013a). В качестве общих признаков всех видов *Seychellaria* также указываются околоцветник из шести листочков околоцветника с голыми свободными долями, мужские цветки с тремя тычинками, с тычиночными нитями, с придатками тычинок, и иногда с пистиллодиями, пыльники с двумя теками и четырьмя спорангиями, женские цветки без стаминодиев, стилодий длиннее завязи и сухие вскрывающиеся плодики (обычно называемые листовками, хотя вскрывание происходит на дорзальной стороне) (Hemsley, 1907; Perrier de la Bâthie, 1946; Vollesen, 1985; Maas-van de Kamer, Maas, 1994). Этот род состоит из трех общепринятых видов: типового вида *S. thomassetii* Hemsl. с Сейшельских островов, *S. madagascariensis* C.H.Wright с Мадагаскара и Коморских островов и *S. africana* Vollesen из Танзании. Описанный Schlechter (1923) с Мадагаскара *S. perrieri* был синонимизирован с *S. madagascariensis* Perrier de la Bâthie (1946), и это решение было принято большинством последующих авторов (Vollesen, 1982, 1985; Maas, Rübsamen, 1986; Leake, 1994; Maas-Van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Madagascar Catalog 2013; Merckx et al., 2013a).

Следует также отметить, что Itô (1907) перенес два вида *Sciaphila* (оба без стаминодиев в мужских цветках), встречающихся в Японии, в *Seychellaria* и создал следующие комбинации: *S. japonica* (Makino) T.Itô и *S. tosaensis* (Makino) T.Itô. Нововведения Itô не были приняты, и эти таксоны в настоящее время включены в *Sciaphila nana* Blume и *Sciaphila secundiflora* Thwaites ex Benth. соответственно (Govaerts et al., 2023).

Согласно молекулярно-филогенетической реконструкции Mennes et al. (2013), *Sciaphila* является парафилетическим по отношению к *Seychellaria*. В соответствии с этим, Christenhusz et al. (2018) формально включили *Seychellaria* в *Sciaphila*. В то же время, опубликованная реконструкция включает всего семь видов *Sciaphila*, некоторые клады имеют невысокую поддержку, и два включенных в анализ образца *Seychellaria* не формируют кладу. Мы полагаем, что объединение родов на основании одних лишь этих данных является преждевременным. Для принятия таксономического решения требуется, как минимум, филогенетическая реконструкция, основанная на более репрезентативной выборке.

Вторым важным компонентом для определения таксономического статуса *Seychellaria* является детальная морфологическая характеристика этого рода, которая позволила бы провести всестороннее сравнение со *Sciaphila*. Морфологическое изучение представителей Triuridaceae осложнено тем, что многие ключевые признаки невозможно рассмотреть у высушенных растений, особенно если условия высушивания были далеки от оптимальных. Соответственно, хранящиеся в гербариях исторические образцы являются источником ограниченной морфологической информации, в то время как наиболее ценными для данных целей являются спиртовые коллекции. Для уточнения морфологии *Seychellaria* мы составили описание, документированное подробными иллюстрациями, одного доступного нам вида рода по спиртовым образцам, собранным нами в ходе экспедиции на Мадагаскар. Этот вид является новым для науки, и его формальное таксономическое описание также приводится ниже. Мы также провели сравнительный анализ с привлечением гербарных образцов из G (*S. madagascariensis*), K (*S. africana*, включая изотип, *S. madagascariensis*, включая голотип, *S. thomassetii*, включая голотип), MO (*S. madagascariensis*) и P (*S. madagascariensis*) и составили сводную таблицу межвидовых отличий (Таблица 8) и диагностический ключ для всех видов *Seychellaria*.

#### **Описание нового вида *Seychellaria*.**

***Seychellaria barbata*** Nuraliev & Cheek 2016, Phytotaxa 268: 231, fig. 1–5. (рис. 54–57)

#### **Гомотипный синоним:**

*Sciaphila barbata* (Nuraliev & Cheek) V.Merckx & Byng 2018, Global Fl. 4: 55.

**Тип:** МАДАГАСКАР. Antsiranana Province: SAVA Region, Andapa District, Marojejy National Park, Camp. 2 area, trail between main trail and Takhtajania trail, dense montane rainforest, elevation ca. 950 m a.s.l., S 14°26'15", E 49°45'35", 15 October 2015, P.V. Karpunina, M.S. Nuraliev, A.A. Oskolski, D. Ravelonarivo, V. Razafindrahaja, J.H. Tonkaina 233 (голотип: MW!, в спиртовой коллекции и частично высушено в критической точке и смонтировано на столики для СЭМ).

**Паратип:** МАДАГАСКАР. Antsiranana Province: SAVA region, Andapa District, Marojejy National Park, Camp. 2 area, trail between Camp. 2 and Camp. 3, dense montane rainforest, elevation ca. 800 m a.s.l., S 14°26'04", E 49°45'33", 15 October 2015, P.V. Karpunina, M.S. Nuraliev, A.A. Oskolski, D. Ravelonarivo, V. Razafindrahaja, J.H. Tonkaina 214 (MW, в спиртовой коллекции и частично высушено в критической точке и смонтировано на столики для СЭМ).

## Описание

**Растение** наземное, однодомное, травянистое, бесхлорофилльное, пурпурно-красное, высотой более 10 см. **Корневище** 1–1,3 мм в диаметре, несущее чешуевидные листья. **Корней** несколько, прикрепляются к корневищу, отходят с 1 или 2 сторон от основания листа (по 1 или 2 в узле), неразветвленные, длиной до 2,5 см или, возможно, длиннее, 0,8–0,9 мм в диаметре в основании, белые, покрыты корневыми волосками до примерно 4 мм длиной. **Надземный побег** более или менее прямостоячий (возможно, у более старых растений восходящий), с междоузлиями до 2 см длиной, ветвистый, каждая ветвь оканчивается соцветием. Надземный побег голый (кроме некоторых частей цветка, см. ниже). **Стебель** жесткий, цилиндрический, 0,7–0,8 мм в диаметре. **Листья** чешуевидные, треугольно-яйцевидные с острой верхушкой, около 2 мм длиной на корневище и около 1,5 мм длиной на стебле, шириной около 1 мм у основания. **Соцветие** - кисть, около 1,5 см высотой (от нижнего цветка); каждый узел с брактеей с одним полностью развитым цветком в пазухе. Каждый цветок с одной брактеолой. Брактеи похожи на стеблевые листья по размеру и форме. Брактеолы прикрепляются к основанию цветоножки (близко к брактее), сбоку (трансверзально), справа или слева, не срастаются с брактеями, узкотреугольные с острой верхушкой, около 1 мм длиной, менее 0,5 мм шириной. Каждая кисть несет 6–7 однополых цветков, из них 3–4 нижних женских и 3–4 верхних мужских. **Мужские цветки** с раскидистыми цветоножками длиной 1,5–2 мм, поникающие, около 2–2,5 мм в диаметре, около 1 мм в диаметре в бутоне, светло-пурпурно-красные. **Околоцветник в мужском цветке** из 6 сросшихся в основании листочков, 3 более крупных чередуются с 3 более мелкими, листочки сильно загнуты назад при цветении. Один из более крупных листочков околоцветника занимает адаксиальное положение; ориентация околоцветника по отношению к брактеоле переменная. Более крупные листочки околоцветника треугольно-яйцевидные с острой или заостренной верхушкой, 1,3–1,4 мм длиной, 0,85–1 мм шириной, с пучком неразветвленных многоклеточных волосков длиной примерно до 1 мм на верхушке и по краю в дистальной половине (по крайней мере, непосредственно перед цветением). Более мелкие листочки околоцветника узкотреугольные с острой верхушкой, длиной 1 мм (или чуть меньше), около 0,4–0,5 мм шириной, голые или с 2–3 волосками на верхушке. **Фертильные тычинки** в числе 3, на радиусах больших листочков околоцветника, немного короче меньших листочков околоцветника, каждая с очень короткой подушковидной нитью и экстрорзным пыльником. Пыльник эллиптический, шире своей длины, около 0,3–0,4 мм длиной и около 0,7 мм шириной, из 2 горизонтальных тек, открывается одной трансверзальной щелью. Связник отделен от нити хорошо заметным сочленением. Тычиночная нить без придатка. **Пыльцевые зерна** мелкие (около 20 мкм в диаметре), безапертурные; скульптура экзины шипасто-сосочковидная, сосочки маленькие, 1 мкм в диаметре или

меньше. **Стаминодии** в числе 3, на радиусах более мелких листочков околоцветника (между тычинками), немного длиннее тычинок, булавовидные, с лентовидной ножкой и эллиптическим апикальным вздутием. Пестилодии отсутствуют. **Женские цветки** с раскидистыми цветоножками длиной 1,5–2,5 мм, прямостоячие, около 2 мм в диаметре, темно-пурпурно-красные. **Околоцветник в женском цветке** из (5)6 листочков, сросшихся в основании в трубку длиной менее 0,2 мм; 3 более крупных листочков чередуются с (2)3 более мелкими, листочки обычно сильно отогнутые при цветении. Листочки околоцветника большего и меньшего размера соответственно сходны с таковыми мужских цветков по размеру, форме и ориентации, опушены при цветении так же, как и мужские листочки околоцветника, но менее выражено. **Гинецей** из многочисленных (около 40–50) свободных плодолистиков. Каждый плодолистик с одним семязачатком, с односторонней косо-шаровидной, слегка сжатой с боков завязью (0,25)0,3 мм в диаметре и с более или менее прямым гинобазическим стилодием 0,35–0,5 мм длиной и 0,08–0,09 мм в диаметре, прикрепленным на вентральной стороне завязи. **Плоды** около 3–4 мм в диаметре, с неоппадающим околоцветником. Каждый плодик сухой, сильно сжатый с боков, почковидный и длиной до 1,5 мм при взгляде сбоку, обычно с неоппадающим стилодием длиной до 0,8 мм, односемянный, вскрывающийся одиночной продольной щелью на наружной (дорзальной) стороне. Околоплодник тонкий; семя размером практически с плодик. Зародыш недифференцированный, продолговатый, изогнут более чем на 90°.

### Этимология

Видовой эпитет «*barbata*» означает «бородатый» и отсылает к пучку длинных неразветвленных волосков на верхушке и краях более крупных листочков околоцветника мужских цветков, что делает этот вид уникальным в пределах рода *Seychellaria*.

### Распространение и среда обитания

Вид известен только из национального парка Марожежи (провинция Антсиранана) на севере Мадагаскара (рис. 58). Каждый из двух образцов (тип и паратип) представляют собой одно растение. В то же время, специальных поисков этого вида в типовом местообитании не предпринималось, и оценка численности популяции не может быть проведена. Мы предполагаем, что *S. barbata* не является редким в своем типовом местонахождении.

Кроме того, образец *Buerki 24*, собранный в провинции Анциранана, регион Диана на Мадагаскаре и в настоящее время определяемый как *S. madagascariensis* (Madagascar Catalogue, 2013), с большой вероятностью принадлежит к *S. barbata*, поскольку он описан в этикеточных данных как имеющий волоски по краям листочков околоцветника. Установить место хранения этого образца не удалось.

*Seychellaria barbata* – второй вид рода, известный на Мадагаскаре (если не принимать *S. perrieri* в качестве отдельного вида). Другой вид, *S. madagascariensis*, довольно широко распространен во влажных вечнозеленых лесах на небольших высотах вдоль восточного побережья (провинции Туамасина и Фианаранцуа) и на северной оконечности (провинция Анциранана) острова, но не был обнаружен в национальном парке Марожежи (Perrier de la Bâthie 1946, Madagascar Catalogue 2013) до недавнего времени (Gautier 3880, G, идентификация подтверждена в рамках данной работы). Другие близкие к Марожежи сборы *S. madagascariensis* (Perrier 2185, Маруанцетра и Schatz 2372, Нуси-Мангабе) находятся на расстоянии около 115 км к югу от locus classicus *S. barbata*.

### **Фенология**

В середине октября наблюдались два растения, у которых соцветия находились на разных стадиях функционирования. У одного растения (паратипа) первое соцветие несло созревающие плоды, а второе – цветущие мужские и женские цветки, а также цветоножки осыпавшихся мужских цветков и незрелые женские бутоны. У другого растения (типа) одно соцветие отмирало, все его плодики были вскрывшиеся и большая часть семян высыпалась, а второе соцветие имело цветущие женские цветки и мужские бутоны. Вероятнее всего, *Seychellaria barbata* обладает длительным периодом цветения каждого растения за счет постепенного ветвления стебля, что позволяет соцветиям развиваться и цвести одно за другим.

У полностью раскрытого мужского цветка паратипа пучки волосков на листочках околоцветника не видны на фотографиях (рис. 55В–Е), что согласуется с представлениями об их эфемерности, в результате которой эти структуры заметны только у молодых цветков, как сообщалось для аналогичных волосков у *Sciaphila* (van de Meerendonk, 1984; Maas, Rübsamen, 1986; Daniel, 2010).

В пазухах брактеол *S. barbata* часто обнаруживается крошечная структура, невидимая невооруженным глазом и без специальных манипуляций. Морфология этих структур варьирует от недифференцированного цилиндрического бугорка до недоразвитого цветка с зачатками флоральных элементов и часто с собственной брактеолой. Эти пазушные структуры найдены как в мужской, так и в женской зонах главной кисти соцветия. В тех случаях, в которых выявляется тип цветка, недоразвитый цветок обычно того же типа, что и цветок первого порядка, но по крайней мере в одном случае был обнаружен недоразвитый цветок противоположного типа, а именно мужской цветок второго порядка в женской зоне. Хотя некоторые пазушные структуры выглядят как нормально развивающиеся цветки, они, вероятно, никогда не созревают (т.е. являются абортивными), поскольку наблюдаются в недоразвитом состоянии даже в соплодиях на поздних стадиях плодоношения, которые начинают отмирать.

### Таксономические отношения

Основные морфологические отличия *Seychellaria barbata* от всех ранее известных видов этого рода приведены в Таблице 8. Наиболее важным диагностическим признаком нового вида является наличие длинных спутанных волосков на верхушках более крупных листочков околоцветника мужских цветков (а также более коротких волосков у соответствующих листочков околоцветника женских цветков), так как у всех других видов *Seychellaria* полностью отсутствует опушение околоцветника цветков обоих типов. Другими важными особенностями *S. barbata* являются: 6–7 цветков в соцветии, 1 полностью развитый цветок в каждом узле, наличие брактеол, свободных от брактеей, отсутствие придатков тычинок, булабовидные стаминодии немного длиннее тычинок и около 40–50 плодолистиков в женском цветке. *Seychellaria barbata* наиболее сходна с *S. africana* и отличается от последнего вида (помимо опушения листочков околоцветника) меньшим числом цветков в соцветии, свободными от брактеей брактеолами, формой и окраской стаминодиев и большим числом плодолистиков в женских цветках. Единственный вид *Seychellaria*, известный на Мадагаскаре до нашей находки, *S. madagascariensis*, морфологически является наиболее отличным от *S. barbata*. Помимо различий, перечисленных в Таблице 8, *S. barbata* обладает примечательным сочленением между тычиночной нитью и связником пыльника, которое отсутствует у *S. madagascariensis* (Rudall, 2008: fig. 5C). Эта особенность практически незаметна без исследований с помощью СЭМ и остается неисследованной для двух других видов *Seychellaria*.

Следует отметить, что срастание брактеей и брактеолы *S. africana* неочевидно из рисунка в протологе этого вида (Vollesen, 1982; см. также Vollesen, 1985), что может указывать на срастание постгенитального типа, если таковое вообще имеется. Если же эти органы срастаются конгенитально, они в таком случае демонстрируют необычное для соцветий покрытосеменных растений срастание филломов разных осей; с другой стороны, неясно, как отличить такую сложную структуру от двулопастной брактеей (без брактеол). Более того, проведенное нами изучение типового образца *S. madagascariensis* выявило следующие особенности строения: брактеей глубоко трехлопастная, причем боковые лопасти в ряде случаев полностью обособлены от центральной. Эту структуру можно интерпретировать либо как одиночный филлом (брактеей) необычной формы, либо как две брактеолы, сросшиеся с брактеей. Ясно, что этот вопрос не может быть с уверенностью решен без дополнительного анализа. Поскольку соцветие *S. madagascariensis* имеет более одного цветка в каждом узле, интерпретация филломов соцветия важна в контексте характера его ветвления. Для целей морфологического сравнения видов *Seychellaria* мы предварительно придерживаемся второго варианта описания, т.е. наличия брактеей у *S. madagascariensis*. Это также согласуется с единственной свободной брактеей,

проиллюстрированным у *S. perrieri* (Giesen, 1938: fig. 1, 9), который в настоящее время включен в *S. madagascariensis*.

**Таблица 8.** Морфологические различия между видами *Seychellaria* и их географическое распространение. Признаки описанных ранее видов взяты из Hemsley (1907), Wright (1912), Schlechter (1923), Giesen (1938), Perrier de la Bâthie (1946), Vollesen (1982, 1985), Madagascar Catalogue (2013) и результатов изучения типового материала *S. africana* и *S. madagascariensis* (где указано).

признаки	<i>S. africana</i>	<i>S. barbata</i>	<i>S. madagascariensis</i> (включая <i>S. perrieri</i> )	<i>S. thomassetii</i>
Число цветков в соцветии	до 50	6–7	10–30	6–12
Число полностью развитых цветков в узле	1	1	1 или группа из 2–4, иногда с цветками обоих типов	1
Брактеола	имеется, сростается латерально с брактеей	имеется, свободная от брактеей	имеются, 2 в каждом узле, обычно сростаются латерально с брактеей (личные наблюдения) или 1, свободная (на иллюстрации <i>S. perrieri</i> : Giesen, 1938, fig. 1, 9)	absent
Длина цветоножки	5–11 мм	1.5–2.5 мм	1–6 мм	3–4 мм
Опушение листочков околоцветника	отсутствует	более крупные листочки с длинными волосками на верхушке и по краю (особенно у мужских цветков)	отсутствует (только мельчайшие папиллы присутствуют по краю более крупных листочков, личные наблюдения)	отсутствует
Тычиночная нить	отсутствует	очень короткая (подушковидная)	короткая или очень короткая	короткая
Форма пыльника	равносторонняя (примерно 0.5 × 0.5 мм)	эллиптическая, ширина больше длины (0.3–0.4 × 0.7 мм)	равносторонняя (квадратная)	равносторонняя
Придаток тычинки	отсутствует	отсутствует	длинный, нитевидный/шиловидный (как минимум в некоторых случаях, однако описан как едва удлинённый у <i>S. perrieri</i> )	отсутствует
Форма, длина и цвет стаминодия	коротко булабовидная (то есть с утолщением на верхушке, личные наблюдения; по протологу – головчатая или булабовидная), 1–1.5 мм, желтый	булабовидная, немного короче тычинок, пурпурно-красный	нитевидная, длиной с более крупные листочки околоцветника или более (на изображениях, до двух и более раз длинее, так же как и придатки тычинок)	головчатая, длинее тычинок и короче листочков околоцветника



Число плодолистиков в женском цветке	около 25	около 40–50	много (30–40 указано у <i>S. perrieri</i> )	30–35
Географическое распространение	Танзания	Мадагаскар	Мадагаскар, Коморы	Сейшелы

### Ключ для определения видов *Seychellaria* мировой флоры

1. Соцветие с более чем 1 цветком в пазухах хотя бы некоторых брактеей; тычинки обычно с длинными нитевидными придатками; стаминодии нитевидные, по длине равны листочкам околоцветника или на много длиннее их. Мадагаскар, Коморы.....

.....*Seychellaria madagascariensis*

- Соцветие с 1 цветком в пазухе каждой брактеей (дополнительные цветки, если они есть, остаются недоразвитыми); тычинки без придатков; стаминодии головчатые или булабовидные, короче более крупных листочков околоцветника.....2

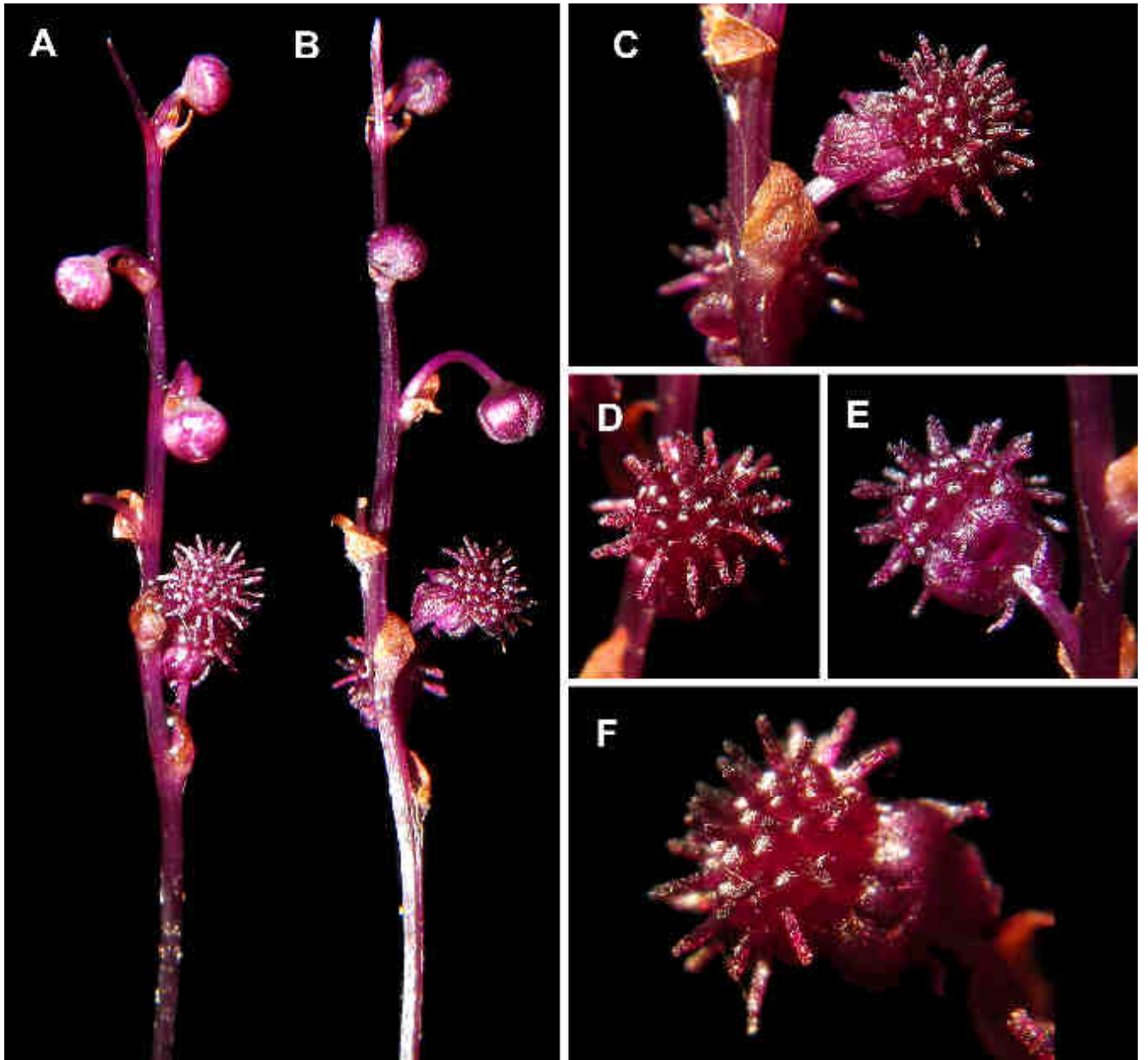
2. Брактеолы отсутствуют; соцветие из 6–12 цветков; стаминодии головчатые. Сейшельские острова.....*Seychellaria thomassetii*

- Брактеолы имеются: соцветие с разным числом цветков; стаминодии булабовидные. Мадагаскар или материковая Африка.....3

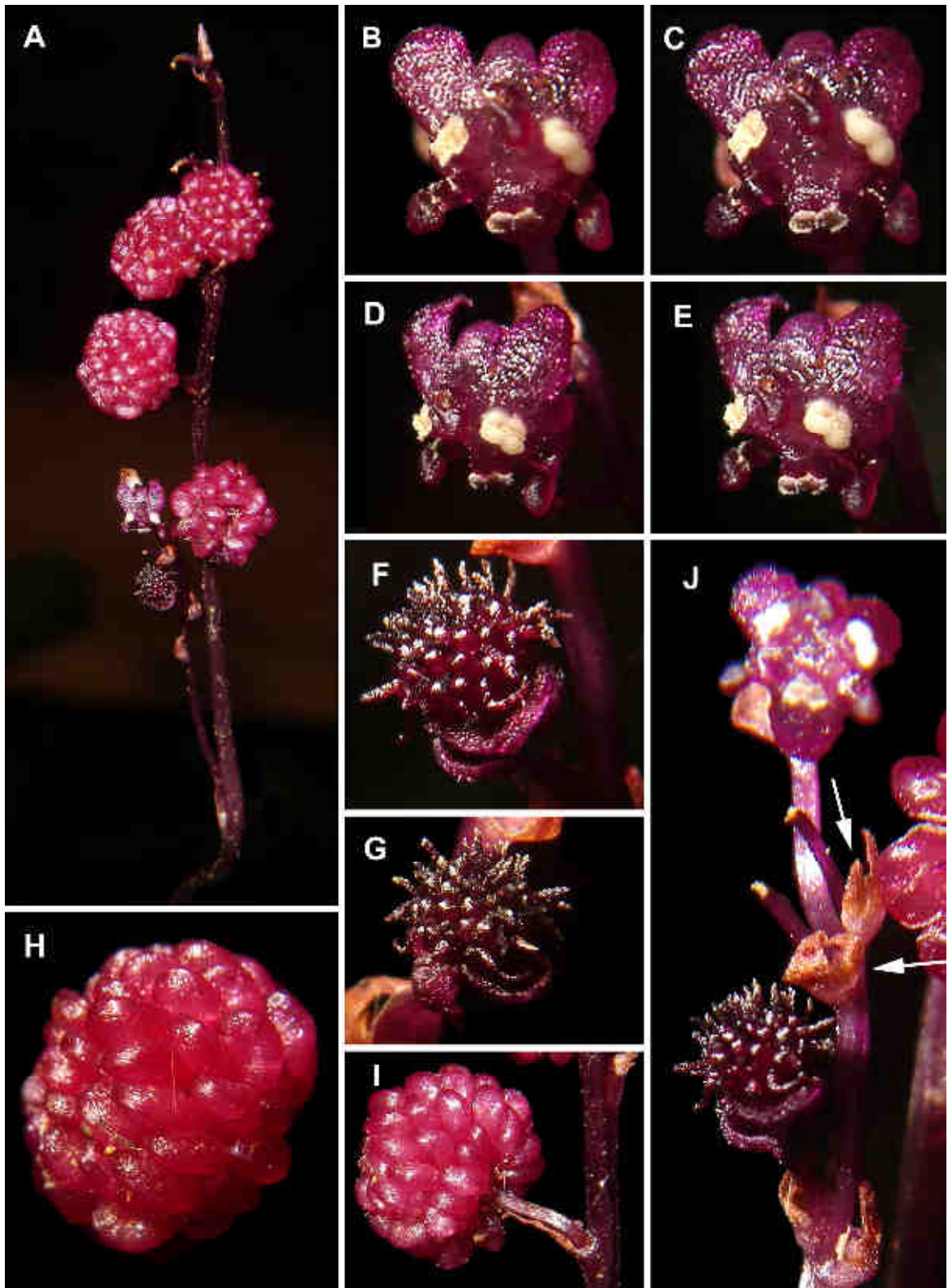
3. Соцветие с 6–7 цветками; брактеолы свободны от брактеей; листочки околоцветника молодых мужских цветков с длинными волосками на верхушке и по краю; листочки околоцветника женских цветков также имеют волоски; пыльники эллиптические; женский цветок с 40–50 плодолистиками. Мадагаскар.....*Seychellaria barbata*

- Соцветие с более чем 10 (до 50) цветками; брактеолы сросшиеся латерально с брактеей; листочки околоцветника мужских и женских цветков полностью голые; пыльники равносторонние; женский цветок с примерно 25 плодолистиками. Танзания.....

.....*Seychellaria africana*

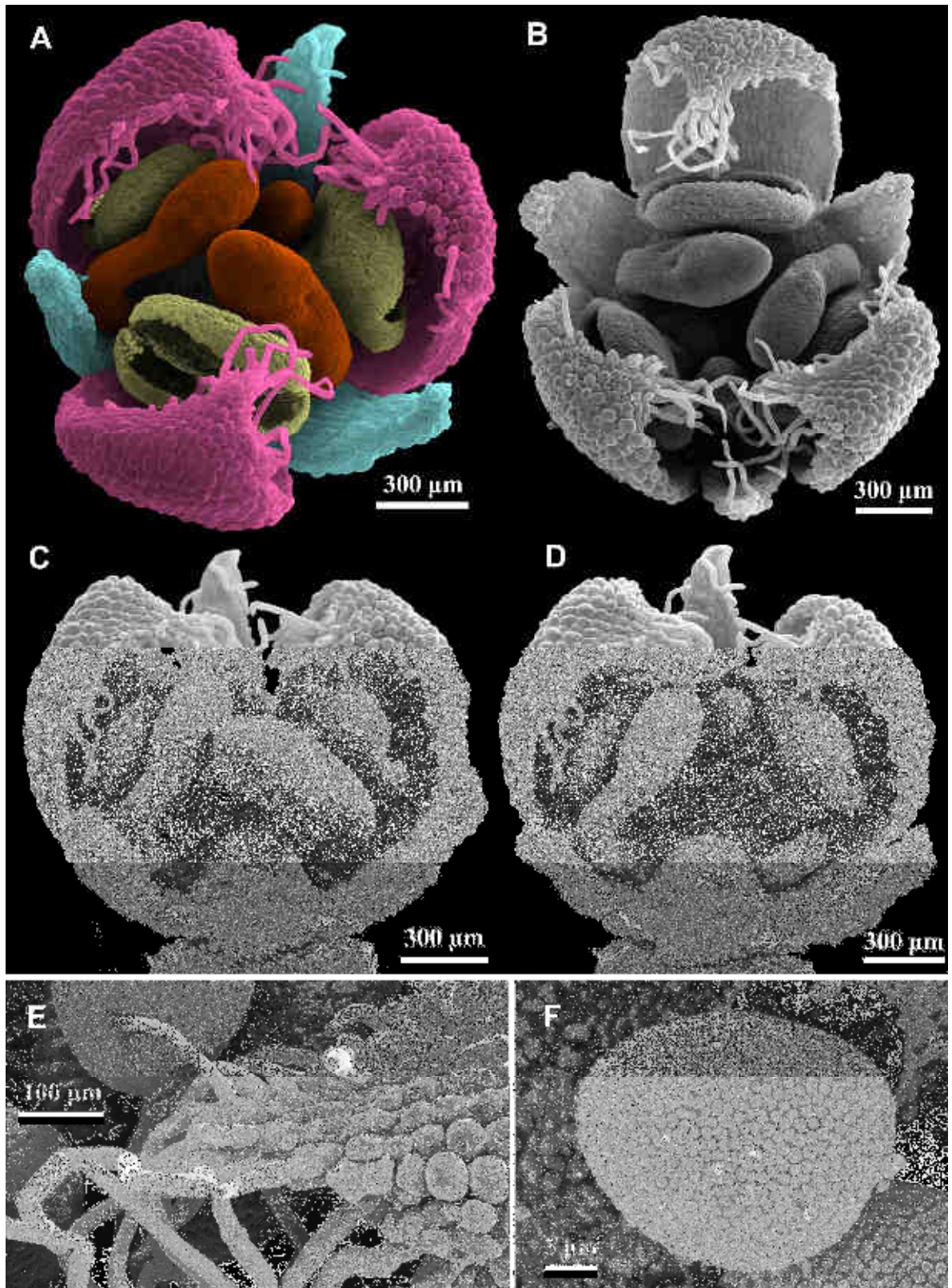


**Рис. 54.** *Seychellaria barbata*, фотографии живых растений (образец *Karpunina, Nuraliev et al.* 233). **А, В.** Соцветие с двумя цветущими женскими цветками в нижней части, тремя мужскими бутонами в верхней части и цветоножкой опавшего цветка между ними. **С.** Женский цветок в пазухе брактей, вид сбоку. **Д.** Женский цветок, вид сверху. **Е.** Женский цветок, вид со стороны цветоножки; видны отогнутые назад листочки околоцветника. **Ф.** Гинецей.



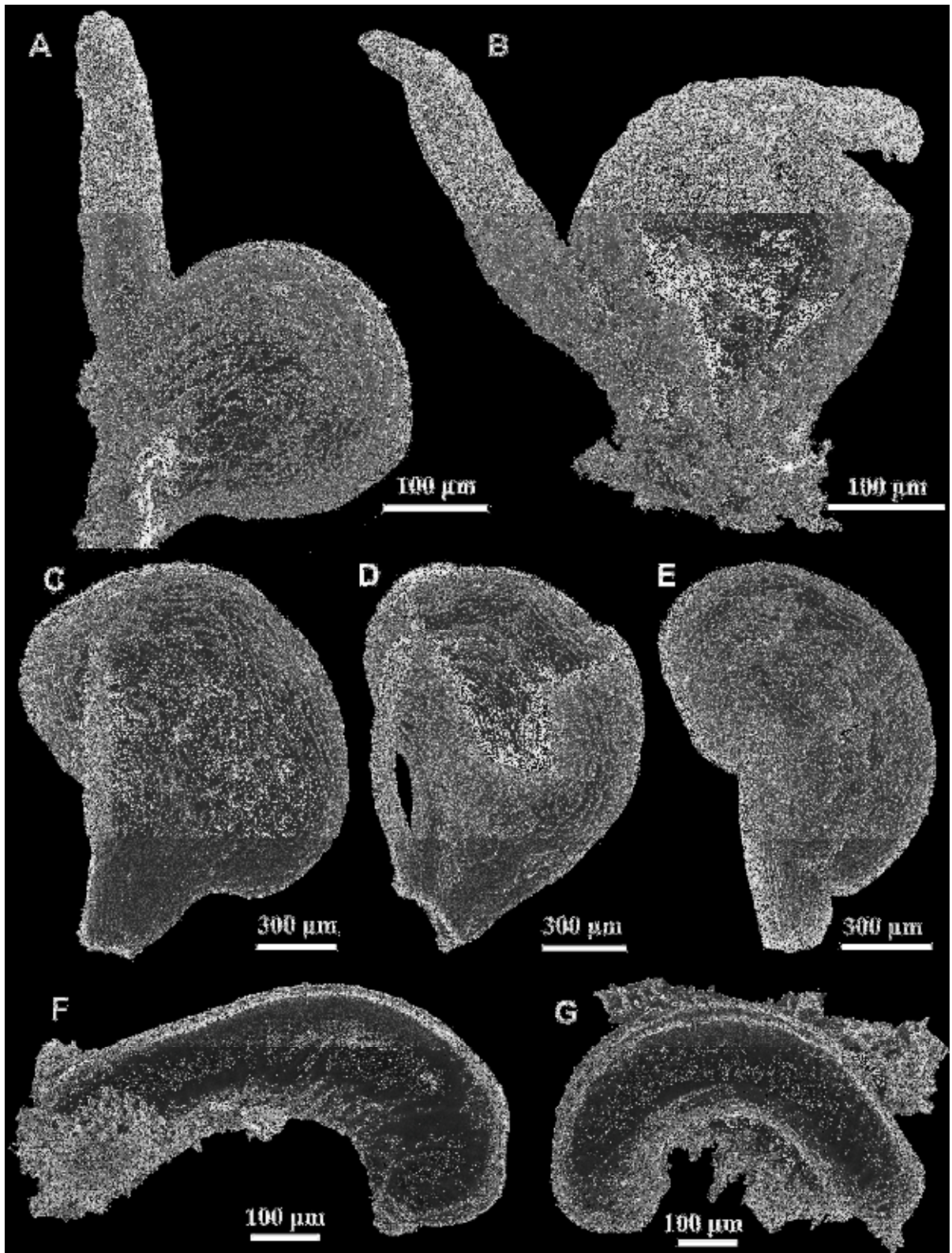
**Рис. 55.** *Seychellaria barbata*, фотографии живых растений (образец *Karpunina, Nuraliev et al. 214*). **А.** Побег с плодносящим терминальным и цветущим боковым соцветиями. **В, С.** Мужской цветок, вид сверху. **Д, Е.** Мужской цветок, вид под углом. **Ф, Г.** Женский цветок, вид сбоку. **Н.** Плод, вид сбоку. **И.** Плод на плодоножке. **Ж.** Соцветие с мужским и женским цветками (остальные цветки опали); стрелками обозначены брактеолы.



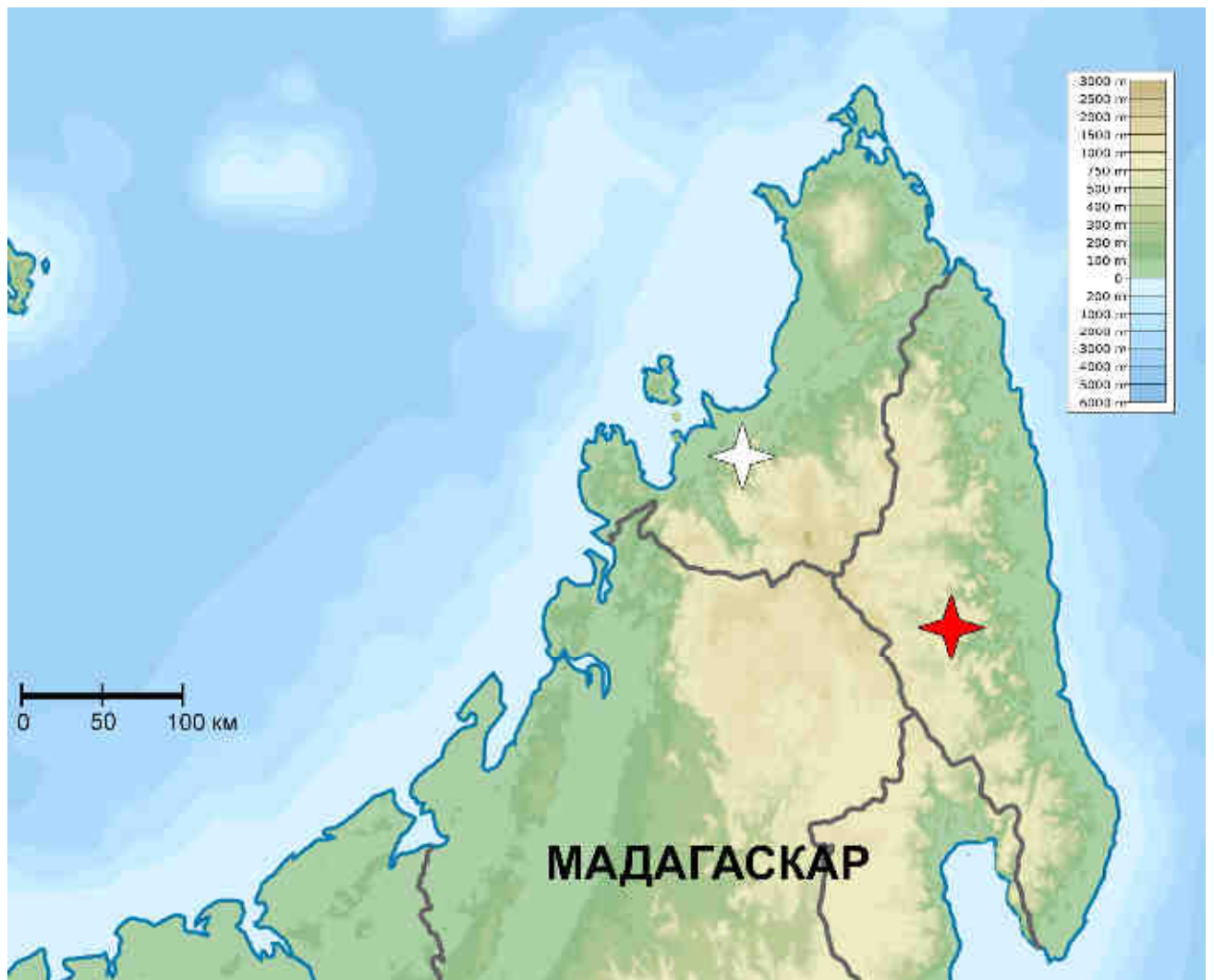


**Рис. 56.** *Seychellaria barbata*, СЭМ-изображения мужского цветка (образец *Karpunina, Nuraliev et al.* 233). **А, В.** Неполностью открытый цветок, вид сверху. **С.** Цветок с удаленным одним (более крупным) листочком околоцветника, вид сбоку. **Д.** Тот же цветок, что и на рис. С, с удаленными пыльником и стаминодием. **Е.** Верхушка более крупного листочка околоцветника с пучком волосков. **Ф.** Пыльцевое зерно.





**Рис. 57.** *Seychellaria barbata*, СЭМ-изображения (образец *Karpunina, Nuraliev et al. 214*). **А.** Плодолистик, вид сборку. **В.** Плодолистик со вскрытой завязью, вид сборку; виден единственный семязачаток. **С.** Плодик со стилодием, вид сборку. **Д.** Плодик с частично удаленным перикарпием, вид сборку; видно семя. **Е.** Семя, вид сборку. **Ф, Г.** Зародыш, вид сборку.



**Рис. 58.** Карта распространения *Seychellaria barbata*. Красной звездой отмечено место сбора типового образца и паратипа в национальном парке Марожежи; белой звездой отмечено место сбора образца *Buerki 24*, предположительно относящегося к этому виду.

## ТАКСОНОМИЧЕСКИ ВАЖНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В РОДЕ *SCIAPHILA* (Nuraliev et al., 2016, 2020a)

Нами изучен оригинальный материал по четырем азиатским видам *Sciaphila*: *S. arfakiana* Весс. (рис. 59–61), *S. densiflora* Schltr. (рис. 62–64), *S. nana* Blume (рис. 65–68) и *S. stellata* Aver. (рис. 69, 70) (информация об образцах и фотоиллюстрации представлены в Таксономическом конспекте). Все изученные виды характеризуются наличием мужских и женских цветков; обоеполые цветки ни для одного из них неизвестны.

### Строение мужских цветков *Sciaphila*.

Околоцветник: число и расположение листочков. Околоцветник у всех изученных видов состоит из шести листочков в двух кругах (рис. 59, 62, 65, 66, 69, 70). Имеется короткая трубка околоцветника и многократно превышающие ее по длине свободные доли околоцветника. План строения околоцветника у отдельных цветков отличался от типичного. Так, обнаружено соцветие *S. arfakiana* с двумя цветками, имеющими по семь листочков околоцветника (наряду с цветками типичного строения) (рис. 59А). У одного из этих цветков две свободные доли околоцветника были на наблюдаемой стадии развития крупнее остальных пяти (поскольку, вероятнее всего, заложились раньше их); другой цветок имел три больших и четыре маленьких листочка околоцветника. Затем, из многих исследованных цветков *S. nana* три цветка имели по четыре листочка околоцветника. У одного из них было четыре тычинки (вместо типичного строения с тремя тычинами, см. ниже) (рис. 65С), а у остальных число тычинок неизвестно (например, рис. 65А).

Околоцветник: строение верхушек листочков. Дистальные части листочков околоцветника имеют своеобразное видоспецифическое строение. У *S. stellata* свободные доли листочков околоцветника являются хвостатовидными, т.е. с очень длинной нитевидной дистальной частью, которая лишь немного короче пластинки листочка (рис. 69А,В, 70А,В). У *S. densiflora* дистальная часть каждого листочка также очень длинная, несет и многочисленные длинные однорядные многоклеточные волоски по краю (рис. 62А,В). У *S. arfakiana* все шесть свободных долей листочков околоцветника дистально не только оттянутые, но и булавовидно утолщенные на самой верхушке (рис. 59С–F). У *S. nana* каждый из трех листочков околоцветника, чередующихся с тычинками, имеет отчетливо оттянутую булавовидную дистальную часть, аналогичную таковой у *S. arfakiana*, в то время как листочки, расположенные напротив тычинок, имеют свободные доли в виде пластинки с заостренной верхушкой, без явной оттянутой части и без каких-либо утолщений (рис. 65Е, 66). Форма дистального утолщения (изученная в готовых к распусканию бутонх и в раскрытых цветках) в значительной степени различается между образцами *S. nana*: у образцов *Nuraliev 498*, *Nuraliev*

1669 (рис. 65E) и *Nuraliev 2445* (рис. 66B) утолщение цилиндрическое (значительно длиннее своей ширины), с постепенным переходом к узкой части листочка околоцветника; у *Nuraliev et al. 972*, напротив, утолщение почти шаровидное, резко отграниченное от узкой части листочка околоцветника (рис. 66A,C,D).

Андроцей: число и расположение тычинок. Андроцей у *S. densiflora* состоит из шести тычинок в двух кругах (рис. 62D). *Sciaphila arfakiana* (рис. 59) и *S. nana* (рис. 66) имеют андроцей из трех тычинок, расположенных напротив листочков околоцветника наружного круга. Такое же строение является типичным для *S. stellata* (рис. 69A, 70A); у одного из изученных цветков этого вида развились только две тычинки, при этом один из шести листочков околоцветника у этого цветка был намного меньше остальных (рис. 69B).

У всех изученных видов имеются хорошо развитые тычиночные нити. Тычиночная нить обычно намного короче пыльника и, по-видимому, лишь немного уже его диаметра (рис. 59E, 62D, 65D, 70B).

Андроцей: строение пыльников. У *S. densiflora* каждый пыльник имеет три гнезда, два из которых занимают абаксиальное (наружное) положение, а один (непарный) — адаксиальное (внутреннее) (рис. 62B–D). Непарное гнездо расположено в плоскости симметрии тычинки и имеет более или менее близкие размеры с парными гнездами, так что три гнезда вместе образуют равнобедренный треугольник при взгляде сверху. У трех других видов пыльники 4-гнездные, что видно по форме как невскрывшихся, так и вскрывшихся пыльников у *S. arfakiana* (рис. 59D–F) и *S. nana* (рис. 65B,C, 66A,B). У *S. stellata* невскрывшиеся и даже вскрывшиеся пыльники имеют вид двухгнездных (рис. 69A,B, 70A,B), поскольку заметна только трансверзальная граница между микроспорангиями, но не медианная (разграничивающая левую и правую теки). Несмотря на это, в искусственно вскрытом пыльнике *S. stellata* отчетливо видно наличие четырех гнезд (рис. 69C). Кроме того, в невскрывшихся пыльниках некоторых цветков *S. nana* наблюдалось будто бы трехгнездное состояние: медианная граница между теками в абаксиальной половине пыльника была едва различима, в отличие от адаксиальной половины (рис. 66C). Однако наличие у этого вида трехгнездных пыльников не подтверждается изучением вскрывшихся пыльников.

Тетраспорангиатные пыльники *S. arfakiana*, *S. nana* и *S. stellata* вскрываются длинной поперечной щелью. У *S. arfakiana* (рис. 59F) и *S. nana* остатки четырех перегородок между пыльниками часто различимы во вскрывшихся пыльниках, но у *S. stellata* они незаметны (рис. 69A,B). Трехгнездные пыльники *S. densiflora* вскрываются тремя крупными щелями: каждое гнездо вскрывается собственной трансверзальной щелью, обращенной к центру пыльника (рис. 62B–D).



Андроцей: наличие и строение придатков тычинок. Наличие придатков варьирует среди изученных видов, а в некоторых случаях и в пределах вида, но, по-видимому, является инвариантным в пределах популяций. Придатки обнаружены у обоих образцов *S. arfakiana* (рис. 59С–F), а их полное отсутствие зафиксировано у *S. densiflora* (рис. 62В–D) и *S. stellata* (рис. 69А,В, 70А,В). Среди образцов *S. nana* хорошо развитые придатки имеются у образцов *Nuraliev 498* (рис. 65В), *Nuraliev & Kuznetsova 1380a*, *Nuraliev 1669*, *Nuraliev 2445* (рис. 65В, 66В), а у образца *Nuraliev et al. 972* (рис. 66А,С) они отсутствуют. По всей видимости, придатки также отсутствуют у образца *Nuraliev 1561* (рис. 65С). Во время цветения придатки тычинок обычно значительно (иногда в несколько раз) превышают по длине пыльники, и сравнимы по своим размерам с листочками околоцветника. Пыльники у цветков с придатками тычинок экстрорзные, а у цветков без придатков – почти латрорзные с вертикально ориентированными линиями вскрывания. Придатки всегда занимают строго адаксиальное положение по отношению к тычиночной нити. У *S. arfakiana* тычинка и придаток на ее радиусе имеют заметное общее основание (рис. 59Е, F), которое нельзя с уверенностью интерпретировать ни как структуру тычинки, ни как вырост цветоложа. У *S. nana*, напротив, придаток почти свободен от тычинки, без заметного общего основания (рис. 65D).

Центр цветка между тычинками (и их придатками, при их наличии) плоский и слегка приподнятый у *S. arfakiana* (рис. 59D–F) и *S. nana* (рис. 66А,С), а у *S. densiflora* образует заметную коническую верхушку (рис. 62В, D). У *S. stellata*, в отличие от остальных видов, толстые, иногда почти подушкообразные тычиночные нити расположены плотно и полностью занимают центр цветка (рис. 69А,В, 70А,В).

### **Строение женских цветков *Sciaphila*.**

Околоцветник. Околоцветник женских цветков изученных видов имеет сходное строение таковым мужских цветков. Принципиальные отличия имеются только у видов, для мужских цветков которых характерны булавовидные утолщения листочков. У *S. arfakiana* женские цветки лишены явных утолщений (но в некоторых случаях листочки выглядят незначительно утолщенными на верхушке; рис. 61Е, F). У *S. nana* какие-либо утолщения полностью отсутствуют (рис. 67А).

Стаминодии. Изученные нами женские цветки *S. arfakiana*, *S. nana* и *S. stellata* являются морфологически однополыми (без каких-либо андроэциальных структур), тогда как у *S. densiflora* мы обнаружили органы, которые мы интерпретируем как стаминодии. В цветке имеется шесть (рис. 63С) или семь (рис. 63F) стаминодиев. Стаминодии прикрепляются к цветоложу между листочками околоцветника и самыми базальными плодолистиками, и имеют тенденцию к расположению на радиусах листочков околоцветника: по крайней мере, именно

такое расположение обнаружено у цветка с шестью стаминодиями (рис. 63A–D). В цветущем цветке стаминодии намного мельче плодолистиков (около 100 мкм в длину и ширину) и имеют неправильную форму от эллиптической до прямоугольной (рис. 63C,D,F). Будучи зажатыми между трубкой околоцветника и плодолистами, стаминодии совершенно незаметны в интактном цветке (рис. 63A,B); чтобы их обнаружить, необходимо отделить гинецей от остальной части цветка.

Гинецей: расположение плодолистиков. Как показано на примере *S. arfakiana*, плодолистки закладываются в акропетальной последовательности. Первые примордии плодолистиков располагаются в виде слегка неправильного круга (рис. 60A,B). Последующие плодолистки появляются в шахматном порядке, более или менее чередуясь с ранее заложенными плодолистами (рис. 60C,D, 61A–D).

У исследованных видов с морфологически однополыми цветками обычно около двенадцати наружных плодолистиков (т.е. в два раза больше, чем листочков околоцветника). Единой закономерности расположения этих плодолистиков относительно листочков околоцветника не обнаружено. Анализ этого признака технически сложен, так как для изучения молодых плодолистиков необходимо рассечь и частично удалить околоцветник, и при этом информация о расположении листочков околоцветника часто теряется. Наиболее подходящий материал для изучения расположения наружных плодолистиков получен для *S. arfakiana*. Два исследованных цветка этого вида имеют по два плодолистика в секторе каждого листочка околоцветника, с более или менее одинаковым угловым расстоянием внутри и между парами плодолистиков (рис. 61B,C). Помимо типичных цветков с двенадцатью наружными плодолистами, мы наблюдали один цветок с одиннадцатью и другой - с девятью плодолистами. В случае одиннадцати плодолистиков (рис. 60C) два плодолистика расположены каждый между двумя листочками околоцветника, а положение остальных менее очевидно. Расположение некоторых наружных плодолистиков между соседними листочками околоцветника также задокументировано у нескольких других цветков *S. arfakiana*, для которых общее число плодолистиков неизвестно (например, рис. 60A,B, 61D). Для цветка *S. arfakiana* с девятью наружными плодолистами (рис. 60D) получена информация о положении трех соседних листочков околоцветника. Центральный листочек околоцветника этой группы (который шире двух других) имеет в своем секторе два наружных плодолистика. Из двух других видимых листочков околоцветника один имеет два наружных плодолистика в своем секторе, а другой - только один плодолистик, в то время как между этим и соседним удаленным листочком околоцветника есть еще один плодолистик. Пространство, оставшееся после удаленных листочков околоцветника (намного меньше чем 1/2 периметра цветка), заставляет предположить, что у этого цветка с девятью крайними плодолистами было пять,

(вместо типичных шести) листочков околоцветника. Наконец, в цветке *S. nana* с шестью листочками околоцветника также обнаружено девять наружных плодолистиков, но их расположение крайне неравномерно: угловое расстояние между соседними плодолистиками варьировало от 24° до 65°.

Мы детально изучили расположение плодолистиков во всем гинецее у трех цветков *S. nana*, используя их СЭМ-изображения. У этих цветков все плодолистики развились или, по крайней мере, заложились, и в то же время они были достаточно молодыми, чтобы ясно положение каждого плодолистика на цветоложе было ясно видно. Изображения, выбранные для этого анализа, представляют собой вид на гинецей сверху, на котором видны все плодолистики. Мы попытались выявить контактные парастихи в гинецее, по одному набору в каждом направлении. В неопределенных случаях мы выбирали варианты, позволяющие минимизировать число плодолистиков, не вошедших ни в одну парастиху. Мы также следовали идее о том, что парастихи в пределах данного гинецея должны иметь по возможности одинаковое число плодолистиков. В одном из цветков (рис. 67B–D) нам удалось выявить достаточно ровные парастихи, при этом только один из самых наружных плодолистиков остался неотмеченным. В каждом направлении выявлено девять парастих. Парастихи содержат от четырех до шести, плодолистиков, чаще всего - пять. На основании проведенных парастих выявляется (в акропетальной последовательности) шесть кругов следующей мерностью: 9 (включая неотмеченный плодолистик), 9, 9, 9, 7, 5. Во втором цветке (рис. 68A–C) распознавание парастих было менее очевидным. Хотя и правые, и левые парастихи, полученные в результате нашего анализа, включают большую часть плодолистиков, парастихи имеют довольно неравномерные углы кривизны и значительно отличаются друг от друга по числу плодолистиков: на парастиху приходится от трех до шести плодолистиков (с более или менее одинаковым вкладом вариантов с четырьмя, пятью и шестью плодолистиками). Выявлено десять правых и одиннадцать левых парастих. В соответствии с неравным числом правых и левых парастих круги плодолистиков в этом гинецее визуально не выявляются. В третьем цветке (рис. 68D) парастихи практически не удалось обнаружить. Наиболее удачная попытка привела к диаграмме, на которой шесть плодолистиков принадлежат только одной парастихе (вместо двух парастих противоположных направлений), три парастихи содержат по три плодолистика каждая (тогда как остальные имеют по 4–6 плодолистиков), а соседние парастихи одного направления часто встречаются почти под прямым углом. В данной интерпретации имеется восемь парастих в каждом направлении и пять кругов плодолистиков, характеризующихся следующей мерностью: 10, 8, 8, 5, 5.

### Морфологическая природа придатков тычинок.

Придатки тычинок некоторых видов и экземпляров *Sciaphila*, описанные в данной работе, подлежат обсуждению в контексте так называемых нитевидных структур, подробно описанных Rudall (2008). Под нитевидными структурами подразумеваются части цветка Triuridaceae, которые имеют удлинённую форму, и предположительно не гомологичны ни одному элементу цветка покрытосеменных или какой-либо определенной части элемента цветка. Хотя Rudall (2008) не упоминала придатки тычинок *Sciaphila* среди нитевидных структур, гомология этих придатков действительно не является очевидной. Придасток прикрепляется вблизи основания тычиночной нити и, таким образом, может быть интерпретирован либо как часть тычинки, либо как орган, прикрепленный к цветоложу независимо от тычинки. Мы полагаем важным, что мы не наблюдали каких-либо вариаций в числе и расположении придатков по отношению к тычинкам: во всех случаях с каждой тычинкой был связан один придаток, занимавший строго адаксиальное по отношению к ней положение. Эта ситуация контрастирует с взаимоотношением тычинок и листочков околоцветника, которые у *Sciaphila* могут варьировать по числу и расположению более или менее независимо (см. также Rübсamen-Weustenfeld, 1991; Maas-van de Kamer, 1995). По этой причине мы рассматриваем придатки как части тычинок.

В рамках этой интерпретации придатки тычинок *Sciaphila* и близкородственного рода *Seychellaria* гомологизировались различными авторами с теми или иными частями тычинки, включая дистальную часть нити (van de Meerendonk, 1984) и расширение/придасток связника (Hemsley, 1907; Maas, Rübсamen, 1986; Rübсamen-Weustenfeld, 1991; Maas-van de Kamer, 1995; Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998; Ambrose et al., 2006; Rudall, Bateman, 2006; Rudall, 2008; Merckx et al., 2013a). Эти интерпретации представляются нам некорректными, поскольку придасток представляет собой базальный адаксиальный отросток тычиночной нити, тогда как сама нить продолжается выше отхождения придатка и несет на своей верхушке пыльник.

Примечательно, что три ископаемых вида, описанные Gandolfo et al. (2002) в родах *Mabelia* Gandolfo, Nixon & Crepet и *Nuhliantha* Gandolfo, Nixon & Crepet, характеризуются настоящими апикальными выростами связников тычинок (т.е. надсвязниками). Авторы предположили, что выросты связников являются общей чертой этих ископаемых цветков и тех видов *Sciaphila* и *Seychellaria*, которые имеют придатки тычинок. Это сходство было интерпретировано авторами в пользу включения описанных ими ископаемых таксонов к Triuridaceae. Однако, как показано выше, тычинки *Sciaphila* и *Seychellaria* на самом деле имеют принципиально другое строение и лишены надсвязников. Более того, надсвязники отсутствуют у всех современных Triuridaceae (Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998), что является аргументом против помещения *Mabelia* и *Nuhliantha* в это семейство. Сходство ископаемых

цветков, изученных Gandolfo et al. (2002), с Triuridaceae ранее уже подвергалось сомнению на основании признаков строения пыльцы (Furness et al., 2002; Merckx et al., 2009b).

### **Опушение листочков околоцветника.**

Отсутствие опушения околоцветника долгое время считалось характерным признаком рода *Sechellaria* и использовалось для его отграничения от близкого к нему *Sciaphila* (Hemsley, 1907; Giesen, 1938; Perrier de la Bâthie, 1946; Maas-Van de Kamer, Weustenfeld, 1998). Действительно, многие виды *Sciaphila* обладают так называемыми «бородатыми» верхушками листочков листочка, т.е. верхушки снабжены густыми пучками многоклеточных быстро опадающих волосков; такая особенность наблюдается только у мужских цветков, либо у всех цветков данного вида (Hemsley, 1907; Van de Meerendonk, 1984; Maas, Rübsamen, 1986; Maas-van de Kamer, Maas, 1994; Maas, Maas, 2005; Averyanov, 2007; Daniel, 2010; Merckx et al., 2013a; Tsukaya, Okada, 2013; Tsukaya, Suetsugu, 2014). Обнаруженные в нашей работе пучки волосков точно такой же структуры у *Sechellaria barbata* являются дополнительным доказательством тесной связи между *Sechellaria* и *Sciaphila*. С учетом нашей находки этот признак более не является противоречащим филогенетической гипотезе, предполагающей парафилию *Sciaphila* по отношению к *Sechellaria* (Mennes et al., 2013). С другой стороны, мы не рассматриваем этот признак как поддержку такой филогенетической реконструкции, потому что опушение околоцветника теперь следует считать изменчивым у обоих родов, и необходимы дальнейшие исследования для выяснения эволюции этой особенности. В настоящее время мы можем лишь констатировать высокую лабильность опушения околоцветника в трибе Sciaphileae.

В отличие от *Sechellaria barbata*, которая имеет хорошо заметные пучки волосков только у более крупных листочков околоцветника (расположенных на радиусах тычинок) и почти лишена волосков на более мелких листочках, все виды *Sciaphila* с «бородатыми» листочками околоцветника характеризуются одинаковым опушением всех листочков цветка. Это является дополнительным подтверждением высокого таксономического и функционального значения пучков волосков у Sciaphileae (см. Maas-van de Kamer, 1995) и сложной эволюции этого признака.

### **Стаминодии мужских цветков *Sechellaria*.**

Органы в мужских цветках *Sechellaria*, обычно называемые стаминодиями, Rudall (2008) рассматривала как «нитевидные структуры» (подобно обсуждаемым выше придаткам тычинок, а также придаткам листочков околоцветника некоторых Triuridaceae). Эти органы чередуются с тычинками, и поэтому их положение в цветке полностью соответствует внутренним тычинкам видов *Sciaphila*, обладающих андроцеом из шести тычинок (таких как

*S. densiflora*). На наш взгляд, критерий положения подтверждает тычиночную природу этих органов у *Seychellaria*. Таким образом, мужской цветок *Seychellaria* тетрациклический, с заметным диморфизмом тычинок между кругами андроцея.

#### **Филлотаксис гинецея.**

Наши данные по *S. arfakiana* демонстрируют высокую вариабельность паттернов расположения самых наружных плодолистиков по отношению к листочкам окололистника, при этом выявляются все возможные варианты: плодолистик на радиусе листочка, плодолистик на радиусе между листочками, два плодолика в секторе листочка. Тем не менее, мы обнаружили тенденцию к парному расположению плодолистиков в секторах околоцветника. У обоих изученных цветков, явно имеющих шесть листочков околоцветника и двенадцать наружных плодолистиков, такой паттерн проявлялся со всех сторон цветка. В случаях, в которых этот признак был изучен только в секторе цветка, парное расположение встречалось вместе с другими типами расположения.

У *S. densiflora* стаминодии расположены на радиусах листочков околоцветника и, таким образом, андроцей, скорее всего, двукруговой по аналогии с андроцеем мужских цветков того же вида (по крайней мере, у цветка с шестью стаминодиями). Самые внешние плодолистики *S. densiflora* чередуются со стаминодиями. Можно предположить, что стаминодии играют важную роль в передаче позиционной информации от околоцветника к гинецею у *S. densiflora*, причем этот позиционный сигнал значительно слабее у цветков *Sciaphila*, лишенных стаминодиев.

Три цветка *S. nana*, на примере которых нами изучен филлотаксис всего гинецея, обнаруживают примечательное разнообразие расположения плодолистиков. Один из цветков имел правильные парастихи и круговое строение гинецея, причем все круги, кроме двух дистальных, были 9-членными. Во втором цветке выявлены более-менее ровные парастихи, и число парастих противоположных направлений было оценено как 10 и 11. Такой результат можно рассматривать как показатель особого вида спирального филлотаксиса с углом расхождения примерно  $34,3^\circ$  (в противовес  $137,5^\circ$  спирали Фибоначчи). В качестве альтернативы данный тип строения можно рассматривать как круговую систему с нецелой мерностью, а именно мерностью 10,5 в нескольких базальных кругах. Выбор между этими двумя интерпретациями довольно условен, как обсуждалось El et al. (2020) на примерах андроцеев *Nuphar* Sm. (Nymphaeaceae). Третий подробно рассмотренный нами цветок *S. nana* характеризуется достаточно хаотичным расположением плодолистиков, которое невозможно описать в виде правильных наборов парастих. Примечательно, что ни один из этих цветков не имеет гинецея с правым и левым наборами парастих, отличающимися более чем на одну

парастиху, что однозначно указывало бы на спиральный филлотаксис. Изученные примеры показывают, что для *S. nana* и рода *Sciaphila* в целом затруднительно представить однозначную характеристику филлотаксиса плодолистиков. Вследствие этого, мы предлагаем трактовать разнообразие этого признака как результат баланса между упорядоченным (круговым) и неправильным расположением.

В каждом конкретном цветке баланс, по-видимому, является смещенным в одну или другую сторону. Это зависит, вероятно, от условий развития цветка (таких как точный размер верхушки цветка и листочков околоцветника во время заложения плодолистиков или разметки гинецея). Известно, что степень неупорядоченности филлотаксиса в цветке покрытосеменных положительно коррелирует с числом соответствующих органов (Endress, Armstrong, 2011; Rutishauser, 2016; El et al., 2020). Таким образом, неправильные паттерны расположения плодолистиков у *Sciaphila* вполне ожидаемы. Противоположная тенденция, т.е. упорядоченный филлотаксис, возможно, может быть «унаследована» гинецеем от предшествующего круга цветка посредством позиционного сигнала, производимого околоцветником и/или андроцеом. Эта идея согласуется с мерностью самого внешнего круга плодолистиков, которая часто является кратным трем, согласно оценке по диаграммированию парастих (*S. nana*: 9, 10 и, возможно, 10,5 плодолистиков) и прямому подсчету примордиев на ранних стадиях развития гинецея (*S. arfakiana*: обычно 12 плодолистиков, также 9 и 11 плодолистиков; *S. nana*: 9 плодолистиков). В отличие от стаминодиев, которые, предположительно, в значительной мере определяют положение самых наружных плодолистиков у *S. densiflora*, листочки околоцветника, по-видимому, обладают ослабленным контролем над числом и положением плодолистиков. Конкретные закономерности передачи позиционной информации от листочков околоцветника к плодолистикам либо сильно варьируют, либо являются видоспецифичными: мы наблюдали тенденцию к наличию двенадцати наружных плодолистиков у *S. arfakiana* и девяти у *S. nana*. Оба этих варианта, вероятно, связаны с трехчленной природой двух кругов околоцветника, но подразумевают различное расположение плодолистиков по отношению к листочкам околоцветника. Мы интерпретируем круги плодолистиков у *Sciaphila* с мерностью, которая не делится на три, как образованные со значительным вкладом неупорядоченности.

Наша интерпретация филлотаксиса гинецея у *Sciaphila* в целом согласуется с интерпретацией Rudall (2008) для *Sciaphila* и *Seychellaria*. Rudall (2008) описала расположение плодолистиков у *Sciaphila major* и *S. tenella* как «несколько хаотичное». Кроме того, она охарактеризовала расположение плодолистиков у *Seychellaria madagascariensis* и *S. thomassetii* как «спиральное или хаотичное» и отметила, что число правых и левых парастих в гинецее, по-видимому, одинаково, что указывает, согласно Rudall (2008), на «мутовчатое расположение, которое местами становится хаотичным». Таким образом, Rudall (2008) воздержалась от каких-



либо выводов по этому вопросу, что легко понять в свете широкой variability, обнаруженной в нашем исследовании. Примечательно, что гинецей *Seychellaria thomassetii* имеет двенадцать парастих (Rudall, 2008: fig. 10B). Этот гинецей потенциально является 12-членным, подобно обнаруженному нами у *Sciaphila arfakiana*, но эту гипотезу следует проверить путем выявления набора парастих противоположного направления.

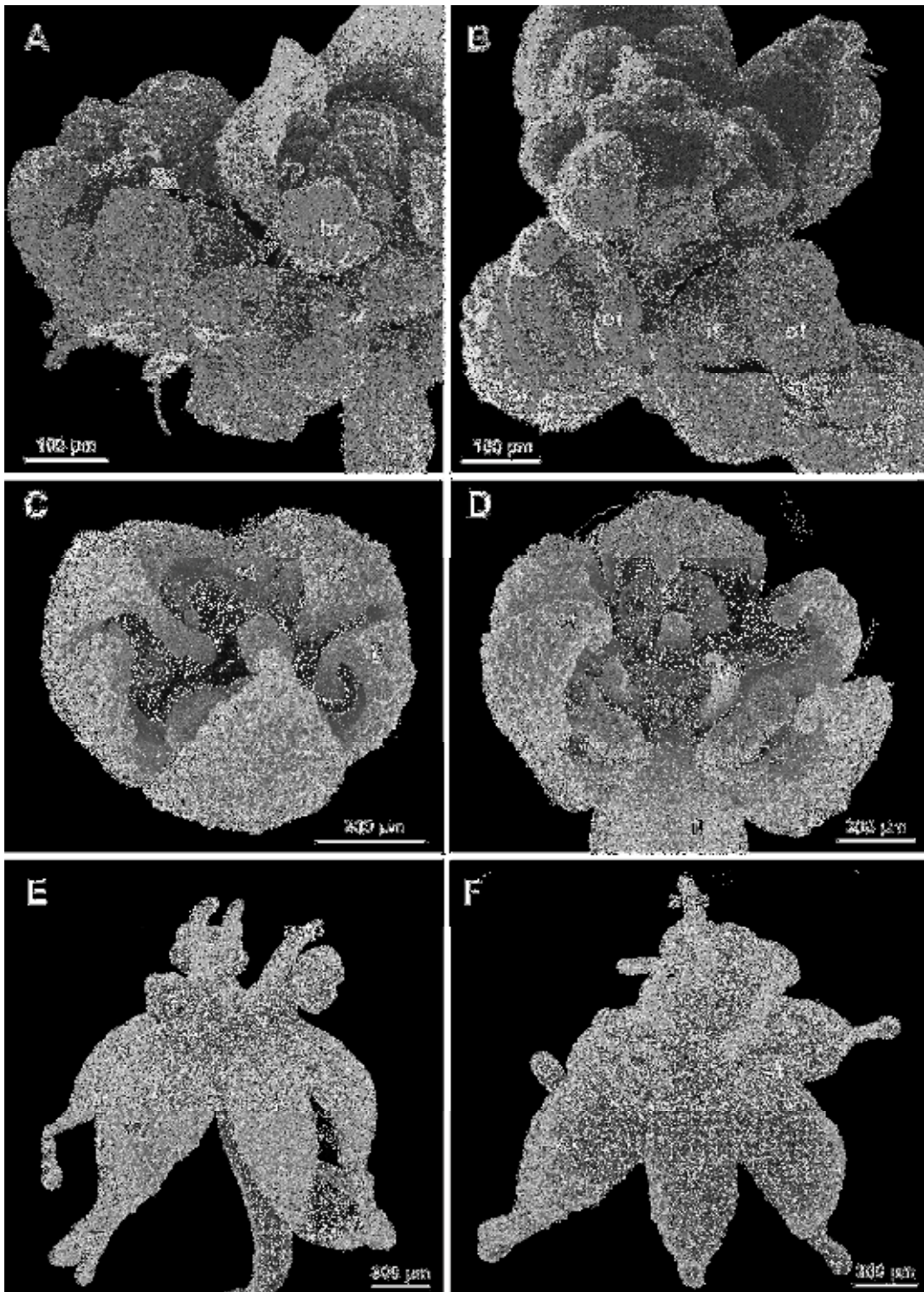
Описанные выше закономерности расположения плодолистиков у *Sciaphila* и *Seychellaria* позволяют поставить под сомнение интерпретацию филлотаксиса гинецея *Kupea martinetugei* Cheek & S.A. Williams, члена трибы *Kupeaeae*, как спирального (Rudall et al., 2007). Представляется важным прояснение наличия кругового или спирального расположения плодолистиков у *Kupea* Cheek & S.A. Williams путем картирования положения отдельных плодолистиков, как это сделано в нашей работе для *Sciaphila arfakiana* и *S. nana*. Мы полагаем вероятным, что гинецей *Kupea*, как у *Sciaphila*, является круговым или неупорядоченным.

### **Строение соцветий *Sciaphila* и *Seychellaria*.**

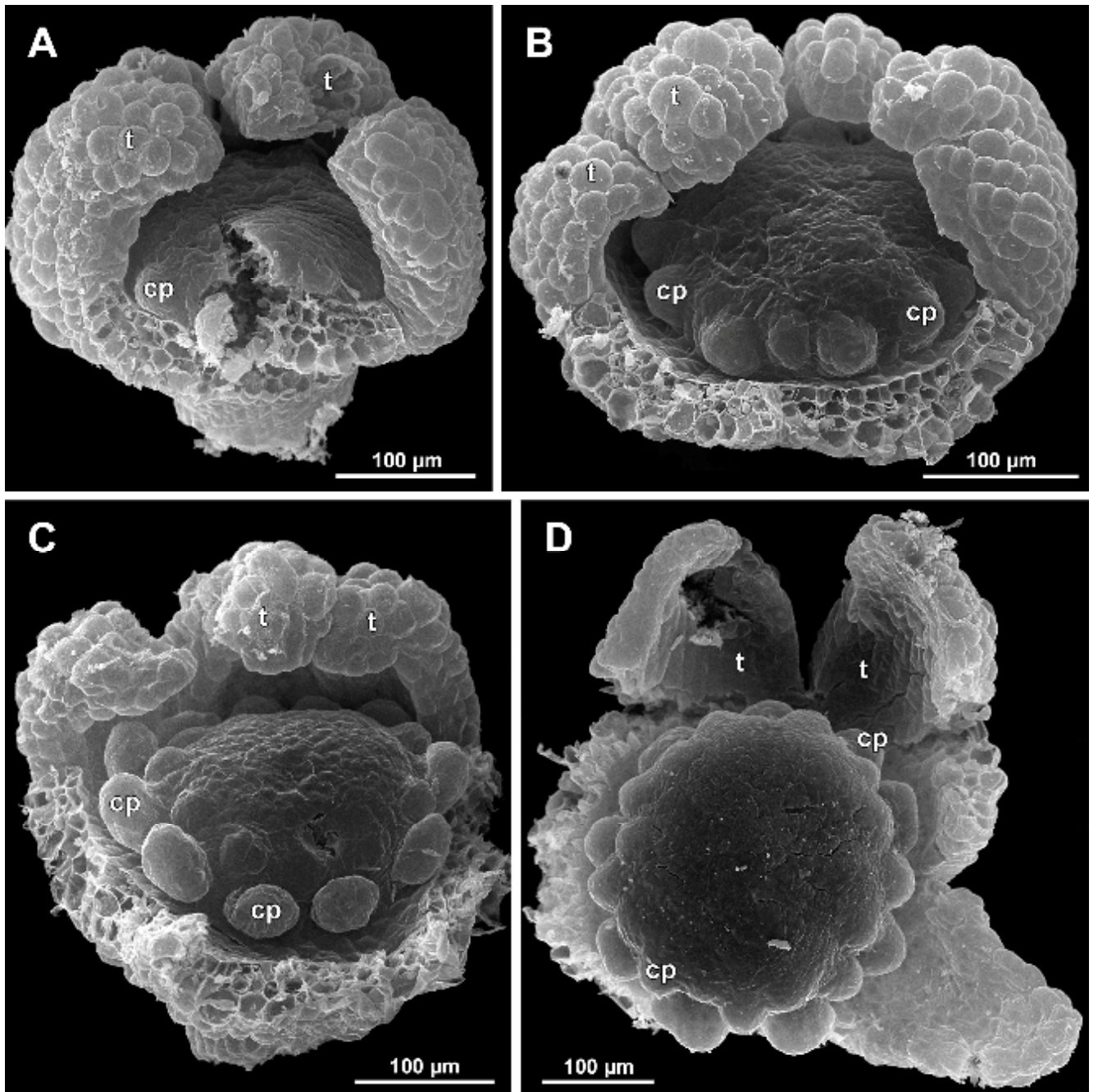
Как отмечала RübSamen-Weustenfeld (1991; см. также Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998), для всего семейства *Triuridaceae* характерны рацемозные соцветия, за исключением большинства видов *Seychellaria*. Действительно, у *Seychellaria thomassetii* соцветие также представляет собой кисть, в то время как у других видов этого рода наблюдаются различные отклонения в структуре соцветия, как указывалось RübSamen-Weustenfeld (1991). *Seychellaria madagascariensis* обладает тирсом с цимами, включающими до четырех цветков, в пазухе каждого филлома главной оси. Известно, что цветки *S. madagascariensis* имеют брактеолы, но обычно на каждую циму приходится две брактеолы, поэтому наличие брактеол у цветков высших порядков в циме находится под вопросом. *Seychellaria africana* обладает кистями из цветков, несущих брактеолы; RübSamen-Weustenfeld (1991) рассматривала это состояние как промежуточное между кистью и тирсом (см. также Remizowa et al., 2013). Сходное строение соцветия обнаружено у описанного в рамках данной работы вида *S. barbata*, отличающимся от *S. africana* наличием недоразвитых цветков в пазухах брактеол, что делает его соцветие более близким к тирсу, чем к кисти. Кроме того, у некоторых видов *Seychellaria* брактеолы латерально объединены с брактями (кроющими чешуями цветков), что затрудняет выявление морфологической природы таких брактеол и строения соцветия в роде в целом.

Если принять гипотезу о том, что *Sciaphila* является парафилетической по отношению к *Seychellaria*, выдвинутую на основании молекулярно-филогенетических данных (Mennes et al., 2013), то следует признать, что цимозные парциальные соцветия *Seychellaria* появились в ходе эволюции из одиночных пазушных цветков *Sciaphila*. При этом появление брактеол явилось ключевой инновацией, морфогенетически обусловившей возможность ветвления соцветий.

Maas-van de Kamer (1995) отмечала (по-видимому, на основании исследования Rübсamen-Weustenfeld, 1991), что во всем семействе Triuridaceae медианный листочек наружного круга околоцветника всегда расположен абаксиально (т.е. обращен к кроющей чешуе цветка). В то же время, для видов *Seychellaria*, имеющих брактеолы, можно предполагать переменную ориентацию цветков, поскольку это свойство является общим для однодольных, обладающих одним флоральным профиллом (Remizowa et al., 2013). Несмотря на это, для *Seychellaria barbata* нами показана стабильная ориентация цветка, в соответствии с обобщением Maas-van de Kamer (1995).

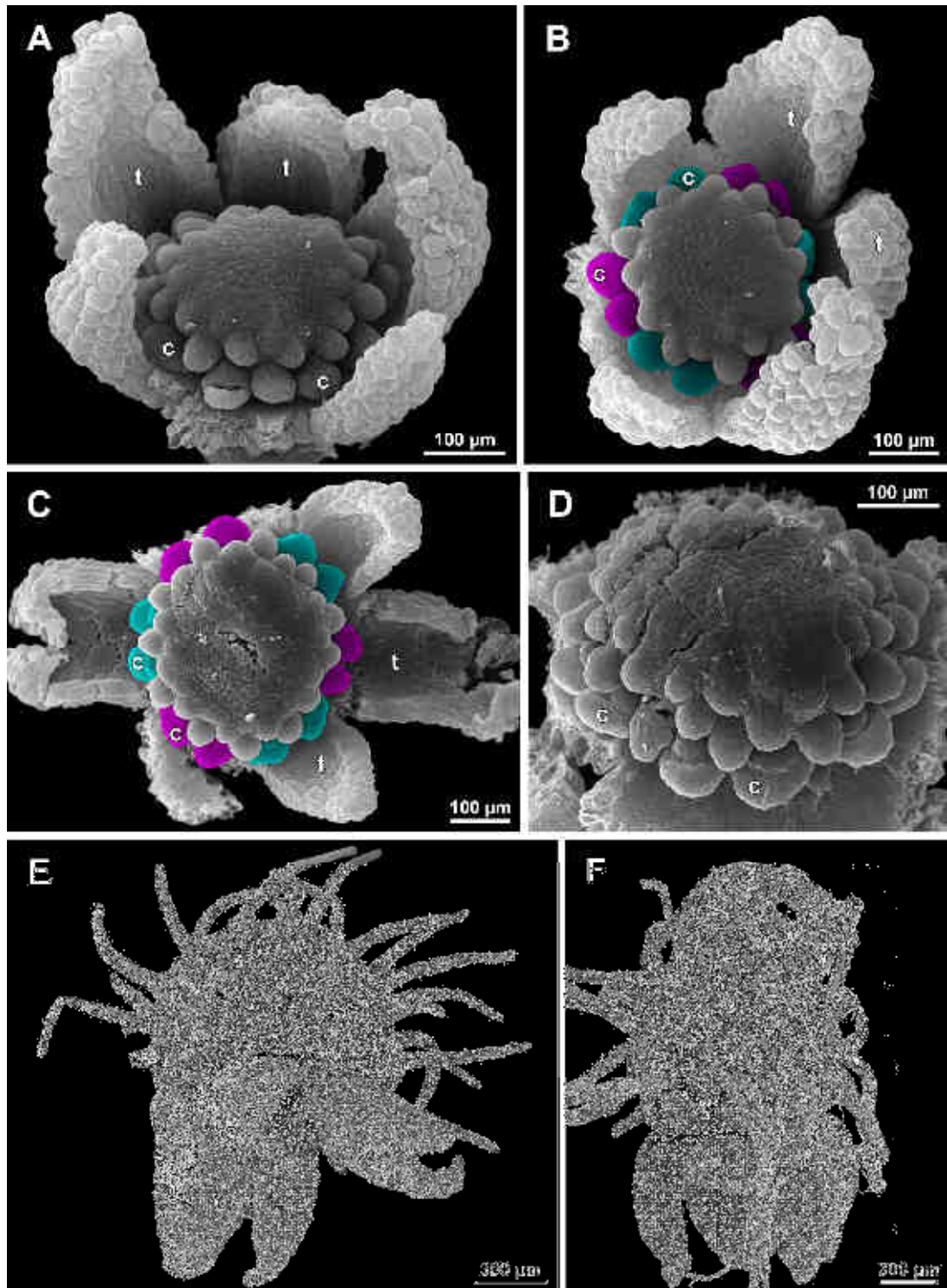


**Рис. 59.** *Sciaphila arfakiana*, СЭМ-изображения мужских цветков (А, С–F: образец *Nuraliev 1616*, В: образец *Nuraliev et al. 2499*). А, В. Верхняя часть соцветия с развивающимися мужскими цветками (на А левый цветок с семью листочками околоцветника). С. Искусственно открытый цветок на поздней стадии развития, вид под углом; виден молодой придаток тычинки. D. Искусственно открытый зрелый бутон, вид под углом. Е, F. Цветущие цветки, вид сбоку и под углом. арр: придаток тычинки; br: брактя; it: внутренний листочек околоцветника; ot: наружный листочек околоцветника; st: тычинка; t: листочек околоцветника.

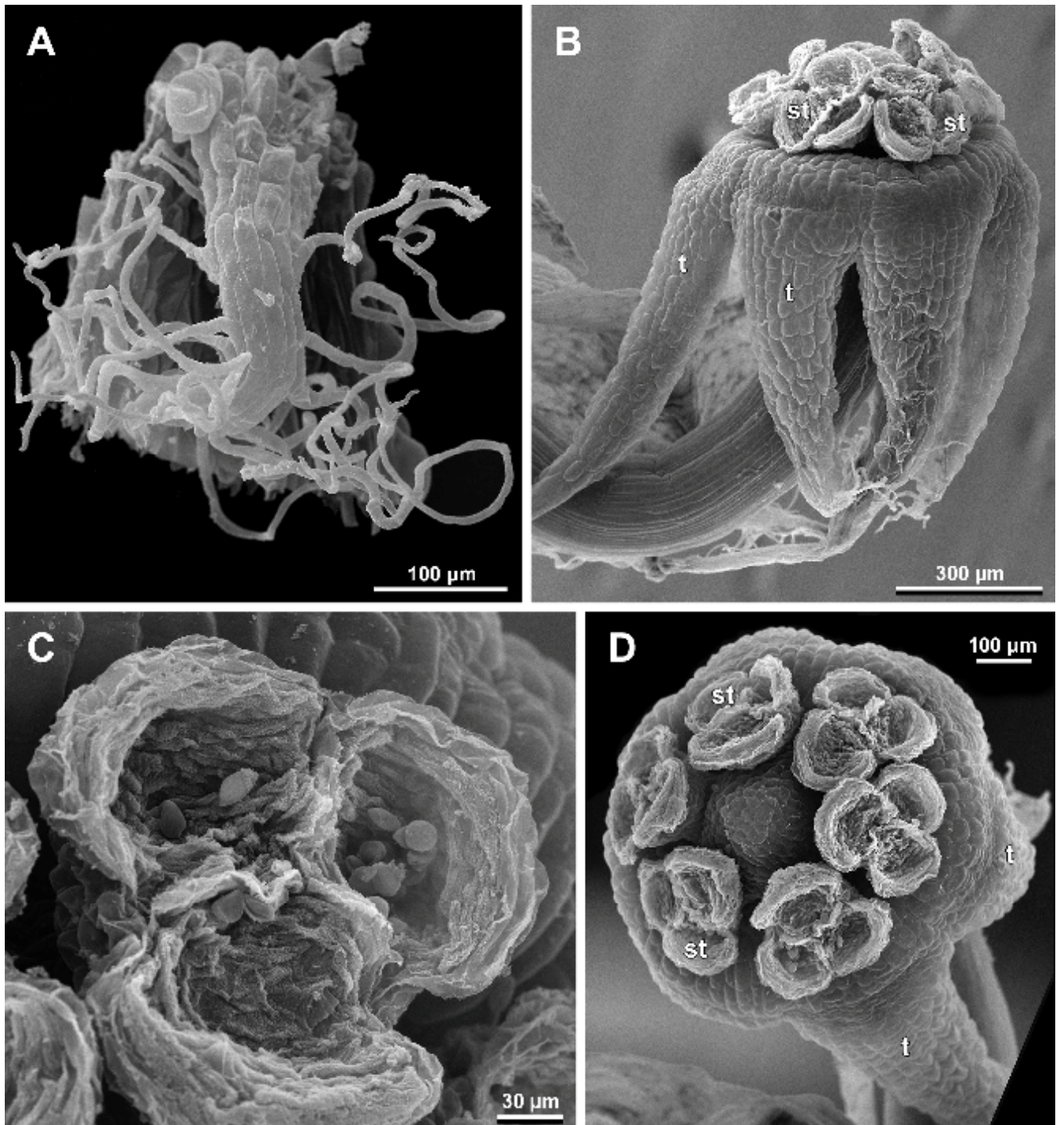


**Рис. 60.** *Sciaphila arfakiana*, СЭМ-изображения женских цветков (образец *Nuraliev 1616*). **A.** Цветок на стадии заложения первых плодолистиков, вид сбоку (три листочка околоцветника удалены). **B, C.** Цветок на стадии начала развития гинецея, вид сбоку (некоторые листочки околоцветника удалены). **D.** Цветок на стадии начала развития гинецея, вид сверху (три листочка околоцветника удалены). cp: примордий плодолистика; t: листочек околоцветника.



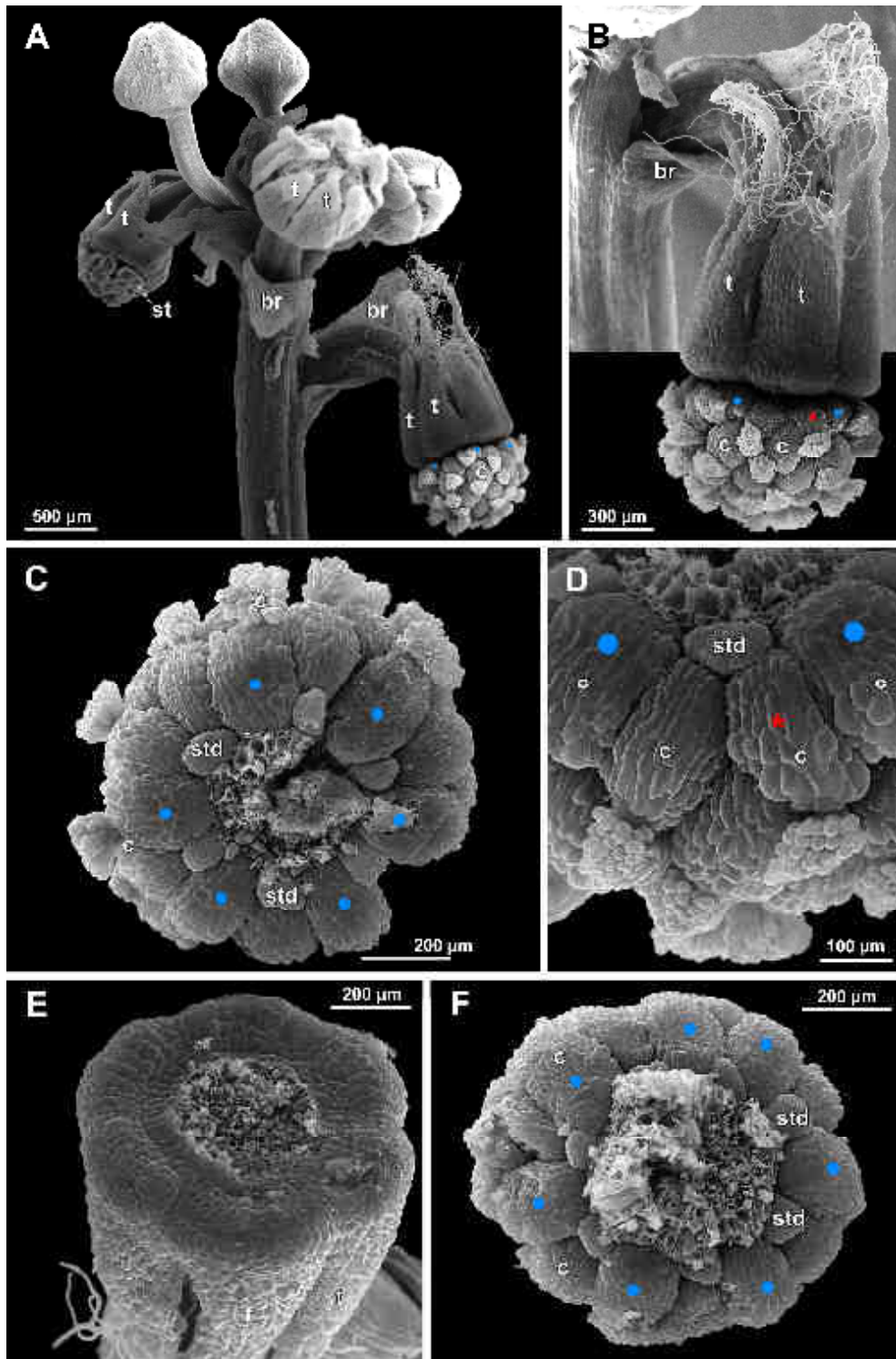


**Рис. 61.** *Sciaphila arfakiana*, СЭМ-изображения женских цветков (А–Е: образец *Nuraliev 1616*, F: образец *Nuraliev et al. 2499*). **А.** Цветок на стадии начала развития гинецея, вид под углом (один листочек околоцветника удален). **В, С.** Цветки на стадии начала развития гинецея, вид сверху (некоторые листочки околоцветника удалены); пары наружных плодолистиков раскрашены в соответствии с их расположением в секторах листочков околоцветника. **Д.** Гинецей на стадии развития асцидиатной зоны наружных плодолистиков, вид под углом. **Е, F.** Цветущие цветки, вид сбоку. с: плодолистик; t: листочек околоцветника.



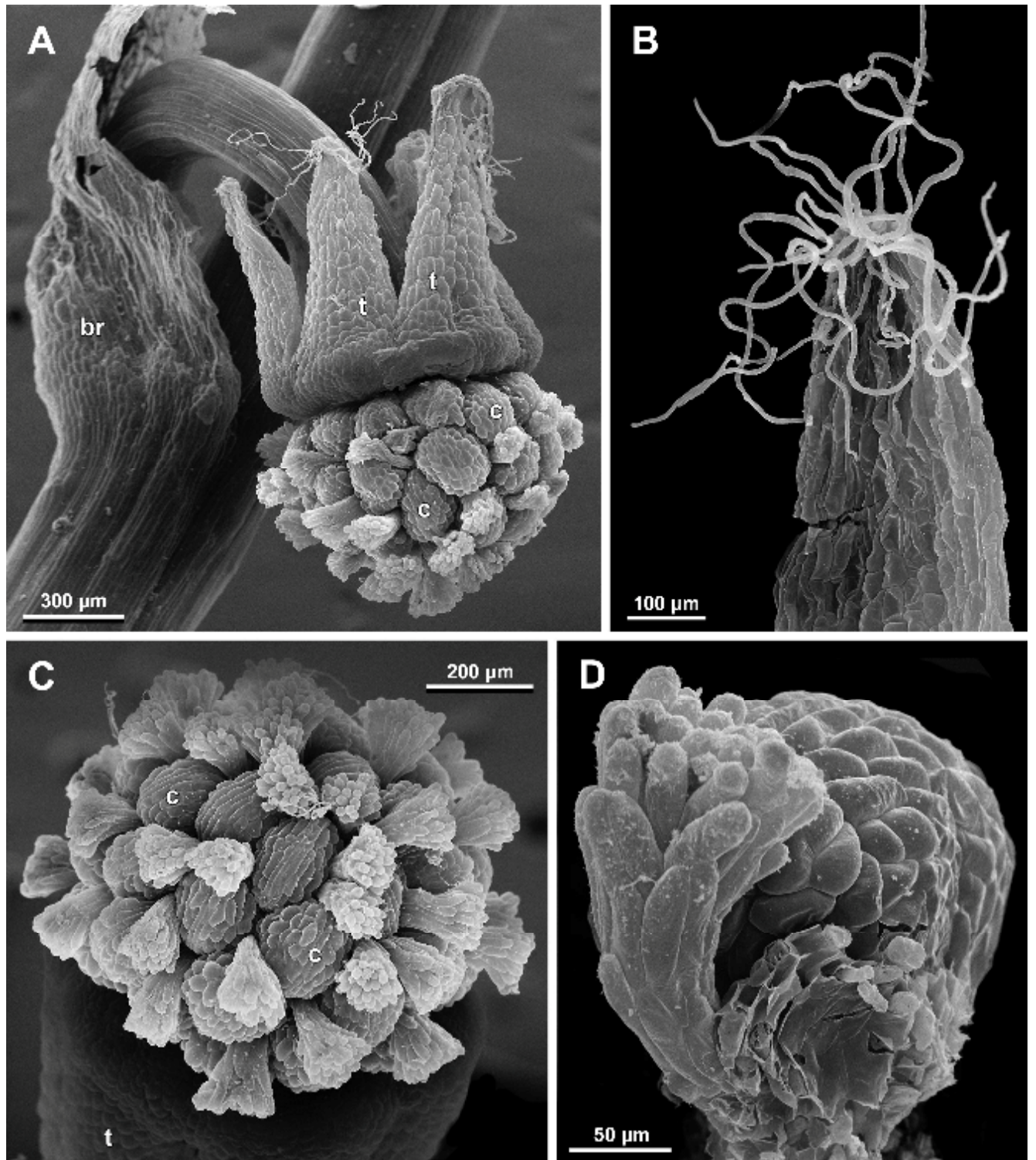
**Рис. 62.** *Sciaphila densiflora*, СЭМ-изображения мужских цветков (образец *Nuraliev 1670*). **А.** Свободная доля листочка околоцветника зрелого бутона, адаксиальная сторона; видна загнутая на адаксиальную сторону покрытая волосками верхушка. **В.** Цветущий цветок, вид сбоку. **С.** Пыльник со вскрывшимися гнездами, вид сбоку. **Д.** Цветущий цветок, вид сверху. st, тычинка; t, листочек околоцветника.



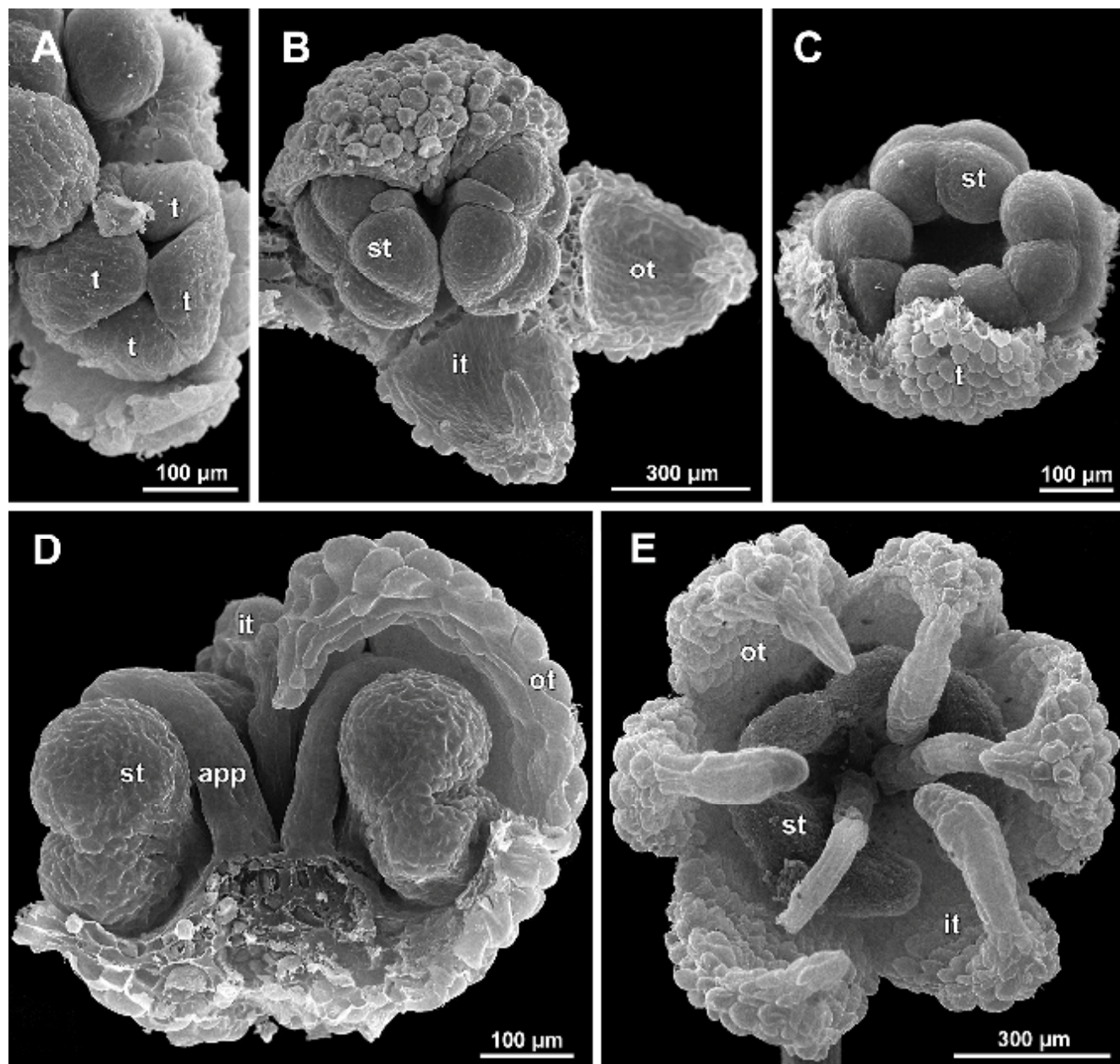


**Рис. 63.** *Sciaphila densiflora*, СЭМ-изображения (образец *Nuraliev 1670*). **А.** Часть соцветия с пятью мужскими и одним женским цветком. **В.** Женский цветок, вид сбоку. **С.** Гинецей, вид снизу. **Д.** Часть гинецея того же цветка, что и на В и С, вид снизу-сбоку. **Е.** Тот же цветок, что и на В, после удаления околоцветника, вид под углом. **Ф.** Гинецей, вид снизу. br: брактя; с: плодолистик; st, тычинка; std: стаминодий; t, листочек околоцветника. Синие кружки означают наружные плодолистики; красная звездочка означает конкретный плодолистик, позволяющий определить положение стаминодия относительно околоцветника.



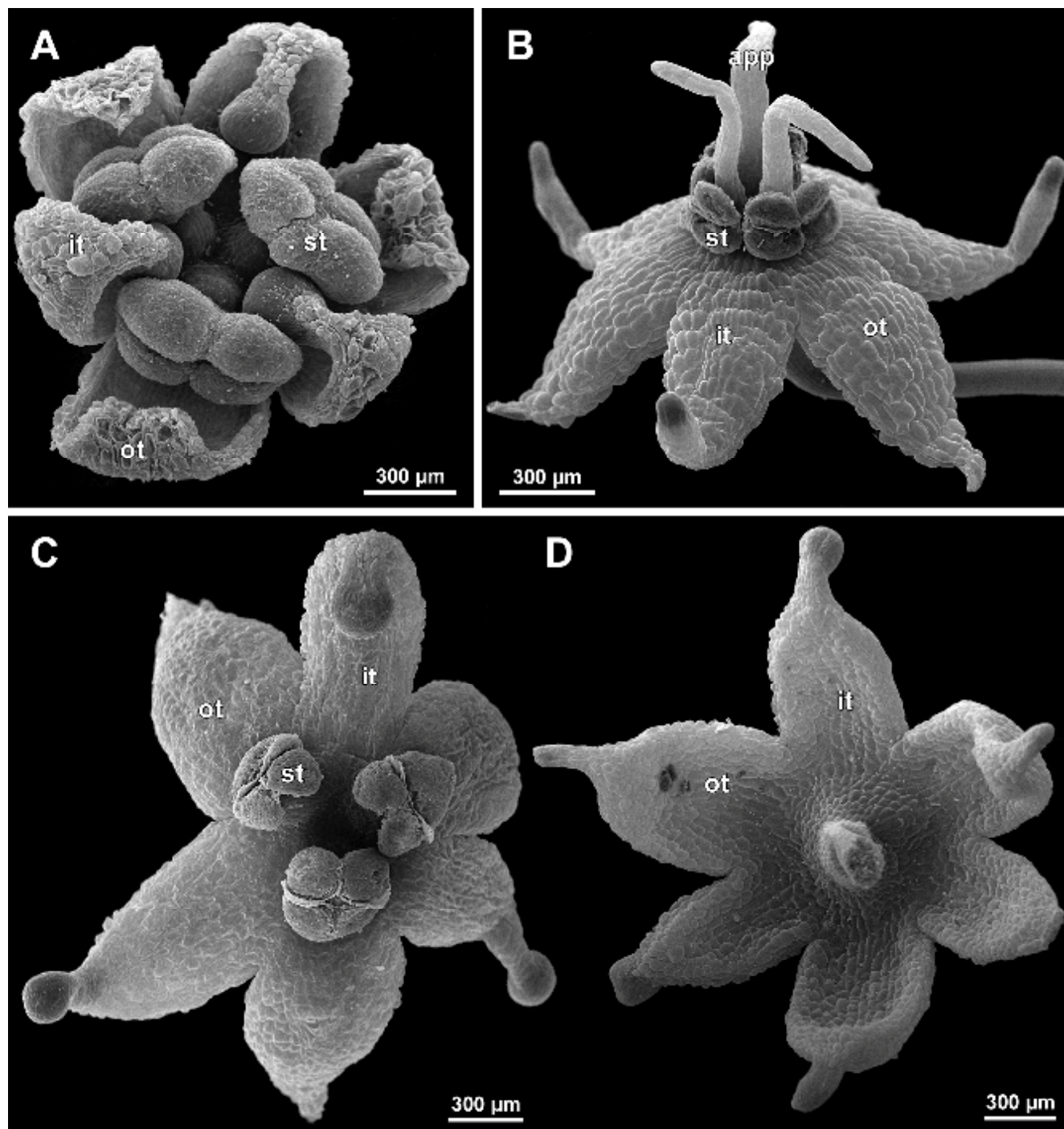


**Рис. 64.** *Sciaphila densiflora*, СЭМ-изображения женских цветков (образец *Nuraliev 1670*). **А.** Цветущий цветок, вид сбоку. **В.** Дистальная часть листочка околоцветника зрелого бутона, адаксиальная сторона. **С.** Гинецей во время цветения, вид под углом. **Д.** Плодолистик, вид сбоку. br: брактя; c: плодолистик; t, листочек околоцветника.

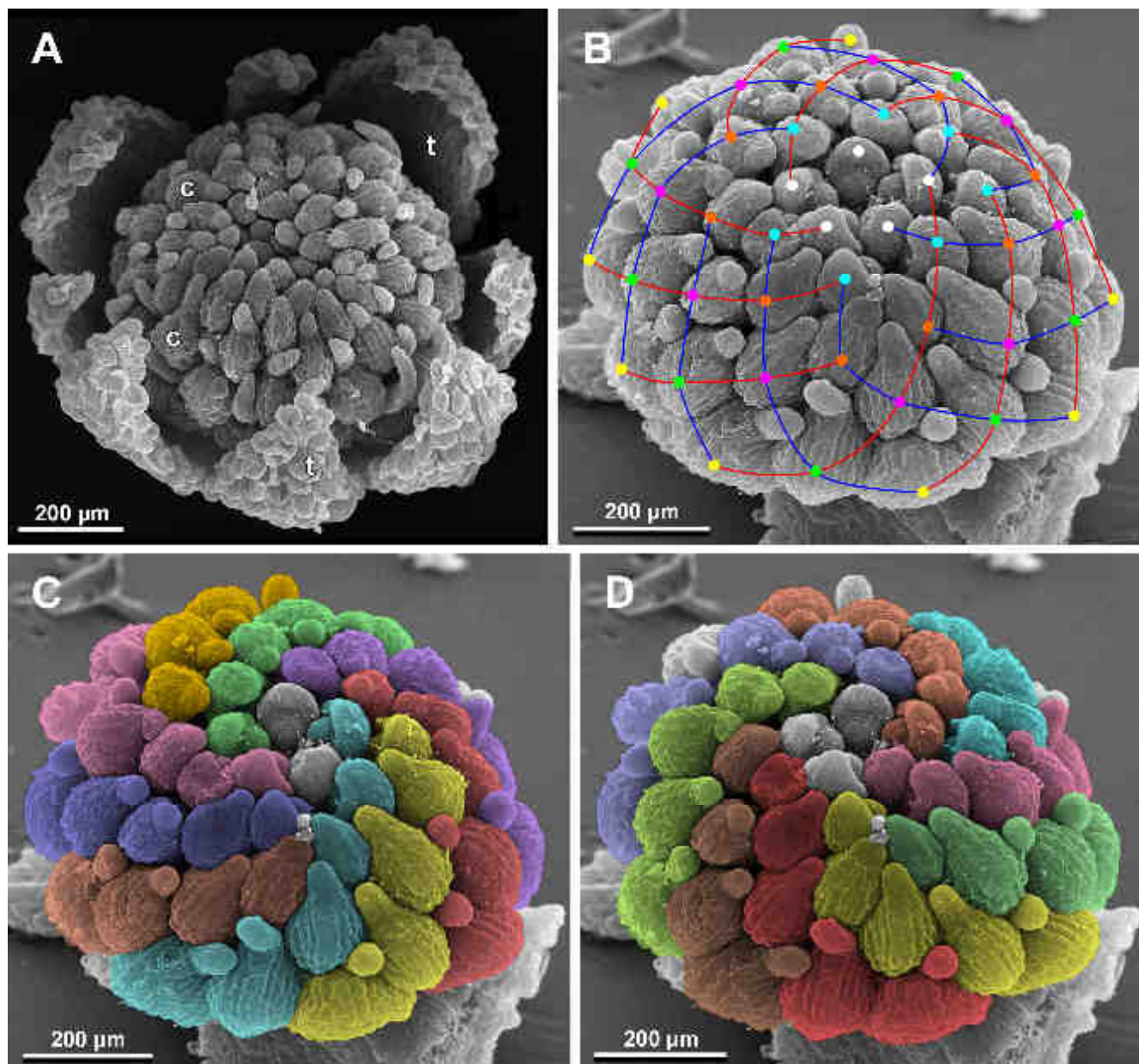


**Рис. 65.** *Sciaphila nana*, СЭМ-изображения мужских цветков (А: образец *Nuraliev et al.* 972, В: образец *Nuraliev* 498, С: образец *Nuraliev* 1561, D: образец *Nuraliev* 2445, Е: образец *Nuraliev* 1669). **А.** Молодой цветок с четырьмя листочками околоцветника. **В.** Искусственно открытый бутон после дифференцировки гнезд завязи, вид под углом. **С.** Цветок с четырьмя тычинками, вид сверху (околоцветник удален). **Д.** Продольно разрезанный цветок; видно отхождение придатков тычинок. **Е.** Искусственно открытый зрелый бутон, вид сверху. app: придаток тычинки; it: внутренний листочек околоцветника; ot: наружный листочек околоцветника; st: тычинка; t, листочек околоцветника.



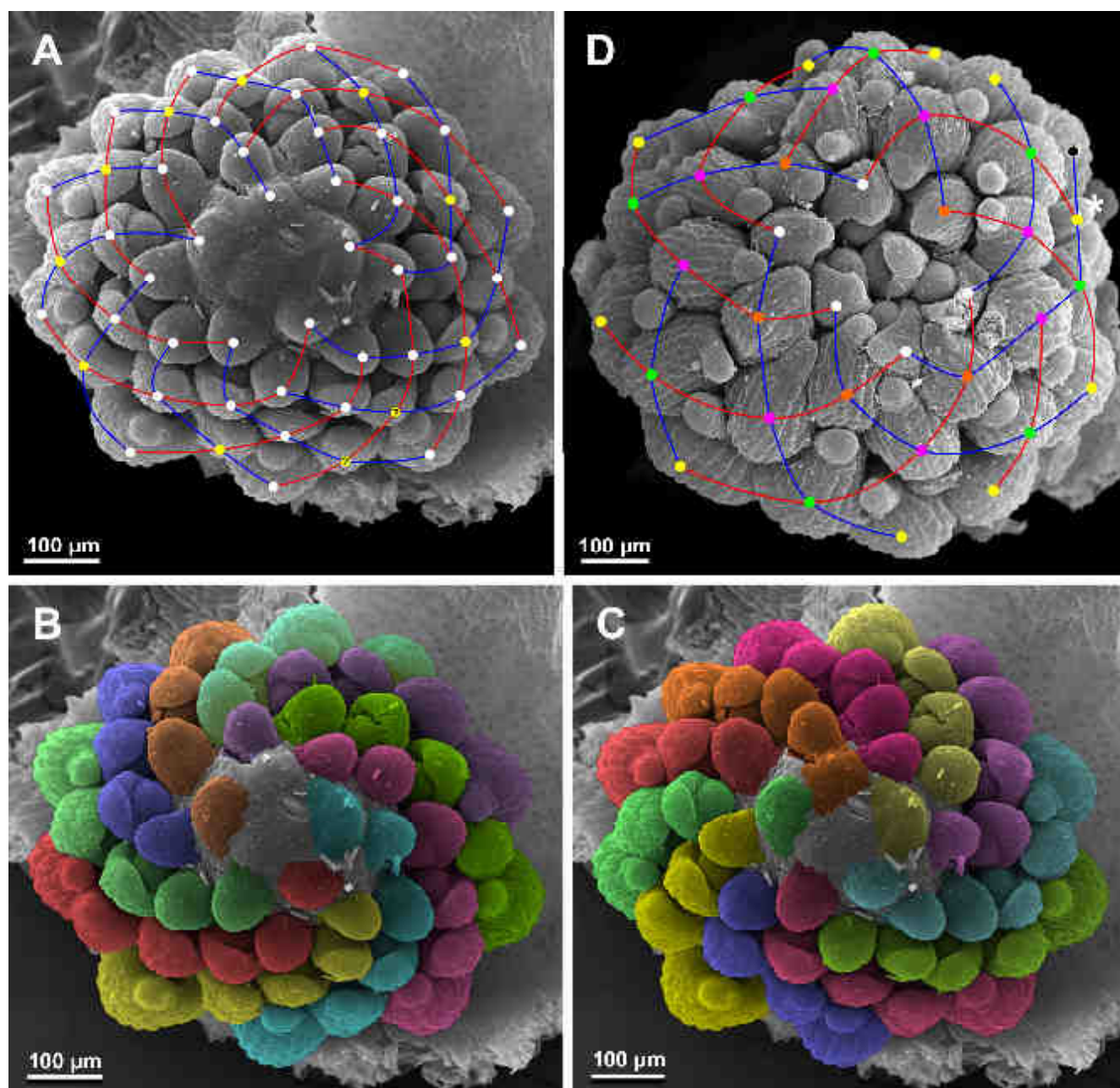


**Рис. 66.** *Sciaphila nana*, СЭМ-изображения мужских цветков (A, C, D: образец *Nuraliev et al.* 972, B: образец *Nuraliev* 2445). **A.** Искусственно открытый зрелый бутон, вид сверху. **B.** Цветущий цветок, вид под углом; видны длинные придатки тычинок. **C.** Цветущий цветок, вид сверху; видны тычинки без придатков. **D.** Цветущий цветок, вид снизу. app: придаток тычинки; it: внутренний листочек околоцветника; ot: наружный листочек околоцветника; st: тычинка.

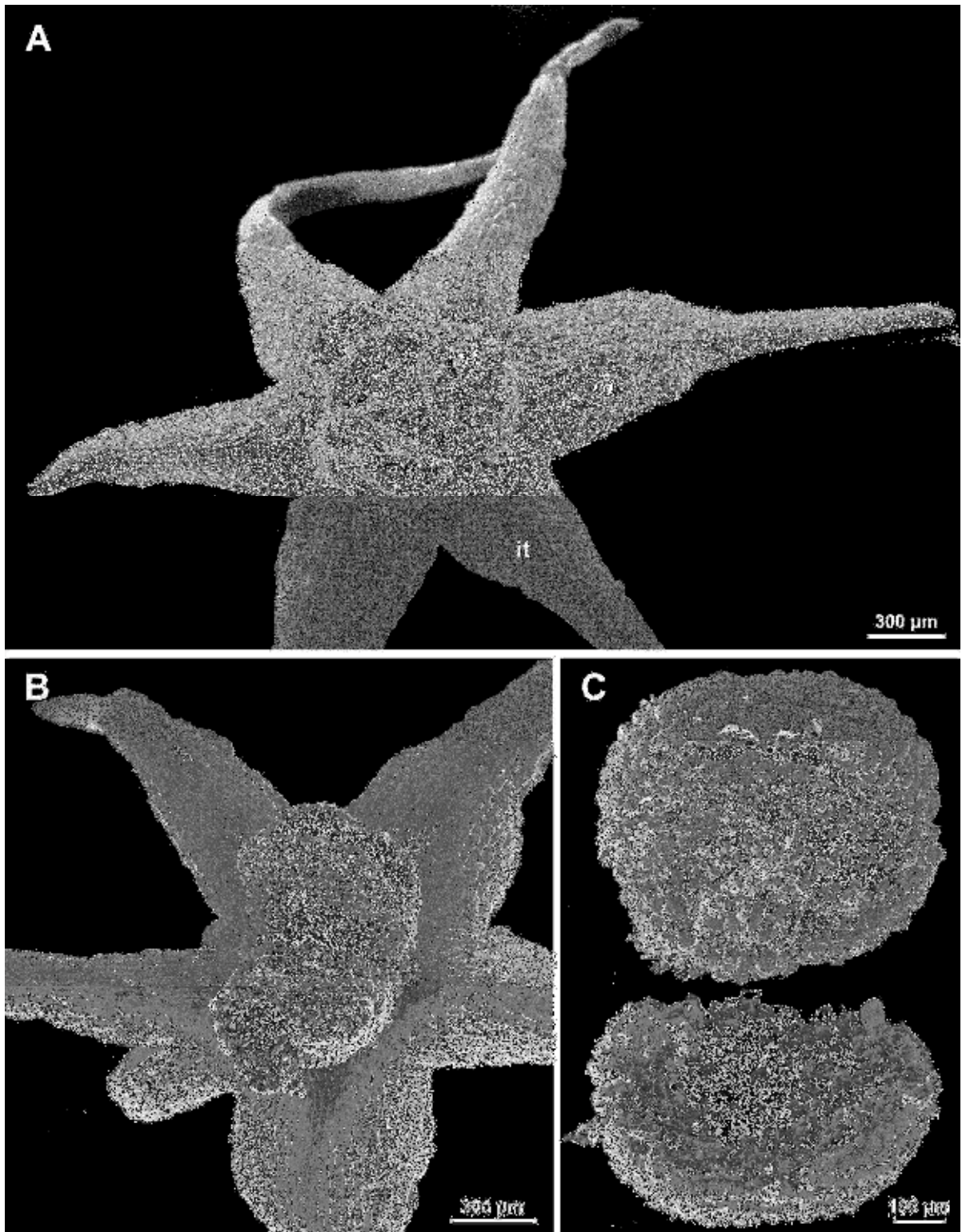


**Рис. 67.** *Sciaphila nana*, СЭМ-изображения женских цветков (А: образец *Nuraliev, Kuznetsova 1380a*, В–D: образец *Nuraliev et al. 972*). **А.** Искусственно открытый бутон на стадии удлинения стилодиев наружных плодолистиков, вид сверху. **В.** Гинецей, вид под углом; парастихи, выявленные в противоположных направлениях, обозначены красными и синими линиями; кружки разных цветов означают круги плодолистиков. **С, D.** То же изображение, что и В, с плодолистиками, раскрашенными в соответствии с выявленными парастихами. с: плодолистик; t, листочек околоцветника.



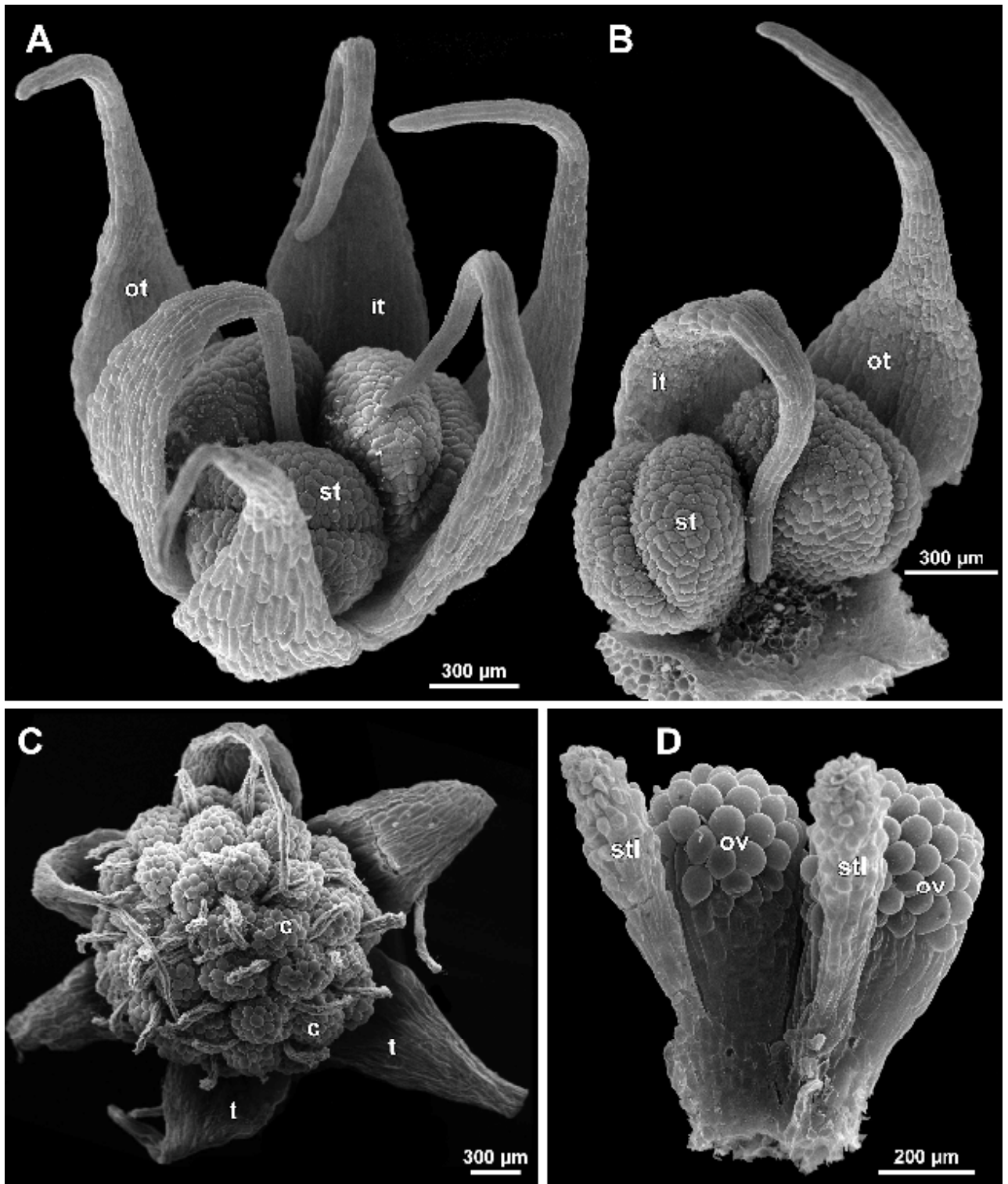


**Рис. 68.** *Sciaphila nana*, СЭМ-изображения женских цветков (образец *Nuraliev et al.* 972). **A.** Гинецей, вид сверху; парастихи, выявленные в противоположных направлениях, обозначены красными и синими линиями; желтые кружки иллюстрируют попытку выявить круг плодолистиков; такой «круг» выглядит продолжающимся в следующий круг, что соответствует представлениям о нецелой мерности. **B, C.** То же изображение, что и A, с плодолистиками, раскрашенными в соответствии с выявленными парастихами. **D.** Гинецей, вид сверху; парастихи, выявленные в противоположных направлениях, обозначены красными и синими линиями; кружки разных цветов означают круги плодолистиков; виден сильный разброс парастих по числу входящих в них плодолистиков.



**Рис. 69.** *Sciaphila stellata*, СЭМ-изображения мужских цветков (А, В: образец *Nuraliev, Kuznetsova 1380b*, С: образец *Nuraliev et al. 2499bis*). **А.** Цветущий цветок, вид сверху. **В.** Цветущий цветокс двумя тычинками, вид под углом. **С.** Пыльник того же цветка, что и на рис. 70А,В, искусственно вскрытой одной трансверсальной половиной; во вскрытой части видны два гнезда. *it*: внутренний листочек околоцветника; *ot*: наружный листочек околоцветника; *st*: тычинка; *t*, листочек околоцветника. Звездочка означает тычиночную нить.





**Рис. 70.** *Sciaphila stellata*, СЭМ-изображения (A-C: образец *Nuraliev et al. 2499bis*, D: образец *Nuraliev, Kuznetsova 1380b*). **A.** Мужской цветок перед цветением, вид под углом. **B.** Продольная половина того же цветка, что и на A. **C.** Цветущий женский цветок, вид сверху. **D.** Два плодolistика, вид сбоку. с: плодolistик; it: внутренний листочек околоцветника; ot: наружный листочек околоцветника; ov: завязь, st: тычинка; stl: стилодий; t, листочек околоцветника.



## ЗНАЧЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ ДЛЯ ТАКСОНОМИИ *SCIAPHILA* (Nuraliev et al., 2016, 2020a)

### Статус *Seychellaria* по отношению к *Sciaphila*.

Морфологические и географические данные указывают на существенные различия между *Sciaphila* и *Seychellaria*, которые следует принимать во внимания при решении вопроса об их объединении в один род:

(1) Стаминодии в мужских цветках: стаминодии имеются у всех видов *Seychellaria* и неизвестны у *Sciaphila*.

(2) Наличие брактеол и строение соцветия: у трех из четырех видов *Seychellaria* имеются брактеолы, при этом у двух из этих видов зарегистрировано развитие цветков в пазухах брактеол. У *Sciaphila* брактеолы неизвестны. В связи с наличием брактеол у *Seychellaria*, в отличие от *Sciaphila*, варьирует ориентация цветка по отношению к кроющей чешуе.

(3) Географическое распространение: *Seychellaria* известен на островах западной части Индийского океана (Мадагаскар, Коморы, Сейшелы), а также на прилегающей к этому району части Африканского материка (в Танзании). *Sciaphila* имеет широкое распространение в тропиках Западной Африки, Азии и Нового Света. Таким образом, эти роды распространены аллопатрично.

В то же время, проведенный нами анализ показал неизвестную ранее вариабельность некоторых признаков, что значительно снижает их потенциальную таксономическую ценность:

(1) Опушение околоцветника демонстрирует межвидовую вариабельность как у *Sciaphila*, так и у *Seychellaria*. В каждом из родов имеются виды с так называемыми бородатými верхушками листочков околоцветника (как минимум у мужских цветков).

(2) Расположение плодolistиков является вариабельным на внутривидовом уровне. По всей вероятности, принципиальная организация гинецея *Sciaphila* и *Seychellaria* является сходной.

### Проблема интерпретация строения пыльников в роде *Sciaphila*.

Морфология пыльников широко используется для таксономической сегрегации и идентификации видов *Sciaphila*. Считается, что пыльники *Sciaphila* единообразно дитекальные (Maas, Rübsamen, 1986; Merckx et al., 2013a). Endress, Stumpf (1990) охарактеризовали пыльники Triuridaceae (на примере *Lacandonia*, *Sciaphila* и *Soridium*) как дитекальные, но в то же время синтекальные и ди- или триспорангиатные, что частично противоречит нашим наблюдениям и более ранним исследованиям. В частности, нами доказано, что пыльники *Sciaphila* не являются синтекальными, но все же существует вероятность того, что синтекальные пыльники имеются у

*Soridium* (Maas, Rübsamen, 1986: fig. 15b,d). Число тек в пыльниках большинства Triuridaceae остается на данный момент открытым вопросом, так пыльники в этом семействе не имеют выраженного связника, что делает их сходными с монотекальными пыльниками независимо от числа микроспорангиев.

В таксономии *Sciaphila* в основном используются два вариабельных признака пыльников, а именно число гнезд (= микроспорангиев) и число лопастей. По-видимому, число гнезд и число лопастей не обязательно одинаковы в данном пыльнике: например, van de Meerendonk (1984) для рода в целом указал, что пыльники варьируют в пределах от 1- до 4-гнездных и от 2- до 4-лопастных; этот автор, однако, в своей ревизии не указал число гнезд пыльника для большинства видов. В отличие от van de Meerendonk (1984), другие авторы (Maas-van de Kamer, 1995; Maas-van de Kamer, Weustefeld, 1998; Merckx et al., 2013a) описывали пыльники *Sciaphila* как 3–4-гнездные и упоминали 2-гнездные пыльники только для некоторых других родов Triuridaceae.

В то время как 3-гнездное строение пыльника является легко распознаваемым у *Sciaphila* (и, по-видимому, совпадает с 3-лопастной формой), выявление 2- или 4-гнездного (и 2- или 4-лопастного) состояния не всегда однозначно. В нашем исследовании это показано на примере *S. stellata*. Все исследованные мужские цветки этого вида обладают 2-лопастными (точнее, 2-створчатými) пыльниками, внешне сильно напоминающими 2-гнездные пыльники, в том числе закрытом и вскрывшемся состоянии. Скорее всего, именно наличие двух створок вокруг, казалось бы, единой полости привело к описанию пыльника *S. stellata* в протологе этого вида (Averyanov, 2007) как одногнездного. Однако наше исследование внутреннего строения пыльника выявило наличие четырех гнезд. Наш пример показывает, что в 2-лопастных пыльниках *Sciaphila* число гнезд невозможно с уверенностью установить только по внешней форме. Это означает, что у *Sciaphila* весьма вероятно полное отсутствие двухгнездных пыльников, а сообщения о наличии таких пыльников в роде (например, Xu et al., 2011; Suetsugu et al., 2017b, 2019a; Suetsugu, Kinoshita, 2020), возможно, являются неправильной интерпретацией их формы и требуют тщательной проверки. Случай *S. secundiflora* Thwaites ex Benth., морфологически очень сходного с *S. stellata* (см. ниже) вида, особенно показателен: пыльники этого вида были описаны van de Meerendonk (1984) как 4-гнездные и 4-лопастные, но указаны как 2-гнездные Suetsugu et al. (2019a).

Хотя 2-гнездные пыльники, вероятно, отсутствуют у *Sciaphila*, примечательное разнообразие формы пыльников потенциально имеет таксономическое значение для этого рода. Чтобы сделать этот признак ясным и однозначно применимым, необходимо определить терминологическое различие между 2-лопастным и 4-лопастным состояниями, т. е. что следует принимать за лопасть пыльника как для закрытых, так и для вскрывшихся пыльников.

### Таксономический статус *Sciaphila stellata*.

*Sciaphila stellata* описан по двум образцам, собранным в северном Вьетнаме (Averyanov, 2007). С момента описания больше не сообщалось о находках этого вида, за исключением находки из Гуанси (Китай) (Jiang et al., 2011), которая географически очень близка к типовому местонахождению вида, но доступные иллюстрации этого растения (наряду с общей таксономической неопределенностью в отношении *S. stellata*) не позволяют подтвердить идентификацию.

*Sciaphila stellata* принадлежит к таксономически сложному комплексу видов, из которых наиболее ранним описанным является *S. secundiflora*. В протологе *S. stellata* отмечается сходство этого вида с *S. secundiflora*, но не указываются различия между ними (Averyanov, 2007). Сравнение этих видов в настоящее время затруднено отсутствием общепринятой концепции разделения этой группы на виды. В трактовке van de Meerendonk (1984) *S. secundiflora* является чрезвычайно изменчивым и широко распространенным видом (с большим числом гетеротипных синонимов). Аутентичный материал *S. stellata* (тип и паратип) наряду с изученными нами образцами, безусловно, находятся в соответствии с *S. secundiflora* в такой трактовке. Некоторые другие авторы, напротив, склонны считать таксоны комплекса *S. secundiflora* отдельными видами. В частности, Suetsugu et al. (2019a) восстановили два вида, ранее сведенные в синонимы *S. secundiflora*, основываясь на различиях в размерах некоторых частей цветка. Подход Suetsugu et al. (2019a) является затруднительным для широкого применения, поскольку для типовых образцов некоторых видов из этого комплекса (включая *S. stellata*) неизвестны те или иные необходимые размеры, а также потому, что обособленность видов-сегрегатов никогда не проверялась методами количественного анализа на основе репрезентативной выборки.

Наша идентификация образцов, отнесенных в данной работе к *S. stellata*, основана на их примечательном сходстве с имеющимися в протологе этого вида описанием и изображениями, а также на относительной географической близости наших сборов к типовому местонахождению вида. Действительно, из известных популяций комплекса *S. secundiflora* географически наиболее близкими к нашим сборам являются популяции *S. stellata*. Мы полагаем, что всестороннее морфологическое исследование будет иметь решающее значение для дальнейшего уточнения таксономических границ в пределах данного видового комплекса. При этом подробные описания, подтвержденные СЭМ-изображениями, позволят точно документировать структуру растений и избежать таких неопределенностей, как указанные выше для *S. secundiflora* и *S. stellata* несоответствия в подсчетах гнезд пыльников.

### Морфологическое разнообразие *Sciaphila nana*: обнаружение необычного морфотипа.

Среди изученных образцов *S. nana* образец *Nuraliev et al. 972* заметно отличается от других по нескольким признакам мужских цветков. Во-первых, он характеризуется почти шаровидными утолщениями на верхушках внутренних листочков околоцветника, которые резко отграничены от узкой части листочка околоцветника (по сравнению с цилиндрическими, плавно отграниченными утолщениями). Во-вторых, у тычинок этого образца полностью отсутствуют придатки (по сравнению с хорошо заметными придатками, обычно намного длиннее пыльников). Кроме того, образец *Nuraliev et al. 972* имеет более короткую цветоножку мужского цветка ( $\pm$  такой же длины, как цветок, по сравнению с гораздо более длинной, чем цветок) и несколько более крупные раскрытые мужские цветки (примерно 3 мм против около 1,5–2 мм в диаметре при расправленных долях околоцветника). Рассматриваемый экземпляр был найден в нескольких километрах от другого экземпляра *S. nana*, *Nuraliev 498*, имеющего «типичную» морфологию (принятую в данной работе). Однако виды *Sciaphila* часто встречаются в смешанных популяциях, иногда с расстоянием между особями разных видов всего несколько метров (как видно по другим собранным и изученным нами образцам).

Оба описанных выше морфотипа в целом укладываются в современную морфологическую концепцию *S. nana* (van de Meerendonk, 1984; Chantanaorrapint, Thaithong, 2004; Averyanov, 2007). Известно, что *S. nana* характеризуется значительной морфологической изменчивостью; более того, предлагалось даже объединить этот вид с *S. arfakiana* (Guo, Cheek, 2010), что сделало бы его еще более изменчивым, но эта точка зрения так и не была принята и не подтверждается нашим исследованием. В частности, придатки тычинок у *S. nana* указаны как часто присутствующие во Flora Malesiana (van de Meerendonk, 1984, «нити часто превышают пыльники») и, по-видимому, отсутствуют у тайского образца, отнесенного к этому виду (Chantanaorrapint, Thaithong, 2004). Ohashi et al. (2008) описали *S. nana* как имеющий тычинки с «маленьким цилиндрическим придатком». Эти авторы также указали на наличие в мужских цветках *S. nana* трех уменьшенных плодолистиков, что никогда больше нигде не упоминалось для этого вида. Короткие, но заметные придатки тычинок описаны для корейской популяции *S. nana* (Yim et al., 2011). Придатки тычинок отсутствуют у мьянманского образца (Jin et al., 2018). Averyanov (2007) отметил, что у *S. nana* «нити едва превышают пыльники»; примечательно, что его образцы, отнесенные к этому виду, были собраны в том же месте, что и наш «необычный» образец *Nuraliev et al. 972* (национальный парк Чуянсин), и их фотографии (Averyanov, 2007: fig. 2C,D) очень похожи на него.

Примечательное разнообразие азиатских образцов Triuridaceae по отсутствию или наличию придатков тычинок, существенно влияющее на внешний облик всего цветка, традиционно привлекало внимание исследователей. Растения с придатками тычинок ранее

относили к роду *Andruris* Schltr., в противопоставление *Sciaphila* s.str., для которого указывалось, что придатки отсутствуют (Schlechter, 1912; Giesen, 1938). Позже было показано, что *Andruris* и *Sciaphila* s.str. неотличимы в отношении других морфологических черт; соответственно *Andruris* в настоящее время трактуется как синоним *Sciaphila* (Gandolfo et al., 2002; Hsieh et al., 2003; Ohashi et al., 2008; Govaerts et al., 2023; но см. de Kamer & Weustenfeld, 1998; Merckx et al., 2013a). Более того, некоторые виды *Andruris* являются гетеротипными синонимами тех или иных видов *Sciaphila*, в том числе большое число таких синонимов имеется у *S. arfakiana* (van de Meerendonk, 1984). Таким образом, в рамках современных представлений наличие придатков тычинок у *Sciaphila* часто варьирует на внутривидовом уровне.

Наш предварительный вывод состоит в том, что во Вьетнаме действительно присутствуют два различных морфотипа, но различия недостаточно убедительные (по крайней мере, при современном уровне знаний), чтобы рассматривать морфотипы как отдельные таксоны. Альтернативный вариант может оказаться более правдоподобным при проведении специального комплексного исследования, включающего рассмотрение соответствующих признаков у типового образца *S. nana*. Филогенетические взаимоотношения выявленных морфотипов должны быть проверены с помощью молекулярных методов.

### ***Sciaphila densiflora*: нюансы идентификации и новая находка для Вьетнама.**

Образец *Nuraliev 1670*, отнесенный нами к *S. densiflora*, обнаруживает значительное сходство с *S. arcuata* Aver. *Sciaphila arcuata* — вьетнамский эндемик, известный только по типовому образцу, собранному в 287 км от местонахождения образца *Nuraliev 1670* (Averyanov, 2007). В протологе *S. arcuata* говорится, что мужские цветки неизвестны. Статус *S. arcuata* является не вполне ясным по той причине, что мужские цветки содержат большинство признаков, необходимых для сравнения с другими видами (например, van de Meerendonk, 1984). При изучении изотипа *S. arcuata* (LE: LE01041991) мы обнаружили, что в терминальной части соцветия имеется несколько бутонов, которые, скорее всего, являются мужскими, в соответствии со структурой соцветия, характерной для *Sciaphila*. Изучить эти бутоны на данный момент не представляется возможным, поскольку отбор материала с данного образца запрещен из-за его уникальности.

В рамках ревизии, представленной во *Flora Malesiana* (van de Meerendonk, 1984), которая охватывает большинство видов *Sciaphila*, известных на материковой части Юго-Восточной Азии, *S. arcuata* наиболее близка, на наш взгляд, к широко распространенному *S. densiflora*. Протолог (Averyanov, 2007) содержит краткое сравнение *S. arcuata* с *S. micranthera* Giesen, но не упоминает *S. densiflora*. *Sciaphila arcuata* сходен как с *S. densiflora*, так и с *S. micranthera*

неоднoboким соцветием (т.е. с цветками, расположенными со всех сторон, а не повернутыми в одну сторону) и бородатыми листочками околоцветника женских цветков. Однако *S. arcuata* ближе к *S. densiflora* по числу плодoлистиков в гинецее: на рисунке *S. arcuata* показано 45 плодoлистиков (Averyanov, 2007: fig. 1d), у *S. densiflora* имеется примерно 15–40 плодoлистиков и у *S. micranthera* примерно 15–25 плодoлистиков (van de Meerendonk, 1984). Как видно из протолога и подтверждено нами при изучении изотипа *S. arcuata*, этот вид отличается от *S. densiflora* почти одинаковыми (против явно неравных) треугольно-яйцевидными (против удлиненно-треугольных) свободными частями женских листочков околоцветника, а также субапикальным расположением стилодия на завязи (против прикрепления в основании или середине завязи). На основании имеющихся данных мы рассматриваем *S. arcuata* как отдельный, хотя и малоизвестный вид.

Изученный нами образец (*Nuraliev 1670*) практически полностью соответствует описанию и иллюстрации *S. densiflora*, предоставленным van de Meerendonk (1984), в отношении соцветия, мужских и женских цветков. В то же время, он не соответствует *S. arcuata* явно неравными, удлиненно-треугольными долями женских листочков околоцветника, причем более длинные доли имеют хвостовидную верхушку, и все доли лишены верхушечного утолщения. Также наш образец отличается от *S. arcuata* отчетливо базальным прикреплением стилодия. Таким образом, мы относим наш образец к *S. densiflora*. Наша находка представляет собой значительное расширение известного ареала этого вида, который, согласно литературным данным, населяет Шри-Ланку, Борнео, Филиппины, Малые Зондские острова, острова Малуку, Новую Гвинею и Новую Каледонию (van de Meerendonk, 1984; Tsukaya, Suetsugu, 2014). В нашей работе *S. densiflora* впервые приводится для Вьетнама и всей континентальной Азии. *Sciaphila densiflora* представляет собой еще один пример вида, распространенного преимущественно в Малазии и лишь недавно обнаруженного в странах Восточного Индокитая (см. обзор в Nuraliev et al., 2022a).

### **Стаминодии *Sciaphila densiflora* и выявленное сходство *S. densiflora* с *S. tenella*.**

Известно, что цветки *S. densiflora* (включая *S. flexuosa* Giesen, *S. longipes* Schltr., *S. nutans* Giesen, *S. reflexa* Schltr., *S. trichopoda* Schltr.) являются морфологически строго однополыми, т.е. мужские цветки не имеют пистиллодиев, а женские – стаминодиев (Schlechter, 1912; Giesen, 1938; van de Meerendonk, 1984). В нашей работе мы впервые описываем женские цветки этого вида как морфологически обоеполые (но функционально однополые), в соответствии с обнаружением у них стаминодиев. Хотя эти структуры имеют простую форму и лишены каких-либо признаков, специфических для андроев, мы считаем их гомологичными тычинкам на основании того, что их число и расположение соответствуют таковым тычинок мужских

цветков *S. densiflora*. Кроме того, если принять наличие стаминодиев у *S. densiflora*, план строения женских цветков этого вида оказывается идентичным плану строения обоеполых цветков другого широко распространенного азиатского вида *Sciaphila*, *S. tenella* Blume (Giesen, 1938; van de Meerendonk, 1984; Ohashi et al., 2008; Guo, Cheek, 2010; Chantanaorrapint, Chantanaorrapint, 2012). Это сходство можно рассматривать как дополнительное подтверждение в пользу стаминодальной природы данных стерильных органов *S. densiflora*.

*Sciaphila tenella* обладает, помимо обоеполых цветков, мужскими цветками того же строения, что и у *S. densiflora*, включая своеобразные трехгнездные пыльники. Наличие (функционально) женских цветков (в противовес обоеполым цветкам) является, вероятнее всего, единственным признаком, который четко отделяет *S. densiflora* от *S. tenella*. Другим возможным отличием являются тычиночные нити, которые иногда описываются у *S. tenella* как базально сросшиеся (van de Meerendonk, 1984); этот признак, однако, является морфологически нечетко очерченным и достаточно вариабельным, особенно если рассматривать *S. maculata* Miers в качестве синонима *S. tenella*, как было предложено Ohashi et al. (2008) и впоследствии принято Govaerts et al. (2023). Обнаружение морфологически обоеполых цветков у *S. densiflora* раскрывает его ближайшее сходство с *S. tenella* и делает актуальным вопрос о том, действительно ли они представляют собой два различных вида, или же их следует объединить. Последний вариант находился бы в согласии как с морфологической изменчивостью, документированной к настоящему моменту для обоих видов, так и с географическими данными. Для решения этого вопроса требуется изучение морфологии большего объема материала и молекулярно-филогенетические исследования.

На основании наших результатов по *S. densiflora* можно сделать более общее предположение о том, что морфологически обоеполые цветки *Sciaphila* более широко распространены, чем считается в настоящее время. У *S. densiflora* стаминодии очень мелкие (значительно мельче плодолистиков), полностью спрятаны между околоцветником и гинецеем и не могут быть обнаружены без специального осмотра. Поэтому у некоторых других видов *Sciaphila* с женскими цветками сходные стаминодии могут быть до сих пор не обнаружены (хотя мы подтвердили их отсутствие у трех других исследованных в данной работе видов). В поддержку этой гипотезы имеется пример, приведенный RübSamen-Weustenfeld (1991), которая обнаружила обоеполые цветки у неотропического *S. albescens* Benth., ранее известного как строго однодомный вид.



## ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ КОНСПЕКТ TRIURIDACEAE ВО ВЬЕТНАМЕ, КАМБОДЖЕ И ЛАОСЕ

**Triuridaceae** Gardner 1843, Trans. Linn. Soc. London 19: 160, *nom. cons.*

Schltr. 1912, Bot. Jahrb. 49: 70; Giesen 1938, Pfl. R. Heft 104: 1; Van de Meerendonk 1984, Fl. Malesiana 10: 109; R.Dahlgren et al. 1985, Fam. Monocot.: 291; Takht. 1997, Div. Class. Fl. Pl.: 578, 2009, Fl. Pl. 2 ed.: 683; P.H.Hô 2000, Ill. Fl. Vietnam 3: 329; Y.Guo, Cheek 2010, Fl. China 23: 126; V.Merckx *et al.* 2013, Mycoheterotrophy: 49; H.Ohashi, J.Murata 2020, Fl. Japan 4a: 33.

**Тип:** *Triuris* Miers 1841, Proc. Linn. Soc. London 1: 96.

### Описание

**Растения** травянистые, микогетеротрофные, двудомные или однодомные (реже андромоноэцичные или только с обоеполыми цветками), полностью белые, желтые, фиолетовые, коричневые или красные. **Корневище** в основном хорошо развитое, от горизонтального до вертикального, с множеством чешуевидных листьев. **Корни** нитевидные или клубневидные (редко коралловидные), с корневыми волосками или без них. **Надземные побеги** неветвистые или ветвистые, прямостоячие или лежащие у основания, с очередным листорасположением. **Листья** немногочисленные, чешуевидные, цельнокрайние. **Соцветие** – кисть или колос, терминальный, брактеозный, с несколькими или сносими цветками; при наличии однополых цветков мужские (тычиночные) цветки в верхней части, женские (пестичные) цветки в нижней части соцветия. **Цветки** однополые или, редко, обоеполые (*Lacandonia*, некоторые *Sciaphila*), актиноморфные или реже билатерально-симметричные (например, *Kupea*), белые, желтые, пурпурные, красные или темно-коричневые до черных. **Околоцветник** со створчатым почкосложением, в основании с короткой трубкой. Листочки околоцветника в числе 3–10, створчатые, одинакового или разного размера, на верхушке иногда с густыми пучками волосков, или с булавовидными утолщениями, или верхушка оттянутая и хвостовидная (длиной до 50 мм). **Мужские цветки** с 2–6(8) тычинками, расположенными на радиусах листочков околоцветника. Тычинки свободные или сросшиеся в основании, иногда прикрепленные к центральному андрофору (*Triuris*). Тычиночные нити хорошо заметные или короткие (пыльники практически сидячие). Пыльники 4-гнездные, реже 2- или 3-гнездные (соответственно у *Triuris* и некоторых *Sciaphila*), эктрорзные или редко интрорзные (*Lacandonia*, *Triuris*). В редких случаях имеются стаминодии (*Seychellaria*) и постиллодии (*Triuridopsis*). Пыльца безапертурная с характерной шиповато-бугорчатой скульптурой поверхности. **Женские цветки** с апокарпным гинецеем, включающим от 10 до многих (как минимум до 100)

плодолистиков. Плодолистики 1-гнездные с 1 (или 2, у Куреаеae) базальными анатропным семязачатком. Стилодии от нитевидных до булавовидных. **Обоеполые цветки** с 2–6 свободными тычинками и многочисленными свободными плодолистиками. **Плоды** сухие, апокарпные. Плодики невоскрывающиеся или воскрывающиеся продольной щелью, с неоппадающими стилодиями, 1-семянные (или 2-семянные, у Куреаеae).

### Распространение

Семейство Triuridaceae включает девять родов и около 65 видов, которые распространены преимущественно в тропиках Азии, Африки и Нового Света, а также в субтропических широтах (в восточной Евразии). На территории Вьетнама зарегистрированы один род и пять видов (рис. 71). Из Камбоджи и Лаоса представители Triuridaceae до сих пор неизвестны (например, Newman et al., 2007a; Cho et al., 2016), хотя они, возможно, произрастают там, судя по их находкам из близлежащих районов.

### Экология

В основном встречаются во влажных тенистых тропических лесах.

*Sciaphila* Blume 1825, Bijdr. Fl. Ned. Ind. 10: 514

Blume 1826, Bijdr. 10: 514; Becc. 1890, Malesia: 329; Schltr. 1912, Bot. Jahrb. 49: 70; Giesen 1938, Pfl. R. Heft 104: 30; Van de Meerendonk 1984, Fl. Malesiana 10: 110; Aver. 2007, Taiwania 52: 12; H.Ohashi et al. 2008: J. Jap. Bot. 83: 21; Y.Guo, Cheek 2010, Fl. China 23: 126; H.Ohashi, J.Murata 2020, Fl. Japan 4a: 33.

**Тип:** *Sciaphila tenella* Blume 1825, Bijdr. Fl. Ned. Ind. 10: 515

### Описание

**Растения** небольшие, в основном прямостоячие, травянистые. **Корневище** часто с немногочисленными чешуевидными листьями, иногда ветвистое. **Надземные побеги** ветвистые или неветвистые, с удлинненными междоузлиями. **Стебель** обычно голый, иногда с воздушными корнями, отходящими по бокам от листьев (до 5 см стебля). **Листья** чешуевидные, обычно прижатые к стеблю, иногда со стеблеобъемлющим основанием. **Соцветия** – терминальные кисти; цветки расположены по кругу равномерно, либо кисть однобокая; кисть с мужскими и женскими цветками (растение однодомное), или с мужскими и обоеполыми цветками (растение андромоноэцичное), или только с обоеполыми цветками; мужские цветки обычно в верхней части кисти. **Цветки** актиноморфные. **Околоцветник** из 4–10, чаще 6, листочков, в основании

с короткой трубкой околоцветника, со створчатым почкосложением. Листочки околоцветника распростерты или отогнутые назад, одинакового размера или чередующиеся большие (обычно наружные) и меньшие (обычно внутренние), иногда с булавовидными утолщениями на верхушке, голые или на верхушке с пучком однорядных многоклеточных волосков. **Мужские цветки** с 2, 3 или 6 тычинками, при наличии 2 или 3 тычинок они расположены на радиусе наружных листочков околоцветника; тычиночные нити очень короткие или практически отсутствуют; пыльники 3- или 4-гнездные, в очертании 2–4-лопастные, вскрываются в основном трансверзально; тычиночные нити иногда в нитевидными адаксиальными придатками; в редких случаях тычиночные нити сросшиеся у основания. **Женские цветки** без стаминодиев или с 6 небольшими недифференцированными стаминодиями; гинецей апокарпный из 10–100 плодолистиков; каждый плодолистик с 1 анатропным семязачатком; стилодий столбик прикреплен с адаксиальной стороны в основании плодолистика (гинобазически), сбоку (латерально) или ближе к его верхушке (субапикально), обычно длиннее завязи, на верхушке булавовидный и несущий папиллы либо шиловидный и голый. **Обоеполые цветки:** с (2)3–6 тычинками с хорошо заметными нитями; пыльники во всей видимости 4-гнездные, в очертании 2–3-лопастные; плодолистиков 10–50, столбик булавовидный. **Плоды** сухие, апокарпные. Плодики обратнойцевидные, в 3–8 раз крупнее завязей, с высыхающими неоппадающими стилодиями, вскрывающиеся вдоль начиная с верхушки, сначала абаксиально, позже также адаксиально, односемянные. Семена, от эллиптических до яйцевидных, часто с сетчатой поверхностью; эндосперм отсутствует.

### Распространение

Род *Sciaphila* включает около 45 видов, распространенных преимущественно в тропиках Азии, Африки и Нового Света, а также в субтропических широтах (в восточной Евразии). На территории Вьетнама зарегистрировано пять видов, один из которых является вьетнамским эндемиком.

### Ключ для определения видов *Sciaphila* в Восточном Индикитае

1. Листочки околоцветника с длинными волосками на верхушке (как минимум, у женского цветка); мужской цветок с 6 тычинками и трехгнездными пыльниками (неизвестны у *S. arcuata*); стилодий короче завязи.....2
- Листочки околоцветника голые; мужской цветок с 3 тычинками и четырехгнездными пыльниками; стилодий длиннее завязи.....3

2. Свободные доли листочков околоцветника в женском цветке явно неравного размера, длинно-треугольные; стилодий прикрепляется в основании или середине завязи.....3. *Sciaphila densiflora*  
 - Свободные доли листочков околоцветника в женском цветке практически одинакового размера, треугольно-яйцевидные; стилодий прикрепляется около верхушки завязи.....1. *Sciaphila arcuata*
3. Соцветие однобокое; цветков в соцветии несколько; все листочки околоцветника мужского цветка без утолщений на верхушке; стилодий превышает по длине завязь не более чем в два раза.....5. *Sciaphila stellata*  
 - Соцветие с цветками, равномерно ориентированными по кругу; цветков в соцветии несколько или множество; все 6, либо 3 из 6 листочков околоцветника мужского цветка с шаровидным или булавовидным утолщением на верхушке; стилодий превышает по длине завязь более чем в два раза.....4
4. Все листочки околоцветника мужского цветка с шаровидным или булавовидным утолщением на верхушке.....2. *Sciaphila arfakiana*  
 - Внутренние листочки околоцветника мужского цветка с шаровидным или булавовидным утолщением на верхушке, наружные листочки без утолщений.....5 (*Sciaphila nana*)
5. Цветоножка мужского цветка значительно превышает по длине цветок; раскрытый мужской цветок 1,5–2 мм в диаметре; утолщение на верхушке листочка околоцветника мужского цветка цилиндрическое, плавно отграниченное от узкой части листочка; придатки тычинок хорошо заметные, обычно намного длиннее пыльников.....4а. *Sciaphila nana* (типичная морфа)  
 - Цветоножка мужского цветка длиной приблизительно с цветок; раскрытый мужской цветок примерно 3 мм в диаметре; утолщение на верхушке листочка околоцветника мужского цветка шаровидное, резко отграниченное от узкой части листочка; придатки тычинок отсутствуют.....4б. *Sciaphila nana* (атипичная морфа)

1. *Sciaphila arcuata* Aver. 2007, *Taiwania* 52: 12, fig. 1. (рис. 72)

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Khanh Hoa Province: Khanh Son District, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on E macroslope of Hon Giao mt. ridge at 1500–1600 m alt., on steep shadow slopes, N 12° 12' E 108° 44', 24 April 1997, L. Averyanov, N.Q. Binh, N.T. Hiep VH 4269 (голотип: HN, n.v., изотип: LE: LE01041991!).

Изображение изотипа доступно по ссылке:

<https://en.herbariumle.ru/?t=occ&id=3048>

## Описание

**Растение** наземное, предположительно однодомное. **Корневище** неизвестно. **Корни** (прикрепляющиеся к основанию надземного побега) неразветвленные, 2–3 мм в диаметре, розоватые или желтовато-коричневые, покрыты редкими корневыми волосками. **Надземный побег** более или менее прямостоячий, с удлинёнными междоузлиями, неветвящийся или ветвящийся в основании, каждая ветвь оканчивается соцветием. Надземный побег голый (кроме некоторых частей цветка, см. ниже). **Стебель** жесткий, цилиндрический, неявно продольно морщинистый, 9–14 см высотой, 0,4–0,6 мм в диаметре. **Листья** в числе 5–7, спирально расположенные, чешуевидные, прижатые к стеблю, желтовато-коричневые, яйцевидные или треугольно-ланцетные, с тупой верхушкой, 1,5–2,5 мм длиной, 0,5–1,5 мм шириной. **Соцветие** – рыхлая кисть, 7–12 см высотой; цветки расположены по кругу равномерно (кисть не однобокая). Брактеи прижатые к цветоножке, узкояйцевидные или ланцетные, 1–2 мм длиной, 0,4–0,8 мм шириной. Брактеолы отсутствуют. Каждая кисть несет 30–45 цветков, около 10 верхних предположительно мужские (на типовом образце представлены бутонами), остальные – женские. **Мужские цветки** неизвестны. **Женские цветки** с дуговидно изогнутыми вниз цветоножками длиной 4–7 мм, 2–2,2 мм в диаметре, красновато-розовые. **Околоцветник в женском цветке** из 6 одинаковых листочков, сросшихся на 1/3 своей длины. Листочки околоцветника распростерты или загнуты назад при цветении, треугольно-яйцевидные или треугольные, 0,8–1 мм длиной, 0,5–0,6 мм шириной, с коротко оттянутой верхушкой, несущей обратояйцевидное или широкояйцевидное утолщение; утолщение с плотным пучком розоватых волосков длиной 0,7–0,9 мм. **Гинецей** из многочисленных (около 45) свободных плодолистиков. Каждый плодолистик с одним семязачатком, с односторонней широко-серповидной или полушаровидной завязью 0,1–0,15 мм длиной, 0,03–0,1 мм шириной, и с очень коротким (или практически незаметным) субапикальным стилодием, прикрепленным на вентральной стороне завязи и несущим головчатое, покрытое папиллами рыльце. **Плоды** около 1,5–2 мм в диаметре, с непадающим околоцветником, до высыхания пурпурно-фиолетовые. Каждый плодик сухой, яйцевидный или широкоовальный, тонко морщинистый, 0,5–0,7 мм длиной, 0,3–0,5 мм шириной, обычно с непадающим стилодием, односемянный. Семя размером практически с плодик, с неправильно-альвеолярной поверхностью.

## Фенология

Цветение в апреле (мае).

## Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Khanh Hoa Province:** Khanh Son District, 42 km to NE from Dalat city, primary closed broadleaved evergreen forest on E macroslope of Hon Giao mt. ridge at 1500–1600 m alt., on steep shadow slopes, N 12° 12' E 108° 44', 24 April 1997, L. Averyanov, N.Q. Binh, N.T. Hiep VH 4269 (изотип: LE: LE01041991).

## Распространение

Эндемик Вьетнама, известен только по типовому сбору в провинции Кханьхоа, на склоне хребта Хонзяо.

2. *Sciaphila arfakiana* Becc. 1890, Malesia: 337, fig. 6–14. (рис. 73)

Giesen 1938, Pfl. R. Heft 104: 57, fig. 13: 4; Van de Meerendonk 1984, Fl. Malesiana 10: 117, fig. 3C 1–6; Maneenoon, Sirirugsa 2002, Thai Forest Bull. (Bot.) 30: 39, fig.; Aver. 2007, Taiwania 52: 14, fig. 2 A,B; Y.Guo, Cheek 2010, Fl. China 23: 126.

**Лектотип**, выбран Giesen (1938: 58): ИНДОНЕЗИЯ: New Guinea, Mt. Arfak ad Hatam, July 1875, O. Beccari s.n. (FI: 11800, n.v.).

## Описание

**Растение** наземное, однодомное, пурпурно-розовое. **Корневище** около 1 мм в диаметре, несущее чешуевидные листья. **Корни** в числе несколько штук, неразветвленные, 0,1–0,15 мм в диаметре в основании, розоватые или желтоватые, покрыты редкими корневыми волосками. **Надземный побег** более или менее прямостоячий (иногда восходящий), с удлинёнными междуузлиями, ветвистый, каждая ветвь оканчивается соцветием. Надземный побег полностью голый. **Стебель** жесткий, цилиндрический, неявно продольно морщинистый, 6–16 см высотой, 0,4–0,6 мм в диаметре. **Листья** в числе 5–8, спирально расположенные, чешуевидные, светло-розовато-коричневатые, яйцевидные, с тупой (до почти острой) верхушкой, 1–2 мм длиной, 0,2–0,7 мм шириной. **Соцветие** – рыхлая кисть, 0,5–6 см высотой (от нижнего цветка); цветки расположены по радиусам равномерно (кисть не однобокая). Брактеи прижатые к цветоножке или оттопыренные, ланцетные или узкоклиновидные, 0,5–2 мм длиной, 0,1–0,8 мм шириной. Брактеолы отсутствуют. Каждая кисть несет 3–100 однополых цветков, из которых нижние – женские и верхние – мужские. **Цветки** с раскидистыми цветоножками длиной 4–8 мм, красновато-розовые, пурпурно-фиолетовые или грязно-фиолетовые. **Мужские цветки** 1,4–2,2 мм в диаметре. **Околоцветник в мужском цветке** из 6 сросшихся в основании листочков, сильно загнутых назад при цветении. Листочки околоцветника треугольно-яйцевидные, 0,6–1,5

мм длиной, 0,3–0,4 мм шириной, с оттянутой верхушкой, несущей шаровидное или овальное утолщение; наружные листочки околоцветника чуть крупнее внутренних. **Тычинки** в числе 3, на радиусах наружных листочков околоцветника, каждая с короткой подушковидной нитью и экстрорзным пыльником. Пыльник прямоугольный, белый, шире своей длины, около 0,2 мм шириной, вероятнее всего четырехгнездный. Тычиночная нить в основании с адаксиальной стороны с нитевидным придатком, достигающим 1,5 мм и более в длину (значительно превышающим пыльник и сравнимым по длине с листочком околоцветника). Пестилодии отсутствуют. **Женские цветки** около 1,2–1,7 мм в диаметре. **Околоцветник в женском цветке** из 6 сросшихся в основании листочков, горизонтально расположенных при цветении. Листочки околоцветника практически одинаковые, треугольно-яйцевидные, 0,6–1 мм длиной, 0,3–0,5 мм шириной, с треугольной верхушкой, имеющей небольшое утолщение, либо лишенной утолщения. Стаминодии отсутствуют. **Гинецей** из более или менее многочисленных (около 10–70) свободных плодолистиков. Каждый плодолистик с одним семязачатком, с косо-обратнояйцевидной завязью 0,2–0,4 мм длиной и с более или менее прямым гинобазическим стилодием 0,6–1,2 мм длиной, прикрепленным на вентральной стороне завязи; стилодий заостренный на верхушке. **Плоды** 1,5–2 мм в диаметре, с непадающим околоцветником, до высыхания красновато-пурпурные. Каждый плодик сухой, косо-эллиптический или почтишаровидный, 0,5–0,8 мм длиной, односемянный. Семя размером практически с плодик, с неправильно-альвеолярной поверхностью.

### **Фенология**

Цветение на протяжении всего года.

### **Изученные образцы из Восточного Индокитая**

**ВЬЕТНАМ. Thua Thien Hue Province:** Nam Dong District, Huong Son Municipality, around point 16°09'52"N 107°36'22"E, 27 March 2005, *L. Averyanov, N.T. Hiep, P.K.Loc et al. HAL 6979* (фото LE);

**Quang Nam Province:** Nam Giang District, Song Thanh Nature Reserve, forest on slope, 15°33'58"N 107°23'16"E, 1030 m a.s.l., 5 May 2019, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 2499* (MW);

**Gia Lai Province:** K'Bang District, Son Lang Municipality, Kon Chu Rang Nature Reserve, 29 km ESE of Mang Den town, forest, river bank, N 14°31'19" E 108°32'55", 930 m a.s.l., 1 June 2016, *M.S. Nuraliev 1616* (MW);

**Ninh Thuan Province:** Ninh Son District, Phuoc Binh municipality (border with Lam Dong Province, Lac Duong District, Da Chay municipality), 34 km to NE from Dalat city, closed primary broadleaved



cloud very wet forest along Gia Rinь mt. ridge at 1800–1900 m alt., in mossy shadow place, N 12° 07', E 108° 41', 04 April 1997, L. Averyanov, N.Q. Binh, P.K. Loc VH 3686 (LE: LE01041990).

### Распространение

Тайвань: Ланьюй. Вьетнам: провинции Тхыатхиенхуэ (район Намдонг), Куангнам (заповедник Сонгтхань), Зялай (заповедник Кончуранг), Ниньтуан (район Ниньшон). Таиланд: провинция Яла (Патубутех). Малайзия: полуостровная Малайзия (штаты Келантан, Паханг), Борнео (штат Сабах). Индонезия: Борнео (провинции Западный, Калимантан, Южный Калимантан, Восточный Калимантан), Суматра (провинция Западная Суматра), Ява (провинция Западная Ява), Малые Зондские Острова (Флорес), Сулавеси, Малуку, Новая Гвинея (провинции Западное Папуа, Папуа). Филиппины: Минданао. Папуа-Новая Гвинея. Палау. Соломоновы Острова. Фиджи.

3. *Sciaphila densiflora* Schltr. 1912, Bot. Jahrb. Syst. 49: 87. (рис. 74)

Giesen 1938, Pfl. R. Heft 104: 46, fig. 9: 1–2; Meerend. 1984, Fl. Malesiana 10: 118, fig. 4.

**Лектотип**, выбран Giesen (1938: 46): ИНДОНЕЗИЯ: NE New Guinea, in humus of forests, ca. 400 m a.s.l., 6 November 1907, F.R.R. Schlechter 16782 (В: В 10 0296909!).

### Описание

**Растение** наземное, однодомное, кораллово-красное, розоватое или пурпурное. **Корневище** около 1 мм в диаметре, несущее чешуевидные листья. **Корни** в числе несколько штук, неразветвленные, 0,1–0,3 мм в диаметре в основании, покрыты редкими корневыми волосками. **Надземный побег** прямостоячий, с удлинёнными междоузлиями, неветвистый или, редко, ветвистый в основании, каждая ветвь оканчивается соцветием. Надземный побег голый (кроме некоторых частей цветка, см. ниже). **Стебель** цилиндрический, примерно до 10 см высотой, 0,5–1 мм в диаметре. **Листья** в числе нескольких, спирально расположенные, чешуевидные, светло-коричневатые, продолговато-яйцевидные или яйцевидные, с острой верхушкой, 1,5–5 мм длиной, 0,6–2,5 мм шириной. **Соцветие** – очень плотная или довольно рыхлая кисть, 1–22 см высотой (от нижнего цветка); цветки расположены по кругу более или менее равномерно (кисть не однобокая). Брактеи прижатые к цветоножке, ланцетные, 1–3,5 мм длиной, 0,4–1,5 мм шириной. Брактеолы отсутствуют. Каждая кисть несет 7–120 однополых цветков, из которых нижние – женские и верхние – мужские. **Цветки** с раскидистыми, загнутыми вниз цветоножками 3–25 мм длиной, красные или кораллово-красные. **Мужские цветки** около 1 мм в диаметре. **Околоцветник в мужском цветке** из 6 сросшихся в основании

листочков, при цветении сильно загнутых назад. Наружные листочки околоцветника длинно-треугольные, 0,6–2 мм длиной, 0,2–0,5 мм шириной, более или менее внезапно сужающиеся в дистальной трети в длинную оттянутую верхушку; внутренние листочки околоцветника длинно-треугольные, 0,5–1,5 мм длиной, 0,2–0,4 мм шириной, с острой или заостренной верхушкой (отчетливо короче наружных листочков). Каждый листочек околоцветника на верхушке с пучком длинных волосков (их длина достигает как минимум 0,5 мм). **Тычинки** в числе 6, на радиусах листочков околоцветника, каждая с короткой подушковидной нитью и экстрорзным пыльником, обращенным почти вертикально. Пыльник в форме закругленного равнобедренного треугольника, белый, около 0,2 мм в диаметре, трехгнездный с каждым гнездом в виде отдельной лопасти. Тычиночная нить без придатков. Пестилодии отсутствуют. **Женские цветки** около 1 мм в диаметре. **Околоцветник в женском цветке** из 6 сросшихся в основании листочков, при цветении сильно загнутых назад. Наружные листочки околоцветника длинно-треугольные, 1–2,5 мм длиной, 0,3–0,7 мм шириной, более или менее внезапно сужающиеся в дистальной трети в длинную оттянутую верхушку; внутренние листочки околоцветника длинно-треугольные, 0,7–1,5 мм длиной, 0,4–0,6 мм шириной, с острой или заостренной верхушкой (отчетливо короче наружных листочков). Каждый листочек околоцветника на верхушке с пучком длинных волосков (их длина достигает как минимум 0,5 мм). **Гинецей** из более или менее многочисленных (около 15–40) свободных плодолистиков. Каждый плодолистик с одним семязачатком, с косо-шаровидной завязью 0,3–0,6 мм длиной и с прямым или изогнутым стилодием примерно до 0,2 мм длиной, прикрепленным на вентральной стороне завязи гинобазически или на середине высоты завязи; стилодий булавовидный, несущий на верхушке папиллы. **Плоды** с неоппадающим околоцветником, до высыхания красные. Каждый плодик сухой, почтишаровидный, односемянный.

### **Фенология**

Цветение с февраля по ноябрь.

### **Изученный образец из Восточного Индокитая**

**ВЬЕТНАМ. Кон Тум Province:** Kon Plong district, Thach Nham protected forest, 17 km N of Mang Den town, in the forest, on slope, 14°45'00"N 108°18'15"E, 1200 m a.s.l., 08 June 2016, *M.S. Nuraliev 1670* (MW).

### **Распространение**

Шри Ланка. Вьетнам: провинция Контум (охраняемый лес Тхакням). Малайзия: Борнео (штат Сарауак). Индонезия: Архипелаг Риау (Натуна), Борнео (провинции Западный

Калимантан, Восточный Калимантан), Малые Зондские Острова (Тимор, Флорес), Малуку (Хальмахера), Новая Гвинея (провинции Западное Папуа, Папуа). Филиппины: Лусон. Папуа-Новая Гвинея. Новая Каледония.

4. *Sciaphila nana* Blume 1851, Mus. Bot. 1: 322, fig. 48. (рис. 75, 76)

Becc. 1890, Malesia: 338; Meerend. 1984, Fl. Malesiana 10: 117; Chantanaorr., Thaithong 2004, Thai Forest Bull. (Bot.) 32: 12, fig. 1; Aver. 2007, Taiwania 52: 15, fig. 2 C,D; H.Ohashi et al. 2008: J. Jap. Bot. 83: 22; E.Y.Yim et al. 2011, Korean J. Pl. Taxon. 41: 243, fig. 1; S.Nemoto et al. 2018, J. Phytogeogr. Taxon. 66: 71, fig. 1; X.H.Jin et al. 2018, J. Trop. Subtrop. Bot. 26: 79, fig. 1.; H.Ohashi, J.Murata 2020, Fl. Japan 4a: 35.

**Лектотип**, выбран Giesen (1938: 19): ИНДОНЕЗИЯ: N Java, Mt. Mt. Burangrang, *C.L. Blume s.n.* (L: 0050319!).

## Описание

**Растение** наземное, однодомное, пурпурно-розовое или пурпурно-фиолетовое. **Корневище** около 0,5 мм в диаметре, несущее чешуевидные листья. **Корни** в числе несколько штук, неразветвленные, 0,1–0,2 мм в диаметре в основании, розоватые или светло-фиолетовые, покрыты редкими корневыми волосками. **Надземный побег** более или менее прямостоячий (иногда восходящий), с удлиненными междоузлиями, неветвистый или ветвистый, каждая ветвь оканчивается соцветием. Надземный побег полностью голый. **Стебель** жесткий, цилиндрический, неявно продольно морщинистый, 5–16 см высотой, 0,3–0,8 мм в диаметре. **Листья** в числе 6–10, спирально расположенные, чешуевидные, светло-коричневатые, яйцевидные или продолговато-яйцевидные, с острой верхушкой, 1–2,5 мм длиной, 0,2–0,7 мм шириной. **Соцветие** – рыхлая кисть, 0,5–6 см высотой (от нижнего цветка); цветки расположены по радиусам равномерно (кисть не однобокая). Брактеи прижатые к цветоножке или оттопыренные, треугольно-яйцевидные или ланцетные, 0,5–1 мм длиной, 0,2–0,3 мм шириной. Брактеолы отсутствуют. Каждая кисть несет 3–30 однополых цветков, из которых нижние – женские и верхние – мужские. **Цветки** с раскидистыми или прямыми цветоножками длиной до 5 мм (превышающими по длине цветок; у типичной морфы) либо около 2 мм (примерно равные цветку; у атипичной морфы), от красновато-пурпурных до темно-фиолетовых. **Мужские цветки** 1,5–2 мм (у типичной морфы) или около 3 мм (у атипичной морфы) в диаметре. **Околоцветник в мужском цветке** из 6 сросшихся в основании листочков, при цветении расположенных горизонтально или сильно загнутых назад. Листочки околоцветника одинаковые по очертаниям и размеру, треугольно-яйцевидные, 0,6–1,2 мм

длиной, 0,2–0,4 мм шириной, с оттянутой верхушкой; внутренние листочки околоцветника на верхушке с утолщением; утолщение цилиндрическое, плавно отграниченное от узкой части листочка (у типичной морфы) или шаровидное, резко отграниченное от узкой части листочка (у атипичной морфы); наружные листочки околоцветника на верхушке без утолщения. **Тычинки** в числе 3, на радиусах наружных листочков околоцветника, каждая с короткой подушковидной нитью и экстрорзным пыльником. Пыльник прямоугольный, белый, шире своей длины, около 0,2 мм шириной, вероятнее всего четырехгнездный. Тычиночная нить в основании с адаксиальной стороны с нитевидным придатком, достигающим 1 мм в длину (значительно превышающим пыльник, но короче листочка околоцветника; у типичной морфы), либо придаток отсутствует (у атипичной морфы). Пестилодии отсутствуют. **Женские цветки** около 1–1,4 мм в диаметре. **Околоцветник в женском цветке** из 6 сросшихся в основании листочков, горизонтально расположенных при цветении. Листочки околоцветника практически одинаковые, треугольно-яйцевидные, 0,5–1 мм длиной, 0,2–0,3 мм шириной, с острой верхушкой, лишенной утолщения. Стаминодии отсутствуют. **Гинецей** из многочисленных (около 20–70) свободных плодолистиков. Каждый плодолистик с одним семязачатком, с косо-обратнойяцевидной завязью 0,2–0,4 мм длиной и с более или менее прямым субапикальным стилодием примерно до 1,5 мм длиной, прикрепленным на вентральной стороне завязи; стилодий заостренный на верхушке. **Плоды** 1,6–2,2 мм в диаметре, с неоппадающим околоцветником, до высыхания пурпурные. Каждый плодик сухой, косо-эллиптический или почтишаровидный, 0,5–0,8 мм длиной, односемянный. Семя размером практически с плодик.

### **Фенология**

Цветение с апреля по ноябрь.

### **Изученные образцы из Восточного Индокитая**

**ВЬЕТНАМ. Quang Nam Province:** Nam Giang District, Song Thanh Nature Reserve, forest, river bank, 15°34'12"N 107°22'39"E, elev. 1050 m, 30 April 2019, *M.S. Nuraliev 2445* (MW);

**Kon Tum Province:** Kon Plong District, Thach Nham protected forest, 17 km N of Mang Den town, in the forest, on slope, 14°45'00"N 108°18'15"E, 1200 m a.s.l., 20 April 2015, *M.S. Nuraliev, S.P. Kuznetsova 1380a* (MW);

там же, 06–08 June 2016, *M.S. Nuraliev 1669* (MW);

**Gia Lai Province:** K'Bang District, Son Lang Municipality, Kon Chu Rang Nature Reserve, 29 km ESE of Mang Den town, forest on slope, N 14°30'50" E 108°32'45", 1000 m a.s.l., 26 May 2016, *M.S. Nuraliev 1561* (MW);

**Dak Lak Province:** Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 14 km S of Krong Kmar village, forest, in ravine, not far from stream, N 12°22'41" E 108°21'11", 1640 m a.s.l., 03 April 2012, *M.S. Nuraliev* 498 (MW);

Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km SSE of Krong Kmar village, mixed forest, N 12°24'29" E 108°23'15", 1530 m a.s.l., 25 May 2014, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova* 972 [нетипичный морфотип] (MW);

там же, 25 May 2019, *S.V. Yudina, M.S. Nuraliev* YUD 16 [нетипичный морфотип] (MW);

Krong Bong District, Hoa Son Municipality, Chu Yang Sinh National Park, vicinities of Krong Kmar river, NE slopes of Chu Yang Sinh mt system, 28 October 2005, *L. Averyanov, T.V. Thao, N.T. Vinh* HLF 5425 [нетипичный морфотип] (фото LE).

### Распространение

Япония: Хонсю (префектуры Фукусима, Мияги, Ниигата, Тотиги, Чиба, Канагава, Айти, Миэ, Вакаяма, Хего, Ямагути), Сикоку (префектура Токусима), Кюсю (префектуры Кумамото, Кагосима), Рюкю (префектура Окинава). Корея: провинция Чеджудо. Мьянма: штат Качин (район Путао). Вьетнам: провинции Куангнам (заповедник Сонгтхань), Контум (охраняемый лес Тхакням), Зялай (заповедник Кончуранг), Даклак (национальный парк Чуянгсин). Таиланд: провинция Канчанабури (национальный парк Тонгпхапхум). Малайзия: полуостровная Малайзия (штаты Перак, Паханг). Индонезия: Суматра (провинция Банка-Белитунг), Ява (провинция Западная Ява), Филиппины: Лусон.

5. *Sciaphila stellata* Aver. 2007, *Taiwania* 52: 16, fig. 2 E,F, 3. (рис. 77)

R.H.Jiang et al. 2011, *Guihaia* 31: 9.

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Вак Кан Province: Cho Don District, Ban Thi Municipality, Phia Khao village, around point 22°17'31"N, 105°31'51"E, Cau Muc mountain at elevation 800-900 m a.s.l., primary broad-leaved evergreen closed forest on very steep slopes and cliffs near tops of rocky ridge composed with solid marble-like stratified limestone, 24 May 2004, *L. Averyanov, N.T. Hiep, P.V. The, N.T. Vinh* HAL 4842 (голотип HN, n.v., изотип LE: LE01041989!).

Изображение изотипа доступно по ссылке:

<https://en.herbariumle.ru/?t=occ&id=1109>

### Описание

**Растение** наземное, однодомное, красновато-пурпурное. **Корневище** укороченное, несущее чешуевидные листья и 1–4 надземных побегов. **Корни** многочисленные,

неразветвленные, 0,2–0,4 мм в диаметре в основании, желтовато-коричневые, покрыты редкими корневыми волосками. **Надземный побег** прямостоячий или восходящий, с удлиненными междуузлиями, неветвистый, каждая ветвь оканчивается соцветием. Надземный побег полностью голый. **Стебель** жесткий, цилиндрический, неявно ребристый, 4–5,5 см высотой, 0,4–0,6 мм в диаметре. **Листья** в числе 6–8, спирально расположенные, чешуевидные, коричневатые, яйцевидные или треугольные, с тупой верхушкой, 1–2 мм длиной, 0,4–0,8 мм шириной. **Соцветие** – рыхлая однобокая кисть, 1,5–2 см высотой (от нижнего цветка). Брактеи прижатые к цветоножке, яйцевидные, 1–1,2 мм длиной, 0,4–0,6 мм шириной. Брактеолы отсутствуют. Каждая кисть несет 5–7 однополых цветков, из которых 2–3 нижние – женские, а остальные – мужские. **Цветки** с вертикальными, дуговидно изогнутыми цветоножками 0,8–1,2 мм длиной, розовато-фиолетовые. **Мужские цветки** 5,5–6,5 мм в диаметре. **Околоцветник в мужском цветке** из 6 сросшихся в основании листочков, при цветении расположенных горизонтально или чуть загнутых назад. Листочки околоцветника одинаковые, узкоклиновидные и постепенно переходящие в нитевидно оттянутую верхушку, 2,5–3 мм длиной, 0,2–0,3 мм шириной. **Тычинки** в числе 3, на радиусах наружных листочков околоцветника, каждая с короткой подушковидной нитью и экстрорзным пыльником, обращенным почти вертикально. Пыльник овальный, белый, шире своей длины, 0,3–0,4 мм шириной, четырехгнездный. Тычиночная нить без придатка. Пестилодии отсутствуют. **Женские цветки** около 4–5 мм в диаметре. **Околоцветник в женском цветке** из 6 сросшихся в основании листочков, несколько отогнутых назад при цветении. Листочки околоцветника одинаковые, узкоклиновидные и постепенно переходящие в нитевидно оттянутую верхушку (несколько шире, чем у мужских цветков), 1,8–2 мм длиной, 0,4–0,5 мм шириной. Стаминодии отсутствуют. **Гинецей** из многочисленных (около 50–100) свободных плодолистиков. Каждый плодолистик с одним семязачатком, с косо-обратнойяйцевидной или почти шаровидной завязью 0,2–0,4 мм длиной и с более или менее прямым гинобазическим стилодием примерно до 0,8 мм длиной, прикрепленным на вентральной стороне завязи; стилодий булабовидный на верхушке. **Плоды** по время созревания пурпурно-фиолетовые; зрелые плоды неизвестны.

### **Фенология**

Цветение в апреле–мае (июне).

### **Изученные образцы из Восточного Индокитая**

**ВЬЕТНАМ. Bac Kan Province:** Cho Don District, Ban Thi Municipality, Phia Khao village, around point 22°17'31"N, 105°31'51"E, Cau Muc mountain at elevation 800-900 m a.s.l., primary broad-leaved evergreen closed forest on very steep slopes and cliffs near tops of rocky ridge composed with solid

marble-like stratified limestone, 24 May 2004, *L. Averyanov, N.T. Hiep, P.V. The, N.T. Vinh HAL 4842* (изотип LE: LE01041989);

**Quang Nam Province:** Nam Giang District, Song Thanh Nature Reserve, forest on slope, 15°33'58"N 107°23'16"E, 1030 m a.s.l., 5 May 2019, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 2499bis* (MW);

**Kon Tum Province:** Kon Plong district, Thach Nham protected forest, 17 km N of Mang Den town, in the forest, on slope, 14°45'00"N 108°18'15"E, 1200 m a.s.l., 20 April 2015, *M.S. Nuraliev, S.P. Kuznetsova 1380b* (MW).

### **Распространение**

Вьетнам: провинции Баккан (гора Каумык), Куангнам (заповедник Сонгтхань), Контум (охраняемый лес Тхакням). Возможно, Китай: Гуанси.



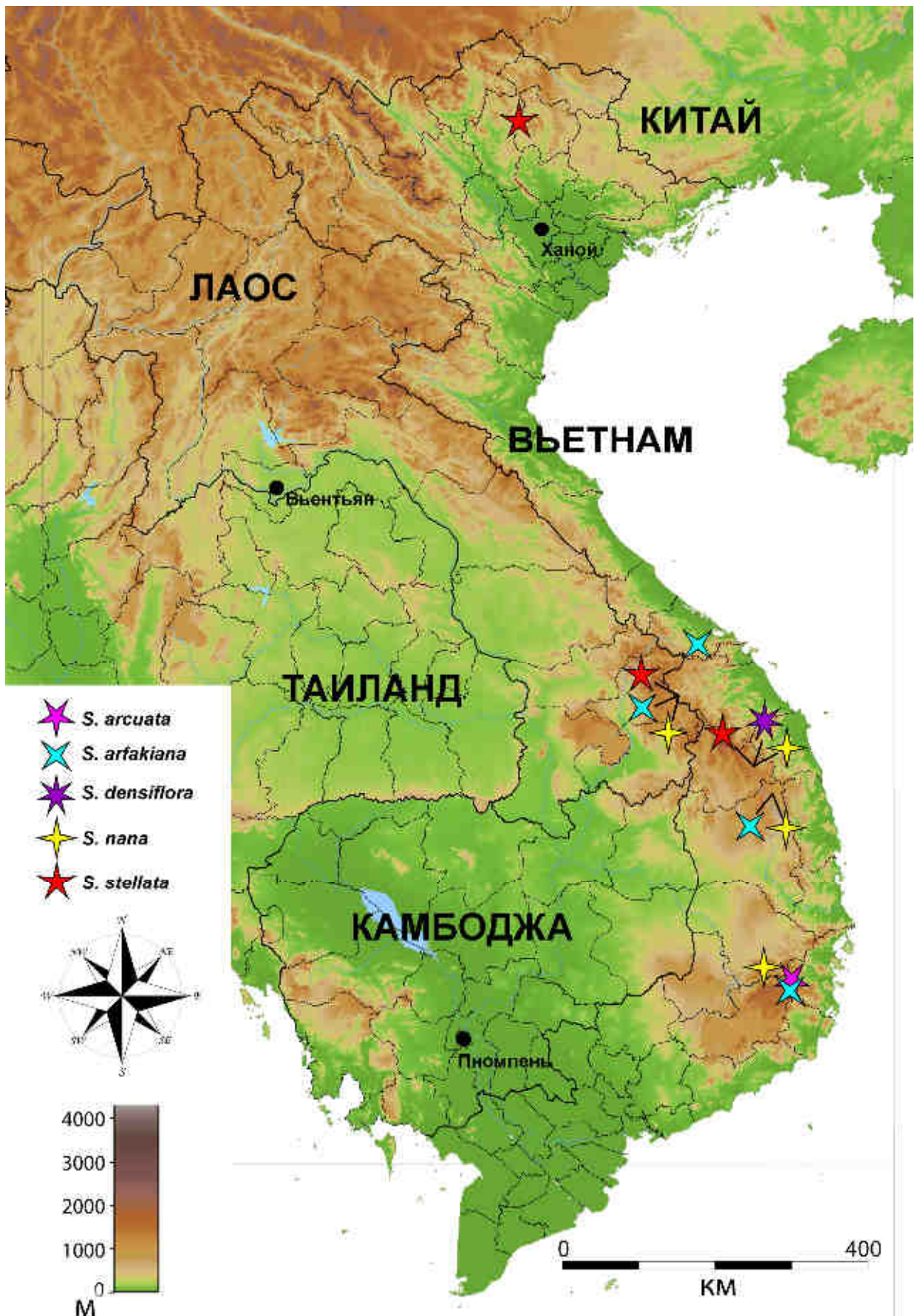
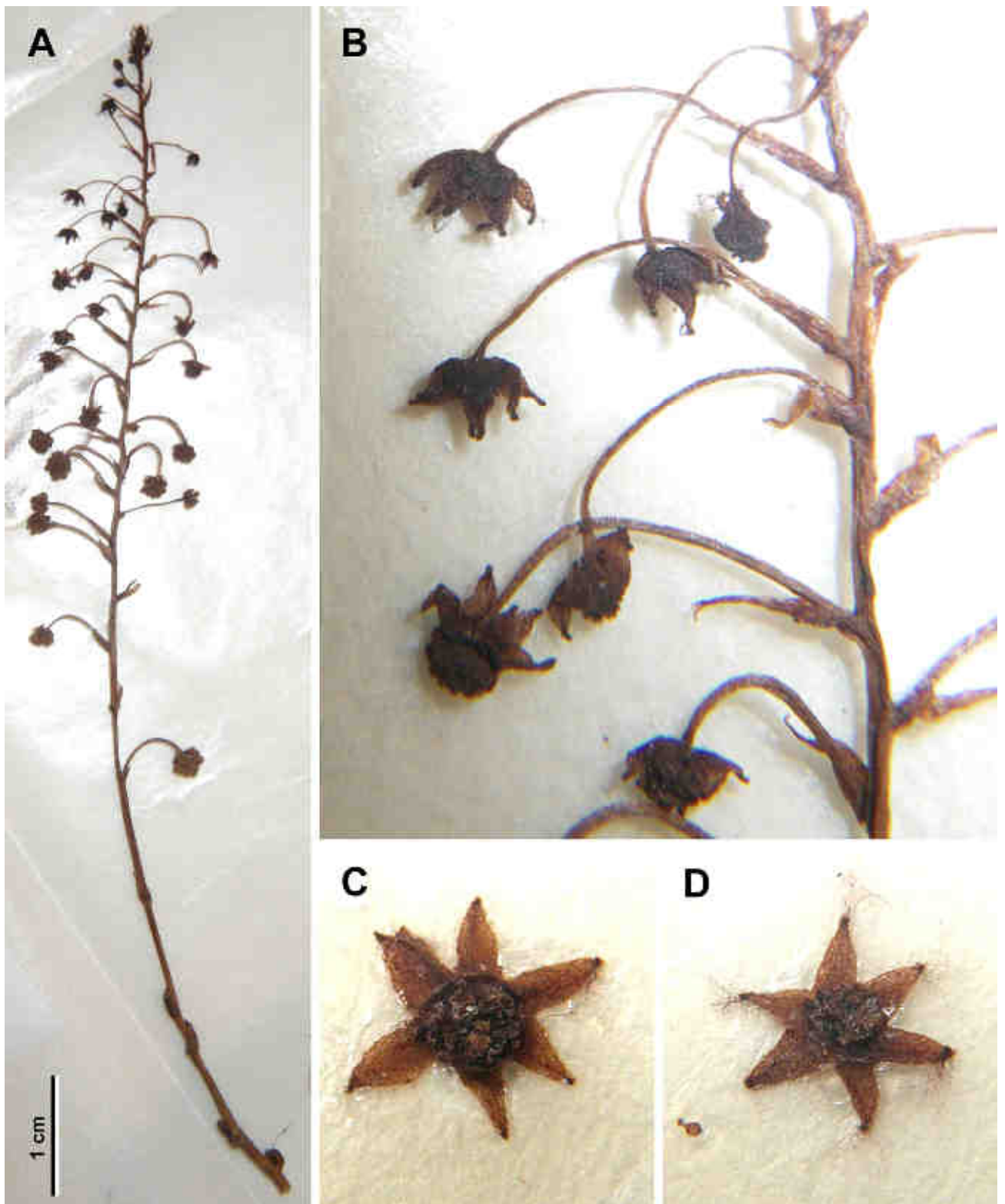
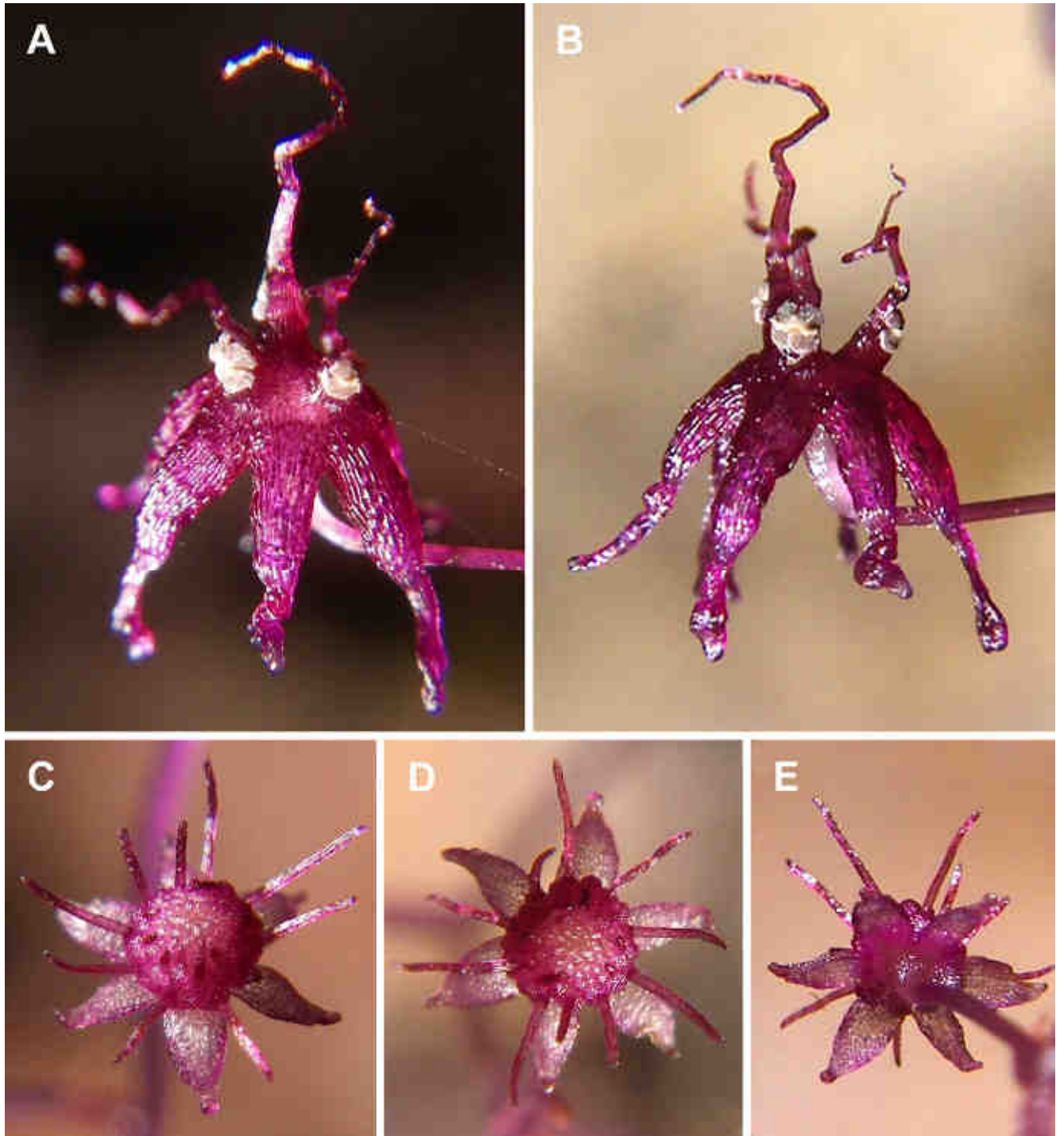


Рис. 71. Карта распространения видов *Sciaphila* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе.

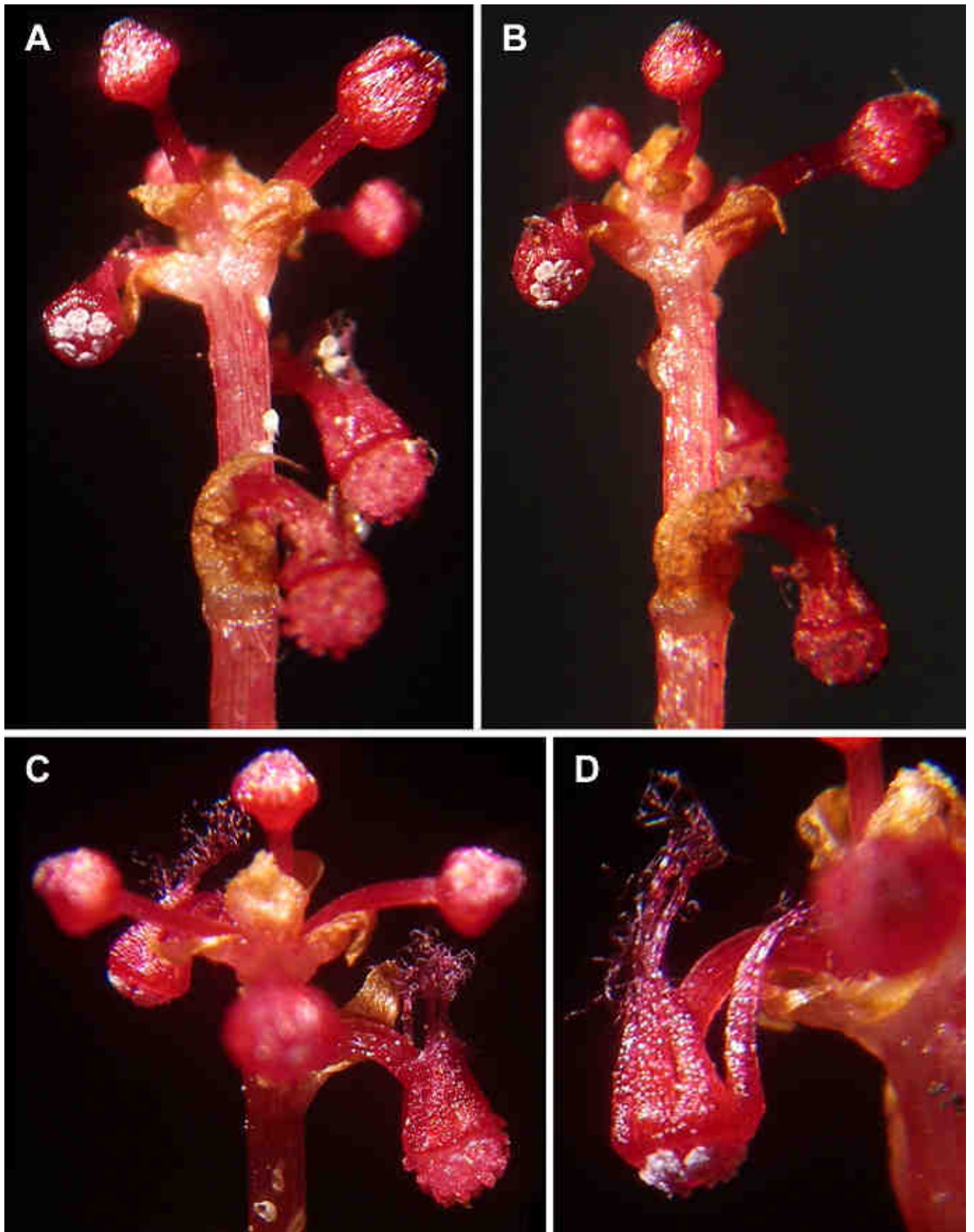


**Рис. 72.** Гербарный образец *Sciaphila arcuata* (Averyanov et al. VH 4269; LE: LE01041991, изотип). **А.** Цветоносный побег. **В.** Участок соцветия с женскими цветками. **С, D.** Женские цветки, вид сверху.

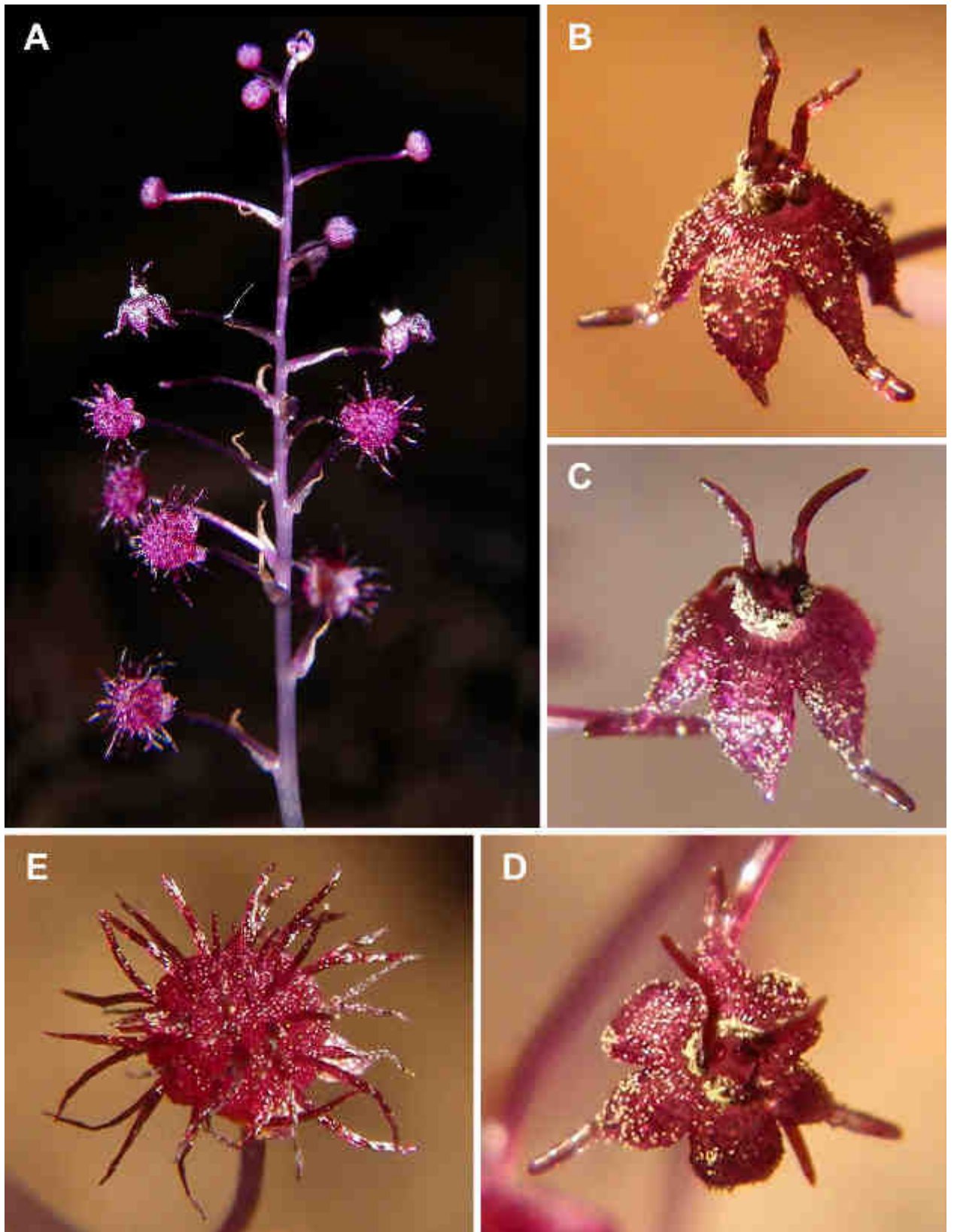




**Рис. 73.** *Sciaphila arfakiana*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev et al.* 2499). **А, В.** Мужской цветок, вид сбоку. **С, D.** Женский цветок в начале цветения (внутренние плодолистики находятся в процессе развития), вид под углом и сверху. **Е.** Женский цветок, вид снизу.

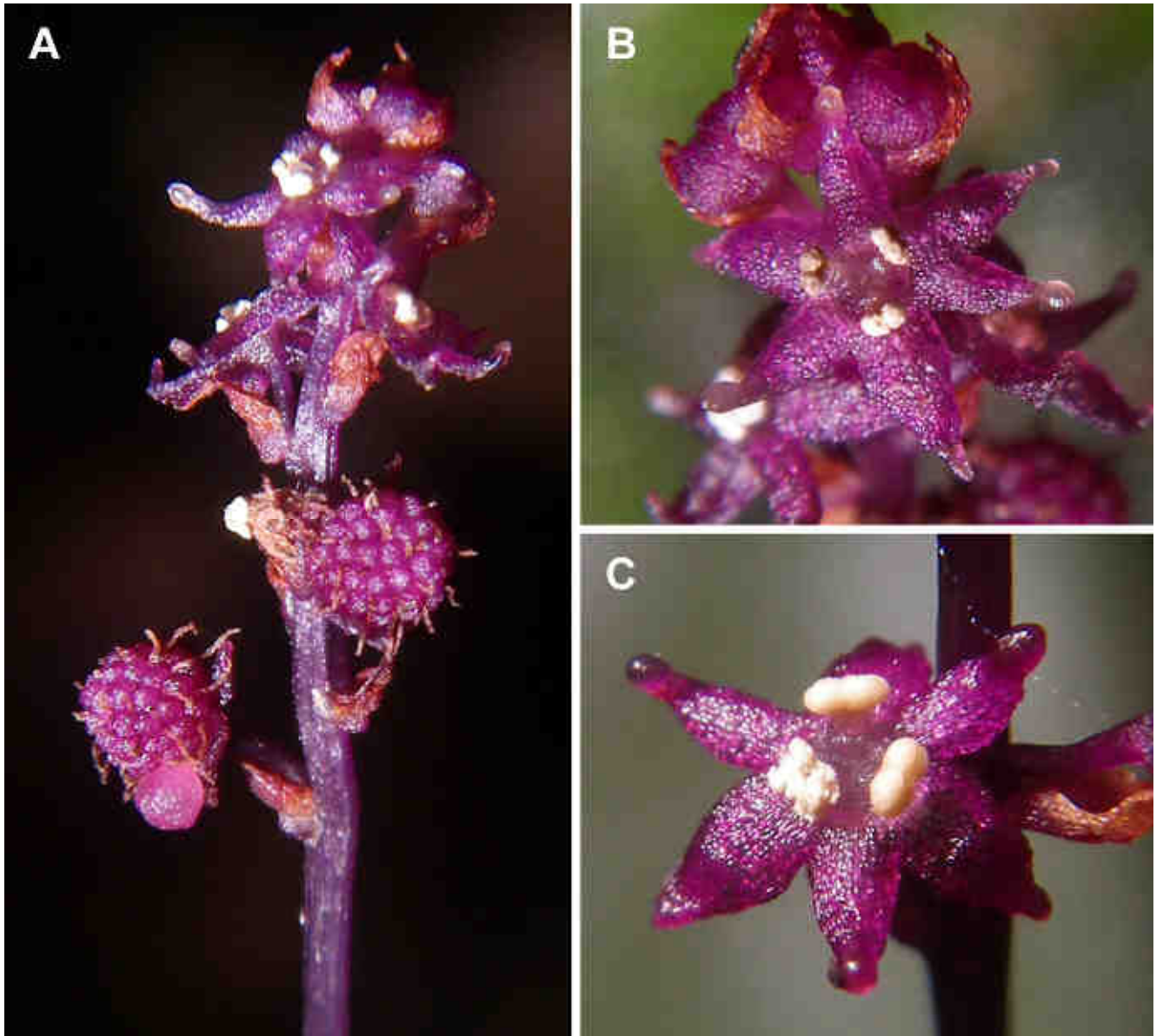


**Рис. 74.** *Sciaphila densiflora*, фотографии живого растения (образец *Nuraliev 1670*). **A, B.** Соцветие, видны женские цветки в проксимальной части и мужские в дистальной. **C.** Часть соцветия, включая женский цветок, вид сбоку. **D.** Мужской цветок, вид сбоку.

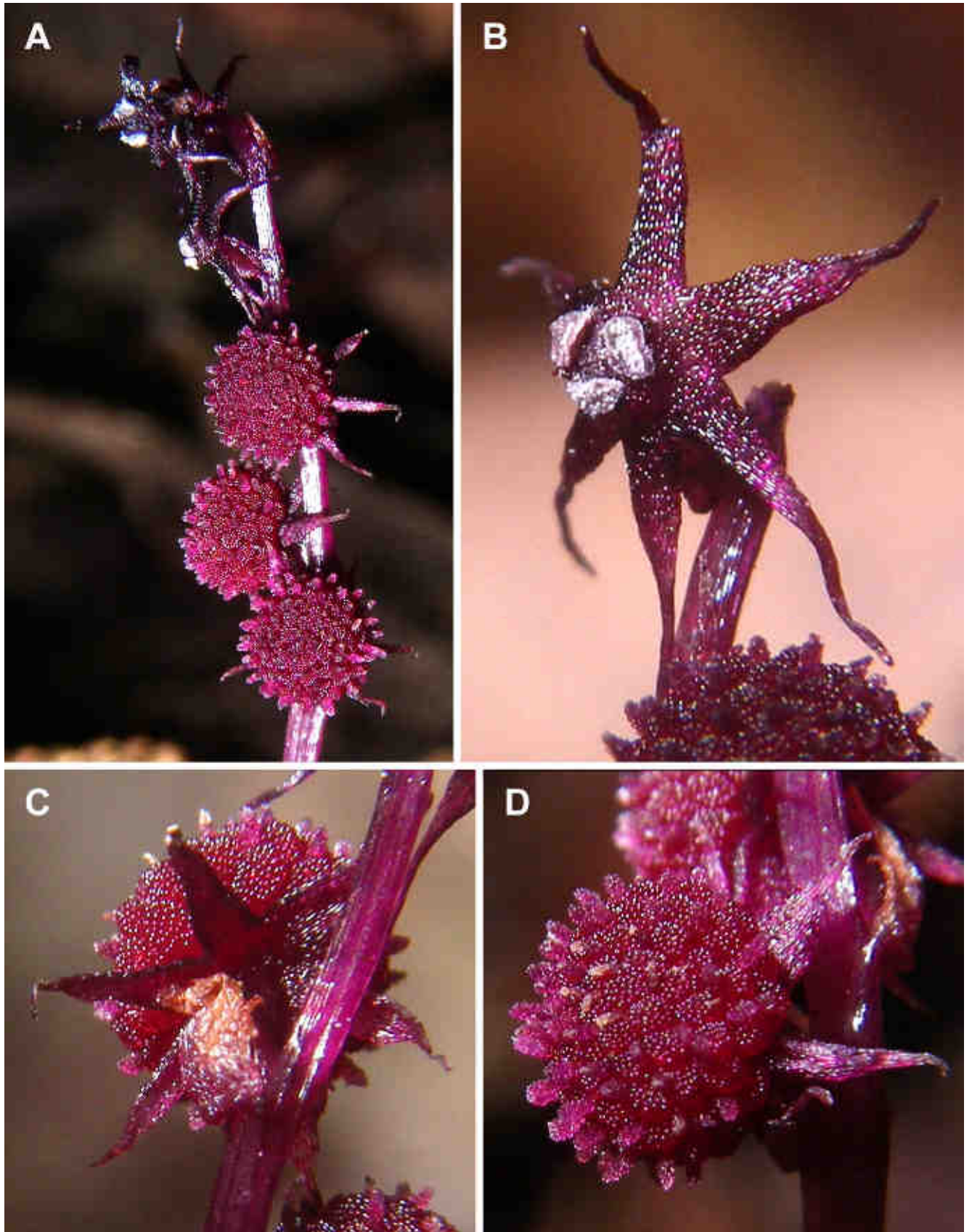


**Рис. 75.** *Sciaphila nana*, типичная морфа, фотографии живых растений (образец *Nuraliev 2445*). **А.** Соцветие, видны женские цветки в проксимальной части и мужские в дистальной. **В, С.** Мужской цветок, вид под углом. **Д.** Мужской цветок, вид сверху. **Е.** Женский цветок на поздних стадиях цветения, вид сверху.





**Рис. 76.** *Sciaphila nana*, атипичная морфа, фотографии живых растений (образец *Nuraliev et al.* 972). **А.** Соцветие, видны женские цветки (или молодые плоды) в проксимальной части и мужские в дистальной. **В, С.** Мужской цветок, вид сверху и под углом.



**Рис. 77.** *Sciaphila stellata*, фотографии живого растения (образец *Nuraliev, Kuznetsova 1380b*). **А.** Соцветие, видны женские цветки в проксимальной части и мужские в дистальной. **В.** Мужской цветок, вид под углом. **С.** Женский цветок, вид сзади. **Д.** Женский цветок, вид под углом.



## ГЛАВА 7. СЕМЕЙСТВО ORCHIDACEAE (РОДЫ *CEPHALANTHERA*, *DIDYMOPLEXIELLA*, *DIDYMOPLEXIS*, *VIETORCHIS*)

### РОД *CEPHALANTHERA* (Nuraliev et al., 2014a)

*Cephalanthera* Rich. – небольшой род, включающий на данный момент около 15 видов наземных трав (Pridgeon et al., 2005; Chen et al., 2009). Один из видов *Cephalanthera* произрастает в Северной Америке, в то время как остальные его виды распространены в Европе и Азии, из которых *C. longifolia* (L.) Fritsch встречается также в северной Африке. Род *Cephalanthera* преимущественно внетропический, и лишь два его вида известны к югу от Гималаев и китайской провинции Юньнань: *C. ericiflora* Szlach. & Mytnik в Лаосе (Szlachetko et al., 2008) и *C. exigua* Seidenf. в Лаосе и Таиланде (Seidenfaden, 1992; Newman et al., 2007; Schuiteman et al. 2008; Pedersen et al., 2014). Примечательно, что типовые образцы этих двух видов собраны Кегг в Лаосе в апреле 1932 г. с разницей в два дня (рис. 78). *Cephalanthera* никогда не упоминался для флоры Вьетнама и Камбоджи (Seidenfaden, 1992; Pham-Hoang, 2000; Schuiteman, De Vogel, 2000; Averyanov, Averyanova, 2003; Schuiteman et al., 2008; Cho et al., 2016).

Род *Cephalanthera* примечателен тем, что содержит как фотосинтезирующие (зеленые), так и микогетеротрофные (бесхлорофилльные) виды. Микогетеротрофные виды *Cephalanthera* характеризуются редуцированными листьями и почти полностью белой окраской надземной части растения - как в вегетативной, так и в генеративной сферах. Эти виды отсутствуют в Европе и умеренной Азии, но доминируют на южной границе распространения рода в Юньнани и на полуострове Индокитай. В ревизии Pedersen et al. (2009) принимается пять азиатских видов этой группы (в том числе – *C. ericiflora* и *C. exigua*). Еще один вид, *C. humilis* X.H.Jin, был описан впоследствии (Jin et al., 2011). К этой же группе относится и единственный американский вид рода, *C. austiniiae* (A.Gray) A.Heller (Merckx et al., 2013a).

### **Видообразование у *Cephalanthera* и неопределенность таксономического статуса бесхлорофилльных форм.**

С таксономической точки зрения род *Cephalanthera* отличается от многих других групп Orchidaceae с центрами разнообразия в Европе или в Средиземноморском регионе (например, *Ophrys* L., *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski, *Epipactis* Zinn sect. *Epipactis*) отсутствием ряда особенностей, затрудняющих разграничение видов и филогенетические реконструкции. В частности, для *Cephalanthera* не характерны существенные таксономические противоречия, вызванные радиацией на основании специализации по особенностям экологии, географии, биологии опыления, а также на основании аллополиплоидии. В то же время, *Cephalanthera*

является примером того, как проблемы с таксономической интерпретацией наблюдаемого разнообразия возникают при переходе к вторичной актиноморфии цветка и к облигатной микогетеротрофии.

Причиной для таксономической неоднозначности в отношении облигатно микогетеротрофных растений является возможность многократного перехода от частичной к облигатной микотрофии (в пределах рассматриваемой группы родства). Другими словами, сходство таксонов по данному признаку может являться следствием гомопластической эволюции. На данный момент *C. exigua* является единственным микогетеротрофным видом рода, включенным в молекулярно-филогенетические исследования. Согласно этим исследованиям, *C. exigua* располагается в глубине филогении рода (т.е. не является сестринским видом ко всем остальным, фотосинтезирующим, изученным видам) (Pedersen et al., 2009; Roy et al., 2009). О возможных филогенетических отношениях других облигатно микогетеротрофных таксонов *Cephalanthera* на данный момент можно судить только на основании данных морфологии.

Гипотеза о гомопластической эволюции обсуждаемой характеристики *Cephalanthera* (бесхлорофилльный / зеленый габитус) имеет несколько косвенных подтверждений. Так, описано несколько случаев появления бесхлорофилльной формы (так называемых альбино) у видов, являющихся в норме зелеными. Например, такие формы были обнаружены у широко распространенного вида *C. damasonium* (Miller) Druce (Julou et al., 2005) и несколько раз - у *Epipactis helleborine* (L.) Crantz некоторых других видов рода (Jakubská, Schmidt, 2006). Примечательно, что *Epipactis* является близко родственным *Cephalanthera*. В то время как у *Epipactis* было показано, что бесхлорофилльные особи появляются в результате изменчивости фотосинтезирующих видов, для большинства облигатно микогетеротрофных таксонов *Cephalanthera* широко признан таксономически независимый видовой статус (например, Chen et al., 2009; Pedersen et al., 2009). По нашему мнению, приведенные примеры доказывают возможность множественного происхождения полностью бесхлорофилльных видов в роде *Cephalanthera*; в этом случае, данная группа видов не является монофилетической и не заслуживает отдельного таксономического статуса.

По всей видимости, более быстрыми эволюционными событиями у Orchidaceae являются переходы от нормального зигоморфного строения цветка к формам с частичной или полной актиноморфией. Такие трансформации широко обсуждались как в отношении генетической регуляции этого процесса, так и в контексте взаимосвязей, влияющих на эволюцию Orchidaceae (Rudall, Bateman, 2002; Mondragón-Palomino, Theißen, 2009). В частности, описано несколько (не менее трех) видов с более или менее актиноморфными цветками, имеющих отношение к *Cephalanthera*. Один из них – *C. nanlingensis* A.Q.Hu & F.W.Xing (Hu et al., 2009), который также можно рассматривать как актиноморфную форму *C. erecta* (Thunb.) Blume (Chen et al.,

2009). Другая форма, характеризующаяся актиноморфными цветками без видоизмененной губы, но с рудиментами пяти тычинок, была отнесена к монотипному роду *Tangtsinia* S.C.Chen (Chen, 1965). Эта форма широко обсуждалась в орхидологической литературе (например, Chen, Tsi, 1987) в связи с предположением о примитивности ее морфологии и о возможном анцестральном положении в филогении эпидендронидных Orchidaceae. Тем не менее, была также выдвинута гипотеза о том, что *Tangtsinia* представляет собой актиноморфную форму *Cephalanthera*, вероятно, *C. falcata* (Thunb.) Blume (Rudall, Bateman, 2002; Chen et al., 2009). Эта гипотеза получила впоследствии молекулярное подтверждение (Jin et al., 2011), Третьим примером вида с актиноморфными цветками является *Cephalanthera humilis*, описанный из Юньнани (Jin et al., 2011). Примечательно, что этот вид характеризуется одновременно микогетеротрофностью и актиноморфией цветка.

### **Обнаружение *Cephalanthera exigua* во Вьетнаме.**

Обнаруженная нами популяция микогетеротрофного вида *C. exigua* в горах южного Вьетнама позволила впервые сообщить о наличии рода *Cephalanthera* во флоре этой страны, а также пересмотреть представления о распространении и морфологическом разнообразии *Cephalanthera* в восточном Индокитае. Популяция состояла из двух надземных побегов на расстоянии около 3 см друг от друга. Оба побега, вероятно, являются результатом вегетативного размножения единого материнского растения. Находка коренным образом меняет представление об ареале *C. exigua*, поскольку расстояние от вьетнамской популяции до ближайшей из ранее известных (Лаос, около 950 км) почти в два раза превышает максимальное расстояние между ранее известными популяциями (около 500 км).

*Cephalanthera exigua* был описан из Лаоса (Seidenfaden, 1975), а также зарегистрирован в Таиланде, где были обнаружены две его популяции (Pedersen et al., 2009). Морфология вьетнамского образца в точности соответствует детальной характеристике вида, составленной Pedersen et al. (2009), за исключением строения эпихилия губы. На рисунке, сделанном по тайским растениям, видно, что медианная лопасть эпихилия крупнее латеральных, тогда как у вьетнамского растения медианная лопасть по крайней мере в два раза меньше латеральных (выяснено на основании изучения спиртового материала). Это различие в размерах лопастей эпихилия может отражать истинную межпопуляционную морфологическую вариабельность *C. exigua*, либо же представлять собой артефакт, вызванный различным состоянием материала. Медианная лопасть эпихилия вьетнамского растения выражено мясистая, тогда как на рисунке тайских растений пластинка относительно тонкая, что позволяет предположить, что она могла быть ненамеренно уплощена и увеличена при мацерации высушенного материала. Важно также отметить, что число утолщенных жилок губы, по которым различаются известных образцы

*C. exigua*, не имеет таксономического значения, так как для тайского образца показан полиморфизм этого признака (от трех до пяти жилок).

### Таксономический конспект *Cephalanthera* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе

1. *Cephalanthera ericiflora* Szlach. & Mytnik 2008, Acta Soc. Bot. Poloniae 77: 213.

**Тип:** ЛАОС. Bolikhamsai province: Pu Tat, Niengchan, montane evergreen forest, 1200 m, 22 April 1932, A.F.G. Kerr s.n. (голотип: BM: BM000090930!).

#### Этимология

Видовой эпитет «*ericiflora*» дан в соответствии с формой цветков этого вида, напоминающей некоторые виды *Erica* (Szlachetko et al., 2008).

#### Изученный образец

**ЛАОС. Bolikhamsai province:** Pu Tat, Niengchan, montane evergreen forest, 1200 m, 22 April 1932, A.F.G. Kerr s.n. (голотип: BM: BM000090930!).

#### Распространение

Лаос: провинция Боликхамсай (Путат).

Недостаточно изученный вид; информация ограничена типовым гербарным образцом и описанием в протологе.

2. *Cephalanthera exigua* Seidenf. 1975, Bot. Tidsskr. 70: 71, fig. 7. (рис. 79)

Seidenfaden 1992, Opera Botanica 114: 22; M.F.Newman et al. 2007, Checkl. Vasc. Pl. Lao PDR: 257; Schuit. et al. 2008, Nordic J. Bot. 26: 273; H.A.Pedersen et al. 2009, Nordic J. Bot. 27: 467; H.A.Pedersen 2014, Fl. Thailand 12: 377.

**Тип:** ЛАОС. Xiangkhouang province: Phu Muten, 1500 m, 20 April 1932, A.F.G. Kerr 1024 (голотип: K: K000595956!).

#### Описание

**Растение** травянистое, бесхлорофилльное, многолетнее, корневищное, наземное, голое. **Корневище** тонкое, удлиненное, более или менее горизонтальное или приподнимающееся, веретеновидное, с несколькими междоузлиями. **Корни** немногочисленные, отходят от

корневища, неветвящиеся, вытянуто-вереновидные. **Цветоносный побег** прямостоячий, 5–10 см высотой, с тонким стеблем, в нижней части покрыт 3–5 бумажистыми влагалищами длиной 0,5–1 см, в верхней части с 1–3 расставленными мелкими прицветниками. **Прицветники** узкояйцевидные, от острых до коротко заостренных на верхушке, 0,5–1 см длиной (примерно равны по длине завязи). **Цветки** в числе 1–2(3), нешироко раскрытые, колокольчатые, 1,5 см в диаметре. **Чашелистики** почти одинаковые, узкояйцевидные, от заостренных до коротко оттянутых на верхушке, 11–12 мм длиной, 4–5 мм шириной; латеральные чашелистики немного шире дорзального, при основании косые. **Лепестки** узкояйцевидные, немного короче чашелистиков, тупые на верхушке. **Губа** 10–11 мм длиной, густо покрыта папиллами с адаксиальной стороны, четко разделена на гипохилий и эпихилий. Гипохилий чашевидный, с продолговатыми, серповидными, прямостоячими боковыми лопастями 6–7 мм длиной. Эпихилий сердцевидный, 7–8 мм длиной и шириной, трехлопастный; боковые лопасти полукруглые, мелкозубчатые по краю; медианная лопасть треугольно-яйцевидная, загнута книзу, с треугольной верхушкой, покрыта крупными папиллами, желобчатая, по крайней мере в 2 раза меньше латеральных. Губа с 3 низкими адаксиальными киями, идущими от основания почти до верхушки, утолщена в базальной половине эпихилия. **Колонка** узкая, стройная, прямая, 5–7 мм высотой, с прямостоячим продолговатым пыльником 3 мм длиной. Рыльце апикальное, неясно треугольное, вогнутое.

### Этимология

Видовой эпитет «*exigua*» означает «скудная», вероятно, отсылая к небольшому размеру растения и небольшому числу цветков в соцветии.

### Экология и фенология

Произрастает в первичных широколиственных вечнозеленых тенистых лесах на горных склонах, сложенных силикатными породами, на высотах 1000–1700 м над уровнем моря. Цветение с февраля по май.

### Изученные образцы из Восточного Индокитая

**ВЬЕТНАМ. Lam Dong Province:** Bao Lam District, Loc Bac Municipality, 12 km WNW of Loc Thang town, 22.2 km NNW of Bao Loc town, primary broadleaved evergreen forest, near trail, not far from stream, elevation ca. 1000 m a.s.l., N 11°44'19'' E 107°43'21'', 13 April 2013, *M.S. Nuraliev* 820 (LE: LE01058536).

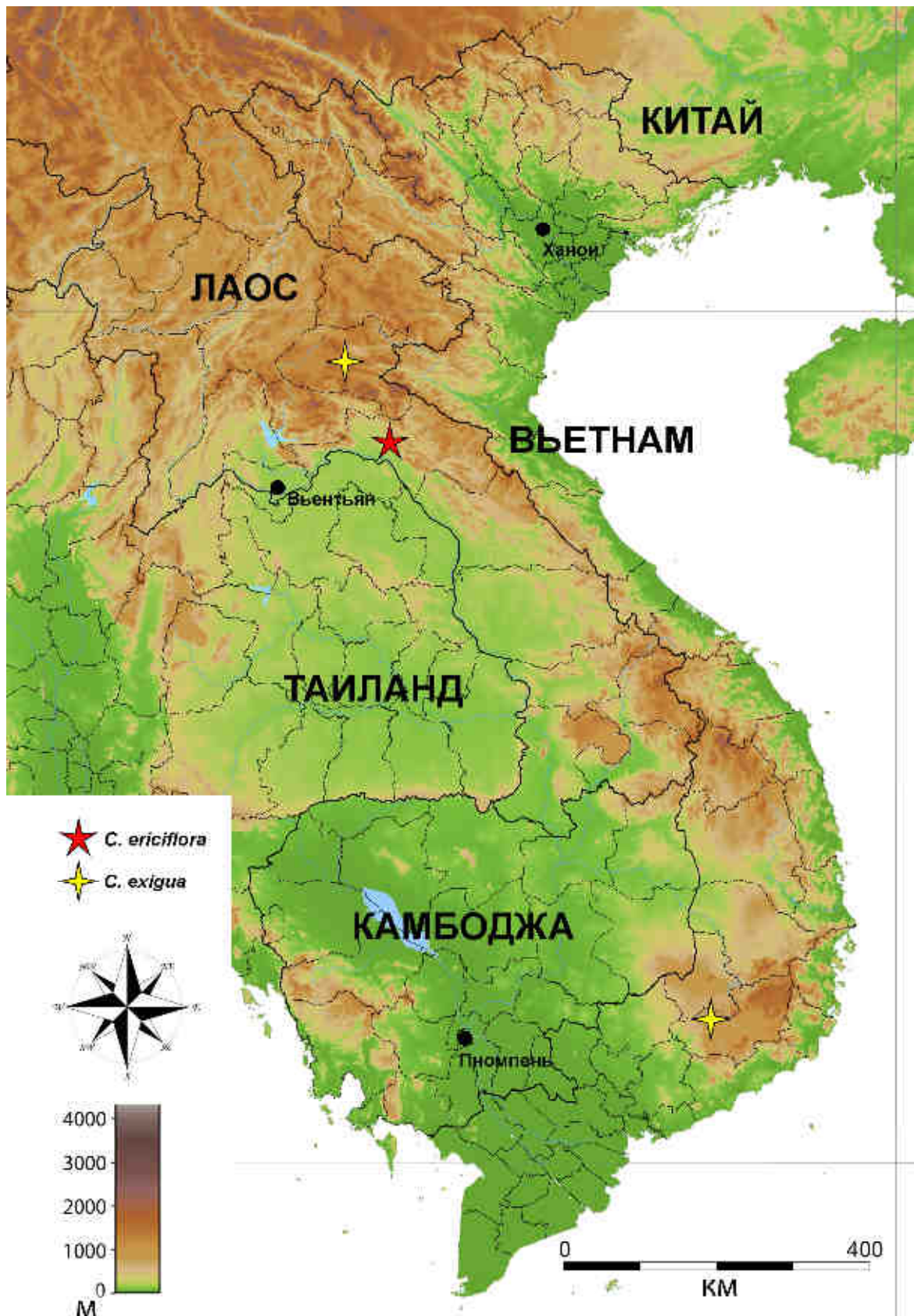
**ЛАОС. Xiangkhouang province:** Phu Muten, 1500 m, 20 April 1932, *A.F.G. Kerr* 1024 (голотип: K: K000595956).

## Распространение

Таиланд: провинции Чиангмай (Дои Интанон) и Пхитсанулок (Фу Хин Ронг Кла); Лаос: провинция Сиангкхуанг (Фу Мутен); Вьетнам: провинция Ламдонг (район Баолам).

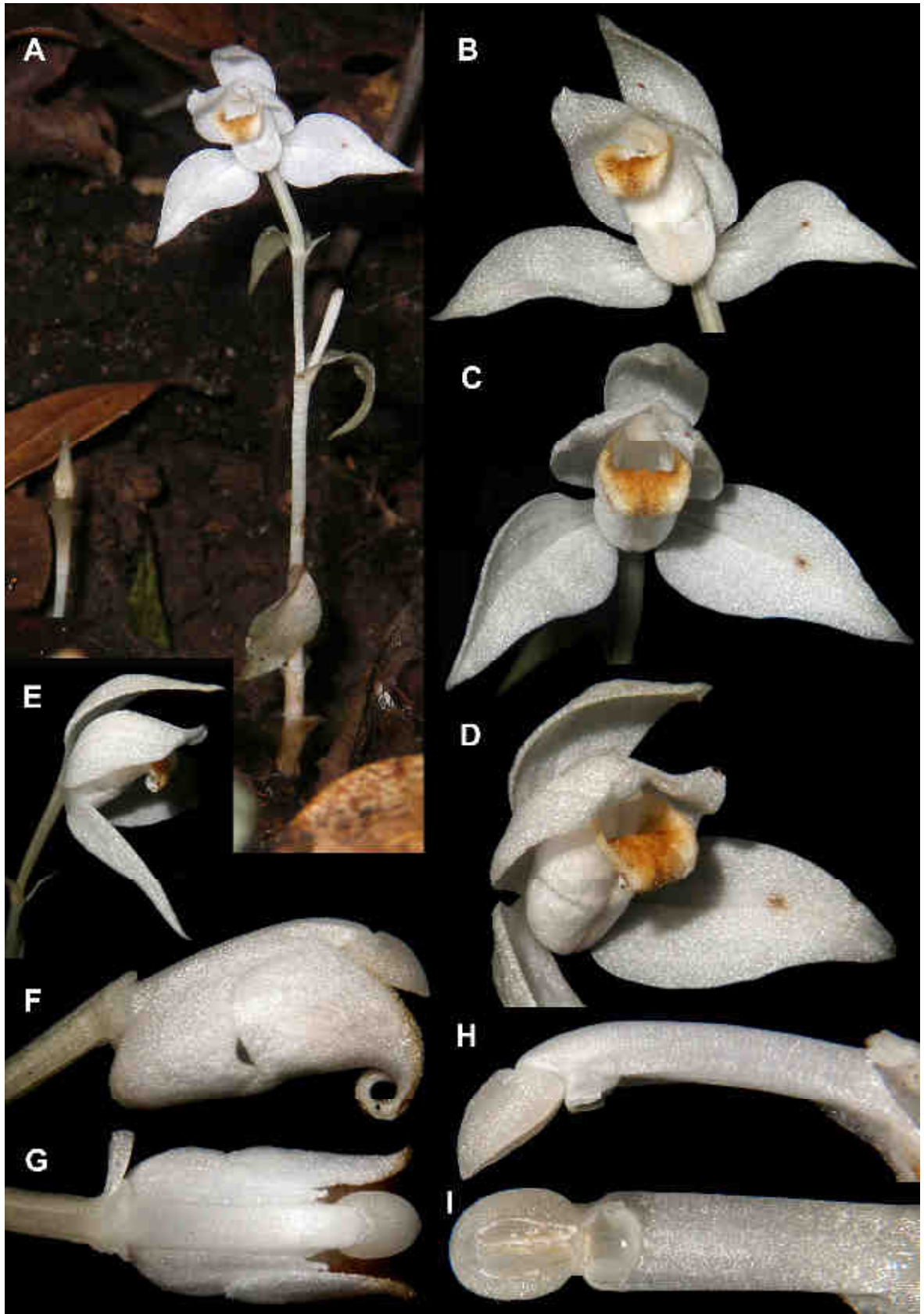
## Ключ для определения видов *Cephalanthera* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе

1. Чашелистики на верхушке от заостренных до коротко оттянутых, лепестки на верхушке тупые, верхушки чашелистиков и лепестков прямые или слегка отогнуты наружу; верхушка эпихилия треугольная.....*Cephalanthera exigua*
- Чашелистики и лепестки на верхушке оттянутые (почти хвостовидные) и закручены наружу; верхушка эпихилия оттянутая.....*Cephalanthera ericiflora*



**Рис. 78.** Карта распространения видов *Cephalanthera* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе. Местонахождение *C. ericiflora* указано приблизительно, поскольку топоним Путат на доступных картах не обнаружен.





**Рис. 79.** *Cephalanthera exigua*, фотографии живого растения (образец *Nuraliev 820*). **А.** Надземные побеги. **В, С.** Цветок, вид спереди. **Д.** Цветок, вид под углом. **Е.** Цветок, вид сбоку. **Ф, Г.** Губа и колонка, вид сбоку и сверху. **Н, I.** Колонка, вид сбоку и с адаксиальной стороны.

### РОД *DIDYMOPLEXIELLA* (Nuraliev et al., 2023b)

*Didymoplexiella* Garay относится к группе морфологически близких родов, в которую входят также *Gastrodia* R.Br., *Didymoplexiopsis* Seidenf. и *Didymoplexis* Griff. Все эти растения представляют собой мелкие наземные безлистные корневищные микогетеротрофные травы, входящие в подтрибу Gastrodiinae трибы Gastrodieae подсемейства Epidendroideae (Averyanov, 2011; Chase et al., 2015). Suetsugu, Hsu (2019) предложили объединить *Didymoplexiella* и *Didymoplexiopsis* с *Didymoplexis* и формально ввели соответствующие комбинации для видовых названий, однако это нововведение не было принято другими исследователями (например, Kumar, Gale, 2020; Govaerts et al., 2022; Lindsay et al., 2022; Schuiteman et al. 2022). Kumar et al. (2020) подробно обосновали нецелесообразность такого слияния; одним из доводов является отсутствие молекулярно-филогенетических свидетельств монофилетичности группы из этих трех родов. По этим причинам в данной диссертации мы принимаем *Didymoplexiella* в качестве самостоятельного вида.

В настоящее время в роде *Didymoplexiella* принято восемь или девять видов; все они распространены в Восточной и Юго-Восточной Азии, с наиболее высоким видовым разнообразием на Борнео (Kumar et al., 2020; Govaerts et al., 2022). Для *Didymoplexiella* характерны эфемерные цветки, которые обычно раскрываются в соцветии по одному, цветут каждый в течение одного дня и после этого опадают (например, Averyanov, 2010b; Hu et al., 2014).

Род *Didymoplexiella* был неизвестен во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе до сообщения Л.В. Аверьянова и А.Л. Аверьяновой (Averyanov, Averyanova, 2002), которое было основано на единственной популяции, обнаруженной группой Л.В. Аверьянова в 2001 году во Вьетнаме. С тех пор стало доступно значительное количество материала, который продемонстрировал широкое распространение и значительное морфологическое разнообразие *Didymoplexiella* в Восточном Индокитае. К настоящему времени к различным сборам *Didymoplexiella* из этого региона применялось пять видовых названий: *D. denticulata* Aver. (Averyanov, 2010b, 2011), *D. laosensis* S.W.Gale & Kumar (Kumar et al., 2020), *D. ornata* (Ridl.) Garay (Averyanov, 2012, 2013b; Averyanov et al., 2019c), *D. siamensis* (Rolfe ex Downie) Seidenfaden (Averyanov, 2006, 2013b, Hu et al., 2014, Gale et al., 2018; Kumar, Gale, 2020; Schuiteman et al., 2022) и *D. trichechus* (J.J.Sm.) Garay (Averyanov et al., 2019b). *Didymoplexiella denticulata* был сведен Hu et al. (2014) в синонимы *D. siamensis*, и эта точка зрения получила широкое применение (Suddee, 2014; Suetsugu, Hsu, 2019; Suetsugu et al., 2019b; Kumar, Gale, 2020; Govaerts et al., 2022).

Прогресс последних лет в накоплении данных по *Didymoplexiella*, включая представленные в цитированных выше публикациях сведения, а также образцы, собранные в ходе подготовке данной диссертации, позволили по-новому оценить таксономическое

разграничение рода в странах Восточного Индокитая. Это осуществлено в представленном ниже таксономическом конспекте. Согласно нашему исследованию, род *Didymoplexiella* представлен на изученной территории тремя видами, поскольку мы исключили *D. trichechus* из известной флоры Вьетнама, Камбоджи и Лаоса. Затем, *D. laosensis* впервые выявлен для флоры Вьетнама, а переопределение известных ранее образцов выявило широкое распространение *D. laosensis* в Лаосе. *Didymoplexiella ornata*, напротив, встречается в Восточном Индокитае очень редко; в частности, он исключен нами из известной флоры Лаоса. Наконец, мы пересмотрели типификацию *D. siamensis*, наиболее широко распространенного вида рода.

Примечательной структурной особенностью *Didymoplexiella* является объединение в сформированном цветке чашелистиков и лепестков (то есть всех элементов околоцветника, за исключением губы) с образованием подобия короткой трубки с двумя лопастями. К настоящему моменту тип срастания (конгенитальный или постгенитальный) является неизвестным. Между тем, без определения этого типа невозможно составить полное представление о плане строения цветка в этом роде (включая составление формулы и диаграммы цветка). В связи с этим нам представляется важным сбор специального материала для изучения развития и анатомического строения цветка *Didymoplexiella*.

### **Неоднозначность межвидовых границ в роде *Didymoplexiella*.**

Таксономия *Didymoplexiella* в материковой Азии (где зарегистрированы три восточно-индокитайских вида, а также *D. trichechus*) почти исключительно основана на строении губы цветка, тогда как морфология других частей растения не имеет большого значения для разграничения видов (Kumar et al. 2020). Согласно проведенному нами исследованию (см. Таксономический конспект), основные межвидовые различия можно вкратце сформулировать так: у *D. siamensis* губа от цельной до слегка трехлопастной, с цельным или зубчатым краем; у *D. ornata* губа трехлопастная с цельными краями лопастей; у *D. trichechus* губа трехлопастная, боковые лопасти примерно с длиной примерно равной ширине, верхушки лопастей с зубчатым краем; у *D. laosensis* губа трехлопастная с продолговато-прямоугольными боковыми лопастями и зубчатыми верушками лопастей. Такое разграничение, основанное на ограниченном числе признаков, приводит к неопределенности в идентификации образцов, демонстрирующих промежуточную морфологию. По мере того, как все больше образцов становится доступно для анализа, различимость видов уменьшается. Этот эффект уже привел к синонимизации *D. denticulata*, который сейчас считается формой *D. siamensis* со слегка лопастной губой и зубчатыми верушками лопастей. Аналогичным образом, возможно, что *D. laosensis* и *D. trichechus* в будущем окажутся крайними формами изменчивости *D. ornata* (см. также Seidenfaden, 1978).

Примечательно, что местонахождения двух наиболее морфологически различных видов, *Didymoplexiella laosensis* и *D. siamensis*, перемешаны без явной закономерности (рис. 80). Это еще один аргумент в пользу наличия в роде *Didymoplexiella* меньшего числа видов, чем принято в настоящее время. Дальнейший прогресс в понимании разнообразия этого рода может быть достигнут путем формирования более плотной выборки образцов по всему ареалу, включающего надлежащее документирование морфологических особенностей, а также путем молекулярно-филогенетического анализа, направленного на выявление филогенетического сигнала в используемых в настоящее время диагностических признаках.

### Таксономический конспект *Didymoplexiella* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе

*Didymoplexiella* Garay 1954, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 13: 33.

Seidenf. 1978, Dansk Bot. Ark. 32: 175; Seidenf., J.J.Wood 1992, Orch. Penin. Malaysia Singapore: 137; Su 2000, Fl. Taiwan 5: 851; Aver., Averyanova 2002, Turczaninowia 5: 74; Aver., Averyanova 2003, Updated Checkl. Orch. Vietnam: 31; Aver. 2006, Turczaninowia 9: 62; S.C.Chen et al. 2009, Fl. China 25: 206; Aver. 2011, Turczaninowia 14: 57; Suddee 2014, Fl. Thailand 12: 480; X.L.Shen et al. 2015, Guihaia 35: 286; K.Inoue 2016, Fl. Japan 4b: 260; Xiao X.Zhou et al. 2016, Phytotaxa 276: 52; S.Linds. et al. 2022, Gard. Bull. Singapore 74 Suppl. 1: 551.

**Замещенное название:** *Leucolena* Ridl. 1891, Journ. Linn. Soc., Bot. 28: 340, *nom. illeg.*

**Типовой вид:** *Didymoplexiella ornata* (Ridl.) Garay.

### Описание

**Растения** травянистые, бесхлорофилльные, многолетние, наземные, корневищные, голые. **Корневище** мясистое, более или менее плагиотропное, цилиндрическое или веретеновидное. **Корни** отходят от основания стебля цветоносного побега, немногочисленные, тонкие. **Цветоносный побег** неветвящийся, прямостоячий, прямой, покрытый редкими небольшими стерильными чешуями, с несколькими или многочисленными цветками (иногда с единственным цветком) в верхней части в пазухах небольших прицветников. **Завязь** удлиненная, прямостоячая. **Цветки** на цветоножках, ресупинированные, широко раскрывающиеся или более-менее колокольчатые, облик цветка двугубый. **Чашелистики и лепестки** объединены: дорзальный чашелистик объединен с лепестками на 1/2–2/3 длины с формированием капюшоноподобной лопасти; латеральные чашелистики объединены друг с другом 1/2 длины; эти две группы сростания объединены своими основаниями (то есть латеральные чашелистики объединены с лепестками). **Губа** без шпор, сростная в основании с колонкой, цельная или трехлопастная, с двулопастным бугорком. **Колонка** прямая,

расширяющаяся дистально, с 2 тонкими, крючковидно загнутыми вниз шиловидными стелидиями, в длину превышающими половину длины колонки и расположенными по бокам от рыльца; пыльник терминальный, с крышечкой; поллиниев 4, в двух парах; каждая пара поллиниев в виде отдельного поллинария с висцидием, без выраженных каудикул или с каудикулами (либо поллинарий единый с общим висцидием); ростеллум небольшой, прямой; рыльце цельное, широкое, расположено вод ростеллумом. **Коробочка** прямая, веретеновидная.

### Распространение

Род *Didymoplexiella* широко распространен в материковой части Юго-Восточной Азии, а также в Малазии, в южном Китае и на островах Рюкю. Род включает восемь или девять видов.

Виды *Didymoplexiella* населяют различные типы тропических и субтропических лесов.

### Ключ для определения видов *Didymoplexiella* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе

В ключ также добавлен вид *D. trichechus*, поскольку существует сложность в отличении этого вида от некоторых видов, населяющих Восточный Индокитай (см. ниже). Морфологические признаки *D. trichechus* взяты из работ Smith (1920), Rojchana-umprawan et al. (2014), Suddee (2014), Tsukaya et al. (2014) и Kumar et al. (2020). Этот вид был описан с Суматры, и известен также на Борнео и в полуостровном Таиланде.

1. Губа цельная или с неявными боковыми лопастями, которые гораздо шире своей длины .....*Didymoplexiella siamensis*  
- Губа с отчетливыми боковыми лопастями.....2
2. Боковые лопасти губы обычно длинее своей ширины (вытянуто-прямоугольные), направленные вперед (т.е. под острым углом к медианной лопасти в уплощенной губе) и явно выступают за медианную лопасть (т.е. превышают медианную лопасть вдоль главной оси цветка); края боковых лопастей губы на верхушке мелкозубчатые.....*Didymoplexiella laosensis*  
- Боковые лопасти губы обычно с длиной, примерно равной ширине (часто округлые или почти квадратные), направленные вперед или вбок (т.е. под острым или прямым углом к медианной лопасти в уплощенной губе), выступают или не выступают за медианную лопасть; края боковых лопастей губы на верхушке цельные или мелкозубчатые.....3
3. Чашелистики и лепестки обычно от оливкового до коричневого цвета с красными полосами; боковые лопасти губы направлены вперед (и выступают за медианную лопасть) или направлены вбок; края боковых лопастей губы на верхушке цельные.....*Didymoplexiella ornata*

- Чашелистики и лепестки обычно темно-коричневатые (часто без красных пятен и красного оттенка); боковые лопасти губы направлены вбок (такоими образом, не выступают за медианную лопасть); края боковых лопастей губы на верхушке мелкозубчатые.....*Didymoplexiella trichechus*

**1. *Didymoplexiella laosensis* S.W.Gale & Kumar 2020, Phytotaxa 430: 2, fig. 1, 2, 3A,B. (рис. 81)**

**Тип:** ЛАОС. Vientiane Province: Vang Vieng District, Phone Ngueng Area, 280 m elevation, 26 April 2012, Gale, Kumar, Santainsy, Phunthavong, HNL-KFBG 0007 (голотип: HNL!, изотип: KFBG!).

**Описание**

**Растение** травянистое, бесхлорофилльное, многолетнее, корневищное, наземное, голое. **Корневище** клубневидное, слегка мясистое, бежевое, горизонтальное или приподнимающееся, более или менее веретеновидное, с несколькими междуузлиями. **Корни** отходят от основания стебля цветоносного побега непосредственно над верхушкой корневища, в числе нескольких, тонкие, шнуровидные, до 6 см длиной, иногда с одним или несколькими шарообразными оранжевыми вздутиями. **Цветоносный побег** от бежевого до темно-коричневого, прямостоячий, до 45 см высотой, со стеблем 2–3 мм толщиной, с несколькими стерильными чешуями, в верхней части с 16–20 рыхло или почти плотно расположенными цветками в пазухах прицветников. **Прицветники** темно-коричневые, яйцевидно-треугольные, острые на верхушке, 1–2 мм длиной. **Цветоножка и завязь** коричневые, 6–9,5 мм длиной. **Цветки** ресупинированные, более или менее широко раскрытые, белые с бледно-сиреневым оттенком; латеральные чашелистики абаксиально с оранжево-розовыми прожилками у основания, губа сиреневая, колонка с сине-фиолетовым оттенком. **Дорзальный чашелистик** объединен с лепестками на 2/3 длины с формированием капюшоноподобной лопасти, эллиптически-обратнояйцевидный, 7,2–8,8 мм длиной, 3,0–4,2 мм шириной, с 3 жилками, свободная апикальная часть овальная и тупая, абаксиальная поверхность ближе к верхушке слегка бородавчатая. Латеральные чашелистики объединены на 2/3 длины, продольно отогнуты внешними краями на абаксиальную сторону, широкоэллиптически-обратнояйцевидные, 6,6–8,4 мм длиной, 2,8–3,1 мм шириной, с 3 жилками, свободная апикальная часть широкояйцевидная и округлая, абаксиальная поверхность ближе к верхушке слегка бородавчатая. **Лепестки** широкопродолговато-яйцевидные, слегка косые, 8,0–9,0 мм длиной, 4,0–4,4 мм шириной, с 2 жилками, свободные апикальные части широкояйцевидные, края на верхушке мелко эрозированные. **Губа** направлена вперед, в уплощенном состоянии обратно-треугольная, 5,3–6,6 мм длиной, 4,5–5,2 мм шириной, отчетливо трехлопастная в дистальной половине, с

продольным адаксиальным бугорком; бугорок длинный, узкий, отчетливо выступающий, мясистый, отходящий от пары небольших куполообразных приподнятостей в основании губы и продолжающийся до середины медианной лопасти. Медианная лопасть губы квадратная, 0,5–1 мм длиной, по верхушечному краю мелко эрозирована. Боковые лопасти губы обычно длинее своей ширины (вытянуто-прямоугольные), направленные вперед (т.е. под острым углом к медианной лопасти в уплощенной губе) и явно выступают за медианную лопасть (т.е. превышают медианную лопасть вдоль главной оси цветка), 2,0–2,7 мм длиной, 1,2–1,4 мм шириной, отогнуты вниз (абаксиально), на верхушке усеченно-закругленные, верхушечный край неравномерно зубчатый. **Колонка** прямостоячая, слегка изогнутая в адаксиальном направлении, около 5 мм длиной, на верхушке с парой выступающих, изогнутых, клыковидных стелидиев около 2,2 мм длиной; ростеллум расположен вдоль верхушки рыльца, заметный. Пыльник полусферический, около 1,1 мм в поперечнике; поллиниев 4, в 2 парах, иногда в виде единого поллинария. Рыльце вентральное, слегка приподнятое. **Коробочка** веретеновидная, около 1,2 см длиной.

### Этимология

Видовой эпитет «*laosensis*» отсылает к Лаосу – стране происхождения типового материала.

### Экология и фенология

Произрастает между скалистыми расщелинами в широколиственных равнинных лесах на известняковом карсте, в сухих полу-листопадных лесах на склонах песчаниковых гряд, во влажных вечнозеленых предгорных лесах, обычно среди листовой подстилки в тенистых местах, на высотах 200–850 м над уровнем моря. Цветение с апреля по сентябрь (октябрь).

### Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Quang Nam Province:** Hoi An City, Tan Hiep Municipality, Cu Lao Cham Island, 29 September 2020, *Tran Minh Duc, Dinh Dien, Le Tuan Anh LTA 984* (фото LE: LE01088173);

Hoi An City, Tan Hiep Municipality, Cu Lao Cham Island, primarily dry semi-evergreen broad-leaved forests on sandstone mountains, around point 15.95000°N 108.52542°E, terrestrial holomycotrophic herb up to 20 cm, flower pinkish white, elevation of 200–450 m a.s.l., occasional, 23 June 2022, *Nguyen Sinh Khang, Nguyen Huu Cuong, Dang Van Ha, Cao Xuan Hai 001* (фото LE: LE01123549); там же, 24 June 2022, *Nguyen Huu Cuong, Dang Van Ha, Nguyen Sinh Khang, Cao Xuan Hai CHKH 202206243073* (фото LE: LE01123550);



**Gia Lai Province:** K'Bang District, K'rong Municipality, Kon Ka Kinh National Park, 25 km NW of K'Bang Town, forest, 14°18'25"N 108°26'21"E, elevation 820 m, 14 May 2017, *M.S. Nuraliev 1781* (LE: LE01067821, фото LE01089023).

**ЛАОС. Vientiane Province:** Vang Vieng District, Phone Ngueng Area, 280 m elevation, 26 April 2012, *Gale, Kumar, Santainsy, Phunthavong, HNL-KFBG 0007* (голотип: HNL, изотип: KFBG);

**Khammoune Province:** Boualapha District, Langkhang Village, Nakai-Nam Theun Protected Area, steep southern slopes of sandstone ridge allied to the road from the north, around point 17°34'02.2"N 105°42'42.6"E, 200–535 m a.s.l., primary lowland semi-deciduous and evergreen dry forest on very steep rocky slopes, terrestrial achlorophyllous aphyllous herb to 20 cm tall on steep rocky slope, rare, 15 May 2018, *L.V. Averyanov, Khang Sinh Nguyen, T.V. Maisak AL 1086* (LE: LE01048691);

Boualapha district, Ban Dou Village, Hin Nam No Nature Protected Area, around Khuay Cave, 17°30'35.1"N 105°51'28.7"E, primary dry evergreen and semi-deciduous broad-leaved forest on very steep rocky slope near karstic hill top composed with solid, marble-like highly eroded limestone at 250–390 m a.s.l., achlorophyllous terrestrial herb on shady rocky slope, locally common, 10 May 2018, *L.V. Averyanov, Khang Sinh Nguyen, T.V. Maisak, Littideth Xaiyavongsa, Siphanom Keovankham AL 891* (LE: LE01048669, LE01048781).

### Распространение

Лаос: провинции Вьянтъян (район Вангвьенг), Кхаммуан (национальные парки Накай-Нам Теун и Хиннамно). Вьетнам: провинции Куангнам (остров Кулаочам), Зялай (национальный парк Конкакинъ).

### Примечания

1. *Didymoplexiella laosensis* демонстрирует значительное морфологическое сходство с *D. trichechus* и отличается от последнего вида, согласно протологу, продолговатыми прямоугольными (против косо-квадратных либо угловато-круглых) боковыми лопастями губы, которые выступают за пределы медианной лопасти вдоль главной оси цветка (против невыступающих лопастей). У некоторых из образцов, отнесенных нами к *D. laosensis* (например, *Averyanov et al. AL 891, Tran Minh Duc et al. LTA 984*), боковые лопасти губы несколько короче, чем таковые описанные и проиллюстрированные в протологе, и едва выступают за медианную лопасть. Такие образцы по своей морфологии приближаются к *D. trichechus* и делают разграничение между двумя видами не вполне четким.

Кроме того, имеет место неоднозначность относительно диапазона изменчивости формы губы у *D. ornata*, что затрудняет выявление отличий *D. laosensis* от этого вида (см. ниже).

2. Kumar et al. (2020) указывают, что у *D. laosensis* продольный бугорок губы заканчивается более чем в 0,5 мм от верхушки медианной лопасти губы, и используют этот признак как отличительный для этого вида от *D. ornata*, *D. siamensis* и *D. trichechus*. Однако это утверждение противоречит приведенному авторами рисунку (Kumar et al., 2020: fig. 2D); более того, изученные нами образцы *D. laosensis* демонстрируют, что по этому признаку *D. laosensis* идентичен другим индокитайским видам *Didymoplexiella*.

3. *Didymoplexiella laosensis* впервые указана в нашей работе для флоры Вьетнама.

Из образцов, определенных в данной работе как *D. laosensis*, три образца ранее были отнесены к другим видам рода: *Averyanov et al. AL 891* из Лаоса был отнесен к *D. ornata* (Averyanov et al., 2019c), *Averyanov et al. AL 1086* из Лаоса был отнесен к *D. ornata* (Averyanov et al., 2019c) и к *D. trichechus* (Averyanov et al., 2019b), и *Nuraliev 1781* из Вьетнама — к *D. ornata* (в нашей более ранней работе Nuraliev et al., 2019). После описания *D. laosensis* стало ясно, что эти три образца морфологически соответствуют этому виду, поскольку имеют длинные прямоугольные боковые лопасти губы, обычно выступающие за медианную лопасть.

4. Для *D. trichechus* упоминание Л.В. Аверьянова с соавт. (Averyanov et al., 2019b), основанное на образце *Averyanov et al. AL 1086*, было единственной опубликованной находкой вида в Восточном Индокитае. Соответственно, в данной работе мы трактуем *D. trichechus* как неизвестный для этой территории вид.

**2. *Didymoplexiella ornata* (Ridl.) Garay 1954, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 13: 33 (рис. 82)**  
Seidenf. 1975, Bot. Tidsskr. 70: 75, fig. 9; Seidenf. 1978, Dansk Bot. Ark. 32: 175, fig. 108; Seidenf., J.J.Wood 1992, Orch. Penin. Malaysia Singapore: 138, fig. 57a; Aver. 2012, Taiwania 57: 132, fig. 5h; Aver. 2013, Turczaninowia 16: 158, fig. 81c; Suddee 2014, Fl. Thailand 12: 480, fig. 266; S.Linds. et al. 2022, Gard. Bull. Singapore 74 Suppl. 1: 551.

**Базионим:**

*Leucolena ornata* Ridl. 1891, J. Linn. Soc., Bot. 28: 340, fig. 43. Ridl. 1924, Fl. Malay Penins. 4: 207.

**Гомотипный синоним:**

*Didymoplexis ornata* (Ridl.) J.J.Sm. 1920, Bull. Jard. Bot. Buitenzorg sér. 3, 2: 20. Holttum 1964, Rev. Fl. Malaya 1: 108.

**Тип:** МАЛАЙЗИЯ. Malacca, Bukit Sadanen, *Derry s.n.* (согласно Seidenfaden 1975, 1978).

**Гетеротипный синоним:**

*Leucolena ornata* var. *singaporensis* Ridl. 1908, J. Straits Branch Roy. Asiat. Soc. 50: 143. Ridl. 1924, Fl. Malay Penins. 4: 207.

Тип: СИНГАПУР. Stagmount, damp sandy woods on a stream bank, April 1907, *Ridley s.n.* (согласно Seidenfaden 1975, 1978).

### Описание

**Растение** травянистое, бесхлорофилльное, многолетнее, корневищное, наземное, голое. **Корневище** клубневидное, слегка мясистое, горизонтальное, веретеновидное, с несколькими междуузлиями. **Корни** отходят от основания стебля цветоносного побега непосредственно над верхушкой корневища, в числе нескольких, тонкие, шнуровидные, до 5 см длиной. **Цветоносный побег** темно-коричневый, прямостоячий, до 80 см высотой, со стеблем 3–5 мм толщиной, с несколькими влагилицеподобными стерильными чешуями длиной 2–3,5 мм, в верхней части с 5–10 цветками в пазухах прицветников. **Прицветники** треугольно-яйцевидные, 1–1,5 мм длиной, рано опадающие. **Цветоножка и завязь** около 8 мм длиной. **Цветки** ресупинированные, более или менее широко раскрытые; чашелистики и лепестки коричневые или оливковые с красными полосами, белые или розоватые в основании адаксиально, губа белая с розовым или пурпурным центром и желтыми приподнятостями в основании, колонка белая. **Дорзальный чашелистик** объединен с лепестками на 1/2 длины с формированием капюшоноподобной лопасти, яйцевидный, 6–7 мм длиной, 2,5–4 мм шириной, с 3 жилками, с тупой верхушкой. Латеральные чашелистики объединены на 1/2 длины, яйцевидно-продолговатые, 6–6,5 мм длиной, 3,5–4,5 мм шириной, с 3 жилками, с тупой верхушкой. **Лепестки** округло-яйцевидные, чуть короче и уже дорзального чашелистика, с 3 жилками. **Губа** направлена вперед, в уплощенном состоянии обратно-треугольная, 4–5 мм длиной, 6–7 мм шириной, отчетливо трехлопастная в дистальной половине, с продольным адаксиальным бугорком, отходящим от пары небольших приподнятостей в основании губы. Медианная лопасть губы продолговато-ланцетная или тупо-треугольная, 1,5 мм длиной, 1,5 мм шириной, с загнутой на абаксиальную сторону верхушкой, по верхушечному краю мелко эрозирована. Боковые лопасти губы разнообразной формы, с длиной примерно равной ширине, направлены вперед (и выступают за медианную лопасть) или направлены вбок; 2,0–2,7 мм длиной, 1,2–1,4 мм шириной, отогнуты вниз (абаксиально), на верхушке закругленные до усеченных, верхушечный край цельный. **Колонка** прямостоячая, 3–3,5 мм длиной, на верхушке с парой выступающих, изогнутых, острых стелидиев около 2 мм длиной. **Коробочка** темно-коричневая, вытянутая, около 2,5–3,5 см длиной, 5–8 мм в диаметре.

### Этимология

Видовой эпитет «*ornata*» отсылает, по всей видимости, к крупным изогнутым стелидиям.

## Экология и фенология

Населяет первичные и вторичные тропические вечнозеленые широколиственные леса, на высотах от уровня моря до 400 м. Цветение с апреля по июль.

## Изученные образцы из Восточного Индокитая

**ВЬЕТНАМ. Quang Ninh Province:** Ha Long Bay, Cong Do Island, around point 20°52'371"N 107°11'748"E, 9 May 2011, *N.T. Hiep NTH 6271* (CPC Herbarium, LE: LE01067822, фото LE01089024).

## Распространение

Вьетнам: провинция Куангнинь (бухта Халонг); Таиланд: провинции Пхангнга (Такуапа), Накхонситхаммарат (Кхаонан), Транг (Кхаосоидао), Яла (Бетонг), Наратхиват (Хала-Бала); Малайзия: полоостровная Малайзия (Негри-Сембилан: Букит Тангга; Джохор: Седенак; Букит Саданен), Борнео; Сингапур; Индонезия: Суматра (провинция Южная Суматра: Букит Бесар).

## Примечания

1. Пределы морфологической изменчивости *D. ornata*, а также отличия морфологии и географического распространения этого вида от таковых некоторых других видов рода не до конца определены. Так, Seidenfaden (1975, 1978) указывал, что тайские образцы, отнесенные им к *D. ornata*, весьма сходны с *D. trichechus*. Seidenfaden подчеркнул, что его определения являются предварительными и частично основаны на географической близости тайских образцов к типовому местонахождению *D. ornata*.

Затем, рисунок губы *D. ornata*, предоставленный Kumar et al. (2020: fig. 3F) и, как утверждает авторами, «основанный на цветных фотографиях растений из Малайзии, предоставленных Онг По Теком, и на оригинального описании (Ridley, 1891)», на самом деле значительно отличается от рисунка, включенного в протокол вида (Ridley, 1891: Plate 43-4). В протологе изображена губа с боковыми лопастями, которые намного длиннее и шире, чем медианная лопасть; боковые лопасти направлены вперед под острым углом к медианной лопасти и поэтому выступают далеко за ее пределы. Боковые лопасти, выступающие за пределы медианной лопасти, делают рисунок из работы Ridley очень похожим на форму губы у *D. laosensis*. Таким образом, отличие *D. laosensis* от *D. ornata* оказывается не вполне ясным. К сожалению, Ridley (1891) не описал и не изобразил орнаментацию губы *D. ornata* (обычно в этом роде орнаментация представлена бугорком). Для прояснения этих неопределенностей необходим сбор *D. ornata* из типового местонахождения данного вида.

2. Вьетнамский образец, определенный в нашей работе как *D. ornata*, является единственной находкой этого вида, известной за пределами Малазии и полуостровного Таиланда. Учитывая достаточно изолированное географическое положение образца и показанную нами неопределенность в разграничении видов рода, мы считаем наше определение образца *Hiep NTH 6271* предварительным. Форма губы этого образца является промежуточной между формами, изображенными в протолога *D. ornata* и в работе Kumar et al. (2020): боковые лопасти почти такой же длины и ширины, как медианная лопасть, направлены вперед под острым углом к медианной лопасти, но не выступают за ее пределы.

3. Образцы *Averyanov et al. AL 891*, *Averyanov et al. AL 1086* (Averyanov et al., 2019c) и *Nuraliev 1781* (Nuraliev et al., 2019), ранее отнесенные к *D. ornata*, идентифицированы в данной работе как *D. laosensis* (см. примечание для последнего вида). Третий образец, приведенный Л.В. Аверьяновым с соавт. (Averyanov et al., 2019c), *Averyanov et al. AL 995*, имеет только незрелые бутоны, и его идентификация остается неясной. Таким образом, согласно нашему исследованию, в Лаосе неизвестно ни одной находки *D. ornata*.

### 3. *Didymoplexiella siamensis* (Rolfe ex Downie) Seidenf. 1972, Bot. Tidsskr. 67: 99 (Рис. 83)

F. Maek. 1977, J. Jap. Bot. 52: 63, fig. 1, 2; Seidenf. 1978, Dansk Bot. Ark. 32: 176, fig. 109; Su 2000, Fl. Taiwan 5: 851, pl. 360; Aver., Averyanova 2002, Turczaninowia 5: 74; Aver., Averyanova 2003, Updated Checkl. Orch. Vietnam: 31; Aver. 2006, Turczaninowia 9: 62; S.C.Chen et al. 2009, Fl. China 25: 206, fig. 275; Aver. 2013, Turczaninowia 16: 159, fig. 80e–g, 81d; A.Q.Hu et al. 2014, Ann. Bot. Fenn. 51: 178, fig. 1A–D, 2; Suddee 2014, Fl. Thailand 12: 481, fig. 267, pl. 40-1; X.L.Shen et al. 2015, Guihaia 35: 286, pl. 1; K.Inoue 2016, Fl. Japan 4b: 260; T.P.Lin et al. 2016, Taiwania 61: 94; Xiao X.Zhou et al. 2016, Phytotaxa 276: 52; S.W.Gale et al. 2018, Guide Orch. Laos: 127; Suetsugu et al. 2019, J.Jap. Bot. 94: 190, fig. 1; Kumar, S.W.Gale 2020, Taiwania 65: 52; Schuiteman et al. 2022, Cambodian J. Nat. Hist. 2022: 132, fig. 16, 17.

#### **Базиним:**

*Leucolena siamensis* Rolfe ex Downie 1925, Bull. Misc. Inform. Kew 1925: 416. Seidenf., Smitinand 1959, Orch. Thailand 1: 73, fig. 54).

#### **Гомотипный синоним:**

*Didymoplexis siamensis* (Rolfe ex Downie) Suetsugu & T.C.Hsu 2019, Phytotaxa 388: 177.

**Лектотип** (выбран Seidenfaden, 1978: 176): ТАИЛАНД. Chiang Mai Province: Doi Suthep, on humus in evergreen jungle, 2300 ft [700 m], 8 May 1910, *A.F.G. Kerr 245* (K: K000942689!).

**Гетеротипные синонимы:**

*Didymoplexiella denticulata* Aver. 2010, *Taiwania* 55: 92, fig. 3, 4). Aver. 2011, *Turczaninowia* 14: 57, fig. 26, 27h,i, 35.

Тип: ВЬЕТНАМ. Quang Binh Province: Le Thuy District, Kim Thuy Municipality, around Lang Ho village at 16°59'31"N 106°38'31"E, old secondary broad-leaved closed forest on steep shale slopes of Khe Nuoc Trong River at elevation 150–200 m a.s.l., terrestrial achlorophyllous herb on steep shady slope, flowers light violet-brown, lip light violet with white apex, column white, not common, 9 April 2008, L. Averyanov, P.K. Loc, N.T. Vinh, N.S. Khang HAL 11443 (голотип: HN!, изотипы LE: LE01067829!, MO: 100182465!, фото LE01089015, LE01089016).

*Didymoplexis siamensis* var. *amamiana* Suetsugu 2019, *Phytotaxa* 388: 177, fig. 1A, 2.

Тип: ЯПОНИЯ. Ryukyu Islands: Kagoshima Prefecture, Amami-Oshima Island, Amami City, Naze, 5 May 2018, *Morita N15-04* (голотип: TNS, цветок в спиртовой коллекции, n.v.).

**Описание**

**Растение** травянистое, бесхлорофилльное, многолетнее, корневищное, наземное, голое. **Корневище** клубневидное, слегка мясистое, коричневое, горизонтальное или приподнимающееся, от цилиндрического до веретеновидного, с многочисленными междуузлиями. **Корни** отходят от основания стебля цветоносного побега непосредственно над верхушкой корневища, в числе нескольких, тонкие, шнуровидные, до 10 см длиной, иногда с шарообразными вздутиями. **Цветоносный побег** от оливково-коричневого до серо-коричневого или почти черного, прямостоячий, до 45 см высотой, со стеблем 1–4 мм толщиной, с несколькими стерильными чешуями до 4,5 мм длиной, в верхней части с многочисленными (до 15 и более) плотно расположенными цветками в пазухах прицветников. **Прицветники** темно-коричневые, треугольные, острые на верхушке, 1–2 мм длиной и шириной. **Цветоножка и завязь** коричневые, 6–9 мм длиной. **Цветки** ресупинированные, от широко раскрытых до почти колокольчатых; чашелистики и лепестки белые с розовым, сиреневым, фиолетовым или синеватым оттенком и абаксиально на верхушке коричневатые, губа фиолетовая с белой верхушкой и розовыми приподнятостями в основании, колонка белая с розоватым оттенком. **Дорзальный чашелистик** объединен с лепестками на 1/2–2/3 длины с формированием капюшоноподобной лопасти, яйцевидный, 5–8,5 мм длиной, 2,5–3 мм шириной, с 3 жилками, свободная апикальная часть овальная и на верхушке тупая или закругленная, абаксиальная поверхность мелко бородавчатая. Латеральные чашелистики объединены на 1/2 длины, продольно отогнуты внешними краями на абаксиальную сторону, обратнойцевидно-продолговатые, 5,5–8,2 мм длиной, 2–2,5 мм шириной, с 3 жилками, верхушка закругленная,

абаксиальная поверхность мелко бородавчатая. **Лепестки** широкопродолговато-яйцевидные, слегка косые, 8,0–9,0 мм длиной, 4,0–4,4 мм шириной, с 2 жилками, свободные апикальные части широкояйцевидные, края на верхушке мелко эрозированные. **Губа** направлена вперед, в уплощенном состоянии узко-обратнояйцевидная или узко-клиновидная, 4,5–7 мм длиной, 2–3 мм шириной, цельная (без лопастей) или с неявными боковыми лопастями, с продольным адаксиальным бугорком; бугорок длинный, узкий, отчетливо выступающий, мясистый, отходящий от пары небольших приподнятостей в основании губы и продолжающийся до 2 больших грушевидных приподнятостей (или одной, чуть выямчатой приподнятости) около верхушки. Медианная лопасть губы коротко-прямоугольная или квадратная, около 1 мм длиной, по верхушечному краю обычно неравномерно мелкозубчатая. Боковые лопасти губы (при наличии) гораздо шире своей длины, широко-округлые, отогнуты вниз (абаксиально), край цельный или неравномерно мелкозубчатый. **Колонка** прямостоячая, слегка изогнутая в адаксиальном направлении, 3–5 мм длиной, на верхушке с парой выступающих, изогнутых, крючковидных стелидиев около 2 мм длиной; ростеллум расположен вдоль верхушки рыльца. Пыльник полусферический, около 0,8 мм в поперечнике; поллинаруий с 4 поллиниями в 2 парах, с каудиклами, прикрепленными к висцидию. Рыльце вентральное. **Коробочка** корочневая, продолговатая, 2–2,5 см длиной, 2,5–3,5 мм шириной.

### Этимология

Видовой эпитет «*siamensis*» отсылает к Сиаму, старому названию Таиланда и некоторых сопредельных территорий.

### Экология и фенология

Произрастает в тропических и субтропических регионах, в тенистых, первичных и вторичных, влажных и сухих вечнозеленых (также полувечнозеленых и редко листопадных) широколиственных и смешанных лесах на известняке, сланце и песчанике, среди подстилки, на высотах 100–1000 м над уровнем моря. Цветение с марта по июль.

### Изученные образцы из Восточного Индокитая

**ВЬЕТНАМ. Tuyen Quang Province:** Na Hang District, Xuan Tam Municipality, near Ban Cai village (22°29'18"N 105°19'47"E), primary broad-leaved evergreen dry forest on very steep slopes of highly eroded remnant limestone ridge at elev. 450–500 m a.s.l., dry steep slope with bamboo, terrestrial tuberiferous saprophyte, flowers with strong, very pleasant fragrance, tepals light purple-violet, column white, rare, 22 March 2001, *P.K. Loc, N.X. Tam, L. Averyanov HAL 218* (паратипы *D. denticulata*; HN, LE: LE01067841, фото LE01089014);



**Nghe An Province:** Tuong Duong District, Tam Quang Municipality, Tung Huong village, [Pu Mat National Park,] along Khe Mat stream around point 19°03'07"N 104°36'57"E at elevation about 400–500 m a.s.l., lowland closed secondary old evergreen forest on steep slopes along rocky stream valley composed with stratified solid shale and sandstone, along ridge, terrestrial achlorophyllous herb, flowers bluish, very fragrant, very rare, 17 March 2007, *L. Averyanov, P.K. Loc, N.V. Trai, N.T. Vinh, N.D. Phuong, A. Averyanova HLF 6672* (паратипы *D. denticulata*; HN, LE: LE01067845, MO: 100178408);

**Quang Binh Province:** Le Thuy District, Kim Thuy Municipality, around Lang Ho village at 16°59'31"N 106°38'31"E, old secondary broad-leaved closed forest on steep shale slopes of Khe Nuoc Trong River at elevation 150–200 m a.s.l., terrestrial achlorophyllous herb on steep shady slope, flowers light violet-brown, lip light violet with white apex, column white, not common, 9 April 2008, *L. Averyanov, P.K. Loc, N.T. Vinh, N.S. Khang HAL 11443* (голотип: HN, изотипы LE: LE01067829, MO: 100182465, фото LE01089015, LE01089016);

Bo Trach District, Tan Trach Commune, Phong Nha-Ke Bang National Park, forest, 17°27'30"N 106°12'56"E, elevation 550 m, 26 March 2022, *M.S. Nuraliev, D.F. Lyskov, L.X. Dac, L.M. Ha, D.Q. Thang NUR 3540* (LE: LE01168129, фото LE01123111);

Bo Trach District, Tan Trach Commune, Phong Nha-Ke Bang National Park, forest, not far from dry river bed, 17°26'44"N 106°13'05"E, elevation 320 m, 27 March 2022, *M.S. Nuraliev, D.F. Lyskov, L.X. Dac, L.M. Ha, D.Q. Thang NUR 3557* (LE: LE01168130, фото LE01123115);

Quang Ninh District, Truong Son Municipality, around Chan Trong village at 17°10'49"N 106°29'22"E, secondary dry broad-leaved forest on tops and steep slopes of highly eroded karst limestone mountain composed with gray solid marble limestone allied to Long Dai River, at elevation 300–400 m a.s.l., terrestrial achlorophyllous dull gray-brownish saprophyte, flowers light violet, not rare, 13 April 2008, *L. Averyanov, P.K. Loc, N.T. Vinh, N.S. Khang HAL 11521* (паратипы *D. denticulata*; HN, LE: LE01067833, LE01067853, MO: 100182792, фото LE01089017);

**Quang Tri Province:** Huong Hoa District, Huong Phung Municipality, Sa Mui pass, around point 16°47'42"N 106°35'50"E at elevation about 1000 m a.s.l., secondary broad-leaved evergreen submontane forest on shale mountains, rocky shady stream slope with bamboo, terrestrial achlorophyllous olive-brownish to nearly black saprophyte, flowers white, lip light blue-violet, not common, 28 March 2006, *L. Averyanov, P.K. Loc, P.V. The HLF 6263* (паратипы *D. denticulata*; HN, LE: LE01074683, фото LE01089021, LE01089022);

Da Krong District, Huc Nghi Municipality, in vicinities of La To village around point 16°29'16"N 107°00'32"E at elevation about 414 m a.s.l., secondary broad-leaved evergreen lowland forest on montane hills composed with shale, very steep shady wet slope, achlorophyllous terrestrial saprophyte, flower white, very rare, 26 March 2006, *L. Averyanov, P.K. Loc, P.V. The, N.S. Khang, N.V. Huy, D.C.*

*Tri, L.M. Tuan, T.T. Tu, P.K. Vuong, P.V. Bao, P.X. Dieu, H.T. Phuong HLF 6216* (паратипы *D. denticulata*; HN, LE: LE01067837, фото LE01089019, LE01089020);

**Lam Dong Province:** Bao Lam District, Loc Bao Municipality, 7 km NW of Loc Bao town, forest, near rocky river bank, 11°50'19"N 107°38'37"E, elevation 500 m, 21 April 2012, *M.S. Nuraliev 586* (LE: LE01067825, фото LE01089025).

**ЛАОС. Sekong Province:** фотография из работы Gale et al. (2018).

**КАМБОДЖА. Koh Kong Province:** east of Ta Tey Leu, damp forest on a slope above a stream, 490 m elevation, 22 April 2018, *Schuiteman et al. 18-44* (K).

## Распространение

Япония: префектура Кагосима (острова Танегасима, Якусима и Амами Осима); Китай: Гуанси-Чжуанский автономный район (национальный заповедник Шивандешан), Гонконг; Тайвань: Тайбэй (Чачиао), Пиндун (полуостров Хэнчунь); Таиланд: провинции Чиангмай (Дойсутхеп), Лампанг национальный парк Дойлуанг), Пхитсанулок (Тхунгселенглуанг), Пхетчабун (Намнао); Лаос: провинция Секонг (район Ламам); Камбоджа: провинция Какхонг (Татейлеу); Вьетнам: провинции Туйенкуанг (район Наханг), Нгеан (национальный парк Пумат), Куангбинь (национальный парк Фоння-Кебанг и районы Куангнинь и Летуй), Куангчи (районы Хыонгноа и Дакронг), Ламдонг (район Баолам).

## Примечания

1. Hu et al. (2014) проанализировали типовой материал *D. siamensis* и сообщили о своем выборе лектотипа этого вида. В действительности лектотипизация была проведена до их исследования в работе Seidenfaden (1978), как показано ниже. Выбор Seidenfaden (идентичный выбору Hu et al.) имеет приоритет согласно ст. 9.19 Шэньчжэньского кодекса (Turland et al., 2018).

Downie (1925) процитировал в протологе *Leucolena siamensis* два сбора, *Kerr 245* и *Kerr 305*, оба собранные в Дойсутхеп. Эти сборы следует рассматривать как синтипы в соответствии со ст. 9.6 того кодекса (Turland et al., 2018). Downie не указал место хранения этих сборов. Seidenfaden (1978) указал образец *Kerr 245* в К как «тип», что на тот момент отвечало условиям эффективной лектотипизации (ст. 7.11, Turland et al., 2018).

Kumar, Gale (2020) указали штрих-код K000942688 для лектотипа *D. siamensis* (*Kerr 245*), что является ошибкой, поскольку этот штрих-код принадлежит другому сбору, *Kerr 305* (синтипу этого вида), смонтированному на один гербарный лист с образцом K000942689.

2. *Didymoplexis siamensis* var. *amamiana* описана Suetsugu, Hsu (2019), которые включали *Didymoplexiella* в род *Didymoplexis*. В онлайн-базе данных POWO эта разновидность

рассматривается как синоним *Didymoplexiella siamensis* (Govaerts et al., 2022). Мы считаем это решение обоснованным, поскольку сорт эта разновидность отличается от *Didymoplexiella siamensis* s.str. единственным признаком - очень короткими стелидиями. Стелидии *Didymoplexis siamensis* var. *amariana* намного короче пыльника, как видно на fig. 1 из Suetsugu, Hsu (2019), тогда как у *Didymoplexiella siamensis* s.s. (и у всех остальных видов *Didymoplexiella*) стелидии линейные и как минимум в два раза длиннее пыльника (см. ссылки выше). Suetsugu, Hsu (2019) описали разновидность по единственной популяции, расположенной в нескольких сотнях метров от популяции, характеризующейся длинными стелидиями (парными выростами колонки).

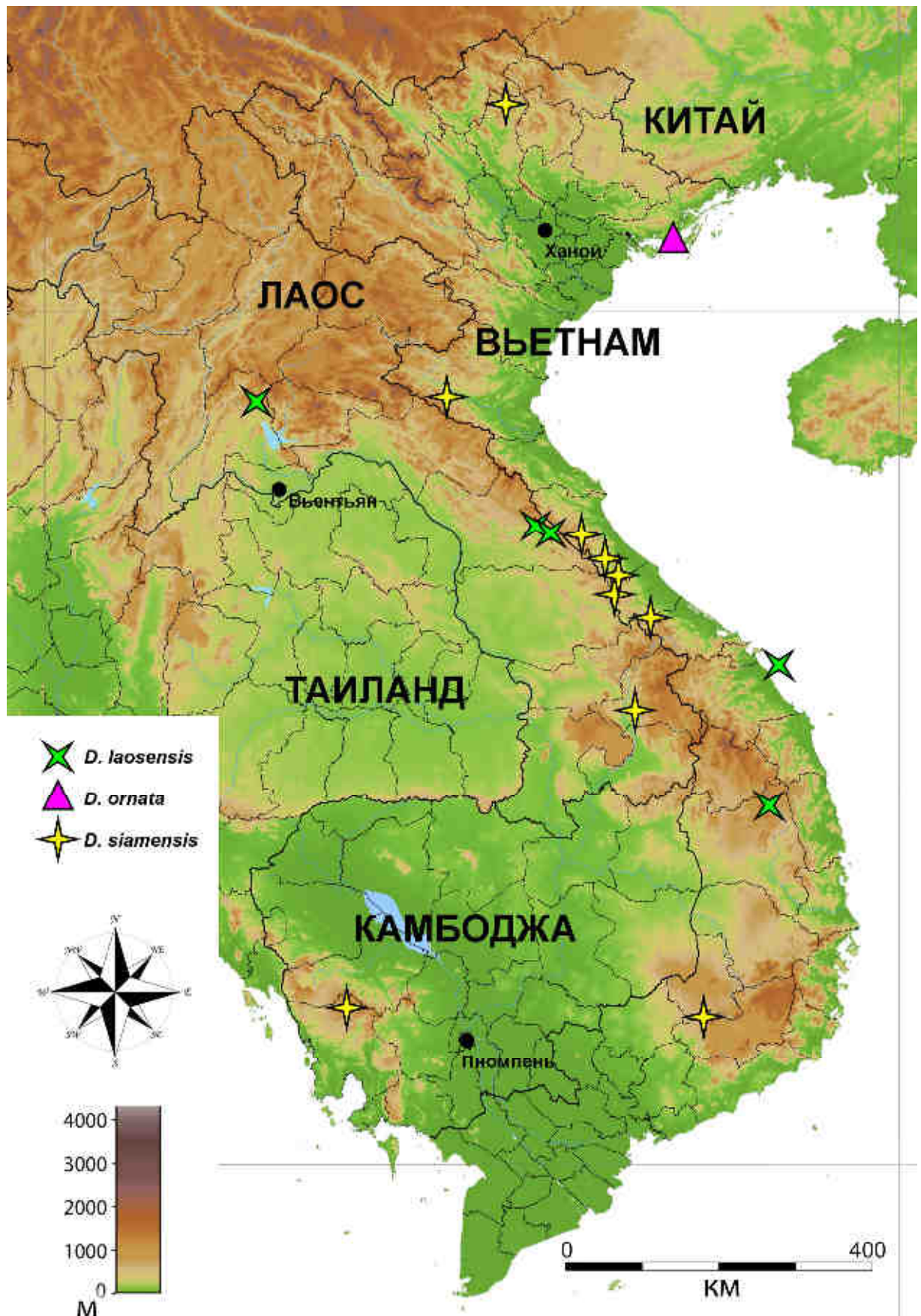
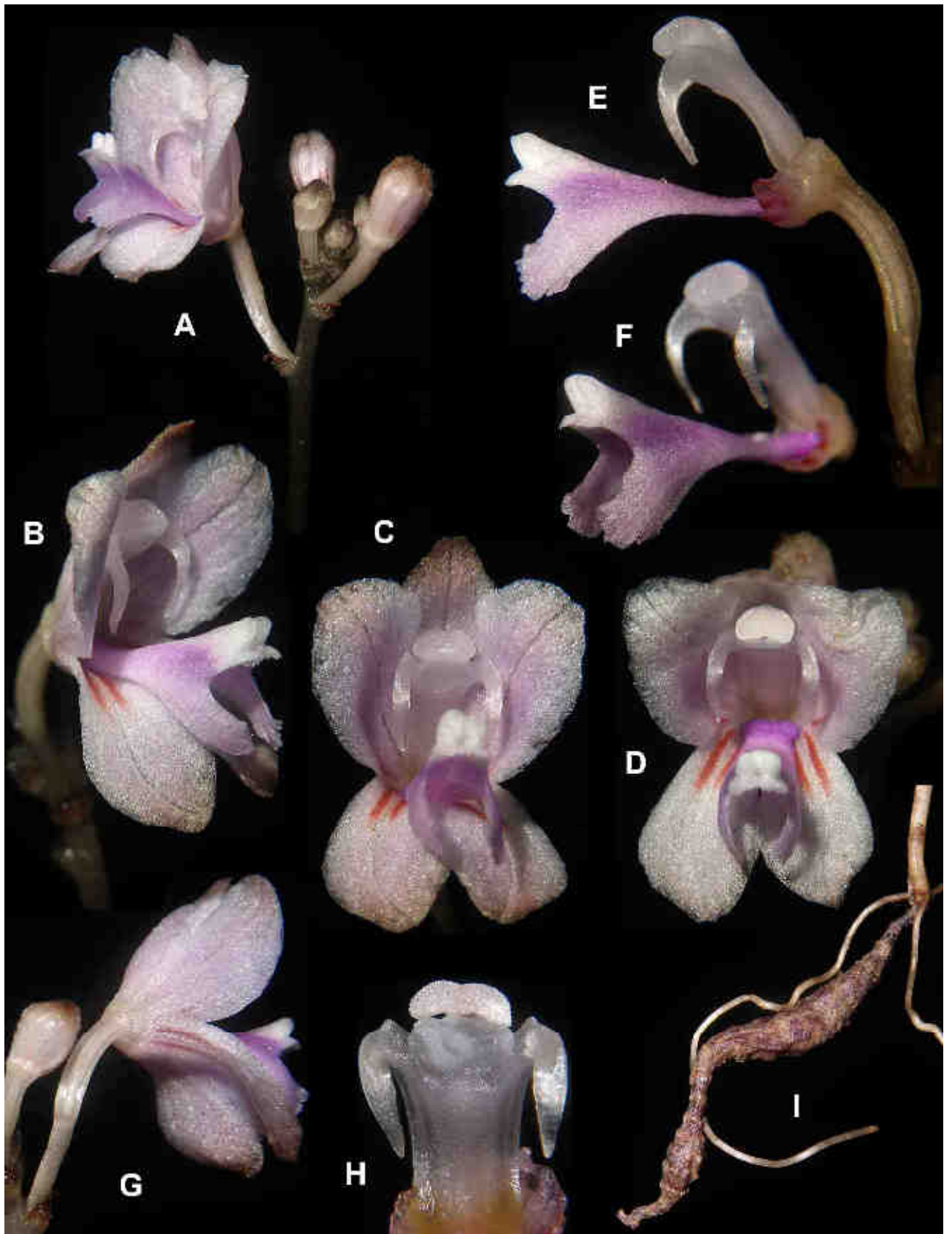
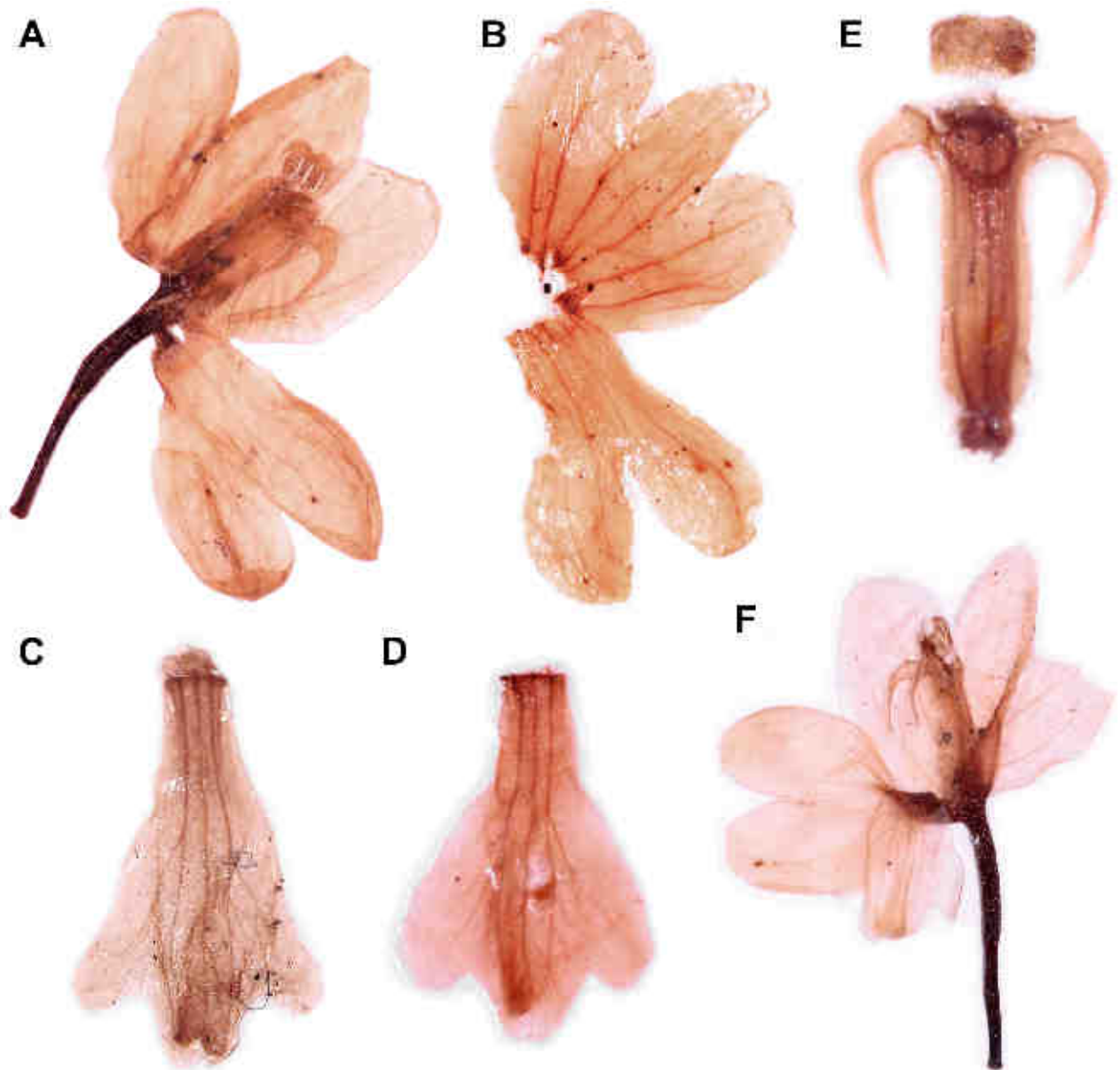


Рис. 80. Карта распространения видов *Didymoplexiella* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе.

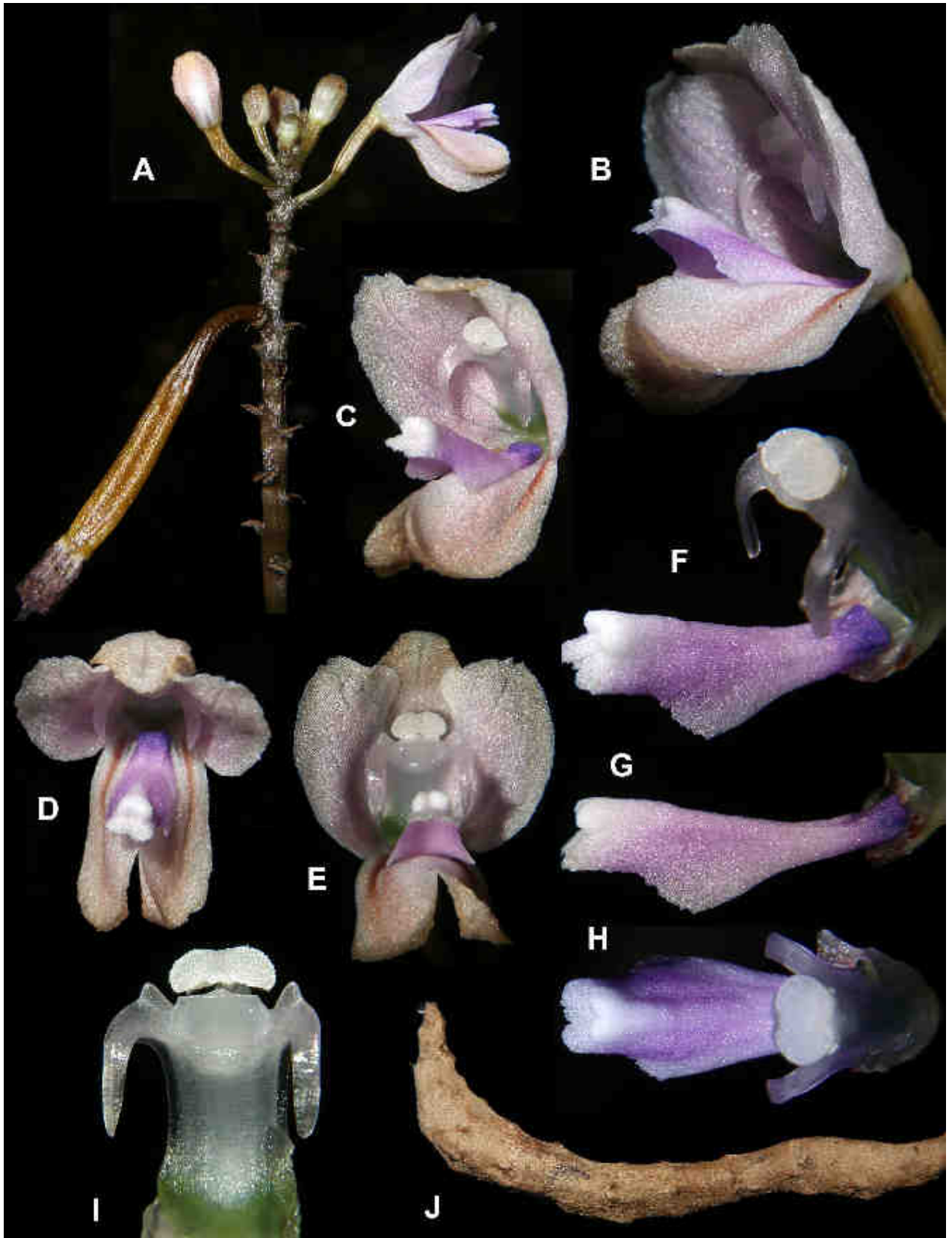


**Рис. 81.** *Didymoplexiella laosensis*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev 1781*). **А.** Соцветие. **В–D.** Цветки в разных ракурсах. **Е, F.** Губа и колонка, вид сбоку и под углом. **Г.** Цветок, вид сзади. **Н.** Колонка, вид спереди. **И.** Корневище.





**Рис. 82.** Гербарный образец *Didymoplexiella ornata* (Нер NTH 6271; LE: LE01067822). **А.** Цветок с удаленной губой. **В.** Чашелистики и лепестки. **С, D.** Губы, адаксиальная сторона. **Е.** Колонка, адаксиальная сторона. **Ф.** Цветок. Фото: Л.В. Аверьянов.



**Рис. 83.** *Didymoplexiella siamensis*, фотографии живых растений (А–I: образец *Nuraliev et al.* NUR 3557, J: образец *Nuraliev et al.* NUR 3540). **А.** Соцветие. **В–Е.** Цветки в разных ракурсах. **Ф.** Губа и колонка, вид под углом. **Г.** Губа, вид сбоку. **Н.** Губа и колонка, вид сверху. **И.** Колонка, адаксиальная сторона. **Ж.** Корневище.



## РОД *DIDYMOPLEXIS* (Averyanov et al., 2019a, 2022)

*Didymoplexis* – один из родов упомянутой выше подтрибы Gastrodiinae трибы Gastrodieae подсемейства Epidendroideae. В данной диссертации мы принимаем этот род в узком смысле, то есть отдельно от родов *Didymoplexiopsis* и *Didymoplexis* (см. выше). Основные признаки, отличающие *Didymoplexis* от других родов этой подтрибы, – цветок двугубого облика и простая колонка (лишенная крыльев или придатков) (Averyanov, 2011). *Didymoplexis* включает около 20 видов, распространенных в основном в тропической Африке, Азии, Австралии и на островах Тихого океана (Zhou et al., 2016; Govaerts et al., 2022).

Все виды *Didymoplexis* – миниатюрные эфемерные травы с мелкими малозаметными цветками, распускающимися по одному или по два за один раз и функционирующие обычно только один день, причем часто только в утренние часы. Как результат непримечательного облика и непродолжительного существования открытых цветков, представители этого рода легко упускаются из виду при полевых ботанических исследованиях, плохо представлены в гербариях (где их часто трудно распознать без дополнительного спиртового или фотографического материала) и недостаточно изучены в местных флорах на всем ареале рода. Согласно имеющимся данным, наибольшее видовое разнообразие *Didymoplexis* наблюдается на Яве, где известно шесть его видов (Comber, 1990). Таиланд (Pedersen et al., 2014) и Борнео (Wood, Cribb, 1994; Tsukaya, Okada, 2012b; Tsukaya et al., 2014; Suetsugu et al., 2017c) обладают по 5 видов рода. По три вида к настоящему моменту зарегистрированы в Китае (Chen et al., 2009; Lin et al., 2016; Zhou et al., 2016) и Вьетнаме (Averyanov, 2011). Два вида были обнаружены на Шри-Ланке (Fernando, Ormerod, 2008) и Лаосе (Averyanov et al., 2016, 2018a). Флора большинства других азиатских регионов, таких как Афганистан, Индия, Непал, Бутан, Бангладеш, Мьянма, Япония, полуостровная Малайзия, Суматра и Филиппины, включает, по имеющимся сведениям, только один вид (Garay, Sweet, 1974; Seidenfaden, Wood, 1992; Comber, 2001; Pearce, Cribb, 2002; Kress et al., 2003; Rokaya et al., 2013; Islam et al., 2016). Присутствие нескольких видов *Didymoplexis* в Камбодже весьма вероятно, несмотря на то что ни один из них там к настоящему моменту не зарегистрирован (Cho et al., 2016).

Один из видов *Didymoplexis*, зарегистрированных во Вьетнаме и Лаосе, – *D. vietnamica* Ormerod, который морфологически является нетипичным видом рода и обнаруживает большое сходство с единственным видом рода *Didymoplexiopsis*, *D. khiriwongensis* Seidenf. Эти два вида имеют сходные роговидные выросты колонки и специфический орнамент на диске губы, отсутствующий у всех остальных видов *Didymoplexis* (Seidenfaden, 1997; Ormerod, 2000; Averyanov, 2011; Averyanov et al., 2018a). Помимо *D. vietnamica*, во Вьетнаме и Лаосе известны популяции *D. pallens* Griff. (Averyanov, 2011; Averyanov et al., 2016). Третий вид, приводимый

для флоры Вьетнама, – *D. micradenia* (Rchb.f.) Hemsl. (Hsu, Chung, 2007), однако сведения об этом виде требуют подтверждения (Averyanov, 2011).

Аналогично ситуации, описанной выше для *Didymoplexiella*, в сформированном околоцветнике *Didymoplexis* имеется две группы сростания (в одну группу входят дорзальный чашелистик и лепестки, в другую – латеральные чашелистики). Для определения структурного типа этого сростания требуется сбор специального материала.

В рамках нашей работы были собраны образцы *Didymoplexis*, которые невозможно отнести ни к одному из ранее известных видов. Ниже приведены описания двух новых для науки видов, сделанные по этим образцам. Видовое разнообразие *Didymoplexis* на исследуемой территории обобщено в виде определительного ключа. Число известных видов рода в странах Азии и на сопредельных территориях показано на карте (рис. 84). Также на карте показано известное распространение двух изученных в данной работе видов (рис. 85).

### Описание новых для науки видов *Didymoplexis*

*Didymoplexis gibbosa* Aver. & Nuraliev 2022, Phytotaxa 556: 208, fig. 1, 2. (Рис. 86)

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Quang Nam Province: Tay Giang District, A Xan Municipality, Lang Po Mu homestay area, forest on local ridge with *Fokienia hodginsii*, 15°48'06"N 107°19'53"E, elev. 1360 m, 17 March 2022, M.S. Nuraliev, D.F. Lyskov NUR 3450 (голотип: LE: LE01168149!).

Изображение голотипа доступно по ссылке:

<https://en.herbariumle.ru/?t=occ&id=134432>

### Описание

**Растение** травянистое, бесхлорофильное, многолетнее, корневищное, наземное, голое. **Корневище** подземное, от горизонтального до восходящего, от светло-серовато-коричневого до желтоватого или почти белого, гладкое, до 8 см длиной, с 1–3(4) неправильными клубневидными вздутиями и перетяжками между ними; вздутия веретеновидные, покрытые волосками, (0,6)1–2,5 см длиной, (3)4–4,5(5) мм в диаметре; перетяжки почти голые, иногда с придаточными корнями. **Корни** в числе 1–4, отходящие от основной шейки корневища, желтовато-белые, нитевидные, извилистые, 0,2–0,3 мм в диаметре. **Цветоносный побег** белый, прямостоячий, прямой или слегка изогнутый в основании, (5)6–10(12) см длиной, со стеблем 1,2–1,4 мм в диаметре, с 3–4 расставленными стерильными чешуями в нижней половине и несколькими цветками на верхушке. **Стерильные чешуи** незаметные, пленчатые, широкотреугольные, на верхушке тупые, в основании трубчатые, 2–3 мм длиной и шириной (в

уплощенном виде). **Соцветие** — рыхлая терминальная кисть; рахис (0,8)1–1,2(1,4) см длиной, иногда слегка зигзагообразной формы, с (2)3–4(5) цветками. **Прицветники** светло-коричневые, треугольно-яйцевидные, острые на верхушке, (1,2)1,4(1,6) мм длиной и шириной, непадающие. **Цветоножка и завязь** от прямых до загнутых вниз, белые, гладкие, (0,9)1–1,2(1,3) см длиной, (1,1)1,2–1,4(1,5) мм в диаметре; завязь неглубоко продольно-бороздчатая. **Цветки** быстро опадающие, раскрывающиеся по одному, чашевидные, нешироко раскрытые, (7)8–9(10) мм длиной, 6–8 мм в диаметре; чашелистики и лепестки снаружи мелкобугорчатые; цветки в основном белые, чашелистики и лепестки со светло-коричневыми полосами вдоль медианных и латеральных жилок, губа чисто-белая с бледно-розоватым бугорком у основания, колонка и крышечка пыльника чисто-белые и несколько полупрозрачные. **Дорзальный чашелистик** на 3/4 своей длины сросшийся с **лепестками**, образуя капюшон; свободные лопасти дорзального чашелистика и лепестков широкотреугольные, от притупленных до тупых и на верхушке слегка капюшоновидные, (2,8)3(3,2) мм длиной и шириной. **Латеральные чашелистики** так же сросшиеся друг с другом и объединенные на 1/2 с лепестками; свободные лопасти латеральных чашелистиков загнуты вниз (абаксиально), почти полукруглые, на верхушке короткокапюшоновидные, (2,4)2,5(2,6) мм длиной. **Губа** цельная, в основании с коротким ноготком (гипохилием) 1–1,2 мм длиной, 0,8–1 мм шириной проксимально (в месте соединения с верхушкой ножки колонки), дистально резко расширенная в почти округлый эпихилий длиной и шириной 3,5–4 мм (в уплощенном виде); ноготок на адаксиальной стороне с крупным прямостоячим двулопастным бугорком, покрытым спереди длинными мясистыми железистыми направленными вперед папиллами; эпихилий сильно загнутый абаксиально, с прямостоячими мелкоэрозированными краями, на верхушке почти округлый; диск мясистый, горбато выгнутый, с 2 низкими широкими гребнями, отходящими от основания эпихилия к его верхушке, каждый гребень с продольным рядом прямых мясистых папилл. **Колонка** прямостоячая, слегка изогнутая вперед (абаксиально), (4)4,2–4,4(4,6) мм длиной, 1,4–1,6 мм шириной, с тонким основанием, в дистальной половине с широкими полукруглыми боковыми крыльями, направленными абаксиально; каждое крыло оканчивается на верхушке прямостоячим конусовидным стелидием; ножка колонки довольно толстая, образует прямой угол с основанием колонки, слегка изогнута вверх, 2–2,2 мм длиной, равна по ширине основанию колонки. Крышечка пыльника полушаровидная, 0,5–0,6 мм в диаметре, покрыта мелкими папиллами, с короткой ножкой дорзально у основания; поллинии в виде 4 аморфных масс. **Плоды** неизвестны.

### Этимология

Видовой эпитет «*gibbosa*» отсылает к мясистому горбато выпуклому диску губы.

## Экология и фенология

Произрастает в вечнозеленых смешанных предгорных лесах (с *Fokienia hodginsii*) на гранитах, на высотах 1300–1500 м над уровнем моря. Цветение в марте.

*Didymoplexis gibbosa* довольно обычен на участке леса между местонахождениями голотипа и паратипа (с расстоянием между ними 2,2 км по прямой). Район распространения этого вида примечателен густой популяцией хвойного дерева *Fokienia hodginsii* и наличием значительного количества крупных экземпляров этой породы. *Didymoplexis gibbosa*, по-видимому, приурочен к местам произрастания этого дерева, поскольку часто встречается на местных гребнях и склонах, нередко непосредственно вблизи оснований огромных стволов *Fokienia*.

Цветки нового вида, по-видимому, открываются ночью и цветут до раннего утра. Около 10 часов утра (и до захода солнца) наблюдались соцветия, несущие исключительно бутоны, тогда как на земле под каждым растением часто было найдено один или два недавно опавших цветка.

## Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Quang Nam Province:** Tay Giang District, A Xan Municipality, Lang Po Mu homestay area, forest on local ridge with *Fokienia hodginsii*, 15°48'06"N 107°19'53"E, elev. 1360 m, 17 March 2022, M.S. Nuraliev, D.F. Lyskov NUR 3450 (голотип: LE: LE01168149);

Tay Giang District, A Xan Municipality, Lang Po Mu homestay area, forest on slope, 15°49'02"N 107°19'10"E, elev. 1430 m, 20 March 2022, M.S. Nuraliev, D.F. Lyskov NUR 3482 (паратип: LE: LE01168148).

## Распространение

Вьетнам: провинция Куангнам (район Тайзянг).

## Таксономические отношения

*Didymoplexis gibbosa* отличается от всех остальных видов рода (например, Smith, 1914; Tuuyama, 1941; Summerhayes, 1951; Seidenfaden, Wood, 1992; Chen et al., 2009; Averyanov, 2011; Cribb et al., 2011, 2013; Pedersen et al., 2014; Inoue, 2016; Averyanov et al., 2019a; Hermans et al., 2021) особенностями строения губы, а именно мясистым диском и наличием папилл на бугорке и вдоль двух гребней диска. Следует отметить, что на некоторых цветках папиллы плохо заметны без использования увеличения. Новый вид наиболее близок морфологически к широко распространенному и весьма изменчивому *D. pallens* s.l. Основные отличия нового вида от

*D. pallens* следующие: густо опушенные (против голых или редко опушенных) вздутые части корневища; 2–5-цветковое (против 4–20-цветкового) соцветие; эпихилий почти круглый (против дельтовидного или широкопрямоугольного), 3,5–4 мм длиной и шириной (против 4,5–5 мм длиной, 6–7 мм шириной), полностью белый (против белого с ярко-желтым пятном на верхушке), круглый (против усеченного) на верхушке; губа с отчетливым ноготком (против клиновидной в основании, без отчетливого ноготка); ноготок губы адаксиально несет большой прямостоячий двулопастный бугорок, покрытый спереди длинными мясистыми железистыми направленными вперед папиллами (против адаксиально бородавчатой у основания губы); диск мясистый (против не очень мясистого), горбато загнутый (против загнутого, но без отчетливой горбатости), с 2 низкими широкими гребнями, идущими от основания эпихилия к его верхушке, каждый с продольным рядом прямых мясистых папилл (против диска, бородавчатого вдоль медианной жилки). У нового вида цветки раскрываются ночью и опадают утром, тогда как цветки большинства других видов рода цветут в течение дня (но см. Hermans et al., 2021). Этот признак делает *D. gibbosa* особенно легко упускаемым из виду при полевых ботанических исследованиях.

*Didymoplexis holochelia* Aver. & Nuraliev 2019, Phytotaxa 405: 55, fig. 2, 3. (Рис. 87)

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Nghe An Province: Que Phong District, Hanh Dich Municipality, Pu Hoat Nature Reserve, 21 km NW of Kim Son town, forest, not far from stream, 19°45'11''N 104°47'26''E, elev. 970 m, 8 May 2018, M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 2171 (голотип: LE: LE01048665!).

Изображение голотипа доступно по ссылке: <https://en.herbariumle.ru/?t=occ&id=51>.

## Описание

**Растение** травянистое, бесхлорофилльное, многолетнее, корневищное, наземное, голое. **Корневище** подземное, горизонтальное, светло-палево-коричневое, гладкое, прямое или слабоизогнутое, до 22 см длиной, (2,2)3–3,5(4) мм в диаметре, со многими узлами, без заметных перетяжек на всем протяжении, к вершине почти не сужающееся; междуузлия длиной (3)3,5–5,5(6,5) мм, каждый узел несет (5)6–8(10) сближенных чешуй; чешуи корневища направленные вверх, прижатые, бумажистые или пленчатые, тускло-желто-бурые, узкотреугольные, на верхушке от острых до заостренных, (0,8)1,0–1,8(2,0) мм длиной, (0,15)0,20–0,30(0,4) мм шириной у основания. **Корни** отходят от шейки на верхушке корневища, (2)4–5(6), очень тонкие, нитевидные, извилистые, до 6–10(12) см длиной, (0,1)0,2(0,3) мм в диаметре.

**Цветоносный побег** белый или белый с легким коричневатым оттенком, прямостоячий, прямой или слабоизогнутый, длиной 18–22 см, со стеблем (1,6)1,8–2,0(2,2) мм в диаметре, с 2 расставленными стерильными чешуями в нижней половине и несколькими цветками на верхушке. **Стерильные чешуи** пленчатые, широкотреугольные, тупые, трубчатые в основании, мелкие, (2)2,5–3(4) мм длиной, 3,5–4,5 мм шириной (уплощенные). **Соцветие** терминальная кисть, рыхлая, (5)7–10(12)-цветковая; рахис удлинняющийся по мере зацветания цветков. **Прицветники** треугольные, острые на верхушке, (1,4)1,6–2,0(2,2) мм длиной и шириной, неоппадающие. **Цветоножка и завязь** от прямостоячих до косых, слегка загнутые вверх, светло-оливково-буроватые, гладкие, неглубокобороздчатые, (1)1,2–1,5(1,6) см длиной, (0,7)0,8–0,9(1) мм в диаметре. **Цветки** раскрываются по 1(2) последовательно, колокольчатые, нешироко раскрытые, (1,1)1,2–1,4(1,5) см длиной, (6)7–8(9) мм в диаметре; чашелистики и лепестки снаружи редкобугорчатые, белые с коричневатым оттенком, внутри с тусклыми коричнево-пурпурными жилками; губа с белым центром и бледно-коричневыми боковыми лопастями; колонка бледно-буроватая, пыльник чисто-белый. **Дорзальный чашелистик** на 3/4 своей длины сросшийся с **лепестками** с образованием капюшона; свободные лопасти дорзального чашелистика и лепестков широкотреугольные, от тупых до тупых, на вершине слегка загнутые, 2,5–3 мм длины и ширины. **Латеральные чашелистики** так же объединены друг с другом и сросшиеся на 1/2 своей длины с лепестками; свободные лопасти отогнуты вниз, почти округлые, (1,8)2–2,2(2,4) мм длиной, на верхушке слегка капюшовидные. **Губа** от широкообратнояцевидной до почти круглой, цельная или неясно трехлопастная, (6,2)6,5–7(7,2) мм длиной и шириной (в уплощенном виде), сужающаяся и имеющая короткий ноготок у основания, сильно загнутая на абаксиальную сторону, с прямыми, цельными или слегка эрозированными краями; диск слегка утолщен, гладкий, без орнамента, в основании с крупной, мясистой, прямой белой железкой; железка 1,4–1,5 мм высотой и шириной, усеченная, на вершине мелкобугорчатая. **Колонка** довольно тонкая, прямостоячая, слегка изогнутая вперед, (6,8)7–9(9,2) мм высотой, (1)1,2(1,3) мм шириной, в вершинной части с короткими латерально направленными вперед крыльями, каждое из которых заканчивается остроконечным стелидием; ножка колонки довольно толстая, расположена под тупым углом к основанию колонки, прямая, длиной (1,9)2–2,2(2,3) мм, такой же ширины, как колонка. Крышечка пыльника полушаровидная, (0,8)1(1,2) мм в диаметре, покрыта папиллами, в основании с короткой ножкой; поллинии в виде 4 аморфных масс. **Плоды** неизвестны.

### Этимология

Видовой эпитет «*holochelia*» отсылает к цельной губе, практически не разделенной на лопасти.

### Экология и фенология

Произрастает в вечнозеленых широколиственных предгорных лесах по долинам рек, на высотах 900–1100 м над уровнем моря. Цветение с апреля по май.

### Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Nghe An Province:** Que Phong District, Hanh Dich Municipality, Pu Hoat Nature Reserve, 21 km NW of Kim Son town, forest, not far from stream, 19°45'11''N 104°47'26''E, elev. 970 m, 8 May 2018, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 2171* (голотип: LE: LE01048665);

**Quang Nam Province:** Nam Giang District, Song Thanh Nature Reserve, forest, humid river bank, 15°34'15"N 107°22'50"E, elev. 1040 m, 24 April 2019, *M.S. Nuraliev 2391* (LE: LE01058750);

Nam Giang District, Song Thanh Nature Reserve, forest, near river, 15°33'08"N 107°22'21"E, elev. 1100 m, 09 May 2019, *M.S. Nuraliev 2532* (LE: LE01058749).

### Распространение

Вьетнам: провинция Нгеан (заповедник Пухоат), провинция Куангнам (заповедник Сонгтхань).

### Таксономические отношения

Из всех видов *Didymoplexis* *D. holochelia* близок только к одному виду – *D. sirichaii* Suddee, узколокальному эндемику юго-западного Таиланда (Pedersen et al., 2014). Эти виды сходны по таким морфологическим признакам, как отсутствие орнаментации в виде папилл или бугорков на диске губы и наличие у основания губы выступающей мясистой прямостоячей железки с широкой, усеченной, несколько бугорчатой верхушкой. В то же время, *D. holochelia* отличается от *D. sirichaii* более высоким цветоносным побегом длиной 18–22 см (против 5–15 см), гладким, не утолщенным корневищем до 22 см длиной (против утолщенного, веретеновидного, клубневидного корневища 1,5–2,5 см длиной), более крупным цветком 11–15 мм длиной с цветоножкой и завязью 10–16 мм длиной (по сравнению с цветком 10–12 мм длиной с цветоножкой и завязью 2–6 мм длиной), светло-коричневым цветком с тусклым коричнево-фиолетовым оттенком жилок на листочках околоцветника и белой губой с бледно-коричневыми боковыми лопастями (по сравнению с чисто белыми цветками с равномерно ярко-желтой губой), и широкообратнояцевидной губой 6,2–7,2 мм длиной и шириной и шире своей длины, гладкой, слегка утолщенной в центре (по сравнению с обратнояцевидной губой

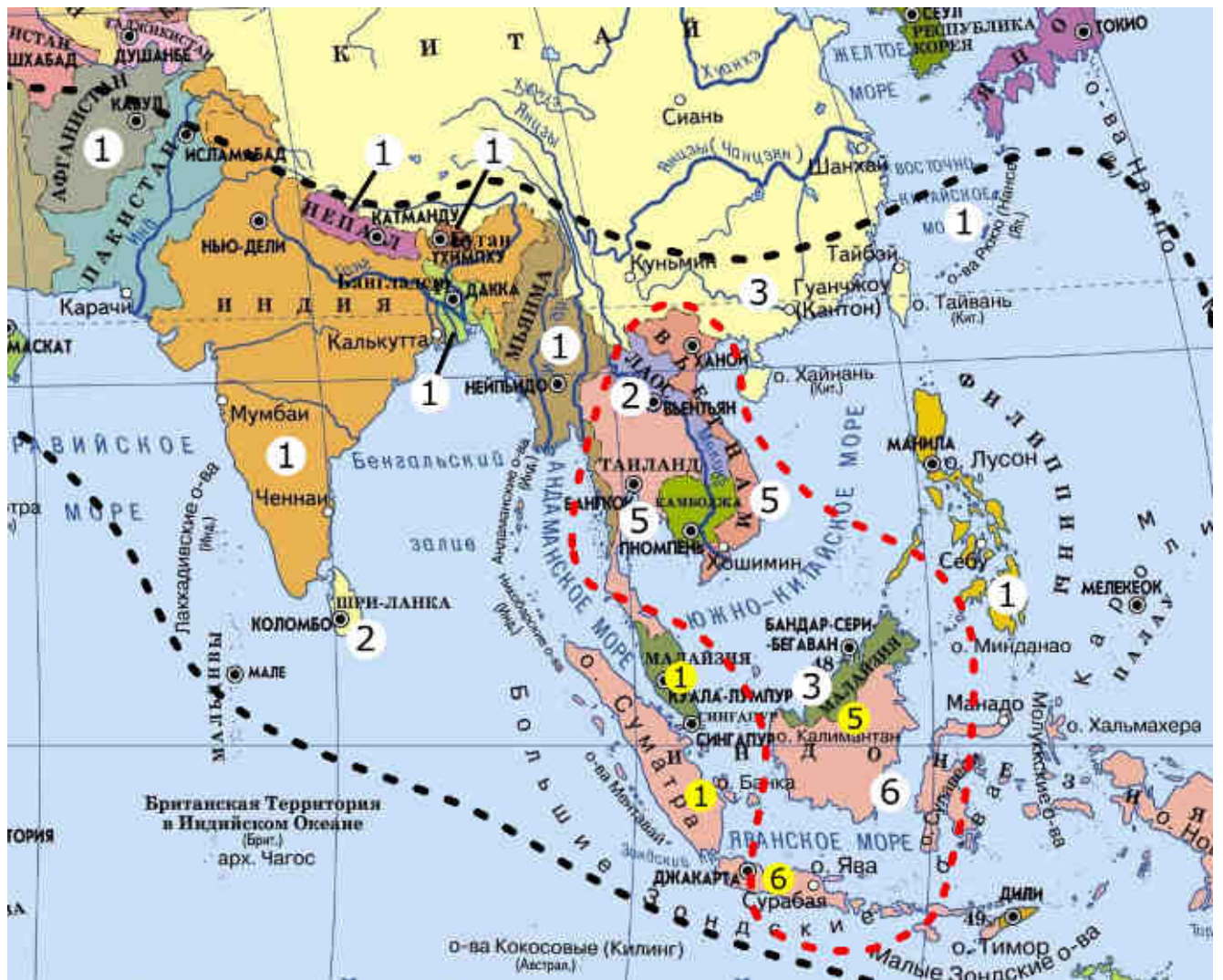


4–5,5 длиной, 3,5–5 мм шириной, длиннее своей ширины, орнаментированной заметной продольной полосой вдоль средней жилки).

Из других видов *Didymoplexis*, известных для флоры Вьетнама, некоторую схожесть с новым видом имеют *D. pallens* и *D. micradenia* (Rchb.) Hemsl. Эти виды характеризуются имеют отчетливо вздутыми клубнями, белыми цветками и орнаментацией в виде папилл или бугорков на диске губы. По этим признакам *D. holochelia* явным образом отличается от обоих видов.

### Ключ для определения видов *Didymoplexis* во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе

1. Цветок широко раскрытый; губа подвижно сочлелена с ножкой колонки; губа у основания с крупным призмовидным бугорком, покрытым многочисленными мелкими оливково-коричневыми бородавками, в центре с желто-оранжевым пятном; колонка с роговидными выростами.....*Didymoplexis vietnamica*  
- Цветок нешироко раскрытый (часто колокольчатый); губа неподвижно прикреплена к ножке колонки; орнаментация губы иная; колонка без роговидных выростов.....2
2. Цветок размером около 1.5–2.2 см; губа шириной 8–12 мм.....*Didymoplexis pallens*  
- Цветок размером чаще всего менее 1.5 см; губа шириной 3.5–7 мм.....3
3. Губа шириной 6–7 мм; диск без орнаментации; губа в основании диска (при переходе в ноготок) с крупной мясистой прямой белой железкой 1,4–1,5 мм высотой и шириной.....*Didymoplexis holochelia*  
- Губа шириной 3.5–5 мм; диск с одним или двумя продольными гребнями; ноготок в основании с розоватым бугорком или без бугорка.....4
4. Губа шириной 4–5 мм; диск прямой, с продольным килем, несущим бледно-коричневатые бородавчатые папиллы; ноготок без бугорка.....*Didymoplexis micradenia*  
- Губа шириной 3.5–4 мм; диск горбато изогнутый, с 2 низкими широкими гребнями, каждый гребень с продольным рядом прямых мясистых папилл; ноготок с розоватым двулопастным бугорком, несущим мясистые железистые папиллы.....*Didymoplexis gibbosa*



**Рис. 84.** Известное видовое разнообразие *Didymoplexis* в Азии (включая виды, описанные в ходе подготовки данной диссертации). Цифры в белых кружках означают число видов в странах; цифры в желтых кружках означают число видов в полуостровной Малайзии и на островах Суматра, Борнео и Ява. Черной пунктирной линией обозначен ареал распространения рода; красной пунктирной линией обозначена область наибольшего разнообразия.

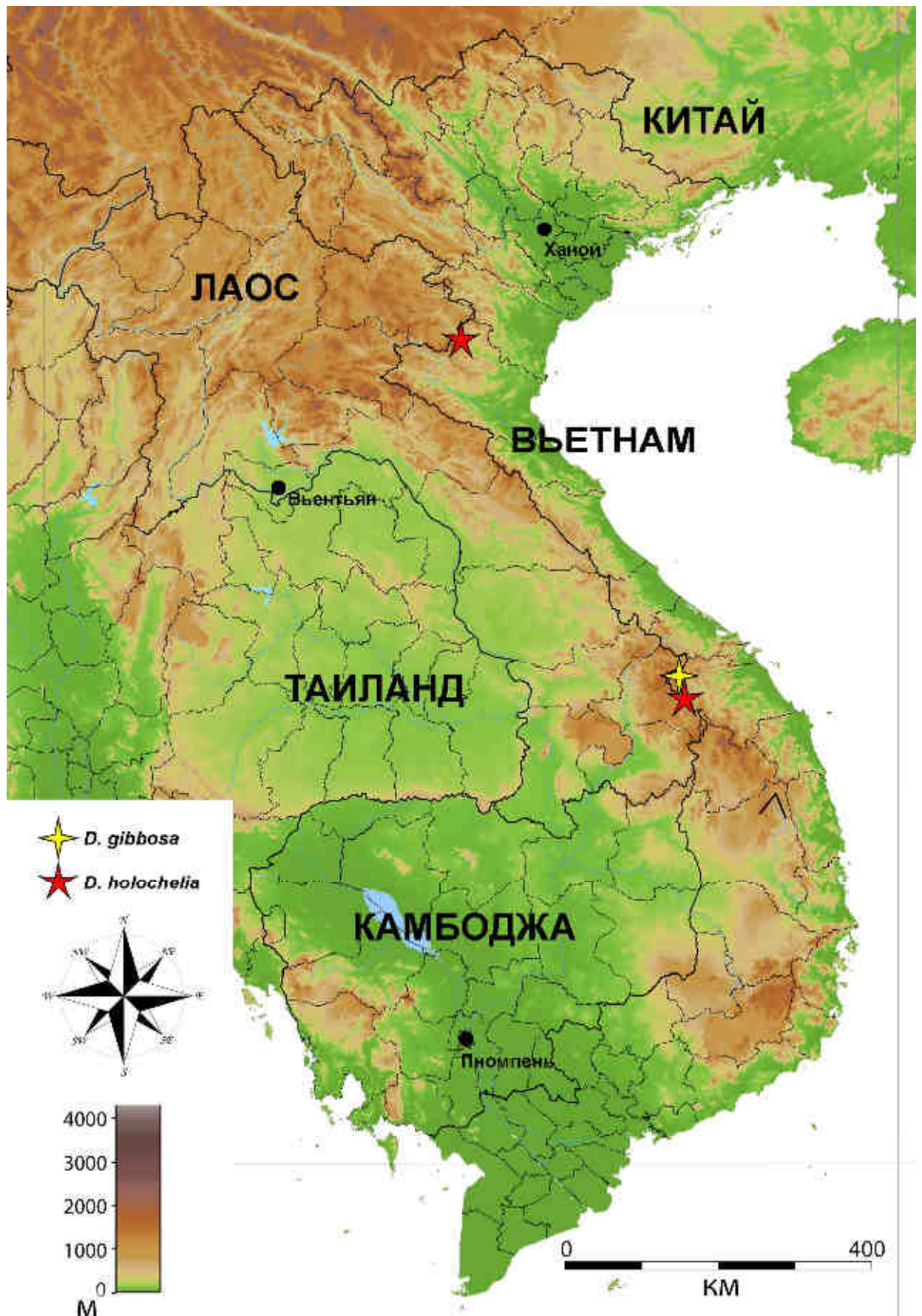
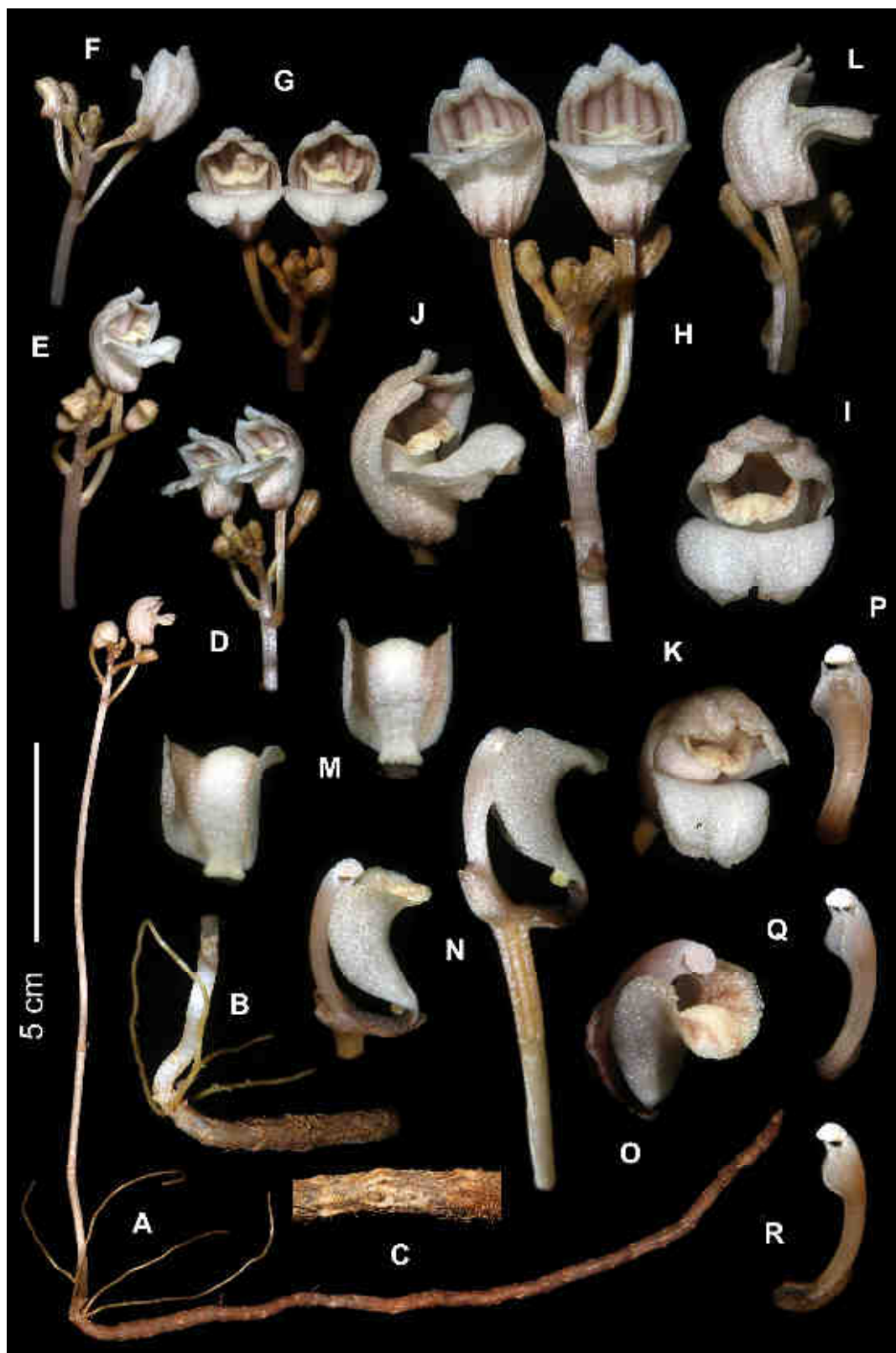


Рис. 85. Карта распространения *Didymoplexis gibbosa* и *D. holochelia*.





**Рис. 86.** *Didymoplexis gibbosa*, фотографии живых растений (образцы *Nuraliev et al.* *NUR 3450* и *NUR 3482*). **А.** Выкопанные растения. **В.** Корневища. **С.** Соцветия с бутоном (слева) и с увядающим цветком (справа), вечернее время суток. **Д.** Недавно опавший цветок, вид сбоку. **Е,** **Ф.** Недавно опавшие цветки, вид спереди. **Г.** Недавно опавший цветок с удаленными латеральными чашелистиками, вид снизу. **Н.** Цветоножка, завязь, губа и колонка, вид сбоку. **И.** Губа с разных ракурсов. **Ж.** Губа, ножка колонки и колонка, вид сбоку. **К.** Верхушка завязи и колонка с разных ракурсов. **Л.** Верхушка колонки, вид спереди.



**Рис. 87.** *Didymoplexis holochelia*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev et al. 2171*). **А.** выкопанное растение. **В.** Верхушка корневища и основание цветоносного побега. **С.** Участок корневища. **Д–Н.** Соцветие. **И.** Цветок, вид спереди. **Ж, К.** Цветки с разных ракурсов. **Л.** Цветок, вид сбоку. **М.** Губа, адаксиальная сторона. **Н.** Завязь, губа и колонка, вид сбоку. **О.** Губа и колонка, вид под углом. **Р–R.** Колонка, вид с адаксиальной стороны, под углом и сбоку.

**РОД VIETORCHIS (Averyanov et al., 2013, 2023)**

Род *Vietorchis* Aver. & Averyanova был описан в 2003 г. одновременно с единственным видом, *V. aurea* Aver. & Averyanova, обнаруженным в мае 2002 г. в равнинном известняковом ландшафте национального парка Кукфын, расположенного на севере Вьетнама примерно в ста километрах южнее Ханоя (Averyanov, Averyanova, 2003). Спустя год после публикации первоописания ботаники национального парка собрали еще несколько растений из той же популяции, что позволило существенно уточнить морфологическое описание и дополнить его иллюстрациями (Averyanov, 2010a). После этого и вплоть до появления результатов, полученных в рамках нашей работы, никакой новой информации о *Vietorchis* получено не было.

*Vietorchis* в его первоописании отнесен к трибе Orchideae подсемейства Orchidoideae (Averyanov, Averyanova, 2003), и такое его размещение в системе семейства стало общепринятым (Chase et al., 2015). При этом *Vietorchis* существенно отличается от других представителей подсемейства бесхлорофилльным габитусом, мясистыми, ветвящимися подземными осевыми органами, а также специфическим строением губы (включая массивный бугорок на ее основании). Морфологически *Vietorchis* считается наиболее близким к не менее редкому микогетеротрофному роду *Silvorchis* J.J.Sm., включающему два известных вида. Типовой вид, *S. colorata* J.J.Sm., описанный с Явы в 1907 г., с момента своего открытия никогда более не обнаруживался в природе, известен только по типовому сбору, и, вероятно, является вымершим. Второй вид, *Silvorchis*, *S. vietnamica* Aver., Dinh & K.S.Nguyen, был открыт в 2017 г. в южном Вьетнаме (Averyanov et al., 2018c).

Группа исследователей под руководством D. Szlachetko предложила объединить *Vietorchis* и *Silvorchis* в один род (Szlachetko et al., 2006; Olędrzyńska et al., 2016; см. также Olędrzyńska, Szlachetko, 2021). Эти работы, однако, не привнесли каких-либо новых данных об обсуждаемых видах и, соответственно, не содержат достаточных оснований для решения об объединении родов. Кроме того, синонимизация *Vietorchis* с *Silvorchis* приводит к потере таксономической информации: виды *Silvorchis* гораздо более близки друг к другу, чем к *Vietorchis*, но это сходство не будет отражено таксономически в случае объединения родов. В данной работе мы придерживаемся принятия *Vietorchis* как отдельного рода, хотя его включение в *Silvorchis* уже было принято Chase et al. (2015) и Govaerts et al. (2022). Очевидно, что обсуждение этого вопроса будет продолжено после появления молекулярно-филогенетических данных, получить которые, впрочем, будет непросто из-за редкости видов в природе и отсутствия в настоящее время материала, собранного в силикагель.

При подготовке данной диссертации были собраны образцы *Vietorchis*, имеющие явные отличия от *V. aurea*, что привело к описанию нового для науки вида (Averyanov et al., 2013). Кроме того, при участии автора диссертации был описан еще один новый вид рода,

обнаруженный вьетнамскими ботаниками. *Vietorchis*, таким образом, является эндемиком Вьетнама и включает три известных на данный момент вида, один из которых произрастает в северном Вьетнаме, а два других – в южном.

С морфологической точки зрения наиболее интересной особенностью *Vietorchis* является строение его подземных органов. Эти органы представляют собой короткие мясистые, обычно ветвящиеся оси, лишённые каких-либо филломов и корневых волосков. Образование дополнительных надземных побегов на этих осях неизвестно. Внешне эти оси напоминают одновременно вертикальное корневище с клубневидными корнями (Averyanov, 2010a; Averyanov et al., 2023) и клубневидное корневище (Averyanov et al., 2013). Для установления морфологической природы этих органов необходимо проведение специального морфолого-анатомического исследования, которое требует получения дополнительного (сохраненного в жидких фиксаторах) материала.

### Таксономический конспект *Vietorchis*

*Vietorchis* Aver. & Averyanova 2003, Updated Checkl. Orchids Vietnam: 92.

Aver. 2010, Turczaninowia 13: 21; Aver. et al. 2013, Taiwania 58: 252.

**Типовой вид:** *Vietorchis aurea* Aver. & Averyanova.

### Описание

**Растения** травянистые, бесхлорофилльные, многолетние, наземные, голые, преимущественно белого цвета. **Подземные осевые органы** мясистые, ветвящиеся, клубневидные. **Цветоносный побег** более или менее прямостоячий, покрытый стерильными чешуями, с несколькими рыхло расположенными цветками в верхней части в пазухах крупных прицветников. **Завязь** удлинённая, прямостоячая. **Цветки** сидячие, ресупинированные, широко раскрывающиеся, диаметром 1,5–2,5 см, ярко-желтые. **Чашелистики и лепестки** свободные. **Губа** толстая, без шпор, широко сросшаяся с колонкой, трехлопастная, с массивным адаксиальным бугорком в основании, с адаксиальным продольным килем. **Колонка** короткая и широкая, с выступающими боковыми крыльями; пыльник прямостоячий, с небольшим хохолком и 2 полушаровидными аурикулами; поллинаруий 1 с 2 поллиниями на общем висцидии, либо поллинаруиев 2, каждый с собственными каудиколой и висцидием, висцидии обычно покрыты бурсикулами; рыльце цельное, поперечно-продолговатое.

### Распространение

Род *Vietorchis* является эндемичным для Вьетнама и включает три вида (рис. 88).



Виды *Vietorchis* встречаются в вечнозеленых широколиственных и смешанных влажных равнинных и горных лесах.

### Ключ для определения видов *Vietorchis*

1. Растение 10–30 см высотой; лепестки косо-обратно-треугольные, значительно короче чашелистиков; медианная лопасть губы плоская, лопатообразная, усеченная; боковые лопасти губы узкопродолговатые, их длина превышает ширину; крылья колонки узкие, гораздо длиннее своей ширины, на верхушке двузубчатые; пыльник узкообратнояцевидный, с параллельными теками.....*Vietorchis aurea*

- Растение 3–11 см высотой; лепестки от узкояцевидных до широкояцевидных, едва короче чашелистиков; медианная лопасть губы коническая, сужающаяся от основания, на верхушке простая или разделена на 2 плоские линейные, расходящиеся под углом доли; боковые лопасти губы косые, полукруглые, их длина равна ширине; крылья колонки полукруглые, их длина равна ширине, на верхушке округлые; пыльник широкообратнояцевидный, с расходящимися под углом теками.....2

2. Медианная лопасть губы (эпихилий) разделена на верхушке на 2 тонкие линейные расходящиеся под углом доли длиной 1,5 мм; губа с абаксиальной стороны бескилевая; абаксиальная поверхность крыльев колонки гладкая или неравномерно бородавчатая.....

.....*Vietorchis furcata*

- Медианная лопасть губы (эпихилий) простая, хоботковидная с цельной или неясно трехзубчатой верхушкой; губа с абаксиальной стороны с отчетливым продольным килем; абаксиальная поверхность крыльев колонки гладкая.....*Vietorchis proboscidea*

**1. *Vietorchis aurea*** Aver. & Averyanova 2003, Updated Checkl. Orchids Vietnam: 95, fig. 10.

Aver. 2010, Turczaninowia 13: 22, fig. 11, 16e,f; Aver. et al. 2013, Taiwania 58: 252.

#### Гомотипный синоним:

*Silvorchis aurea* (Aver. & Averyanova) Szlach. 2006, Richardiana 6: 89. Olędrz. & Szlach. 2016, Phytion 56: 195, fig. 3; Olędrz. & Szlach. 2021, Biodiv. Res. Conserv. 62: 94, fig. 148.

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Ninh Binh Province: Nho Quan District, Cuc Phuong Municipality, Cuc Phuong national park, 22 May 2002, *N.M.Cuong, M.V.Xinh, N.H.Quang NMC 1643* (голотип: Herbarium of Cuc Phuong National Park!, изотипы: HN!, LE: LE01076728!).

Изображение изотипа доступно по ссылке:

<https://en.herbariumle.ru/?t=occ&id=57609>

## Описание

**Растение** травянистое, бесхлорофильное, многолетнее, корневищное, наземное, голое, в основном молочно-белое. **Подземные осевые органы** мясистые, длиной до 2 см. **Цветоносный побег** прямостоячий или восходящий, 10–30 см высотой, со стеблем 2–3 мм толщиной, покрытый стерильными чешуями, с 1–5 рыхло расположенными цветками в верхней части. **Стерильные чешуи** рыхло расположенные, белые, ланцетные, заостренные на верхушке, 1–3 см длиной, 3–5 мм шириной. **Прицветники** молочно-белые, ланцетные, острые на верхушке, 1,5–2 см длиной, 3–5 мм шириной. **Завязь** молочно-белая, цилиндрическая, слегка изогнутая, с 6 ребрами, 1,5–2 см длиной, 2,5–3 мм в диаметре, закручена в основании. **Цветки** сидячие, ресупинированные, широко раскрытые, около 2 см в диаметре, золотисто-желтые; губа в центре с несколькими короткими и широкими оранжево-красными штрихами. **Чашелистики** цельнокрайние, широкояйцевидные, тупые на верхушке; дорзальный чашелистик 6–8 мм длиной и шириной; латеральные чашелистики 9–11 мм длиной, 6–8 мм шириной. **Лепестки** неясно ромбовидные, тупые на верхушке, мелко-зубчатые по краю ближе к верхушке, 6–7 мм длиной, 4–5 мм шириной. **Губа** мясистая, толстая, широко сростается с основанием колонки, загнута вверх в области эпихилия, 3-лопастная, 10–12 мм длиной, 7–9 мм шириной (при уплощенных боковых лопастях), в основании с адаксиальным бугорком; бугорок крупный, глянцевоый, узко-полуяйцевидный, сужающийся и коротки оттянутый дистально. Боковые лопасти губы (лопасти гипохилия) продолговатые, вогнутые в дистальной части, тупые на верхушке, 8–9 мм высотой, около 3 мм шириной. Медианная лопасть губы (эпихилий) обратно-клиновидная (расширенная дистально и тупая на верхушке), жесткая, 6–8 мм длиной, 2–3 мм шириной. **Колонка** желтая, 2 мм высотой и шириной; боковые крылья колонки мясистые, широкосерповидные, неясно двузубые на верхушке, 3 мм длиной, 1 мм и шириной, снаружи гладкие или неравномерно бородавчатые; аурикулы у основания пыльника белые, полушаровидные, мелкобородавчатые, 2 мм в диаметре; ростеллум в виде небольшой плохо заметной складки, расположенной между основаниями тек. Пыльник верхушечный, прямой, обратнойцевидный, 2 мм высотой, 1,5 мм шириной, темно-красный, с параллельными теками и узким связником, бурсикулы 2; поллиinarieв 2, булавовидные, около 2 мм длиной, каждый с толстой индивидуальной каудиколой и дисковидным висцидием. Рыльце расположено под бурсикулами, широкое, полулунной формы, цельное, плоское. **Плоды** неизвестны.

## Этимология

Видовой эпитет «*aurea*» отсылает к золотисто-желтому цвету цветков.

## Экология и фенология

Произрастает в первичных вечнозеленых широколиственных влажных лесах на аллювиальных почвах, между скалистыми карстовыми гребнями, на высоте 350 м над уровнем моря. Цветение с апреля по июнь.

## Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Ninh Binh Province:** Nho Quan District, Cuc Phuong Municipality, Cuc Phuong national park, 22 May 2002, *N.M.Cuong, M.V.Xinh, N.H.Quang NMC 1643* (голотип: Herbarium of Cuc Phuong National Park, изотипы: HN, LE: LE01076728);

Cuc Phuong National Park, May 2004, *M.V. Xinh, MVX 261* (Herbarium of Cuc Phuong National Park, HN, LE: LE01076723).

## Распространение

Эндемик Вьетнама, национального парка Кукфын. Известен из единственного местонахождения.

**2. *Vietorchis furcata*** Aver. & Nuraliev 2013, *Taiwania* 58: 253, fig. 1, 2. (рис. 89)

Aver. 2013, *Turczaninowia* 16: 160, fig. 80h–k, 81g–i.

### Гомотипный синоним:

*Silvorchis furcata* (Aver. & Nuraliev) Ołędz. & Szlach. 2016, *Phyton* 56: 198, fig. 2. Ołędz. & Szlach. 2021, *Biodiv. Res. Conserv.* 62: 96, fig. 150.

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Dak Lak Province: Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, mixed forest, 12°23'50"N 108°20'50"E, elev. 1000 m, 11 April 2012, *M.S. Nuraliev 518* (голотип: LE: LE01076760!).

Изображение голотипа доступно по ссылке:

<https://en.herbariumle.ru/?t=occ&id=57640>

## Описание

**Растение** травянистое, бесхлорофильное, многолетнее, корневищное, наземное, голое, в основном молочно-белое. **Подземные осевые органы** мясистые ветвящиеся, мясистые; ветви длиной до 3 см. **Цветоносный побег** прямостоячий или восходящий, 3–5(7) см высотой, со стеблем 1,5–2,5 мм толщиной, покрытый стерильными чешуями, с 1–2(3) рыхло расположенными цветками в верхней части. **Стерильные чешуи** рыхло расположенные, перекрывающиеся, белые (до светло-желтовато-белых), продолговатые, тупые на верхушке,

(0,5)1,2–1,5 см длиной, 4–6(7) мм шириной. **Прицветники** почти белые, тонкие, продолговато-яйцевидные, тупые на верхушке, 1,5–2 см длиной, 6–8(10) мм шириной. **Завязь** белая до желтовато-белой, прямостоячая, цилиндрическая, дистально изогнутая, с 6 выраженными ребрами, 1,5–2(2,2) см длиной, 2–2,5 мм в диаметре, закручена в основании. **Цветки** сидячие, ресупинированные, широко раскрытые, 1,5–2 см в диаметре, ярко-желтые; крылья колонки, бугорок губы и боковые лопасти губы с более или менее выраженными тусклыми красновато-оранжевыми отметинами. **Чашелистики** цельнокрайние; дорзальный чашелистик от широкоэллиптического до широкояйцевидного, с закругленной верхушкой, часто слегка капюшоновидный, 6–8 мм длиной, 5–6 мм шириной; латеральные чашелистики косояйцевидные, тупые на верхушке, 7–12 мм длиной, 4–6 мм шириной. **Лепестки** от косояйцевидных до широкояйцевидных, округлые или притупленные на верхушке, цельнокрайние или неглубоко зубчатые или городчатые по краю, 6–9 мм длиной, 4–6 мм шириной. **Губа** мясистая, толстая, широко сростается с основанием колонки, загнута вверх, 3-лопастная, 7–9 мм длиной, 4–6 мм шириной (при уплощенных боковых лопастях), с высоким толстым продольным килем на абаксиальной и адаксиальной сторонах, в основании с адаксиальным бугорком; бугорок крупный, глянцевый, полуяйцевидный. Боковые лопасти губы (лопасти гипохилия) полукруглые, косые, вогнутые, 2,5–3 мм высотой, 3–3,5 мм шириной. Медианная лопасть губы (эпихилий) узкоконическая, сужающаяся от основания, 3–4 мм длиной, 0,7–1 мм в диаметре, на верхушке вильчато разделена на 2 плоские, тонкие, линейные, расходящиеся доли длиной 1,5 мм. **Колонка** желтая, 3 мм высотой и шириной; боковые крылья колонки крупные, мясистые, полукруглые, чашеобразно вогнутые, 1,5–2 мм длиной и шириной, снаружи гладкие или неравномерно бородавчатые; аурикулы у основания пыльника белые, полушаровидные, мелкобородавчатые, 1 мм в диаметре; ростеллум в виде небольшой плохо заметной складки, расположенной между основаниями тек. Пыльник верхушечный, прямой, обратнаяйцевидный, 2 мм высотой и шириной, темно-красновато-фиолетовый, покрытый мелкими папиллами, с расходящимися под углом теками и узким связником, бурсикулы 2, голубоватые, полуобратнаяйцевидные, соприкасающиеся друг с другом; поллиnaireв 2, булавовидные, 1,5 мм длиной, каждый с узкой цилиндрической индивидуальной каудиколой и небольшим дисковидным висцидием. Рыльце расположено под бурсикулами, поперечно-продолговатое до полулунной формы, покрытое мелкими папиллами, цельное, слегка вогнутое. **Плоды** неизвестны.

### Этимология

Видовой эпитет «*furcata*» отсылает к вильчато разветвленной верхушке губы.

## Экология и фенология

Произрастает в первичных вечнозеленых широколиственных и смешанных влажных лесах на выровненных террасах горных склонов, сложенных силикатными материнскими породами, на высотах 1000–1500 м над уровнем моря. Цветение с (марта) апреля по май.

В цветках при визуальном осмотре не обнаруживается нектар, и они, вероятно, эксплуатируют механизм обманного энтомофильного опыления. Ярко-желтые цветки резко контрастируют с лесной подстилкой, что говорит в пользу визуальной аттракции насекомых. Некоторые из наблюдаемых цветков имели пустые теки; вероятно, поллинии были удалены опылителями.

## Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Dak Lak Province:** Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, mixed forest, 12°23'50"N 108°20'50"E, elev. 1000 m, 11 April 2012, *M.S. Nuraliev 518* (голотип: LE: LE01076760).

там же, 1 April 2013, *M.S. Nuraliev 747* (паратип: LE: LE01076758);

Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, forest, near small river, 12°23'41"N 108°20'55"E, elev. 1100 m, 28 May 2014, *M.S. Nuraliev 998* (LE: LE01076759);

там же, 19 May 2019, *M.S. Nuraliev 2572* (LE: LE01061361);

**Khanh Hoa Province:** Dien Khanh District, Suoi Cat Municipality, Hon Ba Range, around point 12°07'N 108°56'E, elev. 1500 m a.s.l., 15–20 April 2006, *Kuznetsov et al. s.n.* (фото LE: LE01076754).

**Lam Dong Province:** Bao Lam District, Loc Bac Municipality, 14 km WNW of Loc Thang town, forest, 11°44'48"N 107°43'04"E, elev. 1200 m, 10 April 2013, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 810* (паратип: LE: LE01076727).

## Распространение

Вьетнам: провинции Даклак (национальный парк Чуянгсин), Кханьхоа (заповедник Хонба), Ламдонг (лесное хозяйство недалеко от города Баолок).

## Примечания

*Vietorchis furcata* описан в рамках подготовки данной диссертации как новый для науки вид.

**3. *Vietorchis proboscidea*** Aver., Vuong & V.C.Nguyen 2023, Phytotaxa 619: 269, fig. 6.

**Тип:** ВЬЕТНАМ. Lam Dong Province: Dam Rong District, Lien Srong Commune, mycoheterotrophic orchid, near the stream in primary broad-leaved forest, 28 April 2023, *Truong Ba Vuong, Nguyen Van Canh, BV 1716* (голотип: VNM: VNM00063991!, фото LE01124200).

**Описание**

**Растение** травянистое, бесхлорофилльное, многолетнее, корневищное, наземное, голое, в основном молочно-белое. **Подземные осевые органы** мясистые ветвящиеся, мясистые; ветви длиной 1,5–2 см. **Цветоносный побег** прямостоячий, прямой или слегка извилистый, (5)6–10(11) см высотой, со стеблем (2,5)3–3,5(4) мм толщиной, покрытый стерильными чешуями, с 1–2(4) рыхло расположенными цветками в верхней части. **Стерильные чешуи** рыхло расположенные, белые, продолговатые, тупые или заостренные на верхушке, 1,5 см длиной, около 5 мм шириной. **Прицветники** белые или белые с желтоватым оттенком, с мелкими пурпурными штрихами, тонкие, узко-яйцевидные, заостренные на верхушке, (1,2)1,4–1,8(2) см длиной, 6–8 мм шириной. **Завязь** белая до желтовато-белой, прямостоячая, цилиндрическая, на вершине изогнутая, с 6 выраженными ребрами, (1,4)1,6–2,2(2,5) см длиной, (2,5)3–4(4,5) мм в диаметре, закручена в основании. **Цветки** сидячие, ресупинированные, широко раскрытые, 1,6–2 см в диаметре, ярко-желтые; абаксиальная поверхность чашелистиков с многочисленными мелкими темно-красными пятнами; адаксиальная поверхность гипохилия, бугорок губы и крылья колонки темно-желтые и обычно с многочисленными красными пятнами неправильной формы. **Чашелистики** цельнокрайние; дорзальный чашелистик узкояйцевидный, с закругленной верхушкой, часто слегка капюшоновидный, 6,5–8 мм длиной, 4,55–5 мм шириной; латеральные чашелистики косояйцевидные, тупые на верхушке, 9,5–10,5 мм длиной, 4,8–5,2 мм шириной, с небольшим абаксиальным килем. **Лепестки** от косояйцевидных до широкояйцевидных, округлые на верхушке, слегка капюшоновидные, цельнокрайние или слегка волнистые по краю, 7–7,5 мм длиной, 5–5,5 мм шириной. **Губа** мясистая, толстая, широко срастается с основанием колонки, загнута вверх, 3-лопастная, 10,5–12 мм длиной, 4–6 мм шириной (при уплощенных боковых лопастях), в основании с адаксиальным бугорком; бугорок крупный, глянцевый, узко-полуяйцевидный. Боковые лопасти губы (лопасти гипохилия) практически полукруглые, вогнутые, 3–4 мм длиной и шириной. Медианная лопасть губы (эпихилий) узкоконическая, сужающаяся от основания, хоботковидная, простая, 4–4,5 мм длиной, 0,8–1 мм в диаметре, на верхушке цельная или неясно трехзубчатая. **Колонка** желтая, 4,5–5 мм высотой; боковые крылья колонки крупные, мясистые, полукруглые, чашеобразно вогнутые, 2 мм длиной, 1,5 мм шириной, гладкие с обеих

сторон; аурикулы у основания пыльника белые, полушаровидные, мелкобородавчатые, 1 мм в диаметре; ростеллум в виде небольшой плохо заметной складки, расположенной между основаниями тек. Пыльник верхушечный, прямой, обратнойцевидный, 2,4–2,6 мм высотой, 2,2–2,4 мм шириной, темно-фиолетовый, покрытый мелкими папиллами, с расходящимися под углом теками и узким связником,; поллинаруий с 2 поллиниями на общем висцидии; висцидий голый (на поздних стадиях цветения, то есть бурсикулы не обнаружены), полукуглый, темно-фиолетовый; каждый поллиний булавовидный, 0,8–0,9 мм длиной, темно-фиолетовый, с желто-оранжевой каудикулой. Рыльце расположено под ростеллумом, поперечно-овальное, цельное, вогнутое. **Плоды** неизвестны.

### Этимология

Видовой эпитет «*proboscidea*» отсылает к простому, узкокониическому эпихилию, напоминающему хоботок.

### Экология и фенология

Произрастает в вечнозеленых широколиственных и лесах на гранитах, на высотах около 1000 м над уровнем моря. Цветение с апреля по май.

### Изученные образцы

**ВЬЕТНАМ. Lam Dong Province:** Dam Rong District, Lien Srong Commune, mycoheterotrophic orchid, near the stream in primary broad-leaved forest, 28 April 2023, *Truong Ba Vuong, Nguyen Van Canh, BV 1716* (голотип: VNM: VNM00063991!, фото LE01124200);

там же, 28 April 2023, *Truong Ba Vuong, Nguyen Van Canh, BV 1717, BV 1718* (паратипы: LE, VNM00063993);

там же, 24 April 2023, *Truong Van Can, Dinh Quang Diep s.n.* (фото LE01124199).

### Распространение

Эндемик Вьетнама, района Дамронг провинции Ламдонг. Известен из единственного местонахождения.

### Примечания

*Vietorchis proboscidea* морфологически очень близок к *V. furcata*, с которым произрастает симпатрически, однако отличается от последнего отсутствием отчетливого продольного кия на абаксиальной стороне губы, гладкой (против гладкой или неравномерно бородавчатой) абаксиальной поверхностью крыльев колонки и, важнее всего, простой, хоботковидной



медианной лопастью губы (т.е. эпихилием) с цельной или неясно трехзубчатой верхушкой (против медианной лопасти губы, разделенной на верхушке на 2 тонкие линейные расходящиеся под углом доли длиной 1,5 мм).

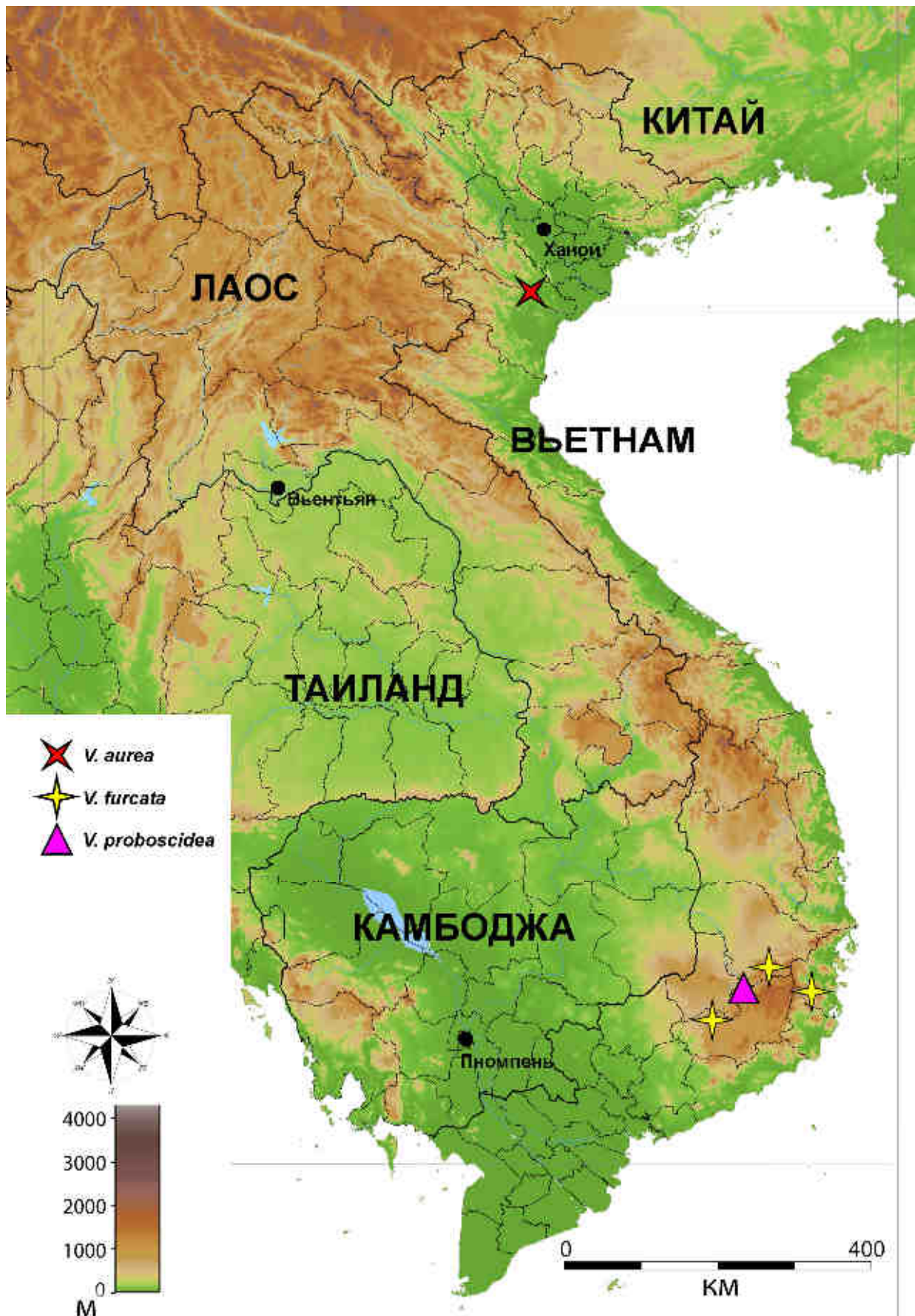
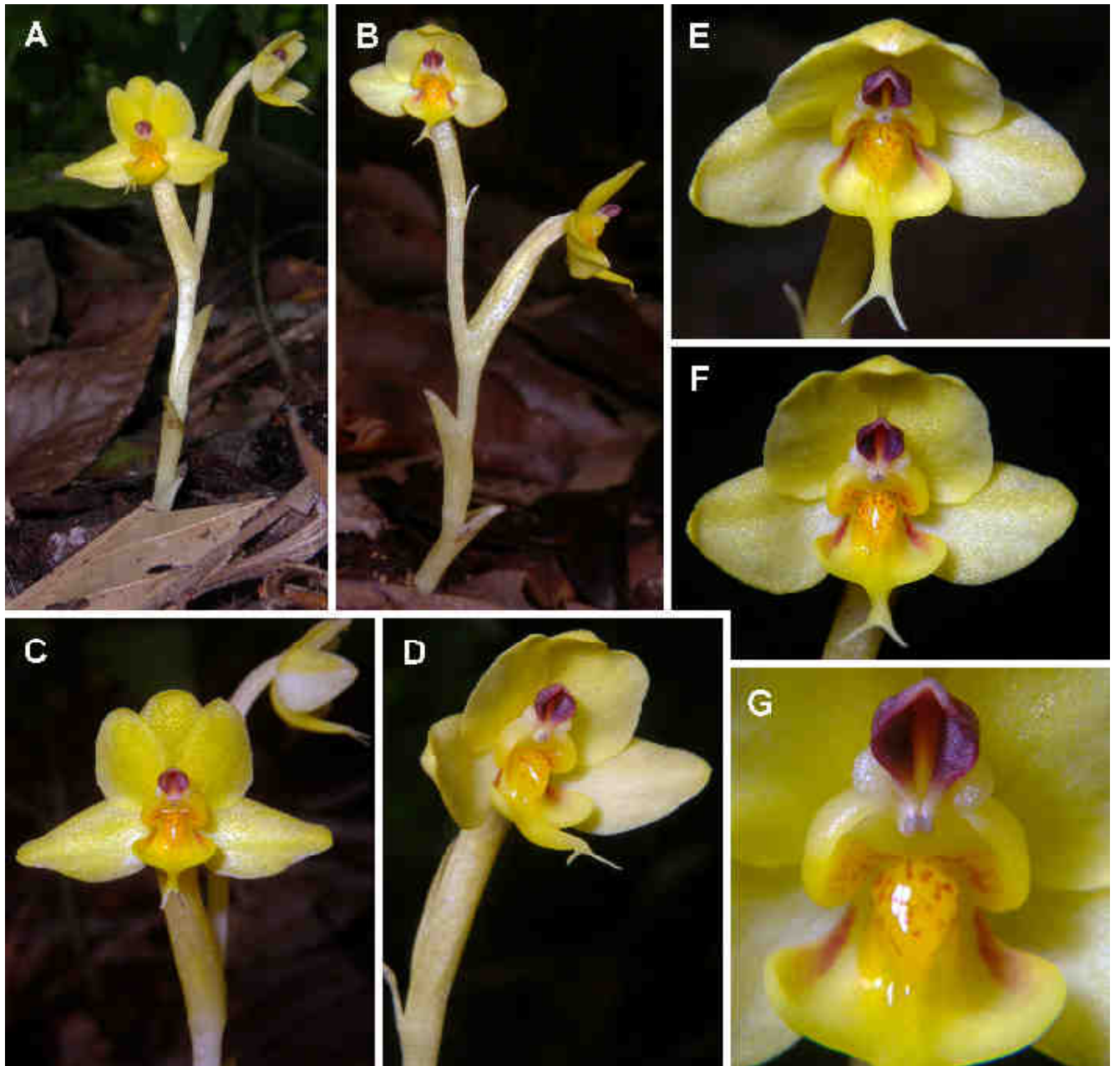


Рис. 88. Карта распространения видов *Vietorchis*.



**Рис. 89.** *Vietorchis furcata*, фотографии живых растений (образец *Nuraliev 518*). **А, В.** Цветоносные побеги. **С-Е.** Цветок с разных ракурсов. **Г.** Гипохилий и колонка, вид спереди.

## ГЛАВА 8. РАЗНООБРАЗИЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МИКОГЕТЕРОТРОФНЫХ РАСТЕНИЙ В ВОСТОЧНОМ ИНДОКИТАЕ

### ОБОБЩЕНИЕ СВЕДЕНИЙ О ВИДОВОМ РАЗНООБРАЗИИ

Согласно приведенному ниже списку, всего во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе известно 76 видов микогетеротрофных покрытосеменных, относящихся к восьми семействам. Большая их часть (49 видов) относится к Orchidaceae, по восемь видов имеют семейства Burmanniaceae и Thismiaceae, пять видов – Triuridaceae, по два вида Gentianaceae и Petrosaviaceae, и по одному виду – Ericaceae и Polygalaceae. Во Вьетнаме известно 69 видов, в Камбодже – 12 видов, в Лаосе – 25 видов. Оба микогетеротрофных вида мировой флоры, не относящихся к покрытосеменным, произрастают за пределами Юго-Восточной Азии (см. Главу 1).

Микогетеротрофные растения зарегистрированы в 34 из 63 субъектов Вьетнама уровня провинции (включая провинции и города центрального подчинения), в трех из 24 провинций Камбоджи и в 10 из 17 провинций Лаоса (рис. 90).

### Список видов микогетеротрофных покрытосеменных во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе.

Распространение указано с точностью до провинций.

Для видов, не охваченных в предыдущих главах, информация о распространении взята из цитируемых источников и дополнена оригинальными образцами, собранными в ходе подготовки данной диссертации. Изучение оригинальных образцов (перечень которых приведен ниже) позволило уточнить распространение некоторых видов на уровне провинций.

Звездочкой напротив вида отмечены новые для науки виды, описанные в ходе данной работы. Звездочкой напротив страны и провинции отмечены новые национальные находки и новые находки для провинций, соответственно.

#### Семейство Petrosaviaceae (данная работа)

*Petrosavia sakurarii* (Makino) J.J.Sm. ex Steenis

Вьетнам: \* Виньфук, Лаокай, \* Нгеан, \* Хазянг

*Petrosavia stellaris* Весс.

\* Вьетнам: Даклак, Контум, Кханьхоа, Ламдонг, Ниньтуан

#### Семейство Burmanniaceae

*Burmannia championii* Thwaites (Dang et al., 2015)

Вьетнам: Кьензянг

*Burmanna coerulea* Aver. (Averyanov, 2005)

Вьетнам: Хазянг

*Burmanna itoana* Makino (данная работа)

\* Вьетнам: Зялай, Куангнам, Шонла

*Burmanna lutescens* Весс. (данная работа)

\* Вьетнам: Зялай, Контум, Фуйен

*Burmanna nepalensis* (Miers) Hook. f. (данная работа)

Вьетнам: Бариа-Вунгтау, Биньфыок, Донгнай, Кьензянг

\* Лаос: Боликхамсай

Камбоджа: Кампонгспы, Кампот, Кахконг

*Burmanna oblonga* Ridl. (Nguyen 2003; Cho et al., 2016)

Вьетнам: \* Даклак, \* Дакнонг, Донгнай

Камбоджа: Кампот

*Burmanna unguiculata* Aver. (Averyanov, 2005)

Вьетнам: Туйенкуанг

*Burmanna wallichii* (Miers) Hook. f. (Nguyen 2003; Newman et al., 2007; Cho et al., 2016)

Вьетнам: Кьензянг

Камбоджа: Кахконг

Лаос: Кхаммуан

**Семейство *Thismiaceae*** (данная работа)

*Thismia annamensis* K.Larsen & Aver.

Вьетнам: \* Даклак, Дакнонг, \* Зялай, \* Контум, \* Куангнгай, \* Кханьхоа, \* Фуйен

*Thismia bokorensis* Suetsugu & Tsukaya

Камбоджа: Кампот

*Thismia javanica* J.J.Sm.

Вьетнам: \* Куангчи, \* Кханьхоа

\* *Thismia micronata* Nuraliev

Вьетнам: Даклак, Ламдонг

*Thismia nigricoronata* Kumar & S.W.Gale

Лаос: Вьентьян

*Thismia okhaensis* Luu, Tich, G.Tran & Dinh

Вьетнам: Кханьхоа

\* *Thismia puberula* Nuraliev

Вьетнам: Даклак

*Thismia tentaculata* K.Larsen & Aver.

Вьетнам: Куангчи, \* Кханьхоа

### Семейство **Triuridaceae** (данная работа)

*Sciaphila arcuata* Aver.

Вьетнам: Кханьхоа

*Sciaphila arfakiana* Весс.

Вьетнам: \* Зялай, \* Куангнам, Ниньтуан, Тхыатхиенхуэ

*Sciaphila densiflora* Schltr.

\* Вьетнам: Контум

*Sciaphila nana* Blume

Вьетнам: Даклак, \* Зялай, \* Контум, \* Куангнам

*Sciaphila stellata* Aver.

Вьетнам: Баккан, \* Контум, \* Куангнам

### Семейство **Orchidaceae**

*Aphyllorchis annamensis* Aver. (Newman et al., 2007; Averyanov, 2011)

Вьетнам: Дакнонг, Контум, Нгеан

Лаос: без локатилета

*Aphyllorchis caudata* Rolfe ex Downie (Newman et al., 2007; Averyanov et al., 2015)

Вьетнам: Ламдонг

Лаос: без локатилета

*Aphyllorchis evrardii* Gagner. (Newman et al., 2007; Schuiteman et al., 2008; Averyanov, 2011)

Вьетнам: Зялай, Ламдонг

Лаос: Кхаммуан

*Aphyllorchis montana* Rchb.f. (Averyanov, 2011; Cho et al., 2016)

Вьетнам: Бариа-Вунгтау, Кьензянг, Ниньтуан, Тханьхоа

Камбоджа: Кампонгспы

*Aphyllorchis pallida* Blume (Averyanov, 2011; Tagane et al., 2015; Cho et al., 2016)

Вьетнам: Даклак, Ламдонг

Камбоджа: Кампот

*Aphyllorchis simplex* Tang et F.T.Wang (Averyanov, 2011)

Вьетнам: Хоабинь

*Cephalanthera ericiflora* Szlach. & Mytnik (Szlachetko et al., 2008)

Лаос: Боликхамсай

*Cephalanthera exigua* Seidenf. (данная работа)

\* Вьетнам: Ламдонг

Лаос: Сиангкхуанг

*Cyrtosia faberi* (Rolfe) Aver. (Averyanov, 2011)

Вьетнам: Лаокай, \* Нгеан

*Cyrtosia falconeri* (Hook.f.) Aver. (Averyanov, 2011)

Вьетнам: Лайтяу, Лаокай, Шонла

*Cyrtosia integra* (Rolfe ex Downie) Garay (Newman et al., 2007; Schuiteman et al., 2008; Averyanov, 2011)

Вьетнам: Баккан, Тхыатхиенхуэ, Хазянг

Лаос: Вьентьян, Сиангкхуанг

*Cyrtosia javanica* Blume (Averyanov, 2011; Cho et al., 2016)

Вьетнам: Каобанг, Куангбинь, Ханой, Хоабинь

Камбоджа: без локатилета

*Cyrtosia lindleyana* Hook.f. & Thomson (Averyanov, 2011)

Вьетнам: Лаокай, \* Нгеан, Хазянг

*Cyrtosia nana* (Rolfe ex Downie) Garay (Averyanov, 2011; Kumar et al., 2016, 2018)

Вьетнам: Куангбинь, Нгеан, Ниньбинь, Тханьхоа

Лаос: Вьентьян

*Didymoplexiella laosensis* S.W.Gale & Kumar (данная работа)

\* Вьетнам: Зялай, Куангнам

Лаос: Вьентьян, Кхаммуан

*Didymoplexiella ornata* (Ridl.) Garay (данная работа)

Вьетнам: Куангнинь

*Didymoplexiella siamensis* (Rolfe ex Downie) Seidenf. (данная работа)

Вьетнам: Куангбинь, Куангчи, Ламдонг, Нгеан, Туйенкуанг

Камбоджа: Кахконг

Лаос: Секонг

*Didymoplexiopsis khiriwongensis* Seidenf. (Averyanov, 2011, 2013a; Averyanov et al., 2019c)

Вьетнам: Куангбинь, Куангчи, Кханьхоа, \* Нгеан, Тхыатхиенхуэ, Хатинь

Лаос: Аттапеу, Кхаммуан

\* *Didymoplexis gibbosa* Aver. & Nuraliev (данная работа)

Вьетнам: Куангнам

\* *Didymoplexis holochelia* Aver. & Nuraliev (данная работа)

Вьетнам: Нгеан, Куангнам



*Didymoplexis micradenia* (Rchb.f.) Hemsl. (Hsu, Chung, 2007)

Вьетнам: без локатилета

*Didymoplexis pallens* Griff. (Averyanov, 2011; Averyanov et al., 2016, 2018a)

Вьетнам: Баккан, Дакнонг, Ламдонг, Лаокай, Нгеан, Ниньбинь, Тхыатхиенхуэ, Хоабинь

Лаос: Вьентьян, Сиангкхуанг

*Didymoplexis vietnamica* Ormerod (Averyanov, 2011; Averyanov et al., 2018a)

Вьетнам: Нгеан, Ниньбинь

Лаос: Луангпрабанг

*Eriopogium roseum* (D.Don) Lindl. (Newman et al., 2007; Schuiteman et al., 2008; Averyanov, 2011, 2013a; Kumar et al., 2016; Averyanov et al., 2019c)

Вьетнам: Баккан, \* Даклак, \* Зялай, Каобанг, Лайтяу, Ламдонг, Куангбинь, \* Контум, Куангчи, Нгеан, Тхыатхиенхуэ, Хатинь

Лаос: Вьентьян, Кхаммуан

*Erythrorchis altissima* (Blume) Blume (Averyanov, 2011; Cho et al., 2016)

Вьетнам: Дананг, Донгнай, Куангбинь, Куангнам, Куангчи, Кханьхоа, Кьензянг, Ниньтуан, Тхыатхиенхуэ, Хайфон, Ханой

Камбоджа: Кампот

*Erythrorchis ochobiensis* (Hayata) Garay (Newman et al., 2007; Schuiteman et al., 2008)

Лаос: Чампасак

*Galeola keo* Schuit. & M.Forbes (Schuiteman and Forbes, 2021)

Лаос: Сиангкхуанг

*Galeola nudifolia* Lour. (Averyanov, 2011)

Вьетнам: Куангбинь, Куангчи, \* Нгеан, Ниньбинь, Тханьхоа, Тхыатхиенхуэ, Хатинь, Хоабинь

Лаос: без локатилета

Камбоджа: без локатилета

*Gastrodia bambu* Metusala (Averyanov et al., 2018b; Metusala, 2020)

Вьетнам: Шонла

*Gastrodia exilis* Hook.f. (Schuiteman et al., 2008; Averyanov, 2013b; Suetsugu et al., 2017a)

Вьетнам: Зялай

Камбоджа: Кампот

Лаос: Чампасак

*Gastrodia major* Aver. (Averyanov, 2011)

Вьетнам: Даклак

*Gastrodia punctata* Aver. (Averyanov, 2011)

Вьетнам: Ламдонг

*Gastrodia taiensis* Tuyma (Averyanov, 2011)

Вьетнам: Лаокай

*Gastrodia theana* Aver. (Averyanov, 2011)

Вьетнам: \* Зялай, Тхыатхиенхуэ

*Gastrodia tonkinensis* Aver. et Averyanova (Averyanov, 2011)

Вьетнам: Хатинь, Хоабинь

*Lecanorchis malaccensis* Ridl. (Averyanov, 2011; Truong et al., 2020)

Вьетнам: Дакнонг, Контум, Кханьхоа

*Lecanorchis moritae* Suetsugu & T.C.Hsu (Truong et al., 2020)

Вьетнам: Кханьхоа, Ламдонг

*Lecanorchis nigricans* Honda (Truong et al., 2020)

Вьетнам: \* Даклак, \* Контум, Ламдонг

*Lecanorchis taiwaniana* S.S.Ying (Suetsugu et al., 2018b; Truong et al., 2020)

Вьетнам: Кханьхоа

Лаос: Луангнамтха

*Lecanorchis thalassica* T.P.Lin (Suetsugu et al., 2018a)

Лаос: Сиангкхуанг

*Lecanorchis vietnamica* Aver. (Averyanov, 2011, 2013a; Suetsugu et al., 2018c; Truong et al., 2020)

Вьетнам: \* Даклак, Контум, Куангнам, Кханьхоа, Ламдонг, Лаокай, Нгеан, Тхыатхиенхуэ

Камбоджа: Кампот

Лаос: Сараван

*Odontochilus poilanei* (Gagnep.) Ormerod (Averyanov, 2008)

Вьетнам: Контум, Ламдонг

*Odontochilus saprophyticus* (Aver.) Ormerod (Averyanov, 2008)

Вьетнам: Ламдонг, Тхыатхиенхуэ

*Silvorchis vietnamica* Aver., Dinh & K.S.Nguyen (Averyanov et al., 2018c)

Вьетнам: Ниньтуан

*Stereosandra javanica* Blume (Averyanov, 2011)

Вьетнам: \* Контум, \* Куангнам, Тхыатхиенхуэ

*Vietorchis aurea* Aver. & Averyanova (данная работа)

Вьетнам: Ниньбинь

\* *Vietorchis furcata* Aver. & Nuraliev (данная работа)

Вьетнам: Даклак, Кханьхоа, Ламдонг

*Vietorchis proboscidea* Aver., Vuong & V.C.Nguyen (данная работа)

Вьетнам: Ламдонг

*Yoania prainii* King et Pantl. (Averyanov, 2011; Schuiteman, Averyanov, 2017)

Вьетнам: \* Лаокай, Хазянг

### Семейство Polygalaceae

*Epirixanthes elongata* Blume (Newman et al., 2007; Pendry 2014)

Вьетнам: Донгнай, \* Шонла

Лаос: Кхаммуан

### Семейство Ericaceae

*Monotropastrum humile* (D.Don) Hara (Нер, 2003; Newman et al., 2007)

Вьетнам: \* Контум, Ламдонг, \* Нгеан

Лаос: без локалитета

### Семейство Gentianaceae

*Exacum raucisquamum* (C.B.Clarke) Klack. (Hul, 2003; Averyanov et al., 2014)

Вьетнам: Лаокай

*Exacum zygomorpha* Aver. & K.S.Nguyen (Averyanov et al., 2014)

Вьетнам: Нгеан

**Изученные образцы, собранные в ходе подготовки данной диссертации (помимо перечисленных в других главах).**

***Burmattia oblonga*** (см. рис. 11K,L):

ВЬЕТНАМ. Dak Lak Province: Lak district, Bong Krang municipality, Chu Yang Sin National Park, forest, rocky river bank, N 12°24'05" E 108°21'08", 1000 m, 20 May 2019, S.V. Yudina, M.S. Nuraliev YUD 1 (MW);

ВЬЕТНАМ. Dak Nong Province: Dak Glong district, Dak Plao municipality, Ta Dung National Park, 38 km ESE of Gia Nghia city, forest, near small stream, N 11°51'21" E 108°00'21", 1080 m, 20 January 2021, M.S. Nuraliev, D.F. Lyskov NUR 3160 (MW).

***Aphyllorchis evrardii*** (рис. 91A,B):

ВЬЕТНАМ. Lam Dong Province: Lac Duong district, Da Chais municipality, Bi Dup Nui Ba National Park, *Pinus* forest with grasses, near the trail to Bi Dup mt., 28 February 2011, M.S. Nuraliev, D.D. Sokoloff 338 (LE: LE01054827).

***Cyrtosia faberi*** (рис. 91C,D):

ВЬЕТНАМ. Lao Cai Province: Bat Xat district, Bat Xat Nature Reserve, 4 km SSE of Y Ty village, disturbed forest, N 22°37.467' E 103°37.698', 1830 m, 13 June 2019, *N.A. Vislobokov, M.S. Nuraliev 19085* (MW, фото LE: LE01061365);

ВЬЕТНАМ. Lao Cai Province: Sa Pa district, San Sa Ho municipality, Hoang Lien National Park, Tram Ton area, forest, near bank of Golden Stream, N 22°20'45" E 103°46'30", 2000 m, 7 June 2009, *M.S. Nuraliev NUR 6d* (фото LE: LE01093011);

ВЬЕТНАМ. Nghe An Province: Que Phong district, Hanh Dich municipality, Pu Hoat Nature Reserve, 22 km NW of Kim Son town, disturbed forest on ridge, near stream, N 19°45'42" E 104°46'07", 1540 m, 13 May 2018, *M.S. Nuraliev 2211* (LE: LE01059804).

***Cyrtosia falconeri*** (рис. 91E,F):

ВЬЕТНАМ. Lao Cai Province: Bat Xat district, Bat Xat Nature Reserve, 4 km SSE of Y Ty village, disturbed forest, near stream, N 22°37'17" E 103°37'21", 1880 m, 9 June 2019, *M.S. Nuraliev 2679a* фото LE: LE01061362).

***Cyrtosia lindleyana*** (рис. 92A–C):

ВЬЕТНАМ. Lao Cai Province: Bat Xat district, Bat Xat Nature Reserve, 4 km SSE of Y Ty village, disturbed forest, N 22°37.467' E 103°37.698', 1830 m, 5 June 2019, *N.A. Vislobokov, M.S. Nuraliev 19040* (MW: MW0757936, фото LE: LE01061364);

ВЬЕТНАМ. Nghe An Province: Que Phong district, Hanh Dich municipality, Pu Hoat Nature Reserve, 23 km NW of Kim Son town, forest, near river, N 19°46'17" E 104°47'02", 1040 m, 9 May 2018, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 2179* (LE: LE01059805).

***Didymoplexiopsis khiriwongensis*** (рис. 92D–F):

ВЬЕТНАМ. Nghe An Province: Con Cuong district, Chau Khe municipality, Pu Mat National Park, 23 km WSW of Con Cuong town, forest on local ridge, N 18°56'53" E 104°41'18", 670 m, 20 April 2018, *M.S. Nuraliev 2107* (LE: LE01067835).

***Didymoplexis pallens*** (рис. 92G,H):

ВЬЕТНАМ. Lam Dong Province: Bao Lam district, Loc Bao municipality, 7 km NW of Loc Bao town, forest, near rocky river bank, N 11°50'19" E 107°38'37", 500 m, 30 April 2012, *M.S. Nuraliev 644* (LE: LE01067850).

***Epipogium roseum*** (рис. 93A,B):

ВЬЕТНАМ. Nghe An Province: Que Phong district, Hanh Dich municipality, Pu Hoat Nature Reserve, 21 km NW of Kim Son town, forest, N 19°45'50" E 104°48'10", 890 m, 6 May 2018, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 2151* (LE: LE01067952);

BĚETHAM. Nghe An Province: Con Cuong district, Chau Khe municipality, Pu Mat National Park, 34 km WSW of Con Cuong town, forest, near river, N 18°55'52" E 104°39'09", 670 m, 23 April 2018, *M.S. Nuraliev 2127* (LE: LE01067946);

BĚETHAM. Kon Tum Province: Sa Thay district, Ro Koi municipality, Chu Mom Ray National Park, 33 km WNW of Kon Tum city, forest, N 14°29'30" E 107°43'00", 850 m, 28 March 2015, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1203* (LE: LE01067960);

BĚETHAM. Kon Tum Province: Kon Plong district, Mang Canh municipality, Thach Nham protected forest, 14 km NNE of Mang Den town, forest, near river, N 14°43'54" E 108°18'01", 1100 m, 5 June 2016, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1645* (LE: LE01075398);

BĚETHAM. Gia Lai Province: K'Bang district, Son Lang municipality, Kon Chu Rang Nature Reserve, 29 km ESE of Mang Den town, forest, N 14°31'20" E 108°33'00", 1000 m, 30 May 2016, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1601* (LE: LE01067950);

BĚETHAM. Gia Lai Province: K'Bang district, K'rong municipality, Kon Ka Kinh National Park, 26 km NW of K'Bang town, forest, near earth road, N 14°19' E 108°27', 900 m, 9 May 2017, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1725* (LE: LE01067962);

BĚETHAM. Gia Lai Province: Mang Yang district, A Yun municipality, Kon Ka Kinh National Park, 31 km WNW of K'Bang town, forest margin, N 14°12'10" E 108°18'50", 900 m, 13 May 2016, *M.S. Nuraliev, S.P. Kuznetsova 1472* (LE: LE01075399);

BĚETHAM. Gia Lai Province: Mang Yang district, A Yun municipality, Kon Ka Kinh National Park, 31 km WNW of K'Bang town, forest margin, N 14°12'10" E 108°18'50", 900 m, 19 May 2016, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1514a* (LE);

BĚETHAM. Gia Lai Province: Mang Yang district, A Yun municipality, Kon Ka Kinh National Park, 31 km WNW of K'Bang town, forest, not far from stream, N 14°13'10" E 108°19'10", 1000 m, 21 May 2017, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1829* (LE: LE01067958);

BĚETHAM. Dak Lak Province: Lak district, Bong Krang municipality, Chu Yang Sin National Park, 11 km S of Krong Kmar village, forest, river bank, N 12°23'40" E 108°20'55", 1000 m, 27 March 2013, *M.S. Nuraliev 717* (LE: LE01075395);

BĚETHAM. Lam Dong Province: Bao Lam district, Loc Bac municipality, 12 km WNW of Loc Thang town, disturbed forest, near earth road, N 11°43'30" E 107°42'00", 900 m, 17 April 2013, *M.S. Nuraliev 834* (LE: LE01067964);

BĚETHAM. Lam Dong Province: Bao Lam district, Loc Bac municipality, 14 km WNW of Loc Thang town, forest, near earth road, N 11°43'45" E 107°42'00", 800 m, 19 April 2013, *M.S. Nuraliev 843* (LE: LE01067963).

***Galeola nudifolia*** (рис. 93C,D):

ВЬЕТНАМ. Nghe An Province: Con Cuong district, Chau Khe municipality, Pu Mat National Park, 22 km WSW of Con Cuong town, between road and river, N 18°57'40" E 104°41'37", 170 m, 16 April 2018, *M.S. Nuraliev 2076* (MW: MW0755529, LE: LE01059810, LE01069209).

***Gastrodia theana*** (рис. 93E,F):

ВЬЕТНАМ. Gia Lai Province: Mang Yang district, A Yun municipality, Kon Ka Kinh National Park, 31 km WNW of K'Bang town, forest on slope, N 14°13'22" E 108°18'49", 1120 m, 21 May 2016, *M.S. Nuraliev 1529* (LE: LE01069819).

***Lecanorchis nigricans*** (рис. 94A,B):

ВЬЕТНАМ. Kon Tum Province: Kon Plong district, Thach Nham protected forest, 17 km N of Mang Den town, forest, N 14°45'00" E 108°18'30", 1000 m, 8 June 2016, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1686* (LE: LE01069538);

ВЬЕТНАМ. Dak Lak Province: Lak district, Bong Krang municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km S of Krong Kmar village, forest, islet of a small river, N 12°23'41" E 108°20'55", 1100 m, 17 May 2019, *M.S. Nuraliev, S.V. Yudina 2560* (LE: LE01058752).

***Lecanorchis vietnamica*** (рис. 94C–E):

ВЬЕТНАМ. Dak Lak Province: Lak District, Bong Krang Municipality, Chu Yang Sin National Park, 12 km SSE of Krong Kmar village, mixed forest, N 12°24'29" E 108°23'15", 1530 m, 25 May 2019, *S.V. Yudina M.S. Nuraliev YUD 14* (LE: LE01058753).

***Stereosandra javanica*** (рис. 94F–H):

ВЬЕТНАМ. Quang Nam Province: Nam Giang District, Song Thanh Nature Reserve, forest, roadside, N 15°33'56" E 107°24'20", 900 m, 4 May 2019, *M.S. Nuraliev 2493* (LE: LE01058727);

ВЬЕТНАМ. Kon Tum Province: Sa Thay district, Ro Koi municipality, Chu Mom Ray National Park, 33 km WNW of Kon Tum city, forest, N 14°30'40" E 107°42'50", 700 m, 1 April 2015, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1235* (LE: LE01076045);

ВЬЕТНАМ. Kon Tum Province: Sa Thay district, Ro Koi municipality, Chu Mom Ray National Park, 33 km WNW of Kon Tum city, disturbed forest, N 14°30'15" E 107°43'21", 700 m, 7 April 2015, *M.S. Nuraliev 1279* (LE: LE01076041).

***Yuania prainii*** (рис. 95A–C):

ВЬЕТНАМ. Lao Cai Province: Bat Xat district, Bat Xat Nature Reserve, 4 km SSE of Y Ty village, disturbed forest, around N 22°37'30" E 103°37'30", 1900 m, 6 June 2019, *M.S. Nuraliev 2647a* (фото LE: LE01061440).

***Epirixanthes elongata*** (рис. 95D–F):

ВЬЕТНАМ. Son La Province: Phu Yen District, Ta Xua Nature Reserve, forest with bamboo, 21°20'33"N 104°40'40"E, 360 m, 9 October 2019, *Nuraliev M.S., Kopylov-Guskov Yu.O., Lyskov D.F.* 2884 (MW).

***Monotropastrum humile*** (рис. 95G–I):

ВЬЕТНАМ. Nghe An Province: Que Phong district, Hanh Dich municipality, Pu Hoat Nature Reserve, 21 km NW of Kim Son town, forest on slope of local ridge, N 19°44'25" E 104°47'00", 1440 m, 14 May 2018, *M.S. Nuraliev 2221a* (фото MW);

ВЬЕТНАМ. Kon Tum Province: Kon Plong district, Thach Nham protected forest, 17 km N of Mang Den town, forest, N 14°45'10" E 108°17'50", 1400 m, 19 April 2016, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1379* (MW);

там же, 6 June, 2016, *M.S. Nuraliev, A.N. Kuznetsov, S.P. Kuznetsova 1656* (MW);

ВЬЕТНАМ. Kon Tum Province: Kon Plong district, Thach Nham protected forest, 16 km N of Mang Den town, forest, N 14°44'50" E 108°18'05", 1300 m, 20 April 2016, *M.S. Nuraliev, S.P. Kuznetsova 1397* (MW).

**Видовое разнообразие микогетеротрофных покрытосеменных в провинциях Вьетнама, Камбоджи и Лаоса.**

**Вьетнам:**

Баккан 4	Куангнинь 1
Бариа-Вунгтау 2	Куангчи 7
Биньфыок 1	Кханьхоа 13
Виньфук 1	Кьензянг 5
Даклак 12	Лайтяу 2
Дакнонг 5	Ламдонг 18
Дананг 1	Лаокай 9
Донгнай 4	Нгеан 15
Зялай 11	Ниньбинь 5
Каобанг 2	Ниньтуан 5
Контум 15	Туйенкуанг 2
Куангбинь 7	Тханьхоа 3
Куангнам 9	Тхыатхиенхуэ 11
Куангнгай 1	Фуйен 2

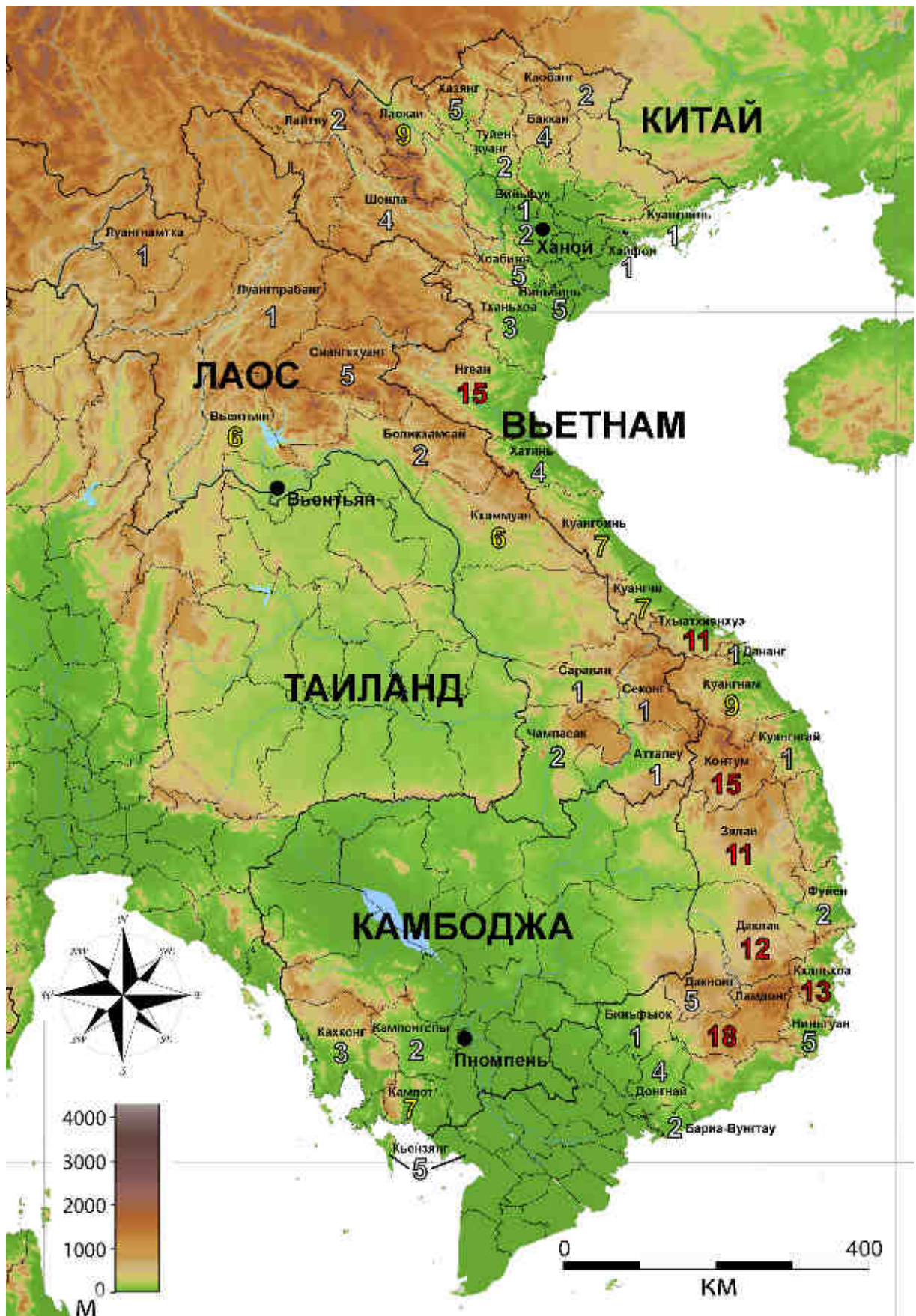
**Камбоджа:**

Кампонгспы 2  
Кампот 7  
Кахконг 3

**Лаос:**

Аттапеу 1  
Боликхамсай 2  
Вьентьян 6  
Кхаммуан 6  
Луангнамтха 1  
Луангпрабанг 1  
Сараван 1  
Секонг 1  
Сиангкхуанг 5  
Чампасак 2





**Рис. 90.** Видовое разнообразие микогетеротрофных покрытосеменных в провинциях Вьетнама, Камбоджи и Лаоса. Белый: 1–5 видов, желтый: 6–10 видов, красный: 11 и более видов.



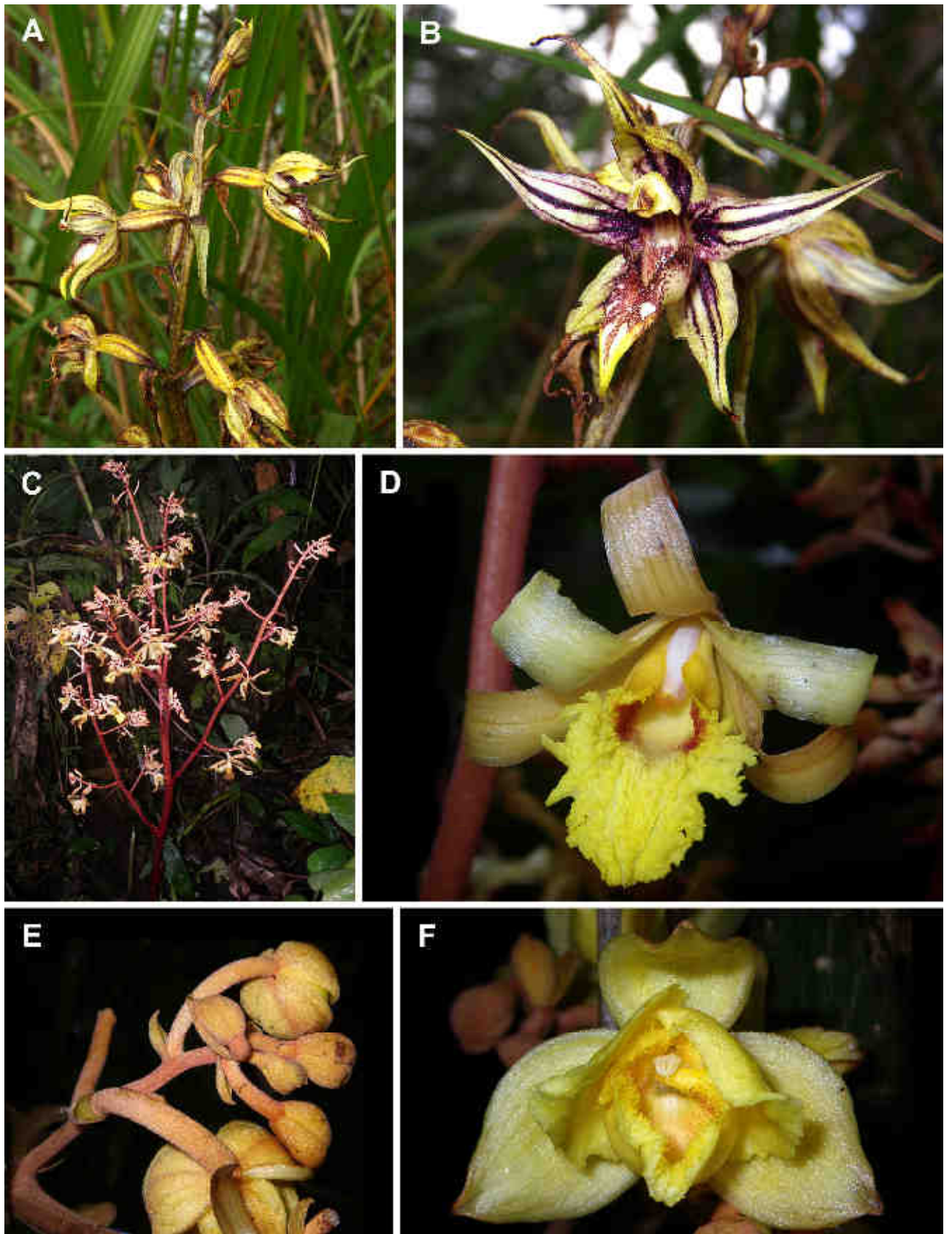


Рис. 91. Микогетеротрофные представители Orchidaceae в Индокитае. А, В. *Aphyllorchis evrardii*.  
С, D. *Cyrtosia faberi*. Е, F. *Cyrtosia falconeri*.

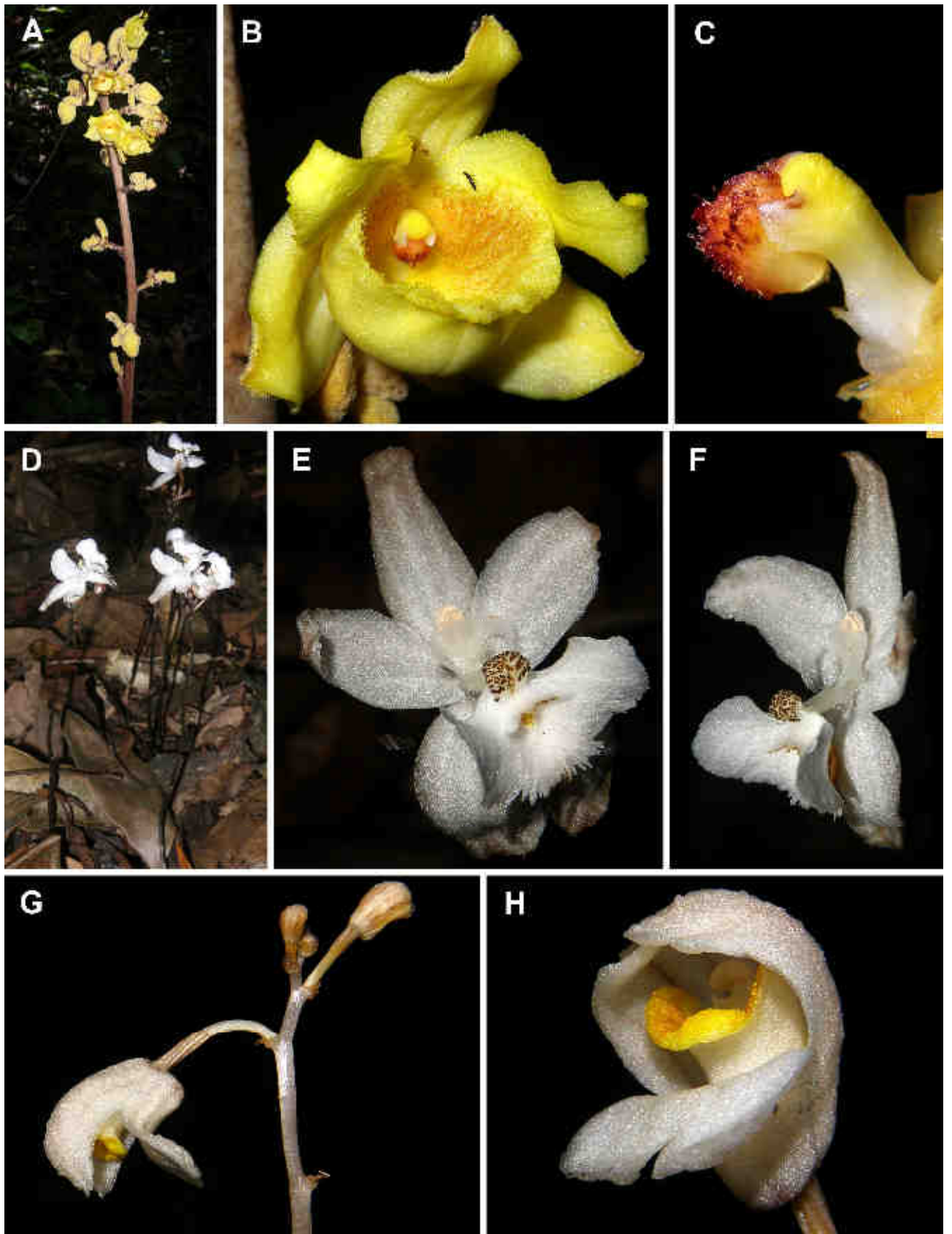
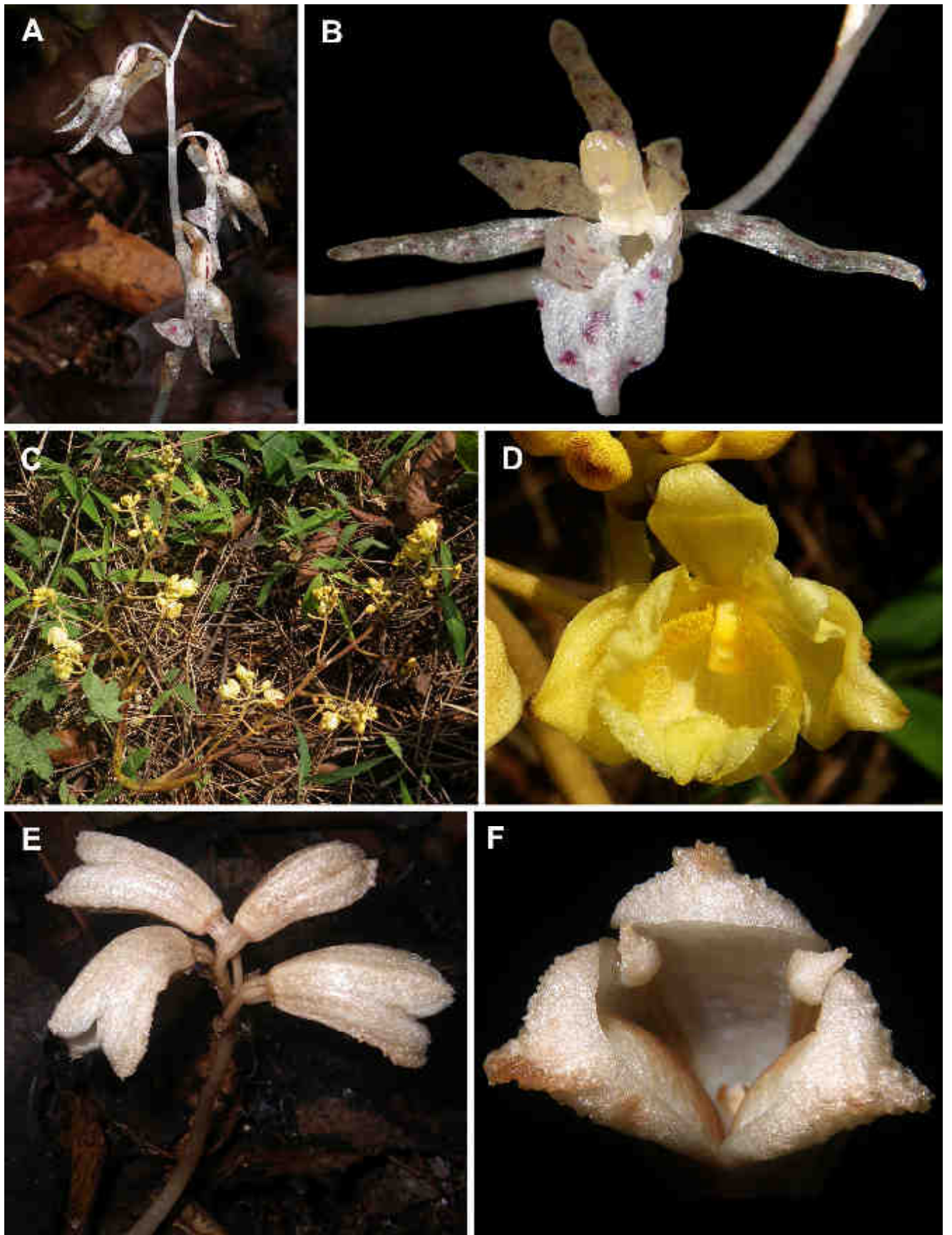
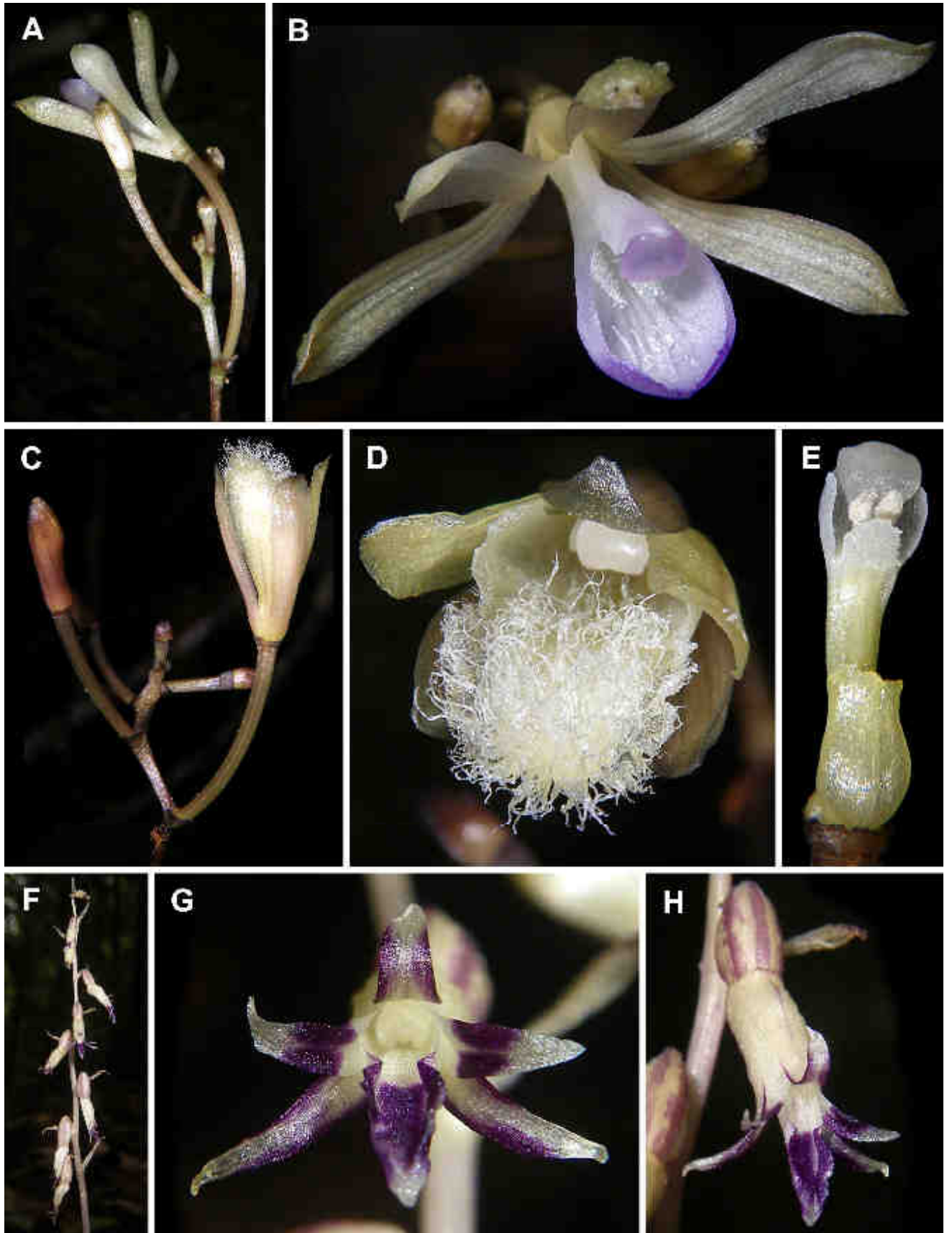


Рис. 92. Микогетеротрофные представители Orchidaceae в Индокитае. А–С. *Cyrtosia lindleyana*. D–F. *Didymoplexiopsis khiriwongensis*. G, H. *Didymoplexis pallens*.



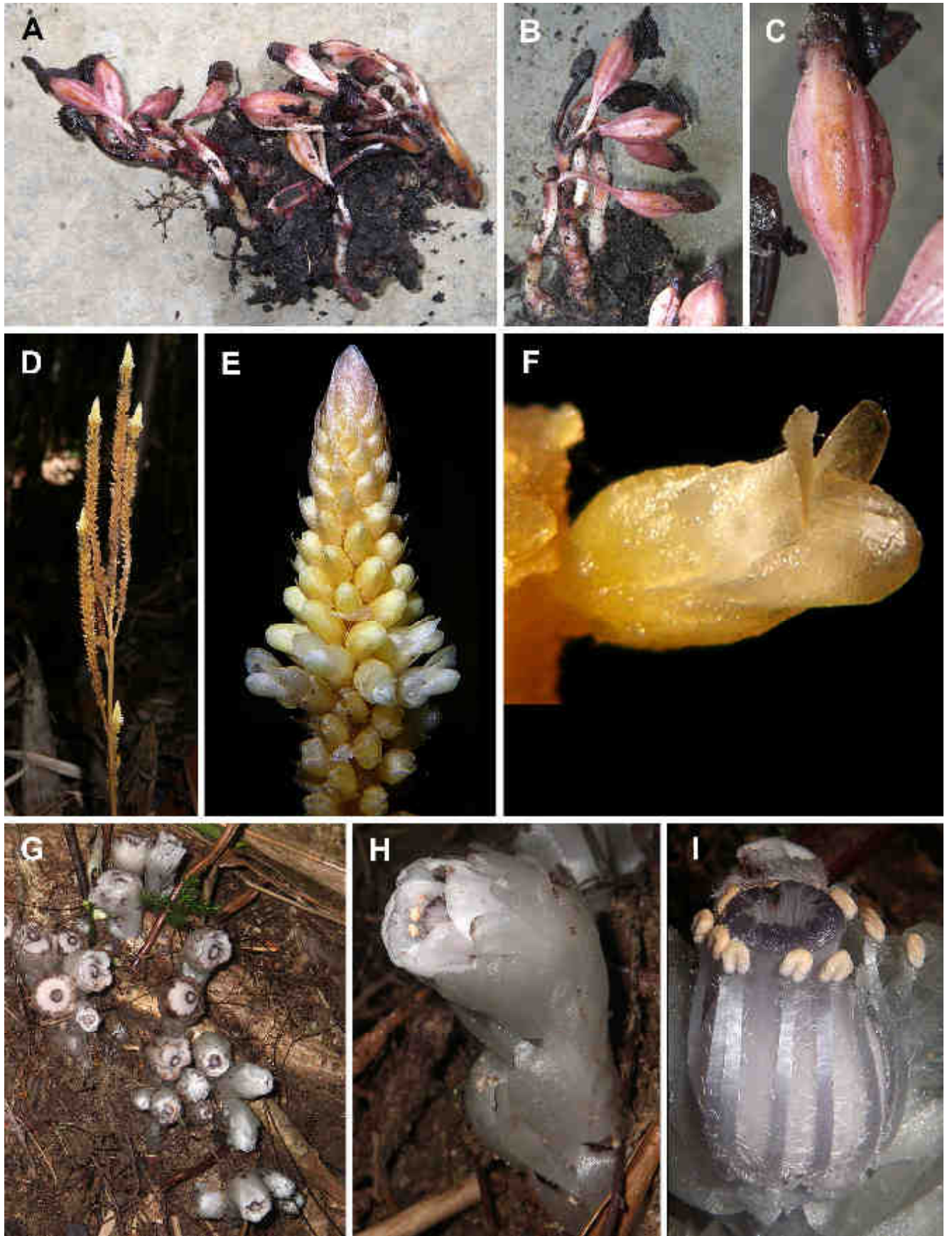


**Рис. 93.** Микогетеротрофные представители Orchidaceae в Индокитае. **А, В.** *Epipogium roseum*. **С, D.** *Galeola nudifolia*. **Е, F.** *Gastrodia theana*.



**Рис. 94.** Микогетеротрофные представители Orchidaceae в Индокитае. **А, В.** *Lecanorchis nigricans*. **С–Е.** *Lecanorchis vietnamica*. **Ф–Н.** *Stereosandra javanica*.





**Рис. 95.** Микогетеротрофные растения в Индокитае. **A–C.** *Yuania prainii* (Orchidaceae). **D–F.** *Epirixanthes elongata* (Polygalaceae). **G–I.** *Monotropastrum humile* (Ericaceae).

## ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ МИКОГЕТЕРОТРОФОВ В ВОСТОЧНОМ ИНДОКИТАЕ В СРАВНЕНИИ С ДРУГИМИ ОБЛАСТЯМИ ЗЕМНОГО ШАРА

### **Восточный Индокитай как один из важнейших центров современного таксономического разнообразия микогетеротрофов.**

По данным Merckx et al. (2013b), Юго-Восточная Азия лидирует среди тропических регионов мира по разнообразию микогетеротрофных покрытосеменных и населена 169 видами. Следует учесть, что к настоящему моменту число известных видов существенно выросло, и в одном лишь Восточном Индокитае с 2013 года прибавление составило 15 видов (новые для науки виды и виды, впервые обнаруженные в Юго-Восточной Азии; см. приведенные выше сведения). Даже если принять число известных в Юго-Восточной Азии видов приближающимся к 250 (как наиболее оптимистичная оценка прироста за последние десять лет), то окажется, что выявленные в данной работе 76 видов, произрастающие в Восточном Индокитае, составляют более 30% видов данного региона (Таблица 9). В то же время, суммарная площадь Вьетнама, Камбоджи и Лаоса (750 тыс. км<sup>2</sup>) составляет лишь 17% от общей площади суши Юго-Восточной Азии (4 494 тыс. км<sup>2</sup>; в границах, принятых, например, Middleton et al., 2019). Аналогичным образом, территория Вьетнама (331 тыс. км<sup>2</sup>) составляет 7% от территории Юго-Восточной Азии и населена более чем 28%-ми видов микогетеротрофных покрытосеменных региона. Имеющиеся в литературе сведения позволяют оценить разнообразие микогетеротрофных покрытосеменных Вьетнама и Юго-Восточной Азии относительно общего разнообразия покрытосеменных этих территорий. Флора покрытосеменных Юго-Восточной Азии оценивается примерно в 50000 видов (Middleton et al., 2019), а во Вьетнаме известно примерно 10267 видов (Pham-Hoang, 2000; Middleton et al., 2019; Liu-dam et al., 2023). Флора покрытосеменных Вьетнама, таким образом, составляет примерно 21% от таковой Юго-Восточной Азии, то есть значительно меньше, чем флора микогетеротрофов (28%, см. выше). Наконец, показательным представляется сравнение долей микогетеротрофов среди покрытосеменных для этих территорий: для Вьетнама это 69 из примерно 10267 видов, то есть 0,67%, а для Юго-Восточной Азии – примерно 250 (см. выше) из примерно 50000 видов, то есть 0,5%. Сравнение этих долей демонстрирует наличие среди тропических азиатских микогетеротрофов значительного числа видов с широкими ареалами, поскольку разница между этими показателями меньше, чем разница в разнообразии микогетеротрофов на единицу площади (0,21 видов на 1 тыс. км<sup>2</sup> во Вьетнаме и 0,06 видов на 1 тыс. км<sup>2</sup> в Юго-Восточной Азии). Кроме того, выявленные доли подтверждают идею о более высоком разнообразии микогетеротрофов во Вьетнаме, чем в Юго-Восточной Азии в целом,



особенно если учесть, что данные по разнообразию покрытосеменных во Вьетнаме включают несколько сотен интродуцированных видов и множество потенциальных синонимов (Middleton et al., 2019), а в качестве разнообразия микогетеротрофов в Юго-Восточной Азии использована наша оптимистичная оценка.

**Таблица 9.** Статистические данные для территорий Юго-Восточной Азии.

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

В продолжение данного сравнительного анализа было бы актуальным обсуждение аналогичных показателей для других стран и территорий Юго-Восточной Азии, однако для большинства из них сведения об общем видовом разнообразии растений и особенно – о числе видов микогетеротрофов отсутствуют в литературе. Такие проекты как «Флора Таиланда», «Флора Малазии» и «Флора Полуостровной Малазии» далеки от завершения и охватывают на данный момент менее половины видового разнообразия этих территорий (Middleton et al., 2019);

в то же время, ревизии многих семейств в этих изданиях сделаны десятилетия назад и к текущему моменту устарели. Для большинства таких территорий формирование представлений о разнообразии микогетеротрофов требует исследований, аналогичных проведенным в данной диссертации для Восточного Индокитая.

Остальные тропические регионы значительно менее богаты микогетеротрофными покрытосеменными: 84 вида известно в Центральной и Южной Америке, 78 видов в Австралии, 52 вида в Африке и на Мадагаскаре, 17 видов в юго-западной Индии и на Шри-Ланке (Merckx et al., 2013b). Даже с учетом открытий, сделанных с 2013 года (в особенности в тропической Америке), можно заключить, что вклад Восточного Индокитая, являющегося лишь небольшой частью юговосточноазиатского региона, в формирование мирового разнообразия микогетеротрофных покрытосеменных сопоставим с таковым этих регионов. Таким образом, выявленное в нашей работе разнообразие микогетеротрофных покрытосеменных в Восточном Индокитае, и в особенности на территории Вьетнама, является примечательно высоким в сравнении с разнообразием, зарегистрированным для тропических регионов земного шара.

Как было отмечено выше, во внетропических областях таксономическое разнообразие микогетеротрофных покрытосеменных в среднем существенно ниже, чем в тропиках. Из них, в Азии (исключая Японию) известно 33 вида, в Северной Америке 30 видов, в Японии 25 видов, в Австралийском регионе 8 видов, в Европе 6 видов, в Южной Африке и Южной Америке по 1 виду (Merckx et al., 2013b). Наиболее высокое разнообразие во внетропической Азии объясняется наличием на этой территории обширных влажных субтропических лесов, а также тесными флористическими связями с Юго-Восточной Азией, и в особенности с Восточным Индокитаем (Averyanov et al., 2003; Merckx et al., 2013b).

### **Вьетнамские очаги разнообразия микогетеротрофов.**

Полученные нами данные о разнообразии на уровне провинций позволяют впервые выявить конкретные очаги разнообразия (hotspots) в пределах Восточного Индокитая. Такой подход представляется наиболее оправданным, поскольку позволяет учесть находки, для которых неизвестно точное местоположение. Провинции Вьетнама имеют небольшую площадь (не превышающую 16,5 тыс. км<sup>2</sup>, линейный размер не превышает 200 км в поперечнике: Vietnam Administrative Atlas, 2015), и представляют собой территории, сопоставимые с такими очагами (приводимыми для других регионов), как горные системы и природоохранные территории. В Восточном Индокитае три провинции Вьетнама имеют по 15 и более видов: 18 видов в провинции Ламдонг (в основном в национальном парке Бидуп-Нуйба и в окрестностях города Баолок), 15 видов в провинции Контум (в основном в охраняемом лесе Тхакням района Конплонг и на горе Нгоклинь) и 15 видов в провинции Нгеан (в основном в горных районах

вдоль границы с Лаосом, в том числе в районе Кисон, в национальном парке Пумат, в заповеднике Пухоат). Крупнейшим известным очагом в Азии является гора Кинабалу (малазийская часть острова Борнео), для которой приводится 29 видов (Merckx et al., 2013b). На другой территории малазийского Борнео, в охраняемом лесу Тама Абу, обнаружено 12 видов в течение одного лишь 10-дневного обследования (Ling et al., 2019). Значительное разнообразие – 19 видов – выявлено в национальном парке Гунунг Халимун-Салак (Ява, Индонезия) (Muhaimin et al., 2017). Одним из важнейших американских очагов является лесной заповедник Адольфо Дукке (Бразилия, долина реки Амазонки) с 22 видами (Ribeiro et al., 1999; Merckx et al., 2013b). Следует также упомянуть частный заповедник Кристалино (Бразилия, штат Мату-Гросу) с 13 видами (Sourell, da Silva, 2023). В Африке наибольшее разнообразие микогетеротрофов зарегистрировано на горе Купе (Камерун), по имени которой назван род *Куреа* (Triuridaceae), – 12 видов (Cheek, Williams, 1999; Merckx et al., 2013b).

Показательным было бы сравнение видового разнообразия микогетеротрофных покрытосеменных с таковым покрытосеменных в целом в каждом из перечисленных выше очагов. На данный момент, однако, это не представляется возможным, поскольку отсутствуют сколько-нибудь полные сводки о флорах этих территорий (включая провинции Вьетнама). Списки видов растений отдельных охраняемых территорий Вьетнама, содержащиеся в отчетах природоохранных организаций (например, Hughes, 2000, для национального парка Чуянсин; Tordoff et al., 2000, для заповедника Нгоклинь, Trai et al., 2000, для заповедника Конкакин), не могут быть использованы для данной цели, поскольку являются заведомо неполными, содержат многочисленные ошибки в определении (см. пример с *Petrosavia* выше) и часто не подтверждены гербарными сборами.

Примечательно, что в обзоре Merckx et al. (2013b) не упомянута ни одна из областей высокого разнообразия микогетеротрофных растений в материковой Азии. По всей видимости, это связано с отсутствием соответствующих сводных данных. Наша работа восполнила этот пробел в отношении Восточного Индокитая, что позволило выявить значимые в мировом масштабе очаги на территории Вьетнама. Вьетнамские очаги уступают по числу видов примерно в два раза очагу на Борнео и незначительно уступают очагам на Суматре и в долине Амазонки. С учетом продемонстрированной в данной главе более высокой удельной плотности микогетеротрофных видов в Восточном Индокитае, чем в Юго-Восточной Азии в целом, наличие столь крупных очагов в Малазии показывает важность более детального анализа. Необходимые для такого анализа данные на уровне стран, провинций и островов Малазии на данный момент отсутствуют.

### **Возможные причины неравномерного известного разнообразия микогетеротрофов.**

Большая часть микогетеротрофных видов приурочено к тропическим дождевым лесам (Leake, 1994; Cheek, Williams, 1999; Merckx et al., 2013a, 2013b; Gomes et al., 2019). Несмотря на это, выявленное нами распространение микогетеротрофов в Восточном Индокитае (рис. 1) обнаруживает лишь ограниченную связь с распространением дождевых лесов. Такими лесами когда-то была покрыта почти вся территория Вьетнама и значительная часть Лаоса (за исключением нескольких северных провинций), в то время как в Камбодже такие леса ограничены приморскими регионами и граничащей с Вьетнамом и Лаосом северо-восточной частью страны (согласно Merckx et al., 2013b, см. также Averyanov et al., 2003; без учета антропогенного уничтожения лесов). В Камбодже микогетеротрофы приурочены именно к приморским провинциям. С другой стороны, микогетеротрофы не были обнаружены в северо-восточной части Камбоджи, а в Лаосе они распространены более или менее равномерно (и в лесистых, и в более засушливых провинциях).

Нам представляется более правдоподобным, что известное видовое разнообразие микогетеротрофов отражает, в первую очередь, степень общей флористической изученности тропических территорий. Другими словами, имеющийся уровень их инвентаризации недостаточно высокий для анализа этого разнообразия в связи с природными факторами. Действительно, изученность флоры Вьетнама примерно втрое-вчетверо выше, чем изученность флор Камбоджи и Лаоса (Newman et al., 2007; Middleton et al., 2019; на основании плотности образцов в мировых коллекциях), и данные по микогетеротрофам в общих чертах вписываются в это соотношение (Таблица 10). Для Камбоджи и Лаоса, в отличие от Вьетнама, в XXI веке нередки новые находки микогетеротрофных таксонов ранга рода или семейства (Kumar et al., 2016, 2017; Suetsugu et al., 2017a, 2018c, 2018e; Schuiteman et al., 2022), что является индикатором особо низкого уровня инвентаризации. Выявленное разнообразие на уровне провинций говорит о том, что во всех трех странах инвентаризация микогетеротрофных растений далека от завершения: не только в Камбодже и Лаосе, но и во Вьетнаме в значительной части провинций выявлено нулевое (либо крайне низкое) разнообразие, в то время как рельеф и данные по соседним провинциям предсказывают наличие большего числа видов. При этом в Камбодже их изученность наиболее низкая, о чем говорит и обнаружение этих растений всего в трех провинциях, и общее низкое разнообразие.

**Таблица 10.** Флористическая изученность стран Восточного Индокитая (по Middleton et al., 2019) и выявленное в данной работе разнообразие микогетеротрофных покрытосеменных.

	Число образцов на 100 км <sup>2</sup>	Число видов микогетеротрофных покрытосеменных
Вьетнам	43	69
Камбоджа	16	12
Лаос	10	25

Показательной является тенденция тропических микогетеротрофных покрытосеменных к совместному произрастанию по несколько видов на небольшой территории, в некоторых случаях – на площади в считанные квадратные метры. Такие случаи широко представлены в литературе (см. Главу 1), а также выявлены в различных регионах Вьетнама в ходе выполнения данной диссертации. Например, в охраняемом лесу Тхакням на склоне длиной около 500 м обнаружены *Burmannia lutescens*, *Monotropastrum humile*, *Sciaphila densiflora*, *S. nana* и *S. stellata*, при этом растения разных видов *Sciaphila* произрастали в непосредственной близости друг от друга (Nuraliev et al., 2018, 2020a). В национальном парке Чуянгсин на берегу небольшой реки в пределах 100 м друг от друга произрастают *Epipogium roseum*, *Lecanorchis nigricans*, *Thismia annamensis*, *T. puberula* и *Vietorchis furcata* (Averyanov et al., 2013; Nuraliev et al., 2015, 2020b). В аналогичном местообитании в заповеднике Кончуранг обнаружены *Burmannia itoana*, *Sciaphila nana* и *Thismia annamensis* (Nuraliev et al., 2020a, 2020b), а в заповеднике Сонгтхань - *Burmannia itoana*, *Didymoplexis holochelia* и *Sciaphila nana* (Nuraliev et al., 2020a, 2022c). В другой части национального парка Чуянгсин на выровненном участке горного склона в нескольких метрах друг от друга собраны *Lecanorchis vietnamica*, *Petrosavia stellaris* и *Sciaphila nana* (Remizowa et al., 2017; Nuraliev et al., 2020a). Как мы полагаем, одной из причин этого эффекта является приуроченность микогетеротрофов к сходным условиям. Не менее важной причиной, однако, может являться техническая трудность обнаружения данных растений: при случайной находке одного из них предпринимаются усиленные попытки найти дополнительные экземпляры, в процессе которых обнаруживаются не замеченные прежде другие виды. Таким образом, отчасти наблюдаемая тенденция к совместному произрастанию может являться артефактом, связанным с методикой поисков. Для избавления от этого артефакта представляется важным осуществлять прицельный поиск микогетеротрофных растений во всех потенциально подходящих местообитаниях. Вполне вероятно, что при таком подходе доля известных многовидовых местонахождений заметно снизится. Представление о частом совместном

произрастании, таким образом, рассматривается нами как косвенное свидетельство фрагментарности сведений о распространении этой группы растений.

## ГЛАВА 9. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ МИКОГЕТЕРОТРОФНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

### Неравномерная встречаемость микогетеротрофов среди однодольных и двудольных.

Микогетеротрофные растения гораздо более разнообразны среди однодольных, чем среди двудольных. Микогетеротрофность возникла около 43 раз у однодольных и около семи раз – у высших двудольных (eudicots); среди базальных покрытосеменных она неизвестна (Merckx, Freudenstein, 2010). Из 74273 видов однодольных (оценка Christenhusz, Byng, 2016) 468 являются полными микогетеротрофами (оценка Merckx et al., 2013a), то есть 0,63%. Аналогичным образом, из 210008 видов высших двудольных (оценка Christenhusz, Byng, 2016) 47 являются полными микогетеротрофами (оценка Merckx et al., 2013a), то есть 0,02%. Таким образом, встречаемость микогетеротрофных видов среди однодольных более чем в 30 раз превышает таковую среди высших двудольных (Таблица 11). Очевидно, что выбранные для оценки данные имеют свои пределы точности и в определенной степени устарели, но столь высокий уровень различий, несомненно, сохранится при уточнении количественных данных.

**Таблица 11.** Встречаемость микогетеротрофных и голопаразитических видов в основных группах покрытосеменных.

	Базальные покрытосеменные	Однодольные	Высшие двудольные
Число видов	11102	74273	210008
Число микогетеротрофных видов	0	468	47
Доля микогетеротрофных видов	0%	0,63%	0,02%
Число переходов к микогетеротрофности	0	43	7
Число голопаразитических видов	12	0 (также отсутствуют гемипаразиты)	≈440



Такая картина резко контрастирует с встречаемостью голопаразитических растений в разных группах покрытосеменных: большая их часть относится к высшим двудольным, меньшая часть – к магнолидам, а среди однодольных ни голопаразитические, ни гемипаразитические виды неизвестны (Nickrent, 2020). Лишь один порядок покрытосеменных (в классификации APG IV, 2016) содержит одновременно микогетеротрофные и голопаразитические виды: это порядок Ericales, в который включают семейство Ericaceae с микогетеротрофным подсемейством Monotropoideae, а также микогетеротрофным видом *Pyrola aphylla* Sm., и полностью голопаразитическое семейство Mitrastemonaceae.

Согласно обзорной работе Imhof (2010), однодольные имеют ряд предпосылок к микогетеротрофности, связанных с жизненной формой и анатомическим строением. Предлагаемые им предпосылки, однако, не вполне объясняют столь редкое возникновение микогетеротрофности у двудольных.

(1) Преимущественно (и исходно) травянистые жизненные формы, что является следствием отсутствия вторичного утолщения в стебле: по Imhof (2010), поскольку при гетеротрофности органическое питание является лимитирующим фактором, отсутствие энергетических затрат на построение древесного стебля благоприятствует переходу от автотрофного питания к гетеротрофному. Следует отметить, что данное соображение верно для всех гетеротрофных растений, в том числе и для голопаразитов. Поскольку голопаразиты имеются во многих линиях эволюции двудольных (Nickrent, 2020), можно утверждать, что ни наличие вторичного утолщения, ни исходно древесная жизненная форма крупных клад не явились препятствием для перехода к гетеротрофности. Следовательно, эволюционное ограничение на появление микогетеротрофности у двудольных, связанное с этими признаками, нельзя считать обоснованным.

(2) Сохранение первичных тканей подземных органов (корней и/или побегов) на протяжении всей жизни растения: именно в первичной коре образуется микориза (и подобные ей ассоциации в тканях подземных побегов), в то время как эндодерма является для микоризообразующих грибов непреодолимым барьером. В ходе вторичного утолщения первичная кора, как правило, сбрасывается, и связь с микосимбионтом теряется. Соответственно, в корнях микогетеротрофных двудольных вторичные покровные ткани не образуются, равно как и не происходит вторичное утолщение (Imhof, 2010). Дополнительным преимуществом, согласно Imhof (2010), является утолщенная многослойная первичная кора подземных органов, характерная для многих однодольных, что увеличивает заселенное грибом пространство. При оценке влияния способности к образованию вторичных тканей на эволюционную предрасположенность к микогетеротрофности важно учитывать, что формирование вторичной структуры не является универсальным для подземных органов

двудольных. Примерами здесь являются разнообразные водные растения (гидрофиты), поскольку у них первичное строение корней сохраняется на протяжении всей жизни. В частности, такими группами являются семейства Cabombaceae и Nymphaeaceae из порядка Nymphaeales (базальные покрытосеменные), у которых важной функцией первичной коры является формирование аэренхимы (Seago, 2002; Seago et al., 2005). Примечательно, что для корней обоих семейств характерна толстая многослойная первичная кора, которая у Nymphaeaceae еще и дифференцирована на две зоны (Таршис, 2007). Еще одна такая группа – род *Drosera* L. (Droseraceae, высшие двудольные) (Stănescu et al., 2005); у этого рода первичная кора двуслойная (Таршис, 2007). Корни первичного строения характерны для водных видов рода *Ranunculus* L. (Ranunculaceae, высшие двудольные) (Барыкина, 1888). Metcalf, Chalk (1957) отмечали отсутствие вторичного утолщения в тонких корнях *Ranunculus*. Корни, длительное время сохраняющие первичное строение, обнаружены у некоторых наземных Ranunculaceae, причем их первичная кора также дифференцирована на две зоны (Таршис, 2007). Кроме того, вторичные ткани не образуются в корнях некоторых наземных травянистых Arocunaceae и Gesneriaceae из высших двудольных (Таршис, 2007). Таким образом, ни у базальных покрытосеменных, ни у высших двудольных не имеется фундаментальных осложнений для формирования анатомического типа корня, являющегося благоприятным для развития микогетеротрофности; в эволюции двудольных корни похожего строения возникали в качестве адаптации к определенным экологическим условиям.

(3) Гоморизная (точнее, вторично гоморизная) корневая система: каждый придаточный корень имеет непосредственную связь с проводящей системой стебля. Как считает Imhof (2010), такая система лучше защищена от разнообразных повреждений, поскольку ее нарушение в каком-либо месте не скажется фатально на транспорте веществ от корней к надземным органам. В аллоризных корневых системах, напротив, повреждение главного корня, его основных ответвлений или основания стебля существенно осложнит транспорт веществ. Эта проблема является особенно актуальной для микогетеротрофных организмов, поскольку именно через корни они получают все необходимые вещества, включая органику, и в то же время для них невозможно развитие защитных вторичных тканей в корнях (Imhof, 2010; см. выше). К доводам Imhof можно было бы добавить, что наличие придаточных корней (являющееся неотъемлемым свойством гоморизных корневых систем) позволяет неограниченно наращивать размер корневой системы, в то время как размер корневой системы с преобладанием главного корня ограничен (в отсутствие вторичного утолщения) пропускной способностью основания главного корня и гипокотилия (Тимонин и др., 2009). Аналогично предыдущему пункту, здесь в качестве контр-аргумента следует отметить, что и среди двудольных нередки представители с гоморизной корневой системой (Groff, Kaplan, 1988). Это, например, упомянутые выше

Nymphaeaceae, некоторые Droseraceae (Stănescu et al., 2005) и некоторые Ranunculaceae (Барыкина, 1888, 1999, 2005), а также некоторые Berberidaceae (Таршис, 2007) и Rubiaceae (Wetterauer et al., 2021). Как заключают М.В. Марков с соавторами (2021), гоморизия особенно распространена среди двудольных-однолетников, и представление о сугубом доминировании аллоризии у двудольных является стереотипом, плохо отражающим реальное разнообразие. В качестве примеров эти авторы приводят 20 видов высших двудольных из семейств Asteraceae, Balsaminaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Elatinaceae, Lamiaceae, Lythraceae, Plantaginaceae, Polygonaceae, Primulaceae, Ranunculaceae, Scrophulariaceae. М.В. Марков с соавторами (2021) отмечают, что гоморизия у двудольных-однолетников связана, как правило, с повышенной влажностью среды обитания. Эта тенденция является примечательной в свете возможного водного образа жизни предков однодольных (Givnish et al., 2018). Р.П. Барыкина (1999, 2005) пришла к выводу, что высокое биоморфологическое разнообразие Ranunculaceae в полной мере затрагивает и корневую систему: разнообразие корней и корневых систем в этом семействе сопоставимо с таковым у покрытосеменных в целом. При этом в семействе наиболее распространена гоморизия, а аллоризия присуща лишь видам суровых местообитаний. Что касается микогетеротрофных двудольных, то представителей Polygalaceae описывают как гоморизные растения с корнями, отходящими от очень короткого корневища, а представители Ericaceae и Gentianaceae имеют модифицированную аллоризную корневую систему, в которой децентрализация достигается за счет развития мощных боковых корней и формирования наземных побегов на корнях (Imhof, 2010). Приведенные примеры не оставляют сомнений в высокой эволюционной пластичности корневых систем двудольных.

Примечательно, что гоморизия не является универсальным свойством однодольных: некоторые однодольные, представляющие собой растения небольшого размера, являются аллоризными (например, представители рода *Centrolepis* Labill. из семейства Restionaceae: Barrett, Sokoloff, 2015).

В этом контексте интригующим является организация тела растения у *Thismia* (Thismiaceae): у взрослых растений этого рода не описано ни одного случая формирования придаточных корней (см. Главу 5). Если этого действительно не происходит ни на одном из этапов развития растения, то вся корневая система представляет собой главный корень и его ответвления, то есть корневая система строго аллоризная. Этот вопрос может быть прояснен только путем прямых наблюдений за прорастанием зародыша и развитием проростка, однако данные такого типа в настоящее время отсутствуют. Suetsugu, Okada (2021) описывают появление разветвленной корневой системы из главного корня у *Burmanna championii* (Burmanniaceae) и *Sciaphila megastyla* Fukuy. & T.Suzuki (Triuridaceae), но не уточняют, имеют ли эти растения и придаточные корни. При этом известно, что *Sciaphila* обладают несущими

корни корневищами (Maas et al. 1986; Maas-Van de Kamer, 1998; см. Главу 6), а *Burmattia championii* имеет клубневидное корневище, также покрытое корнями (Dang et al., 2015; Li et al., 2023a).

(4) Высокая сложность и разнообразие организации микоризы, включающее специализированное распространение гиф разных морфотипов в слоях первичной коры. Наиболее сложные паттерны обнаружены Imhof (2010) у *Afrothismia* (Thismiaceae) и *Sciaphila* (Triuridaceae), в подземных которых им описано до четырех топографических зон с различными типами гиф. Такая компартиментализация позволяет растению рационально использовать грибы, в особенности – разделять зоны с живыми гифами и зоны переваривания гиф (Imhof, 2010). Возможно, эту особенность следует рассматривать не как независимую предпосылку, а как функциональное следствие из пункта (2). Очевидно, что зональное распределение участков микоризы по слоям первичной коры возможно только в утолщенной первичной коре. С другой стороны, сложная организация микоризоподобных структур возможна не только на основе многослойной первичной коры: так, у печеночника *Treubia Pierre* имеет место аналогичное разделение таллома на функциональные зоны (Duckett et al., 2006).

Интересным примером конвергентного сходства микогетеротрофов из разных семейств как однодольных, так и двудольных, является униполярное прорастание зародыша. При таком прорастании в рост трогается только корневой полюс, вследствие чего формируется главный корень (у Orchidaceae - протокорм), на котором впоследствии закладываются побеги (Leake, 1994). Это явление широко известно у Monotropoideae (Ericaceae) и у Orchidaceae (включая фотосинтезирующие виды) (Терехин, 1977; Leake, 1994; McKendrick et al., 2002; Leake et al., 2004), а также обнаружено у *Burmattia championii* (Burmanniaceae; Suetsugu, Okada, 2021), *Sciaphila megastyla* (Triuridaceae; Suetsugu, Okada, 2021) и у неотропического вида *Thismia luetzelburgii* K.I.Goebel & Suess. (Rauh, 1937; цит. по Терехин, 1977). Figura et al. (1019) сообщают об униполярном прорастании у миксотрофных Pyroloideae (Ericaceae), а также приводят в качестве примера микогетеротрофных растений с такой особенностью *Voyria* Aubl. (Gentianaceae), однако мы не обнаружили прямых указаний на униполярное прорастание у *Voyria* в цитируемых этими авторами источниках (Imhof, 2010; Imhof et al., 2013). В то же время, развитие побегов (по всей видимости, всех) на корнях действительно описано для *Voyria truncata* Standl. & Steyerm. (Imhof, Sainge, 2008). Figura et al. (1019) указывают на еще один пример - *Afrothismia hydra* (Thismiaceae), однако в оригинальной работе авторы выражают сомнения в отношении заложения надземного побега, и в качестве альтернативного варианта предполагают развитие небольшого гипокотыля при прорастании зародыша, впоследствии формирующего корневище (Imhof, Sainge, 2008). Исследователи неоднократно обращали

внимание на то, что у покрытосеменных растений, в той или иной степени обладающих микогетеротрофностью (то есть включая начальных микогетеротрофов и миксотрофов) униполярное прорастание зародыша сочетается с большим числом семян в плоде и особым типом строения семени: семена мелкие (в большинстве случаев размером в пределах 1 мм, нередко пылевидные), с тонкой семенной кожурой и мелким, слабо дифференцированным зародышем (Leake, 1994; Терехин, 1997; Figura et al., 2019; Suetsugu, Okada, 2021). Этот комплекс биологических особенностей объясняют следующими причинами: (1) высокая численность диаспор необходима для повышения вероятности контакта с грибным партнером; (2) минимальные затраты материнского растения на каждое семя способствуют достижению высокой численности семян; (3) при минимальном запасе питательных веществ в семени развитие одновременно двух полюсов зародыша слишком ресурсоемко; (4) микогетеротрофность снимает необходимость скорейшего развития надземного побега; (5) быстрое развитие микоризоносного органа из зародышевого корешка предположительно делает невозможным развитие почечки (Терехин, 1977; Leake, 1994; Титова, 1997; Figura et al., 2019; Suetsugu, Okada, 2021). Дополнительно, у микогетеротрофов есть тенденция к акотилии, т.е. полному отсутствию семядолей (например, Olson, 1980; Титова, 1997; Imhof, Sainge, 2008). Акотилия, по всей видимости, связана с отсутствием у микогетеротрофов необходимости выполнения таких базовых функций семядолей семенных растений, как гаусториальная функция и высвобождение апекса побега из семени (Sokoloff et al., 2015). По всей видимости, данные биологические особенности часто появляются в эволюции покрытосеменных при возникновении гетеротрофности. Сходные тренды, включая формирование большого числа мелких семян, отсутствие семядолей и униполярное прорастание зародыша, сформулированы Э.С. Терехиным (1977, 1997) для паразитических покрытосеменных, что лишний раз подчеркивает значительную экологическую общность всех гетеротрофных растений (см. также Титова, 1997).

Из всего вышесказанного можно заключить, что феномен резко неравномерной встречаемости микогетеротрофных видов в основных группах покрытосеменных на данный момент не находит удовлетворительного объяснения. В частности, ни одно из морфолого-физиологических свойств однодольных, которые можно было бы рассматривать как преадаптации к микогетеротрофности, не является эволюционно запретным либо трудно приобретаемым для двудольных. Более того, так называемые эволюционные запреты представляют собой не запреты в строгом смысле слова, а структурные, морфогенетические и функциональные корреляции; известны механизмы «снятия» эволюционных запретов (Тимонин, 2011). Таким образом, неочевидным является методологический вопрос о том,

оправдано ли в принципе использование подобного рода корреляций для объяснения неравномерной встречаемости тех или иных свойств у разных таксонов.

Не менее интересным является феномен неравномерной встречаемости микогетеротрофов у высших растений в целом: в частности, полная микогетеротрофность неизвестна среди папоротниковидных. Все известные к настоящему моменту спорофиты папоротниковидных являются фотосинтезирующими растениями (Imhof et al., 2013; Merckx et al., 2013a). При этом для многих представителей этой группы характерно образование микоризы, в некоторых случаях сочетающееся с начальной микогетеротрофностью (Smith, Read, 2008; Merckx et al., 2013a). Особого внимания заслуживает род *Stromatopteris* Mett. из семейства Gleicheniaceae, подземные органы которого представляют собой своеобразные плагиотропные оси неясной гомологии. Эти оси несут многоклеточные ризоиды и имеют заселенную мицелием гриба паренхиму первичной коры (Bierhorst, 1969; Тимонин, Филин, 2009). Более того, папоротниковидные обладают тремя морфологическими и биоморфологическими свойствами, указанными Imhof (2010) в качестве предпосылок к микогетеротрофности применительно к однодольным покрытосеменным: травянистая жизненная форма, гоморизная корневая система и отсутствие вторичного утолщения (Тимонин, 2007). Сложная организация микоризы у папоротниковидных, однако, не зарегистрирована (например, Филин, 1995; Sack, 2018). Возможно, что как в случае большинства линий эволюций двудольных, так и в случае папоротниковидных микогетеротрофность не возникла не в силу каких-либо свойств этих групп, несовместимых с таким способом питания, а вследствие стохастического характера эволюции. Не следует забывать, что и среди однодольных есть важные (т.е. богатые видами и имеющие высокий ранг) линии эволюции, в которых не возникла микогетеротрофность: это порядок Alismatales и клада commelinids. При этом среди Alismatales микоризообразование имеет место лишь среди небольшого числа представителей (Wang, Qiu, 2006; Li, Zhou, 2009), но среди commelinids оно широко распространено (Wang, Qiu, 2006).

### **Географическая приуроченность микогетеротрофов в зависимости от типа микоризы.**

Микогетеротрофные растения по всему земному шару (как в тропиках, так и во внетропических областях) тяготеют к тенистым, более или менее хорошо увлажненным лесам (Leake, 1994; Merckx et al., 2013b). Хотя такие экологические предпочтения микогетеротрофов никогда не подвергались сомнению, конкретные их причины не являются очевидными. Будучи высокоспециализированной группой растений, микогетеротрофы зависят от ряда биотических и абиотических факторов (Leake, 1994; Guo et al., 2019), и неизвестно, какой из факторов/ресурсов ограничивает их распространение в том или ином направлении. В работе Gomes et al. (2019) сделана попытка решить этот вопрос с акцентом на доступность

микоризообразующих грибов как на потенциальный лимитирующий фактор. Такая постановка вопроса является актуальной в связи с тем, что микогетеротрофные растения являются узкими специалистами по отношению к грибам, с которыми они вступают в симбиоз (Smith, Read, 2008; Hynson, Bruns, 2010; Yamato et al., 2011, 2014, 2016; Merckx et al., 2013c, 2017; Suetsugu et al., 2022a).

Gomes et al. (2019) нанесли на карту Земли местонахождения всех имеющихся в открытых базах данных находок микогетеротрофных покрытосеменных, взаимодействующих с микоризообразующими грибами. Таким образом, из анализа были исключены те Orchidaceae, которые взаимодействуют с сапротрофными грибами. По всей видимости, причиной такого решения являются менее очевидные взаимосвязи сапротрофных грибов (и связанных с ними Orchidaceae) с фотосинтезирующими растениями (и, соответственно, с типом растительности), в то время как микоризообразующие грибы непосредственно связывают между собой микогетеротрофные и зеленые растения (см. Главу 1). Всего в анализ вошло почти 23 тыс. находок растений, относящихся к 175 видам. Gomes et al. (2019) подчеркивают, что хотя их выборка далека от полной инвентаризации, она охватывает все известные линии эволюции микогетеротрофов и все регионы, за исключением Индии и России (по всей видимости, из-за сложностей получения данных по этим странам).

Результатом анализа Gomes et al. (2019) явилось отчетливое географическое разделение микогетеротрофов в соответствии с типом микоризы. Микогетеротрофные покрытосеменные с арбускулярной микоризой приурочены в основном к вечнозеленым широколиственным тропическим лесам, в то время как виды, ассоциированные с эктомикоризообразующими грибами (т.е. Ericaceae с монотропидной микоризой и Orchidaceae с орхидной микоризой), более распространены в листопадных широколиственных и вечнозеленых хвойных лесах внетропических областей. Важно, что оба типа микоризы сами по себе (т.е. арбускулярная микориза и эктомикориза зеленых растений) широко распространены в обоих типах местообитаний. Одновременно с этим, для микогетеротрофов как единой группы авторы не обнаружили значительных предпочтений в отношении климата и типа почвы, за исключением избегания ими очень холодного и очень сезонного климата (у двух изучаемых групп микогетеротрофов, взятых по-отдельности, такие предпочтения обнаружились в отношении климата – в соответствии с тем, что климат отличается в тропических и внетропических широтах). Авторы заключают, что микогетеротрофы имеют разные предпочтения относительно биотопа и климата в зависимости от типа микоризы; эти предпочтения (а не доступность симбионтных грибов) лимитируют распространение каждой из изученных групп. Этот вывод, однако, представляется спорным, поскольку выявленная авторами закономерность может являться ложной корреляцией.



(1) Тип микоризы скоррелирован с таксономическим положением видов (Smith, Read, 2008), что используется самими авторами (Gomes et al., 2019) для определения типа микоризы у более чем половины изученных видов путем экстраполяции. Фактически, в исследовании речь идет о противопоставлении микогетеротрофных видов из семейств Ericaceae и Orchidaceae таковым из остальных восьми семейств. Выявленные авторами корреляции в равной мере относятся к этим таксономическим группам как таковым (а не только к типу микоризы).

(2) Во внетропической зоне (и особенно за пределами субтропиков) микогетеротрофы представлены практически исключительно семействами Ericaceae и Orchidaceae (Merckx et al., 2013a, 2013c). Из этого факта (не требующего специальных исследований для его подтверждения) напрямую вытекает отсутствие во внетропических областях микогетеротрофов с арбускулярной микоризой. Наличие же в этих областях фотосинтезирующих растений с арбускулярной микоризой говорит о том, что доступность микосимбионтов не является в данном случае лимитирующим фактором.

(3) Как показано выше, флора внетропических областей документирована гораздо полнее, чем тропических, и эта закономерность особенно ярко выражена в отношении микогетеротрофных растений. По этой причине анализ распространения микогетеротрофных видов методом простого учета числа находок является заведомо некорректным. Относительное обилие таксонов, встречающихся в обоих типах местообитаний, при таком подходе окажется заниженным в тропиках. В данном случае это особенно важно для Ericaceae и Orchidaceae: оба этих семейства широко распространены в тропиках (а Orchidaceae еще и составляет значительную часть видового разнообразия тропических микогетеротрофов), и столь низкая встречаемость образцов с монотропидной и орхидной микоризой в тропиках, показанная Gomes et al. (2019), не отражает реальную картину.

На наш взгляд, какие-либо убедительные доводы в пользу связи географического распространения микогетеротрофов с типом микоризы на данный момент отсутствуют. Факт низкого разнообразия микогетеротрофов в умеренных широтах (включая полное отсутствие некоторых семейств) не имеет специального объяснения и, скорее всего, отражает неравномерность распределения общего разнообразия сосудистых растений.

### **Проблема разграничения видов у микогетеротрофных покрытосеменных.**

Для многих групп микогетеротрофных покрытосеменных выявление дискретных видов является затруднительным вследствие определенных биологических особенностей этих растений. Так, в пределах многих родов отсутствует разнообразие жизненных форм, поскольку надземная часть всех представителей является однолетней и чаще всего эфемерной: длительность вегетации совпадает с периодом функционирования соцветий (Leake, 1994;

Merckx et al., 2013a). Затем, размеры надземного побега (и в некоторых случаях – число цветков в соцветии) также не могут быть использованы для разграничения таксонов: у многих представителей надземные побеги (или отдельные соцветия) нарастают достаточно продолжительное время после распускания первых цветков. По этой причине размер генеративных растений в момент наблюдения (а также в собранных образцах) зачастую варьирует кардинальным образом. Из изученных нами таксонов наиболее ярким примером здесь является род *Sciaphila* (Triuridaceae), у которого внутривидовая вариабельность высоты растения, длины соцветия и числа цветков в соцветии обычно превышает десятикратную (см. Главу 6, также Van de Meerendonk, 1984). У широко распространенного *S. densiflora* документирована высота растения от 6 до 43 см, длина соцветия от 1 до 22 см и кисти с 7–120 цветками. Из представителей Orchidaceae показательным примером является *Cyrtosia lindleyana*, обычно имеющий размер около 1–2 м, но в некоторых случаях, по нашим наблюдениям, вырастающий до 4 м (см. также Chen et al., 2009; Averyanov, 2011). Значительный разброс размеров растения наблюдался в нашем образце *Epirixanthes elongata* (Polygalaceae): от нескольких сантиметров до примерно 25 см; кроме того, соцветия образцов этого вида могут быть ветвистые и неветвистые (см. также van der Meijden, 1988). Высокую внутривидовую вариабельность микогетеротрофов по числу цветков в соцветии отмечали также Maas et al. (1986) и Leake (1994). Наконец, микогетеротрофные покрытосеменные имеют крайне просто устроенные стебли и листья, что не позволяет использовать признаки этих органов в таксономии. Эта простота выражается в тонком цилиндрическом стебле с удлинненными междуузлиями и очень небольшим количеством проводящих тканей (Leake, 1994), небольших чешуевидных листьях, обычно лишенных устьиц и часто невакуляризованных (Leake, 1994; Tsukaya, 2018), и, по нашим наблюдениям, в полном отсутствии опушения (редкое исключение составляют опушенные побеги и листья двух родственных родов Orchidaceae: *Cyrtosia* и *Galeola*).

Вследствие описанных выше причин таксономически ценные признаки микогетеротрофных покрытосеменных сконцентрированы в сфере соцветий и особенно цветков (Leake, 1994; Merckx et al., 2013a; см. также обширную таксономическую литературу, цитируемую выше). Между тем, теоретически возможна эволюционная радиация этих групп, основанная на других аспектах биологии и не накладывающая очевидный отпечаток на строение цветка (Barrett, Freudenstein, 2011; Suetsugu et al., 2023). Такая радиация, основанная на взаимодействии с разными видами опылителей посредством псевдоферомонов (и лишь в меньшей степени – на морфологических различиях), документирована для автотрофного рода *Ophrys* (Orchidaceae) (Bateman, 2018; Baguette et al., 2020). Bateman (2018; см. также Bateman et al., 2021; Bateman, Rudall, 2023) условно называл виды *Ophrys*, не имеющие четких

морфологических отличий, «этологическими»; этот автор выразил негативное отношение к такому таксономическому «дроблению» (т.е. выделению микровидов) и предложил считать такие линии эволюции подвидами, а также временными гибридогенными популяциями. У некоторых голопаразитических видов обнаружены генетические расы, соответствующие распределению образцов по растениям-хозяевам; это, например, *Cytinus hypocistis* (L.) L. s.l. из Cytinaceae (De Vega et al., 2008) и *Orobanche minor* Sm. из Orobanchaceae (Thorogood et al., 2008). У микогетеротрофов можно было бы ожидать расхождение по разным линиям микосимбионтов, учитывая узкую специализацию микогетеротрофов по этому фактору (см. выше). Диверсификация по такому механизму была продемонстрирована для микогетеротрофного вида *Corallorhiza maculata* Raf. (Orchidaceae) (Taylor et al., 2004; Hynson, Bruns, 2010). Существование криптических видов было показано на основании изучения участков ДНК образцов рода *Monotropis* (Ericaceae: Monotropoideae) (Rose, Freudenstein, 2014), а также миксотрофного вида *Pyrola picta* Sm. из того же семейства (Jolles, Wolfe, 2012). Разнообразие строения пластидного генома, обнаруженное у собранных при подготовке данной диссертации вьетнамских образцов *Epipogium roseum* (Orchidaceae), позволило предположить, что эти образцы относятся к разным криптическим видам (Schelkunov et al., 2015; с другой стороны, такое разнообразие может являться особенностью гетеротрофных видов растений, что связано с ослабленным давлением отбора на их пластидные геномы: Wicke, Naumann, 2018). При изучении микосимбионтов *Thismia* (Thismiaceae) из группы родства, обозначенной в нашей работе как клада 2, был выявлен криптический вид, морфологически неотличимый от *T. rodwayi*, филогенетически сестринский *T. clavarioides* и взаимодействующий с уникальной для всей клады 2 линией гломеромицетов из рода *Rhizophagus* (Merckx et al., 2017). Наконец, комплексное изучение необычной популяции *Monotropastrum*, сходной с *M. humile* и отличающейся от этого вида розовыми цветками, показало как ее существенные генетические отличия, так и взаимодействие с отдельной группой родства базидиомицетов из рода *Russula* (в том числе в сравнении с симпатрично произрастающими растениями *M. humile* s.str.). Розовоцветковой популяции был присвоен видовой статус как *M. kirishimense* Suetsugu (Suetsugu et al., 2023).

Приведенные примеры показывают, что наличие значительного числа еще не обнаруженных криптических видов в различных группах микогетеротрофных покрытосеменных более чем вероятно. Этот вывод следует рассматривать как дополнительное свидетельство в пользу масштабной и разноплановой недоизученности видового разнообразия этой группы растений.

## **Эволюционные тренды таксономически важных признаков микогетеротрофных покрытосеменных.**

Общие эволюционные тренды генеративной сферы микогетеротрофных покрытосеменных по отношению к их фотосинтезирующим родственным таксонам не столь однозначны, как для вегетативной сферы. Этой проблеме посвящена масштабная обзорная работа Э.С. Терехина (1977), в которой подробно разобраны многие общие свойства всех покрытосеменных, обладающих способностью к гетеротрофному питанию, то есть полных микогетеротрофов, миксотрофов, голопаразитов и полупаразитов. Особенно детально автором разобраны особенности строения зародыша. Предложенные автором эволюционные гипотезы, однако, не могут быть использованы в неизменном виде, так как нуждаются в глобальном пересмотре в свете современных представлений о филогенетической структуре покрытосеменных и о методике эволюционных реконструкций.

Целый ряд обобщений относительно строения репродуктивных органов микогетеротрофных покрытосеменных и соответствующих эволюционных тенденций представлен в обзоре Leake (1994). Значительная часть этих обобщений представляется нам спорной, либо недостаточно обоснованной.

(1) Соцветия с небольшим числом цветков (по сравнению с фотосинтезирующими видами того же семейства), часто одноцветковые (Leake, 1994). Целый ряд контрпримеров заставляет усомниться в существовании такой закономерности. Для *Epirixanthes*, единственного микогетеротрофного рода Polygalaceae, характерны кисти из сотен цветков (в целом в семействе число цветков в соцветиях варьирует в широких пределах, также встречаются одиночные цветки: Eriksen, Persson, 2007). У *Burmannia* (Burmanniaceae) размах числа цветков в соцветии примерно одинаков у микогетеротрофных и фотосинтезирующих видов (Zhang, 1999; Yudina et al., 2022). Виды Orchidaceae из упомянутых выше родов *Cyrtosia* и *Galeola*, а также родственного им *Erythrorchis*, имеют многоцветковые метельчатые соцветия (Chen et al., 2009; Averyanov, 2011); многоцветковые кисти характерны для некоторых *Aphyllorchis* (Averyanov, 2011). В дополнение, некоторые *Sciaphila* из полностью микогетеротрофного семейства Triuridaceae формируют соцветия из нескольких десятков и даже более сотни цветков (Van de Meerendonk, 1984), в то время как у других семейств Pandanales этот признак варьирует от нескольких до многочисленных цветков (Stevens, 2001-onwards), а применимость понятия «цветок» к некоторым репродуктивным структурам Cyclanthaceae и Pandanaceae является дискуссионной (Rudall, 2003). Наконец, число цветков в соцветии бесхлорофилльных видов *Odontochilus* (Orchidaceae; Averyanov, 2008) ничуть не меньше, чем у зеленых растений этого рода.

Таким образом, предложенная Leake (1994) закономерность не является очевидной, хотя и прослеживается на отдельных приведенных им примерах (одиночные цветки и малоцветковые соцветия Thismiaceae в сравнении с многоцветковыми соцветиями Taccaseae и многими другими Dioscoreales; одиночные цветки Corsiaceae в сравнении с многоцветковыми соцветиями многих других Liliales; одиночные цветки *Monotropa uniflora* L. в сравнении с мало- и многоцветковыми соцветиями других Monotropoideae; одиночные цветки и малоцветковые соцветия *Voyria* в сравнении с многоцветковыми соцветиями многих других Gentianaceae; примеры Leake представляют собой только перечисления микогетеротрофных таксонов, и сравнение с родственными группами уточнено нами в соответствии с современными филогенетическими представлениями). Для достоверной проверки ее существования необходима последовательная документация соответствующих случаев с последующим статистическим анализом. Кроме того, необходимо в явном виде указать исследуемый признак. Например, это может быть среднее число цветков в соцветии в микогетеротрофной линии эволюции по отношению к таковому у зеленых растений у таксона наиболее низкого ранга, включающего эту линию и хотя бы один фотосинтезирующий вид (род *Burmannia* для бесхлорофилльных линий этого рода, семейство Polygalaceae для рода *Epirixanthes*, порядок Pandalales для семейства Triuridaceae). Альтернативным вариантом может быть среднее число цветков в соцветии в микогетеротрофной линии эволюции по отношению к филогенетически ближайшей фотосинтезирующей линии эволюции. Leake (1994), по всей видимости, подразумевал первый вариант, однако методически он представляется менее корректным, поскольку показатель для зеленых растений в этом случае зависит от объема соответствующего таксона, что является предметом субъективного выбора. Нельзя не отметить и крайне ограниченную применимость признака «число цветков в соцветии» самого по себе, что связано с модульным характером организации соцветия (Кузнецова, 1998).

(2) Цветки небольшого размера (по сравнению с фотосинтезирующими видами того же семейства) (Leake, 1994). К этому пункту применима та же методологическая критика, что и к предыдущему. Показательными здесь являются следующие контрпримеры. Цветки значительной части родов Monotropoideae s.str. по размеру явно превышают типичные цветки Ericaceae (Fang et al., 2005): это, в том числе, азиатские *Cheilothea* (1.5–2.5 см; Sleumer, 1967; Wu et al., 2016), *Monotropa* (0.5–3 см; Wu et al., 2016), *Monotropastrum* (1.5–2.5 см; Sleumer, 1967; Wu et al., 2016; Suetsugu et al., 2023). Крупными цветками (несколько см в диаметре, у отдельных видов до 9 см) обладают некоторые микогетеротрофные Orchidaceae, включая виды родов *Aphyllorchis*, *Cephalanthera*, *Cyrtosia*, *Erythrorchis*, *Eulophia*, *Galeola* (Chen et al., 2009; Averyanov, 2011; данная диссертация); особо мелкие цветки, напротив, известны только у фотосинтезирующих Orchidaceae, например, 1–2 мм в диаметре в роде *Oberonia* (Chen et al.,

2009; Averyanov, 2013). В роде *Burmannia* (Burmanniaceae) большинство микогетеротрофных видов имеют примерно такие же по размеру цветки, что и фотосинтезирующие виды (Zhang, 1999; Wu et al., 2010; данная работа). Наконец, цветки *Petrosavia* (данная диссертация) и фотосинтезирующего *Japonolirion* (Tamura, 2016), единственных представителей порядка Petrosaviales, имеют примерно одинаковый размер.

(3) Цветки имеют низкую структурную сложность, части цветка часто «предельно упрощены» (Leake, 1994). Несмотря на то, что Leake (1994) в явном виде приводит данный тезис в нескольких местах статьи, он не указывает ни на один пример в его поддержку. Действительно, факты говорят об обратном: в родах (например, *Burmannia*, *Cephalanthera*, *Eulophia*, *Exacum*, *Odontochilus*) и семействах (например, Gentianaceae, Ericaceae, Petrosaviaceae, Polygalaceae), содержащих автотрофные и микогетеротрофные виды, устройство их цветка принципиально сходно (Merckx et al., 2013a; см. также ссылки выше). В частности, предпринятый в нашей работе (Yudina et al., 2022) прицельный поиск различий в строении цветка между видами *Burmannia* с разным способом питания дал однозначный отрицательный результат. Более того, все три полностью микогетеротрофных семейства – Thismiaceae, Triuridaceae и Corsiaceae – обладают настолько своеобразными и сложно устроенными цветками, что на протяжении десятилетий эти растения являются предметом пристального внимания и дискуссий морфологов (см. Главы 5 и 6, а также Rübсamen, 1986 для Corsiaceae).

Сложность строения цветка напрямую связана с избирательностью растения по отношению к животным-опылителям: чем сложнее архитектура, или гештальт, цветка, тем более ограниченный круг посетителей имеет доступ к нектару, пыльце и рыльцам (Endress, 1994). В отношении микогетеротрофов развивалась идея о том, что специализированность по отношению к опылителям для них недоступна (см. обзор Guo et al., 2019). Как сказано выше, большинство микогетеротрофов являются узкоспецифичными по отношению к микосимбионтам, что, как предполагалось, может лимитировать их географическое распространение. В случае еще и узкой специализации по отношению к опылителям два лимитирующих фактора накладывались бы друг на друга, в результате чего подходящие для такого вида местообитания едва ли нашлись бы в природе. Работа Guo et al. (2019) опровергает эту гипотезу, и показывает на примере *Thismia tentaculata* (Thismiaceae) возможность установление высокоспециализированных ассоциаций одновременно с микосимбионтами и с опылителями. Оба экологических партнера *T. tentaculata* (гломеромицет *Rhizophagus* sp. и грибной комарик *Corynoptera* sp.) при этом являются широко распространенными видами. Авторы заключают, что одновременная специализация в нескольких экологических взаимодействиях возможна в том случае, если возникающее при этом дополнительное давление отбора не выходит за рамки остальных факторов экологической ниши данного вида.

Исследование Guo et al. (2019) является дополнительным аргументом в поддержку критики тезиса Leake (1994) об «упрощенности» цветков многих микогетеротрофов.

(4) Строение завязи у большинства микогетеротрофов упрощено путем преобразования трехгнездной завязи с центральным расположением плацент в одногнездную с тремя париетальными плацентами (Leake, 1994). Во-первых, указание мерности гинецея является излишним и вводящим в заблуждение уточнением, поскольку она скоррелирована с положением этих растений в системе покрытосеменных, и явно не имеет связи со способом питания. Гинецей не является тримерным у всех микогетеротрофных двудольных: он димерный у представителей Gentianaceae (Struwe, Pringle, 2018) и Polygalaceae (van der Meijden, 1988; Eriksen, Persson, 2007), и преимущественно пентамерный у Ericaceae (Fang et al., 2005). При этом Leake (1994) ошибочно указывает четыре плаценты для микогетеротрофных Gentianaceae, а Polygalaceae вообще не упоминает как исключение из идеи о тримерном гинецее. Между тем, гинецей *Epirixanthes* при этом еще и двугнездный (van der Meijden, 1988). Во-вторых, Leake (1994) ошибочно приводит в поддержку своего тезиса семейство Triuridaceae, поскольку оно характеризуется полимерным апокарпным гинецеом, то есть содержащим многочисленные отдельные завязи, каждая из которых несет единственную плаценту (см. Главу 6, а также Nuraliev et al., 2020a). В-третьих, Leake (1994) связывает трехгнездность завязи *Burmannia* и *Petrosavia* с «менее выраженной гетеротрофностью», что не соответствует действительности: как *Petrosavia*, так и лишенные зеленой окраски виды *Burmannia* полностью лишены способности к фотосинтезу.

В целом, хотя многие микогетеротрофные покрытосеменные (в особенности однодольные) действительно обладают одногнездной завязью, вывод о превалировании этого состояния представляется спорным, и данный вопрос и требует более тщательного анализа. В том числе, разные результаты могут быть получены при оценке распространенности состояний этого признака по числу видов и по линиям эволюции. Идея о тенденции гетеротрофных покрытосеменных к обладанию одногнездной завязью критиковалась Э.С. Терехиным (1977) на основании проведенного им обзора, в особенности на примере семейств Burmanniaceae и Orchidaceae. Отдельным является вопрос об эволюционной направленности изменений: предполагаемое Leake (1994) «упрощение», то есть преобразование многогнездной завязи в одногнездную, не следует напрямую из более частой встречаемости второго варианта строения. Наконец, трактовка одногнездной завязи как более просто устроенной по сравнению с многогнездной сама по себе является сугубо субъективной, и не может быть принята без специального обоснования.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Низкая степень изученности микогетеротрофных покрытосеменных в самых разных аспектах их биологии имеет в своей основе несколько факторов. (1) Большая часть их таксономического разнообразия приурочено к тропическим широтам, при этом тропические флоры инвентаризированы в целом на порядок хуже, чем внетропические. (2) Характерная для микогетеротрофов эфемероидная жизненная форма осложняет поиск этих растений в природе. (3) Небольшие размеры растений, отсутствие листьев срединной формации и сложное устройство цветков микогетеротрофов делают гербаризацию неоптимальным способом хранения материала; по этой причине информативность большинства образцов микогетеротрофов в мировых коллекциях крайне низкая с точки зрения систематики, морфологии и молекулярной филогенетики. Таким образом, изучение видового разнообразия микогетеротрофов в настоящее время находится в активной фазе (и крайне далеко от сколько-нибудь полного завершения). Известное их разнообразие в разных частях Восточного Индокитая отражает в основном степень общефлористической изученности этих территорий, а не реальные отличия по богатству локальных флор микогетеротрофами. Тем не менее, полученные нами данные о числе видов микогетеротрофных покрытосеменных в Восточном Индокитае (и особенно во Вьетнаме) позволяют с определенностью охарактеризовать этот регион как один из наиболее важных центров разнообразия этой группы растения и в мировом масштабе. Действительно, Юго-Восточная Азия в целом лидирует по числу видов микогетеротрофных покрытосеменных среди регионов земного шара, при этом выявленные в данной работе 76 видов, произрастающие в Восточном Индокитае, составляют более 30% микогетеротрофных видов Юго-Восточной Азии. Затем, во Вьетнаме зарегистрировано почти 30% видов микогетеротрофных покрытосеменных, встречающихся в Юго-Восточной Азии, что значительно больше доли Вьетнама в общем видовом разнообразии покрытосеменных Юго-Восточной Азии (20%). Наконец, во Вьетнаме 0,67% покрытосеменных являются микогетеротрофными, в то время как в Юго-Восточной Азии в целом не более 0,5%. Дополнительно, во Вьетнаме нами выявлены важные очаги локального разнообразия микогетеротрофов (наиболее богатый из которых – провинция Ламдонг с 18 видами), сопоставимые с известными очагами в других регионах мира.

Подтверждением скудности знаний о видовом разнообразии и географическом распространении тропических микогетеротрофов являются исследования последних лет, посвященные различным регионам Азии, Африки и Америки, и данная работа находится в их числе. Одним из итогов нашей работы стало описание шести новых для науки видов микогетеротрофных однодольных (три из Orchidaceae, два из Thismiaceae и один из Triuridaceae), семь новых национальных находок (четыре из которых являются новыми для

всего Восточного Индокитая) и многочисленные уточнения ареалов на более низких уровнях. Несколько из изученных нами ранее известных видов были представлены в мировых коллекциях лишь одним или несколькими образцами до наших находок. Проведены полные таксономические ревизии семейств Petrosaviaceae, Thismiaceae и Triuridaceae, а также родов *Didymoplexiella* и *Vietorchis* (Orchidaceae) на изученной территории; обновлены представления о видовом разнообразии семейства Burmanniaceae (включая фотосинтезирующие виды) и родов *Cephalanthera* и *Didymoplexis* (Orchidaceae) в Восточном Индокитае; для видов всех перечисленных групп составлены определительные ключи; распространение изученных видов показано на карте. Составлен полный список видов микогетеротрофных покрытосеменных Вьетнама, Камбоджи и Лаоса, включающий их распространение с точностью до провинций. Уточнено видовое разнообразие порядка Petrosaviales в мировом объеме: показано, что он включает три вида. При этом популяции рода *Petrosavia* (Petrosaviaceae), описанные как *P. amamiensis* и *P. sinii*, следует относить к вариабельному виду *P. sakuraii*.

Молекулярно-филогенетическая реконструкция, построенная нами для азиатских видов рода *Thismia* (Thismiaceae) (Shepeleva et al., 2020), показала необходимость значительных перестроек в таксономии этого рода. В группе *Thismia* Старого Света, являющейся монофилетической, имеется пять основных клад. Эти клады гораздо лучше согласуются с морфологическими характеристиками и географическим распространением видов, чем секции *Thismia*, принятые в более ранних работах (не опирающихся на молекулярно-филогенетические реконструкции). Эволюция морфологических признаков, используемых в систематике *Thismia*, является в основном гомопластичной. Большинство признаков строения цветка эволюционировали таким образом, что возникал эффект накопления состояний, усложняющих структуру цветка. Несмотря на обширную морфологическую гомоплазию, клады *Thismia* можно различить при использовании комбинации из четырех признаков: строение подземной части, строение внутреннего круга околоцветника, наличие придатков внутренних листочков околоцветника и наличие придатков тычинок. Дополнительным определительным признаком является наличие трансверзальных перекладин на внутренней поверхности гипантия. Ареалы распространения клад также могут быть использованы как вспомогательная таксономическая информация: три из этих клад населяют материковую часть Юго-Восточной Азии, одна клада - острова Восточной Азии, две клады - остров Борнео и одна клада - Австралию и Новую Зеландию. Молекулярно-филогенетические данные свидетельствуют о необходимости нового разбиения азиатских *Thismia* на секции, которые в целом соответствуют основным кладам (с включением в некоторые из секций дополнительных по отношению к кладам видов, филогенетическое положение которых не до конца ясно). Одна из выявленных клад не

соответствует ни одному из ранее принимаемых внутривидовых таксонов *Thismia*; этой кладе предложено придать формальный статус секции под названием *Mirabilis* Nuraliev.

Определенную таксономическую ценность имеет строение пыльцевых зерен *Thismia*, и, в частности, поверхность спородермы. Для одной из клад (соответствующей предложенной к описанию секции *Mirabilis*) характерна наноперфоратная поверхность, в то время как у представителей трех других клад (соответствующих секциям *Glaziocharis*, *Sarcosiphon* и *Thismia*) поверхность гладкая. В то же время, так же как и многие признаки строения цветка, скульптура спородермы у азиатских *Thismia* демонстрирует гомопластичный характер эволюции.

Как показано в нашей работе (Severova et al., 2021), строение пыльцы *Thismia* имеет особое таксономическое значение на надвидовом уровне, в том числе – в масштабе покрытосеменных в целом. Пыльцевые зерна азиатских видов *Thismia* имеют единственную апертуру - пору. Эта апертура занимает экваториальное положение. Такое положение единственной апертуры не описано ни для каких других семенных растений. Анализ представленных в литературе изображений позволяет утверждать, что такое же положение встречается в роде *Burmannia* семейства Burmanniaceae (из того же порядка Dioscoreales, что и Thismiaceae). Таким образом, порядок Dioscoreales обладает уникальным среди покрытосеменных типом пыльцевых зерен – однопоровым с экваториальным положением апертуры, причем в пределах порядка такая пыльца возникла в эволюции как минимум дважды. Пыльца остальных семейств порядка в основном однобороздная или двухбороздная, а представители остальных Burmanniaceae и Thismiaceae имеют от одной до семи пор в пыльцевых зернах, но положение этих пор на данный момент неизвестно.

Одной из таксономических проблем в семействе Triuridaceae является вопрос о включении афро-малагасийского рода *Seychellaria* в пантропический род *Sciaphila* (Nuraliev et al., 2016). Для принятия окончательного решения по этому вопросу необходимо получение молекулярно-филогенетических данных с репрезентативной выборкой обоих родов, особенно – крупного рода *Sciaphila*. С точки зрения морфологии, роды достаточно четко отграничены друг от друга, и отличаются наличием брактеол в соцветиях и стаминодиев в мужских цветках (и те, и другие органы имеются у *Seychellaria* и отсутствуют у *Sciaphila*). В то же время, некоторые признаки, рассматриваемые ранее как потенциально ценные для разграничения родов, имеют сходную вариабельность в каждом из них: сюда относятся опушение околоцветника и филлотаксис гинецея. В дополнение к морфологическим доводам, в пользу самостоятельности этих родов говорит их аллопатричное географическое распространение: несмотря на обширный ареал *Sciaphila* в мировом масштабе, в африканском регионе он известен только в Западной

Африке, тогда как *Seychellaria* эндемичен для Восточной Африки и островов Индийского океана.

Инвентаризация видового разнообразия *Sciaphila* в мировой флоре и в пределах отдельных территорий до наших исследований была осложнена отсутствием ясного представления о морфологии цветков, из чего следовал описательный характер приводимых для видов *Sciaphila* характеристик и невозможность проведения детальных сравнений видов и образцов. Мы показали (Nuraliev et al., 2020a), что придатки тычинок являются частями тычинок (а не «нитевидными структурами», не гомологичными каким-либо органам цветка); эти придатки отходят от основания тычиночных нитей, и их описания как дистальных частей тычиночных нитей или расширений/придатков связников ошибочны. С этим выводом связан вывод о стаминодиальной природе внутренних органов мужского цветка *Seychellaria*, которые также являлись кандидатами в «нитевидные структуры». Женский цветок *Sciaphila densiflora* имеет не описанные до нашей работы стаминодии, и является, таким образом, лишь функционально женским и морфологически обоеполым. Затем, пыльники *Sciaphila* имеют 2–4-лопастную форму, при этом виды с 3-лопастными пыльниками характеризуются тремя микроспорангиями в каждом пыльнике, в то время как остальные виды имеют тетраспорангиатные пыльники. Число микроспорангиев (гнезд) можно установить только при изучении внутреннего строения пыльника; одногнездные и двугнездные пыльники у *Sciaphila* неизвестны, и сообщения о таких пыльниках являются результатом необоснованной экстраполяции на основании их внешней формы. Наконец, расположение плодолистиков в гинецее *Sciaphila* тяготеет к круговому, с большим или меньшим вкладом хаотичного расположения (особенно ближе к верхушке гинецея); при этом какие-либо признаки спирального расположения плодолистиков отсутствуют. У *S. densiflora* внешний круг гинецея включает шесть плодолистиков, в соответствии с наличием шести стаминодиев. У остальных изученных видов (лишенных стаминодиев) в некоторых цветках расположение плодолистиков круговое с мерностью 9 или 12, в то время как в других расположение имеет существенную степень хаотичности, с предположительно наблюдаемыми 10-, 10,5-, 11-мерными кругами, либо вообще без выявляющихся кругов.

Вьетнамские популяции, соответствующие современной морфологической концепции *Sciaphila nana*, подразделяются на два морфотипа по строению мужских цветков: «типичный» морфотип, характеризующийся диаметром цветка примерно 3 мм, короткой цветоножкой (длиной с цветок), цилиндрическими утолщениями на верхушках внутренних листочков околоцветника и наличием придатков тычинок, и «нетипичный» морфотип с диаметром цветка примерно 1,5–2 мм, цветоножкой гораздо длиннее цветка, шаровидными утолщениями на верхушках внутренних листочков околоцветника и лишенный придатков тычинок. Выявленные

морфотипы целесообразно рассматривать без какого-либо формального таксономического разделения до появления более надежных данных об их обособленности и родственных связях.

Вьетнамский эндемик *Sciaphila arcuata* обнаруживает высокое морфологическое сходство с *S. densiflora*, однако различия в строении околоцветника женских цветков являются достаточными, чтобы признавать их отдельными видами. В то же время, обнаружение стаминодиев в женских (морфологически обоеполых) цветках *S. densiflora* открывает крайнее сходство этого вида с *S. tenella*: с учетом новых данных, единственным отличием между этими видами является строение андроеца в обоеполом цветке, а именно фертильные тычинки у *S. tenella* и стаминодии у *S. densiflora*. В целом, структурная дифференцировка цветков *Sciaphila* на обоеполые и женские является более градуальной, чем представлялось ранее; при этом «переходные» варианты строения между обоеполыми и мужскими цветками неизвестны.

Своеобразие способа питания и внешнего облика полностью микогетеротрофных (бесхлорофилльных) покрытосеменных явилось причиной высокого внимания исследователей к этим растениям как к единой экологической группе. Обобщающие работы затрагивали две глобальные проблемы: (1) поиск факторов, способствующих и препятствующих возникновению микогетеротрофности в той или иной линии эволюции, и (2) создание «портрета» типичного представителя этой группы, то есть выявление наиболее характерных для нее морфологических и экологических свойств.

Достаточно очевидной преадаптацией к микогетеротрофности является способность к формированию симбиотических связей с грибами, то есть к микоризообразованию в наиболее прямом смысле этого слова (см. Merckx et al., 2013c). Типичная микориза (с потоком органических веществ, направленных от растения к грибу) характерна для широкого таксономического спектра покрытосеменных, однако далеко не во всех микоризных линиях эволюции произошла смена направления потока органики на противоположный, то есть возникла гетеротрофность (в широком смысле, включая частичную и начальную гетеротрофность). Как среди двудольных, так и среди однодольных имеются таксоны и клады высокого ранга, полностью лишённые гетеротрофных видов, несмотря на наличие микоризообразующих представителей. Следовательно, этот фактор хотя и необходим для появления микогетеротрофности, не является лимитирующим в масштабе покрытосеменных и их крупных клад. Потенциально информативным для решения этого вопроса является резко неравномерное распределение полностью микогетеротрофных видов среди однодольных (семь семейств, более 38 переходов к бесхлорофилльности) и двудольных (три семейства, 7-8 переходов к бесхлорофилльности, полное отсутствие среди базальных покрытосеменных), наглядно продемонстрированное Merckx et al. (2013c). При оценке процентного содержания полностью микогетеротрофных видов разница еще более очевидна: это 0,63% для однодольных

и 0,02% для высших двудольных. Такой дисбаланс делает обоснованным поиск факторов, ограничивающих появление микогетеротрофности, в отличиях между двудольными и однодольными. Одним из отличительных трендов является преобладание у однодольных травянистых жизненных форм, что связано с отсутствием у них вторичного утолщения. Жизненные формы с большим объемом вторичной ксилемы предполагают высокие затраты органики на построение тела растения, в то время как ресурсы органики при гетеротрофности теоретически являются ограниченными. Несмотря на это, во многих линиях эволюции двудольных имеются бесхлорофилльные растения другой экологической группы – голопаразиты, и одновременно с этим голопаразиты полностью отсутствуют среди однодольных. Следовательно, нет оснований полагать отсутствие вторичного утолщения фактором, способствующим к переходу к гетеротрофности (и к микогетеротрофности в частности). С отсутствием вторичного утолщения связана еще одна особенность однодольных – сохранение первичных тканей подземных органов (корней и/или побегов) на протяжении всей жизни растения. Эта особенность является необходимой для микоризообразующих органов, поскольку микориза образуется именно в первичной коре. В дополнение, корни однодольных благоприятствуют сложному, компартментализованному устройству микоризы вследствие многослойности первичной коры. Хотя в целом для двудольных характерно вторичное утолщение, в корнях микогетеротрофных двудольных на протяжении всей жизни сохраняется первичное строение. Более того, отсутствие вторичного утолщения известно для широкого таксономического спектра фотосинтезирующих двудольных, особенно для водных растений и для семейства Ranunculaceae. У двудольных, таким образом, нет глобального ограничения на эволюционную потерю вторичного утолщения, и вторичное утолщение не может рассматриваться как препятствие к переходу к микогетеротрофности. Еще одно отличие однодольных от двудольных – вторичная гоморизия по сравнению с преобладанием аллоризии. Гоморизная корневая система имеет то потенциальное преимущество перед аллоризной, что является более устойчивой к механическим и иным повреждениям вследствие децентрализованного строения. Аналогично ситуации с вторичным утолщением корней, здесь также имеется множество примеров, демонстрирующих возможность эволюционного перехода к гоморизии для двудольных, включая те же водные растения и Ranunculaceae. Кроме того, здесь показателен пример однодольного микогетеротрофного рода *Thismia* (Thismiaceae), корневая система старосветских видов которого с высокой вероятностью устроена по аллоризному типу. В целом, на данный момент приходится констатировать отсутствие каких-либо факторов, которые бы значительно влияли на появление полностью микогетеротрофных видов в конкретной линии эволюции (другими словами, позволяли бы предсказывать, независимо или в комплексе друг с другом, наличие таких видов). Так, папоротниковидные

характеризуются травянистыми жизненными формами, гоморизной корневой системой и отсутствием вторичного утолщения, и в некоторых их семействах широко распространено формирование микоризы спорофитами и бесхлорофилльные микогетеротрофные гаметофиты. При наличии полностью гетеротрофных видов папоротников этот комплекс особенностей сочли бы явными преадаптациями к полной микогетеротрофности – но ни одного такого вида науке неизвестно, и все известные спорофиты папоротникообразных способны к фотосинтезу. Приходится предположить, что переход к полной микогетеротрофности является в значительной степени случайным явлением.

Имеющиеся представления о трендах морфологии и биологии микогетеротрофных покрытосеменных позволяют обсуждать «синдром микогетеротрофности». Из признаков вегетативной сферы к такому синдрому можно отнести указанные выше травянистую жизненную форму и отсутствие вторичного утолщения подземных органов. В качестве факультативного компонента синдрома можно рассматривать гоморизию, однако следует учитывать наличие аллоризных представителей (*Epirixanthes* из Polygalaceae) и таксонов с неясным строением корневой системы. Важным компонентом синдрома является комплекс эмбриолого-экологических признаков (универсальность которых еще предстоит проверить): большое число семян в плоде, мелкий размер семян, тонкая семенная кожура, слабо дифференцированный зародыш, униполярное прорастание зародыша (трогается в рост только корневой полюс). Связанным с этим комплексом факультативным компонентом синдрома можно считать акотилию. Этот комплекс является следствием обязательного для прорастания семени контакта с грибным партнером – единственным источником органики для растения. Что касается морфологии цветков и соцветий, в этой сфере наличие «синдрома микогетеротрофности» гораздо менее очевидно. Хотя некоторые микогетеротрофы обладают одиночными цветками или малоцветковыми соцветиями (т.е. надземными побегами), существует значительное число микогетеротрофных видов, соцветия которых ни чуть не менее, либо даже более многоцветковые, чем у родственных им фотосинтезирующих таксонов. Аналогичным образом, хотя для многих микогетеротрофов характерны мелкие цветки, наличие многочисленных примеров таксонов с относительно крупными цветками не позволяет считать это свойство общим трендом микогетеротрофных покрытосеменных. Затем, идея о тенденции к упрощению строения цветка в микогетеротрофных линиях эволюции, предложенная в литературных источниках, в принципе не выдерживает проверки на конкретных примерах, а все три полностью микогетеротрофных семейства – *Thismiaceae*, *Triuridaceae* и *Corsiaceae* – дают повод предположить существование обратного тренда, то есть усложнение строения цветка при переходе к микогетеротрофности. Предположение об усложнении строения цветка находит подтверждение в исследовании репродуктивной биологии *Thismia tentaculata*,



демонстрирующем узкую специализацию этого вида по отношению к опылителям. Наконец, неоднократно высказывалась гипотеза о преобладании у микогетеротрофных покрытосеменных одногнездной завязи, однако и ее при ближайшем рассмотрении на конкретных примерах приходится отвергнуть. Таким образом, по нашему мнению, у микогетеротрофов не прослеживается какого-либо отчетливого общего свойства или хотя бы тренда в строении цветков и соцветий.

## ВЫВОДЫ

1. Во Вьетнаме, Камбодже и Лаосе произрастает как минимум 76 видов микогетеротрофных покрытосеменных, относящихся к восьми семействам. Известное разнообразие этих растений на уровне провинций отражает степень общей флористической изученности территории, что говорит о значительно большем реальном разнообразии микогетеротрофных покрытосеменных в данном регионе.

2. Род *Petrosavia* (Petrosaviaceae) в мировой флоре состоит из двух видов; порядок Petrosaviales включает три вида. Растения, описанные как *Petrosavia amamiensis* и *P. sinii*, являются частью варибельного вида *P. sakuraii*.

3. Старосветские виды рода *Thismia* (Thismiaceae) представляют собой монофилетическую группу, в пределах которой имеется пять основных клад, согласующихся с морфологическими особенностями и географическим распространением видов. Для выполнения принципа монофилии таксонов внутриродовая система *Thismia* нуждается в реорганизации, включающей описание новой секции.

4. *Burmanna* (Burmanniaceae) и *Thismia* (Thismiaceae) обладают уникальным для семенных растений типом строения пыльцы: их пыльца одноапертурная с экваториальным положением апертуры. Апертура представляет собой пору.

5. Род *Seychellaria* имеет существенные морфологические отличия от *Sciaphila* (Triuridaceae): наличие брактеол (с чем связана ветвистость соцветия) и наличие стаминодиев в мужских цветках. В совокупности с аллопатричным распространением этих родов выявленные отличия противоречат идее объединения родов в один, и до появления надежных молекулярно-филогенетических данных целесообразно признавать самостоятельность рода *Seychellaria*.

6. Цветки *Sciaphila* (Triuridaceae) характеризуются следующими ранее дискуссионными особенностями: придатки тычинок являются частями тычинок (а не органами *sui generis*) и отходят от основания тычиночных нитей (и не являются продолжениями связников); пыльник имеет три или четыре микроспорангия (диспорангиатные пыльники неизвестны); расположение плодолистиков в гинецее круговое и в некоторых случаях хаотичное (признаки спирального расположения отсутствуют).

7. Переход к микогетеротрофности у покрытосеменных не влечет за собой структурные перестройки цветков и соцветий, равно как и существенные изменения их размерных характеристик.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барыкина Р.П. Особенности структуры и развития водных лютиков // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1988. – Т. 93. – Вып. 5. – С. 134–144.
2. Барыкина Р.П. Полиморфизм корней и корневых систем в семействе Ranunculaceae // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1999. – Т. 104. – Вып. 3. – С. 26–31.
3. Барыкина Р.П. Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (Ranunculaceae Juss.) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2005. – Т. 110 – Вып. 3. – С. 44–67.
4. Девятков А.Г., Зернов А.С. Антэкология и карпология: Учебное пособие к спецкурсам. М.: КМК, 2023. 178 с.
5. Камелин Р.В. Флора Земли: флористическое районирование суши. Барнаул: Пять плюс, 2017. 130 с.
6. Кузнецова Т.В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модельных организмов // Журнал общей биологии. – 1998. – Т. 59. – № 1. – С. 74–103.
7. Марков М.В., Юсуфова В.З., Шестова Т.А., Грушенков, Д. Разнообразие корней и корневых систем у малолетних растений класса Двудольных // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. – 2021. – № 2. – С. 107–133.
8. Серегин А.П., Щербаков А.В. Основные гербарные фонды по флоре Средней России // Калиниченко И.М., Новиков В.С., Щербаков А.В. Флора Средней России. Аннотированная библиография. Второе дополнение. М.: КМК, 2006. С. 60–71.
9. Таршис Л.Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 219 с.
10. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 246 с.
11. Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977. 219 с.
12. Терехин Э.С. Редуцированные и недифференцированные зародыши // Батыгина Т.Б. (Ред.) Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Том 2. Спб.: Мир и Семья-95, 1997. С. 449–460.
13. Терехин Э.С. Экологическая эмбриология // Батыгина Т.Б. (Ред.) Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Том 3. Спб.: Мир и Семья-95, 2000. С. 24–34.
14. Тимонин А.К. Высшие растения // Ботаника, в 4-х томах. Т. 3. М.: «Академия», 2007. 352 с.
15. Тимонин А.К. Аномальное вторичное утолщение центросеменных: специфика морфофункциональной эволюции растений. М.: КМК, 2011. 355 с.

16. Тимонин А.К., Филин В.Р. Высшие растения // Ботаника, в 4-х томах. Т. 4. Кн. 1. М.: «Академия», 2009. 320 с.
17. Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. Высшие растения // Ботаника, в 4-х томах. Т. 4. Кн. 2. М.: «Академия», 2009. 350 с.
18. Титова Г.Е. Вариации в развитии семядольного аппарата // Батыгина Т.Б. (Ред.) Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Том 2. Спб.: Мир и Семья-95, 1997. С. 381–411.
19. Филин В.Р. Ужовник обыкновенный // Биологическая флора Московской области. – 1995. – Выпуск 11. – С. 5–37.
20. Adamec L. Mineral nutrition of carnivorous plants: a review // The Botanical Review. – 1997. – V. 63. – P. 273–299.
21. Aguilar-Cano J., Guzman-Guzman S., Lopera-Toro A. *Thismia andicola* sp. nov. (Thismiaceae): a new species from the northern Andes in Colombia // Phytotaxa. – 2023. – V. 579. – N 2. – P. 107–116.
22. Akasawa Y. A new species of *Glaziocharis* (Burmanniaceae) found in Japan // Journal of Japanese Botany. – 1950. – V. 25. – N 9–12. – P. 193–196.
23. Ambrose B.A., Espinosa-Matías S., Vázquez-Santana S., Vergara-Silva F., Martínez E., Márquez-Guzmán J., Alvarez-Buylla E.R. Comparative developmental series of the Mexican triurids support a euanthial interpretation for the unusual reproductive axes of *Lacandonia schismatica* (Triuridaceae) // American Journal of Botany. – 2006. – V. 93. – N 1. – P. 15–35.
24. Angiosperm Phylogeny Group (APG). An ordinal classification for the families of flowering plants // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 1998. – V. 85. – N 4. – P. 531–553.
25. 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. – V. 161. – N 2. – P. 105–121.
26. 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. – V. 181. – N 1. – P. 1–20.
27. Averyanov, L.V. Two new species of Burmanniaceae – *Burmannia coerulea* and *B. unguiculata* from limestone mountains of the northern Viet Nam // VNU Journal of Science: Natural Sciences and Technologies. – 2005. – V. 21. – N 3. – P. 49–53.
28. Averyanov L.V. Rare species of orchids (Orchidaceae) in the flora of Vietnam // Turczaninowia. – 2006. – V. 9. – N 3. – P. 48–89.
29. Averyanov L.V. The genus *Sciaphila* Blume (Triuridaceae) in the flora of Vietnam // Taiwan. – 2007. – V. 52. – N 1. – P. 12–19.
30. Averyanov L.V. The orchids of Vietnam. Illustrated survey. Part 1. Subfamilies Apostasioideae, Cypripedioideae and Spiranthoideae // Turczaninowia. – 2008. – V. 11. – N 1. – P. 5–168.
31. Averyanov L.V. The orchids of Vietnam. Illustrated survey. Part 2. Subfamily Orchidoideae // Turczaninowia. – 2010a. – V. 13. – N 2. – P. 5–98.

32. Averyanov L.V. Three new species of orchids (Orchidaceae) from Vietnam // Taiwan. – 2010b. – V. 55. – N 2. – P. 91–98.
33. Averyanov L.V. The orchids of Vietnam. Illustrated survey. Part 3. Subfamily Epidendroideae (primitive tribes – Neottieae, Vanilleae, Gastrodieae, Nervilieae) // Turczaninowia. – 2011. – V. 14. – N 2. – P. 15–100.
34. Averyanov L.V. New orchid taxa and records in the flora of Vietnam // Taiwan. – 2012. – V. 57. – N 2. – P. 127–152.
35. Averyanov L.V. New and rare orchids (Orchidaceae) in the flora of Cambodia and Laos // Turczaninowia. – 2013a. – V. 16. – N 4. – P. 26–46.
36. Averyanov L.V. The orchids of Vietnam illustrated survey. Part 4. Subfamily Epidendroideae (tribes Arethuseae and Malaxideae) // Turczaninowia. – 2013b. – V. 16. – N 2. – P. 5–163.
37. Averyanov L.V., Averyanova A.L. Rare species of orchids (Orchidaceae) in the flora of Vietnam // Turczaninowia. – 2002. – 5. – N 4. – P. 49–108.
38. Averyanov L.V., Averyanova A.L. Updated checklist of the orchids of Vietnam. Hanoi: National University Publishing House, 2003. 102 p.
39. Averyanov L.V., Loc P.K., Hiep N.T., Harder D.K. Phytogeographic review of Vietnam and adjacent areas of Eastern Indochina // Komarovia. – 2003. – V. 3. – P. 1–83.
40. Averyanov L.V., Hiep N.T., Loc P.K., Khang N.S., The P.V., Tap N.V., Vinh N.Q., Kien L.T., Hieu N.Q. Flora and vegetation of areas allied to Phong Nha – Ke Bang National Park (Northern Vietnam). Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2012. 224 p.
41. Averyanov L.V., Nuraliev M.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Vietorchis furcata* (Orchidaceae, Vietorchidinae) – a new species from southern Vietnam // Taiwan. – 2013. – V. 58. – N 4. – P. 251–256.
42. Averyanov L.V., Nguyen K.S., Nguyen H.T. Checklist of mycoheterotrophic species of the genus *Exacum* (Gentianaceae) and new species, *E. zigomorpha*, from northern Vietnam // Phytotaxa. – 2014. – V. 183. – N 2. – P. 108–113.
43. Averyanov L.V., Nguyen K.S., Tich N.T., Nguyen P.T., Nong V.D., Nguyen V.C., Xuan C.C. New orchids in the flora of Vietnam // Wulfenia. – 2015. – V. 22. – P. 137–188.
44. Averyanov L.V., Nguyen K.S., Maisak T.V., Konstantinov E.L., Nguyen T.H., Bounphanmy S. New and rare orchids (Orchidaceae) in the flora of Cambodia and Laos // Turczaninowia. – 2016. – V. 19. – N 3. – P. 5–58.
45. Averyanov L.V., Averyanova A.L., Nguyen S.K., Orlov N.L., Maisak T.V., Nguyen H.T. New and rare orchid species (Orchidaceae) in the flora of Cambodia and Laos // Novitates Systematicae Plantarum Vascularium. – 2018a. – V. 49. – P. 24–41.
46. Averyanov L.V., Nguyen V.C., Nguyen H.T., Truong B.V., Nguyen P.T., Nguyen S.K., Maisak T.V., Nguyen H.T., Bui D.N., Chu X.C. New orchids (Orchidaceae: Epidendroideae and Vandoideae) in the flora of Vietnam // Taiwan. – 2018b. – V. 63. – N 3. – P. 195–219.

47. Averyanov L.V., Nguyen V.D., Nguyen K.S., Dinh Q.D., Maisak T.V. *Silvorchis vietnamica* (Orchidaceae, Orchidoideae, Vietorchidinae), a new miniature mycotrophic species from southern Vietnam // *Nordic Journal of Botany*. – 2018c. – V. 36. – N 7. – e01883.
48. Averyanov L.V., Nuraliev M.S., Maisak T.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Didymoplexis holochelia* (Orchidaceae, Gastrodiinae), a new species from northern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2019a. – V. 405. – N 1. – P. 54–60.
49. Averyanov L.V., Nguyen K.S., Maisak T.V., Nguyen H.T., Orlov N.L., Slastunov D.D., Sokolova I.V. New orchid species (Orchidaceae) in the flora of Laos // *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. – 2019b. – 50. – P. 25–40.
50. Averyanov L.V., Nguyen K.S., Maisak, T.V. Plant diversity, flora and vegetation of Hin Nam No protected area. Saarbrücken: Lambert Academic Publishing, 2019c. 431 pp.
51. Averyanov L.V., Nguyen S. K., Tran T.H., Averyanova A.L., Maisak V.T., Nguyen H.T. Plant diversity, flora and vegetation of Bat Dai Son mountain area northern Vietnam. Saint-Petersburg: Strata, 2020. 561 p.
52. Averyanov L.V., Maisak T.V., Lyskov D.F., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Nuraliev M.S. *Didymoplexis gibbosa* (Orchidaceae), a new mycoheterotrophic species from southern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2022. – V. 556. – N 2. – P. 207–212.
53. Averyanov L.V., Nguyen V.C., Truong B.V., Nguyen K.S., Nuraliev M.S., Nguyen C.H., Ormerod P.A., Maisak T.V., Diep D.Q., Lyskov D.F., Nong V.D. New orchids in the flora of Vietnam VII (Orchidaceae: tribes Cypripedieae, Cranichideae, Orchideae, and Collabieae) // *Phytotaxa*. – 2023. – V. 619. – N 4. – P. 255–276.
54. Baguette M., Bertrand J.A., Stevens V.M., Schatz B. Why are there so many bee-orchid species? Adaptive radiation by intra-specific competition for mnesic pollinators // *Biological Reviews*. – 2020. – V. 95. – N 6. – P. 1630–1663.
55. Baldwin B.G. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 1992. – V. 1. – N 1. – P. 3–16.
56. Barrett C.F., Freudenstein J.V. An integrative approach to delimiting species in a rare but widespread mycoheterotrophic orchid // *Molecular Ecology*. – 2011. – V. 20. – N 13. – P. 2771–2786.
57. Barrett M.D., Sokoloff D.D. *Centrolepis milleri* (Centrolepidaceae: Poales), a new species from Western Australia // *Phytotaxa*. – 2015. – V. 213. – N 2. – P. 140–146.
58. Bateman R.M. Two bees or not two bees? An overview of *Ophrys* systematics // *Berichte aus den Arbeitskreisen Heimische Orchideen*. – 2018. – V. 35. – P. 5–46.
59. Bateman R.M., Rudall P.J. Morphological continua make poor species: Genus-wide morphometric survey of the European bee orchids (*Ophrys* L.) // *Biology*. – 2023. – V. 12. – N 1. – 136.
60. Bateman R.M., Rudall P.J., Murphy A.R., Cowan R.S., Devey D.S., Pérez-Escobar O.A. Whole plastomes are not enough: phylogenomic and morphometric exploration at multiple demographic levels of the bee orchid clade *Ophrys* sect. *Sphegodes* // *Journal of Experimental Botany*. – 2021. – V. 72. – N 2. – P. 654–681.

61. Beccari O. *Petrosavia*, nuovo genere di piante parassite della famiglia delle Melanthaceae // Nuovo Giornale Botanico Italiano. – 1871. – V. 3. – P. 7–11.
62. Beentje H.J. The Kew plant glossary: an illustrated dictionary of plant terms. 2nd ed. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 2016. 184 p.
63. Bellot S., Renner S.S. The plastomes of two species in the endoparasite genus *Pilostyles* (Apodanthaceae) each retain just five or six possibly functional genes // Genome Biology and Evolution. – 2016. – V. 8. – N 1. – P. 189–201.
64. Bentham G., Hooker J.D. Genera plantarum. Volume 3. London: Reeve, Williams and Norgate, 1883. 1258 p.
65. Bernard C., Ernst A. Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. II. Äussere und innere Morphologie von *Thismia javanica* J. J. S. // Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. – 1910a. – V. 23. – P. 36–47.
66. Bernard C., Ernst A. Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. III. Embryologie von *Thismia javanica* J. J. S. // Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. – 1910b. – V. 23. – P. 48–61.
67. Bernard C., Ernst A. Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. V. Anatomie von *Thismia clandestina* Miq. und *T. versteegii* Sm. // Annales du Jardin botanique de Buitenzorg. – 1911. – V. 24. – P. 61–69.
68. Bhat N.A., Jeri L., Roy D.K., Kumar, Y. Petrosaviaceae, A new family record for India // Bangladesh Journal of Plant Taxonomy. – 2018. – V. 25. – N 1. – P. 113–117.
69. Bidartondo M.I. The evolutionary ecology of myco-heterotrophy // New Phytologist. – 2005. – V. 167. – N 2. – P. 335–352.
70. Bidartondo M.I., Read D.J., Trappe J.M., Merckx V.S.F.T., Ligrone R., Duckett J.G. The dawn of symbiosis between plants and fungi // Biology letters. – 2011. – V. 7. – N 4. – P. 574–577.
71. Bierhorst D.W. On *Stromatopteris* and its ill-defined organs // American Journal of Botany. – 1969. – V. 56. – N 2. – P. 160–174.
72. Björkman E. *Monotropa hypopitys* L. — an epiparasite on tree roots // Physiologia Plantarum. – 1960. – V. 13. – P. 308–327.
73. Borowiec M.L. AMAS: a fast tool for alignment manipulation and computing of summary statistics // PeerJ. – 2016. – V. 4. – e1660.
74. Brazeau M.D. Problematic character coding methods in morphology and their effects // Biological Journal of the Linnean Society. – 2011. – V. 104. – N 3. – P. 489–498.
75. Burkill I.H. The organography and the evolution of Dioscoreaceae, the family of the Yams // Journal of the Linnean Society. Botany. – 1960. – V. 56. – N 367. – P. 319–412.
76. Caddick L.R., Furness C.A., Stobart K.L., Rudall P.J. Microsporogenesis and pollen morphology in Dioscoreales and allied taxa // Grana. – 1998. – V. 37. – N 6. – P. 321–336.
77. Caddick L.R., Rudall P.J., Wilkin P. Floral morphology and development in Dioscoreales // Feddes Repertorium. – 2000. – V. 111. – N 3–4. – P. 189–230.



78. Caddick L.R., Rudall P.J., Wilkin P., Hedderson T.A.J., Chase M.W. Phylogenetics of Dioscoreales based on combined analyses of morphological and molecular data // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2002. – V. 138. – N 2. – P. 123–144.
79. Cai L., Arnold B.J., Xi Z., Khost D.E., Patel N., Hartmann C.B., Manickam S., Sasirat S., Nikolov L.A., Mathews S., Sackton T.B., Davis C.C. Deeply altered genome architecture in the endoparasitic flowering plant *Sapria himalayana* Griff. (Rafflesiaceae) // *Current Biology*. – 2021. – V. 31. – N 5. – P. 1002–1011.
80. Cameron K.M., Chase M.W., Rudall P.J. Recircumscription of the monocotyledonous family Petrosaviaceae to include *Japonolirion* // *Brittonia*. – 2003. – V. 55. – N 3. – P. 214–225.
81. Castresana J. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis // *Molecular Biology and Evolution*. – 2000. – V. 17. – N 4. – P. 540–552.
82. Chakrapani P., Raj B. Pollen morphological studies in the Burmanniaceae // *Grana*. – 1971. – V. 11. – N 3. – P. 164–179.
83. Chantanaorrapint S. *Thismia angustimitra*, a new species from Thailand // *Blumea*. – 2008. – V. 53. – N 3. – P. 524–526.
84. Chantanaorrapint S. *Thismia filiformis*, a new species of Thismiaceae (formerly Burmanniaceae) from Thailand // *Kew Bulletin*. – 2012. – V. 67. – P. 69–73.
85. Chantanaorrapint S. Lectotypification of *Thismia arachnites* (Thismiaceae), a mysterious species newly reported for Thailand // *Kew Bulletin*. – 2018. – V. 73. – P. 43.
86. Chantanaorrapint S., Chantanaorrapint A. *Thismia clavigera* (Thismiaceae), a new record for Thailand // *Thai Forest Bulletin (Botany)*. – 2009. – V. 37. – P. 27–31.
87. Chantanaorrapint S., Chantanaorrapint A. A new species record of *Sciaphila* (Triuridaceae) for Thailand // *Thai Forest Bulletin (Botany)*. – 2012. – V. 40. – P. 114–117.
88. Chantanaorrapint S., Sridith K. *Thismia alba* (Thismiaceae), a new record for Thailand // *Thai Forest Bulletin (Botany)*. – 2007. – V. 35. – P. 34–37.
89. Chantanaorrapint S., Sridith K. *Thismia nigricans* Chantanaorr. & Sridith, a new species of Thismiaceae from Southern Thailand // *Phytotaxa*. – 2015. – V. 217. – N 3. – P. 293–297.
90. Chantanaorrapint S., Suddee S. *Thismia thaithongiana* (Dioscoreaceae: Thismieae), a new species of mycoheterotroph from an unusual habitat // *Phytotaxa*. – 2018. – V. 333. – N 2. – P. 287–292.
91. Chantanaorrapint S., Thaithong O. *Sciaphila nana* Blume (Triuridaceae), a new record for Thailand // *Thai Forest Bulletin (Botany)*. – 2004. – V. 32. – P. 12–14.
92. Chantanaorrapint S., Tetsana N., Sridith K. Notes on *Thismia clandestina* (Thismiaceae), a little-known mycoheterotrophic species // *Polish Botanical Journal*. – 2015. – V. 60. – P. 71–74.
93. Chantanaorrapint S., Wai J.S., Poopath M., Tetsana N. *Thismia claviformis* (Thismiaceae), a new species from the Thai-Malay Peninsula // *Phytotaxa*. – 2016. – V. 280. – N 3. – P. 292–296.
94. Chantanaorrapint S., Tetsana N., Tripetch P., Suddee S. *Thismia submucronata* (Thismiaceae), a new species from Mainland Southeast Asia // *Taiwania*. – 2019. – V. 64. – N 3. – P. 240–244.

95. Chase M.W., Soltis D.E., Soltis P.S., Rudall P.J., Fay M.F., Hahn W.H., Sullivan S., Joseph J., Molvray M., Kores P.J., Givnish T.J., Sytsma K.J., Chris Pires J. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification // Wilson K.L., Morrison D.A. (eds.) *Monocots: systematics and evolution*. Melbourne: CSIRO, 2000. – P. 3–16.
96. Chase M.W., Cameron K.M., Freudenstein J.V., Pridgeon A.M., Salazar G., Van den Berg C., Schuiteman A. An updated classification of Orchidaceae // *Botanical journal of the Linnean Society*. – 2015. – V. 177. – N 2. – P. 151–174.
97. Chase M.W., Fay M.F., Devey D.S., Maurin O., Ronsted N., Davies T.J., Pillon Y., Pertersen G., Seberg O., Tamura M., Asmussen C.B., Hilu K., Borsch T., Davis J.I., Stevenson D.W., Pires J.C., Givnish T.J., Sytsma K.J., McPherson M.A., Graham S.W., Rai H.S. Multigene analyses of monocot relationships: a summary // *Aliso*. – 2006. – V. 22. – P. 63–75.
98. Cheek M. *Kupeaeae*, a new tribe of *Triuridaceae* from Africa // *Kew Bulletin*. – 2003. – V. 58. – N 4. – P. 939–949.
99. Cheek M. African saprophytes: new discoveries // Ghazanfar S.A., Beentje H.J. (eds.) *Taxonomy and ecology of African plants, their conservation and sustainable use*. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 2006. – P. 693–697.
100. Cheek M., Williams S. A review of African saprophytic flowering plants // Timberlake J.R., Kativu S. (eds.) *African plants: biodiversity, taxonomy & uses*. Proceedings of the 1997 AETFAT Congress, Harare, Zimbabwe. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 1999. – P. 39–49.
101. Cheek M., Tsukaya H., Rudall P.J., Suetsugu K. Taxonomic monograph of *Oxygyne* (*Thismiaceae*), rare achlorophyllous mycoheterotrophs with strongly disjunct distribution // *PeerJ*. – 2018. – V. 6. – e4828.
102. Cheek M., Etuge M., Williams S.A. *Afrothismia kupensis* sp. nov. (*Thismiaceae*), critically endangered, with observations on its pollination and notes on the endemics of Mt Kupe, Cameroon // *Blumea*. – 2019. – V. 64. – N 2. – P. 158–164.
103. Cheek M., Gomez M.S., Graham S.W., Rudall P. *Afrothismiaceae* (*Dioscoreales*), a new fully mycoheterotrophic family endemic to tropical Africa // *bioRxiv*. – 2023. 2023-01. <https://doi.org/10.1101/2023.01.10.523343>
104. Chen S.C. A primitive new orchid genus *Tangtsinia* and its meaning in phylogeny // *Acta Phytotaxonomica Sinica*. – 1965. – V. 10. – P. 193–206.
105. Chen S.C., Tsi Z.H. *Eria medogensis*, a probably peloric form of *Eria coronaria*, with a discussion on peloria in Orchidaceae // *Acta Phytotaxonomica Sinica*. – 1987. – V. 25. – N 5. – P. 329–339.
106. Chen S.C., Liang S., Xu J., Tamura M.N. *Liliaceae* // Wu Z.Y., Raven P.H. (eds.) *Flora of China*. Volume 24. Beijing and St. Louis: Science Press and Missouri Botanical Garden, 2000. – P. 73–263.
107. Chen X.Q., Liu Z.J., Zhu G.H., Lang K.Y., Ji Z.H., Luo Y.B., Jin X.H., Cribb P.J., Wood J.J., Gale S.W., Ormerod P., Vermeulen J.J., Wood H.P., Clayton D., Bell A. *Orchidaceae* // Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds.) *Flora of China*. Volume 25. Beijing and St. Louis: Science Press and Missouri Botanical Garden, 2009. – P. 1–569.

108. Chiang P.Y., Hsieh T.H. *Thismia huangii* (Thismiaceae), a new species from Taiwan // *Taiwania*. – 2011. – V. 56. – N 2. – P. 138–142.
109. Cho S.H., Chhang P., Kim Y.D. A checklist for the seed plants of Cambodia. Incheon: Ministry of Environment, National Institute of Biological Resources, 2016. 272 p.
110. Choob V. Prophyll in monocots: the starting point of lateral shoot phyllotaxis // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 13. – 855146.
111. Christenhusz M.J.M., Byng J.W. The number of known plants species in the world and its annual increase // *Phytotaxa*. – 2016. – V. 261. – N 3. – P. 201–217.
112. Christenhusz M.J.M., Fay M., Byng J.W. The Global Flora: Special Edition: GLOVAP Nomenclature. Part 1, Volume 4. Bradford: Plant Gateway Ltd., 2018. 155 p.
113. Chua K.S., Borkent A., Wong S.Y. Floral biology and pollination strategy of seven *Tacca* species (Taccaceae) // *Nordic Journal of Botany*. – 2020. – V. 38. – N 2. – e02594.
114. Coelho C.P., Sousa I.P., Silva G.E., Rocha D.I., Azevedo M.O., Guilherme F.A.G. Ombrohydrochory in *Thismia panamensis* (Standley) Jonk: a mycoheterotrophic species in Brazilian Cerrado forests // *Plant Biology*. – 2021. – V. 23. – N 4. – P. 630–635.
115. Comber J.B. *Orchids of Java*. Kew: Bentham-Moxon Trust, 1990. 407 pp.
116. Comber J.B. *Orchids of Sumatra*. London: The Royal Botanic Gardens, Kew, 2001. 1026 p.
117. Cranwell L.M. New Zealand pollen studies. The monocotyledons // *Bulletin of the Auckland Institute and Museum*. – 1953. – V. 3. – P. 1–91.
118. Cribb P., Gautier L., Trigui S., Nusbaumer L. Two new records of Orchidaceae from Madagascar, with an updated list of species shared with continental Africa // *Candollea*. – 2011. – V. 66. – N 2. – P. 413–416.
119. Cribb P., Gautier L., Nusbaumer L. How many species are there in the holomycotrophic genus *Didymoplexis* Griff. (Orchidaceae) in Madagascar? // *Candollea*. – 2013. – V. 68. – N 1. – P. 41–49.
120. Cronquist A. *The evolution and classification of flowering plants*. Boston: Houghton Mifflin Company, 1968. 396 p.
121. Cronquist A. *An integrated system of classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press, 1981. 1262 p.
122. Cronquist A. *The evolution and classification of flowering plants*, 2nd ed. New York: New York Botanical Gardens, 1988. 555 p.
123. Cummings M.P., Welschmeyer N.A. Pigment composition of putatively achlorophyllous angiosperms // *Plant Systematics and Evolution*. – 1998. – V. 210. – P. 105–111.
124. Da Silva D.F., Braga J.M.A. *Thismia petasiformis* (Thismiaceae), a new fairy lantern species from the Brazilian Amazon Forest // *Phytotaxa*. – 2022. – V. 564. – N 2. – P. 221–229.
125. Da Silva D.F., Braga J.M.A. *Thismia violacea* (Thismiaceae), a new mycoheterotrophic species from the Brazilian Cerrado // *Phytotaxa*. – 2023. – V. 620. – N 2. – P. 188–192.

126. Da Silva D.F., Engels M.E., Soares-Lopes C.R.A. Novelty in *Thismia* (Thismiaceae) from South Brazilian Amazon with the description of a new species // *Phytotaxa*. – 2020. – V. 429. – N 4. – P. 261–273.
127. Da Silva D.F., Rios R.C., Da Cruz V.J.M.V., De Souza I., Braga J.M.A. *Thismia cordata* (Thismiaceae), a new fairy lantern species from the Brazilian Atlantic Forest // *Phytotaxa*. – 2022. – V. 571. – N 1. – P. 76–84.
128. Da Silva D.F., Honorio M., Silva C.G., Teixeira-Silva M.A., Silveira M., Braga J.M.A. Two new species of *Thismia* (Thismiaceae) from the Brazilian Amazon Forest // *Phytotaxa*. – 2023. – V. 587. – N 3. – P. 269–282.
129. Dahlgren R.M.T., Clifford H.T., Yeo P.F. The families of the monocotyledons: structure, evolution, and taxonomy. Berlin: Springer, 1985. 520 p.
130. Dančák M., Hroneš M., Sukri R.S., Metali F., Joffre A.A. Novitates Bruneienses, 9. A synopsis of *Epirixanthes* (Polygalaceae) in Brunei Darussalam and notes on species elsewhere // *Gardens' Bulletin Singapore*. – 2017. – V. 69. – P. 179–187.
131. Dančák M., Hroneš M., Sochor M., Sochorová Z. *Thismia kelabitiana* (Thismiaceae), a new unique Fairy Lantern from Borneo potentially threatened by commercial logging // *PLOS One*. – 2018. – V. 13. – N 10. – e0203443.
132. Dančák M., Hroneš M., Sochor M. *Thismia minutissima* (Thismiaceae), a remarkable new mycoheterotrophic species from Sarawak, Borneo // *Kew Bulletin*. – 2020a. – V. 75. – P. 1–9.
133. Dančák M., Hroneš M., Sochor M. *Thismia ornata* and *T. coronata* (Thismiaceae), two new species from Sarawak, Borneo // *Willdenowia*. – 2020b. – V. 50. – N 1. – P. 65–76.
134. Dančák M., Hroneš M., Sochor M. *Thismia*: the rarest of the rare? Ranges of some Bornean species are much larger than previously believed // *Phytotaxa*. – 2020c. – V. 455. – N 4. – P. 245–261.
135. Dang V.S., Tagane S., Toyama H., Yahara T., Naiki A., Nguyen H.Q., Tran H. A new record of *Burmannia championii* Thwaites (Burmanniaceae) from Southern Vietnam // *Journal of Biotechnology*. – 2015. – V. 13. – N 14A. – P. 1393–1396.
136. Daniel T.F. *Sciaphila ledermannii* (Triuridaceae), a biogeographically significant holosaprophyte newly reported from Príncipe in the Gulf of Guinea // *Proceedings of the California Academy of Sciences*. – 2010. – V. 61. – N 15. – P. 617–622.
137. 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. – V. 29. – N 3. – P. 467–510.
138. De Vega C., Berjano R., Arista M., Ortiz P.L., Talavera S., Stuessy T.F. Genetic races associated with the genera and sections of host species in the holoparasitic plant *Cytinus* (Cytinaceae) in the Western Mediterranean basin // *New Phytologist*. – 2008. – V. 178. – N 4. – P. 875–887.
139. Degtjareva G.V., Valiejo-Roman C.M., Samigullin T.H., Guara-Requena M., Sokoloff D.D. Phylogenetics of Anthyllis (Leguminosae: Papilionoideae: Loteae): Partial incongruence between

- nuclear and plastid markers, a long branch problem and implications for morphological evolution // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2012. – V. 62. – N 2. – P. 693–707.
140. Downie D.G. Contributions to flora of Siam. Additamentum XVII // *Bulletin of Miscellaneous Information (Royal Botanic Gardens, Kew)*. – 1925. – V. 1925. – N 10. – P. 404–423.
141. Doyle J. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // *Phytochemical Bulletin*. – 1987. – V. 19. – P. 11–15.
142. Duckett J.G., Carafa A., Ligrone R. A highly differentiated glomeromycotean association with the mucilage-secreting, primitive antipodean liverwort *Treubia* (Treubiaceae): clues to the origins of mycorrhizas // *American Journal of Botany*. – 2006. – V. 93. – N 6. – P. 797–813.
143. Durand L., Sundberg J. Monster plants: the vegetal political ecology of *Lacandonia schismatica* // *Journal of Political Ecology*. – 2022. – V. 29. – N 1. – P. 189–207.
144. El E.S., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Developmental flower and rhizome morphology in *Nuphar* (Nymphaeales): an interplay of chaos and stability // *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. – 2020. – V. 8. – 303.
145. Endress P.K. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge: University Press, 1994. 311 p.
146. Endress P.K., Armstrong J.E. Floral development and floral phyllotaxis in *Anaxagorea* (Annonaceae) // *Annals of Botany*. – 2011. – V. 108. – N 5. – P. 835–845.
147. Endress P.K., Stumpf S. Non-tetrasporangiate stamens in the angiosperms: structure, systematic distribution and evolutionary aspects // *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. – 1990. – V. 112. – N 2. – P. 193–240.
148. Erdtman G. *Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms*. Stockholm: Almqvist & Wiksell, 1952. 539 p.
149. Erdtman G. The acetolysis method—a revised description // *Svensk Botanisk Tidskrift*. – 1960. – V. 54. – P. 561–564.
150. Eriksen B., Persson C. Polygalaceae // Kubitzki K. (ed.) *Families and Genera of Vascular Plants. Volume 9: Flowering Plants. Eudicots. Berberidopsidales, Buxales, Crossosomatales, Fabales p.p., Geraniales, Gunnerales, Myrtales p.p., Proteales, Saxifragales, Vitales, Zygophyllales, Clusiaceae Alliance, Passifloraceae Alliance, Dilleniaceae, Huaceae, Picramniaceae, Sabiaceae*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2007. – P. 345–363.
151. Ernst A., Bernard C. Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. IX. Entwicklungsgeschichte des Embryosacks und des Embryos von *Burmannia candida* Engl. und *B. championii* Thw. // *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*. – 1912. – V. 25. – P. 161–184.
152. Eskov A.K., Voronina E.Y., Tedersoo L., Tiunov A.V., Manh V., Prilepsky N.G., Antipina V.A., Elumeeva T.G., Abakumov E.V., Onipchenko V.G. Orchid epiphytes do not receive organic substances from living trees through fungi // *Mycorrhiza*. – 2020. – V. 30. – P. 697–704.
153. Faegri K., Van Der Pijl L. *The principles of pollination ecology*, 3<sup>rd</sup> revised ed. Oxford: Pergamon Press, 1979. 244 p.

154. Fang M.Y., Fang R.C., He M.Y., Hu L.Z., Yang H.B., Qin H.N., Min T.L., Chamberlain D.F., Stevens P.F., Wallace G.D., Anderberg A. Ericaceae. // Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds.) Flora of China. Volume 14. Beijing & St. Louis: Science Press & Missouri Botanical Garden Press, 2005. – P. 242–517.
155. Feild T.S., Brodribb T.J. A unique mode of parasitism in the conifer coral tree *Parasitaxus ustus* (Podocarpaceae) // Plant, Cell & Environment. – 2005. – V. 28. – N 10. – P. 1316–1325.
156. Feller B., Dančák M., Hroneš M., Sochor M., Suetsugu K., Imhof S. Mycorrhizal structures in mycoheterotrophic *Thismia* spp. (Thismiaceae): functional and evolutionary interpretations // Mycorrhiza. – 2022. – V. 32. – N 3–4. – P. 269–280.
157. Fernando S.S., Ormerod P. An annotated checklist of the orchids of Sri Lanka // Rheedeia. – 2008. – V. 18. – N 1. – P. 1–28.
158. Field K.J., Rimington W.R., Bidartondo M.I., Allinson K.E., Beerling D.J., Cameron D.D., Duckett J.G., Leake J.R., Pressel S. First evidence of mutualism between ancient plant lineages (Haplomitriopsida liverworts) and Mucoromycotina fungi and its response to simulated Palaeozoic changes in atmospheric CO<sub>2</sub> // New Phytologist. – 2015. – V. 205. – N 2. – P. 743–756.
159. Figura T., Tylová E., Šoch J., Selosse M.A., Ponert J. In vitro axenic germination and cultivation of mixotrophic Pyroloideae (Ericaceae) and their post-germination ontogenetic development // Annals of Botany. – 2019. – V. 123. – N 4. – P. 625–639.
160. Francis D., Mohan V., Venugopal D.K., Nampy S. *Burmannia munnarensis* (Burmanniaceae) a new species and rediscovery of *B. indica* after 110 years from southern Western Ghats, Kerala, India // Phytotaxa. – 2021. – V. 507. – N 1. – P. 105–112.
161. Furness C.A., Rudall P.J. Inaperturate pollen in monocotyledons // International Journal of Plant Sciences. – 1999a. – V. 160. – N 2. – P. 395–414.
162. Furness C.A., Rudall P.J. Microsporogenesis in monocotyledons // Annals of Botany. – 1999b. – V. 84. – N 4. – P. 475–499.
163. Furness C.A., Rudall P.J., Eastman A. Contribution of pollen and tapetal characters to the systematics of Triuridaceae // Plant Systematics and Evolution. – 2002. – V. 235. – P. 209–218.
164. Fuse S., Tamura M.N. A phylogenetic analysis of the plastid *matK* gene with emphasis on Melanthiaceae sensu lato // Plant Biology. – 2000. – V. 2. – N 4. – P. 415–427.
165. Gagnepain F. Quelques *Burmannia* asiatiques nouveaux de l'Herbier du Muséum // Bulletin de la Société Botanique de France. – 1907. – V. 54. – N 5. – P. 459–465.
166. Gagnepain F. Burmanniacées // Lecomte H., Gagnepain F. (eds.) Flore Générale de l'Indo-Chine. Tome 6, Fascicule 1. Paris: Masson & Cie, 1908. – P. 18–25.
167. Gagnepain F. Liliacées // Lecomte H. (ed.) Flore Générale de l'Indo-Chine. Tome 6, Fascicule 6. Paris: Masson & Cie, 1934. – P. 753–815.
168. Gale S., Kumar P., Phaxaysombath T. A guide to orchids of Laos. Hong Kong: Natural History Publications, Kota Kinabalu and Kadoorie Farm & Botanic Garden, 2018. 204 p.
169. Gandoger M.M. Sertum plantarum novarum. Pars secunda // Bulletin de la Société Botanique de France. – 1919. – V. 66. – N 5. – P. 286–307.

170. Gandolfo M.A., Nixon K.C., Crepet W.L. Triuridaceae fossil flowers from the Upper Cretaceous of New Jersey // *American Journal of Botany*. – 2002. – V. 89. – N 12. – P. 1940–1957.
171. Garay L.A., Sweet H.R. Orchids of southern Ryukyu Islands. Cambridge: Harvard University, 1974. 180 p.
172. Garrett N., Viruel J., Klimpert N., Soto Gomez M., Lam V.K., Merckx V.S.F.T., Graham S.W. Plastid phylogenomics and molecular evolution of Thismiaceae (Dioscoreales) // *American Journal of Botany*. – 2023. – V. 110. – N 4. – e16141.
173. Giesen H. Triuridaceae // Engler A. (ed.) *Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus IV*. 18. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1938. – P. 1–84.
174. Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Wong G.K.S., Ruhfel B.R., Soltis D.E. Plastid phylogenomic analysis of green plants: A billion years of evolutionary history // *American Journal of Botany*. – 2018. – V. 105. – N 3. – P. 291–301.
175. Givnish T.J., Zuluaga A., Spalink D., Soto Gomez M., Lam V.K.Y., Saarela J.M., Sass C., Iles W.J.D., de Sousa D.J.L., Leebens-Mack J., Chris Pires J., 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. – V. 105. – N 11. – P. 1888–1910.
176. Gomes S.I., Aguirre-Gutiérrez J., Bidartondo M.I., Merckx V.S.F.T. Arbuscular mycorrhizal interactions of mycoheterotrophic *Thismia* are more specialized than in autotrophic plants // *New Phytologist*. – 2017. – V. 213. – N 3. – P. 1418–1427.
177. Gomes S.I., van Bodegom P.M., Merckx V.S.F.T., Soudzilovskaia N.A. Global distribution patterns of mycoheterotrophy // *Global Ecology and Biogeography*. – 2019. – V. 28. – N 8. – P. 1133–1145.
178. Govaerts R., Radcliffe-Smith A. World checklist of Petrosaviaceae [Электронный ресурс]. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 2016. URL: <http://apps.kew.org/wcsp/> (дата обращения: 08.09.2016).
179. Govaerts R., Saunders R.M.K., Maas-van de Kamer H., Maas-van de Kamer P., Zhang D.X. World checklist of Burmanniaceae [Электронный ресурс]. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 2021. URL: <http://apps.kew.org/wcsp/> (дата обращения: 09.09.2021).
180. Govaerts R., Bernet P., Kratochvil K., Gerlach G., Carr G., Alrich P., Pridgeon A.M., Pfahl J., Campacci M.A., Baptista H.D., Tigges H., Shaw J., Cribb P., George A., Kreuz K., Wood J.J. World Checklist of Orchidaceae [Электронный ресурс]. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 2022. URL: <http://wcsp.science.kew.org/> (дата обращения: 12.07.2022).
181. Govaerts R., Maas-van de Kamer H., Maas P.J.M. World checklist of Triuridaceae [Электронный ресурс]. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 2023. URL: <http://apps.kew.org/wcsp/> (дата обращения: 15.01.2023).
182. Graham S.W., Zgurski J.M., McPherson M.A., Cherniawsky D.M., Saarela J.M., Horne E.S.C., Smith S.Y., Wong W.A., O'Brien H.E., Biron V.L., Pires J.C., Olmstead R.G., Chase M.W., Rai H.S. Robust inference of monocot deep phylogeny using an expanded multigene plastid data set // *Aliso*. – 2006. – V. 22. – P. 3–20.



183. Graham S.W., Lam V.K., Merckx V.S.F.T. Plastomes on the edge: the evolutionary breakdown of mycoheterotroph plastid genomes // *New Phytologist*. – 2017. – V. 214. – N 1. – P. 48–55.
184. Griffith W. On the root parasites referred by authors to Rhizanthaceae, and their allies // *Proceedings of the Linnean Society of London*. – 1844. – V. 1. – P. 216–221.
185. Groff P.A., Kaplan D.R. The relation of root systems to shoot systems in vascular plants // *The Botanical Review*. – 1988. – V. 54. – N 4. – P. 387–422.
186. Groom P. On *Thismia aseroe* (Beccari) and its mycorrhiza // *Annals of Botany*. – 1895. – 9. – N 34. – P. 327–361.
187. Guo Y., Cheek M. Triuridaceae // Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds.) *Flora of China*. Volume 23. Beijing and St. Louis: Science Press and Missouri Botanical Garden, 2010. – P. 125–126.
188. Guo X., Zhao Z., Mar S.S., Zhang D., Saunders R.M.K. A symbiotic balancing act: arbuscular mycorrhizal specificity and specialist fungus gnat pollination in the mycoheterotrophic genus *Thismia* (Thismiaceae) // *Annals of Botany*. – 2019. – V. 124. – N 2. – P. 331–342.
189. Guo X., Hu X., Li J., Shao B., Wang Y., Wang L., Li K., Lin D., Wang H., Gao Z., Jiao Y., Wen Y., Ji H., Ma C., Ge S., Jiang W., Jin, X. The *Sapria himalayana* genome provides new insights into the lifestyle of endoparasitic plants // *BMC Biology*. – 2023. – V. 21. – N 1. – P. 1–22.
190. Guzmán-Guzmán S., Plata-Torres A. A flower in paradise: citizen science helps to discover *Thismia paradisiaca* (Thismiaceae), a new species from the Chocó Biogeographic region in Colombia // *Phytotaxa*. – 2023. – V. 603. – N 1. – P. 27–42.
191. Halbritter H., Ulrich S., Grímsson F., Weber M., Zetter R., Hesse M., Buchner R., Svojtka M., Frosch-Radivo A. *Illustrated Pollen Terminology*. Cham: Springer International Publishing, 2018. 483 p.
192. Hansen B. Balanophoraceae // Aubréville A., Leroy J.-F. (eds.) *Flore du Cambodge, du Laos et du Viêt-Nam*. Volume 14. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, 1973a. – P. 49–58.
193. Hansen B. Rafflesiaceae // Aubréville A., Leroy J.-F. (eds.) *Flore du Cambodge, du Laos et du Viêt-Nam*. Volume 14. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, 1973b. – P. 59–64.
194. Hansen B., Rasmussen F. Petrosaviaceae // Santisuk T., Larsen K. (eds.) *Flora of Thailand*. Volume 9, part 1. Bangkok: Prachachon Co., 2005. – P. 50.
195. Hao J., Liang Y., Zhu M., Ping J., Feng P., Su Y., Wang T. The complete chloroplast genome of *Ophioglossum vulgatum* L. (Ophioglossaceae) and phylogenetic analysis // *Mitochondrial DNA Part B*. – 2021. – V. 6. – N 9. – P. 2730–2731.
196. Hemsley W.B. Two new Triuridaceae, with some remarks on the genus *Sciaphila*, Blume // *Annals of Botany*. – 1907. – V. 21. – N 1. – P. 71–78.
197. Hermans J., Rajaovelona L., Cribb, P. New species in Orchidaceae from Madagascar // *Kew Bulletin*. – 2021. – V. 76. – N 1. – P. 39–56.
198. Hershkovitz M., Hahn W.J., Zimmer E.A. Ribosomal DNA evolution and plant systematics // Hollingsworth P., Bateman R., Gornall R. (eds.) *Advances in Plant Molecular Systematics*. London: Taylor & Francis, 1999. – P. 268–326.

199. Hertweck K.L., Kinney M.S., Stuart S.A., Maurin O., Mathews S., Chase M.W., Gandolfo M.A., Pires J.C. Phylogenetics, divergence times and diversification from three genomic partitions in monocots // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2015. – V. 178. – N 3. – P. 375–393.
200. Heywood V.H., Brummitt R.K., Culham A., Seberg O. Flowering plant families of the World. Ontario: Firefly books, 2007. 424 p.
201. Hibberd J.M., Bungard R.A., Press M.C., Jeschke W.D., Scholes J.D., Quick W.P. Localization of photosynthetic metabolism in the parasitic angiosperm *Cuscuta reflexa* // *Planta*. – 1998. – V. 205. – P. 506–513.
202. Hiep N.T. 83. Ericaceae Juss. 1789 // Ban N.T. (ed.) Checklist of Plant Species in Vietnam. Volume 2. Hanoi: Agriculture Publishing House, 2003. – P. 437–448.
203. Ho G.W., Mar S.S., Saunders R.M.K. *Thismia tentaculata* (Burmanniaceae tribe Thismieae) from Hong Kong: first record of the genus and tribe from continental China // *Journal of Systematics and Evolution*. – 2009. – V. 47. – N 6. – P. 605–607.
204. Hroneš M., Koblrová L., Taraška V., Popelka O., Hédl R., Sukri R.S., Metali F., Dančák M. *Thismia brunneomitra*, another new species of *Thismia* (Thismiaceae) from Ulu Temburong, Brunei Darussalam // *Phytotaxa*. – 2015. – V. 234. – N 2. – P. 172–178.
205. Hsieh T.H., Wu C.S., Yang K.C. Revision of *Sciaphila* (Triuridaceae) in Taiwan // *Taiwania*. – 2003. – V. 48. – N 4. – P. 239–247.
206. Hsu T. C., Chung S.W. *Didymoplexis micradenia*: a newly recorded orchid (Orchidaceae) in Taiwan // *Taiwania*. – 2007. – V. 52. – N 4. – P. 360–364.
207. Hu A.Q., Tian H.Z., Xing F.W. *Cephalanthera nanlingensis* (Orchidaceae), a new species from Guangdong, China // *Novon*. – 2009. – V. 19. – P. 56–58.
208. Hu A.Q., Gale S.W., Kumar P., Fischer G., Pang K.S. Taxonomic notes on *Didymoplexiella siamensis* and *Gastrodia peichatieniana*, two fully mycoheterotrophic orchids new to the flora of Hong Kong // *Annales Botanici Fennici*. – 2014. – V. 51. – N 3. – P. 177–184.
209. Hu X., Zhang Z., Ji P., Wang L., Jian B., Wang J., Zhu X, Liu D., Shi Y. Study on characteristics of photosynthetic pigment synthesis of *Gastrodia elata* Bl. *F. viridis* and *G. elata* Bl. *F. glauca* S. Chow // *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*. – 2016. – V. 29. – N 3. – P. 541–544.
210. Huber H. Dioscoreaceae // Kubitzki K. (ed.) Families and Genera of Vascular Plants. Volume 3: Monocotyledons, Lillianaes (except Orchidaceae). Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1998. – P. 216–235.
211. Hughes R. The biodiversity of Chu Yang Sin National Park, Dak Lak Province, Vietnam // Hanoi: BirdLife International in Indochina, 2010. 169 p.
212. Hul S. Gentianaceae // Morat P. (ed.) Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam. Volume 31. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle, Association de Botanique Tropicale, 2003. – P. 1–97.
213. Hunt C., Steenbeeke G., Merckx V.S.F.T. *Thismia megalongensis* (Thismiaceae), a new species of *Thismia* from New South Wales // *Telopea*. – 2014. – V. 16. – P. 165–174.

214. Hutchinson J. The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. Volume 2. London: MacMillan and Co, 1934. 243 p.
215. Hutchinson J. The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. Oxford: Clarendon Press, 1973. 968 p.
216. Hynson N.A., Bruns T.D. Fungal hosts for mycoheterotrophic plants: a nonexclusive, but highly selective club // *New Phytologist*. – 2010. – V. 185. – N 3. – P. 598–601.
217. Imhof S. Are monocots particularly suited to develop mycoheterotrophy? // Seberg O., Petersen G., Barfod A., Davis J.I. (eds.) *Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons*. Copenhagen: Aarhus University Press, 2010. – P. 11–23.
218. Imhof S., Sainge M.N. Ontogeny of the mycoheterotrophic species *Afrothismia hydra* (Burmanniaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2008. – V. 157. – N 1. – P. 31–36.
219. Imhof S., Massicotte H.B., Melville L.H., Peterson R.L. Subterranean morphology and mycorrhizal structures // Merckx V.S.F.T. (ed.) *Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi*. New York: Springer, 2013. – P. 157–214.
220. Imhof S., Feller B., Hesel A. Morpho-anatomical differences among mycoheterotrophic *Afrothismia* spp. (Thismiaceae) indicate an evolutionary progression towards improved mycorrhizal benefit // *Mycorrhiza*. – 2020. – V. 30. – P. 397–405.
221. Inoue K. *Didymoplexis* Griff. // Iwatsuki K., Boufford D.E., Ohba H. (eds.) *Flora of Japan*. Volume IVb. Tokyo: Kodansha LTD, 2016. – P. 261.
222. Islam M.M., Huda M.K., Halim M. An enumeration to the orchids and their conservation status in greater Sylhet, Bangladesh // *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*. – 2016. – V. 23. – N 1. – P. 13–25.
223. Itô T. Japanese species of Triuridaceae // *Botanical Magazine*. – 1907. – V. 21. – P. 84–85.
224. Jacquemart A.-L. Selfing in *Nartheccium ossifragum* (Melanthiaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. – 1996. – V. 203. – N 1–2. – P. 99–110.
225. Jacquemyn H., Merckx V.S.F.T. Mycorrhizal symbioses and the evolution of trophic modes in plants // *Journal of Ecology*. – 2019. – V. 107. – N 4. – P. 1567–1581.
226. Jakubská A., Schmidt I. Chlorophyll-free form of *Epipactis albensis* Nováková et Rydlo (Orchidaceae, Neottieae) in the ‘Skarpa Storczyków’ nature reserve near Orsk (Lower Silesia, Poland) // *Acta Botanica Silesiaca*. – 2006. – V. 2. – P. 151–154.
227. Jessop J.P. Liliaceae I // van Steenis C.G.G.J. (ed.) *Flora Malesiana*. Series I, Volume 9. Alphen aan den Rijn: Sijthoff and Noordhoff, 1979. – P. 189–235.
228. Jiang R.H., Wu W.H., Nong D.X., Xu W.B. *Sciaphila stellata* Aver., a newly recorded species of Triuridaceae from limestone area in China // *Guihaia*. – 2011. – V. 31. – N 1. – P. 9–10.
229. Jin X., Mint Z. Petrosaviaceae, a new familial record of angiosperm from Myanmar // *Journal of Tropical and Subtropical Botany*. – 2018. – V. 26. – N 6. – P. 677–678.

230. Jin X.H., Dai Z.Q., Liu Q.Y., Ju X.Y., Xiang X.G. *Cephalanthera humilis* sp. nov. (Orchidaceae) from Yunnan, China // *Nordic Journal of Botany*. – 2011. – V. 29. – N 5. – P. 598–600.
231. Jin X.H., Zhu X.Y., Mint Z. Triuridaceae, a new familial record of angiosperm from Myanmar // *Journal of Tropical and Subtropical Botany*. – 2018. – V. 26. – N 1. – P. 79–81.
232. Jin H.-Y., Ahn T.-H., Lee H.-J., Song J.H., Lee C.H., Kim Y.J., Yoon J.W., Chang K.S., Kang H.S., Cheng H.C., Park J.H., Bang M., Bouahom B., Phongoudome C., Thammavong V., Souladeth P., Bouamanivong S., Phasaysombath T., Chanthavongsa K., Lanorsavanh S., Sayyalath S., Bounithiphonh C., Phonephanome P. A checklist of plants in Lao PDR. Pocheon-si: Korea National Arboretum of the Korea Forest Service, 2016. 403 p.
233. Johns R.J. Malesia—an introduction // *Curtis's Botanical Magazine*. – 1995. – V. 12. – N 2. – P. 52–62.
234. Jolles D D., Wolfe A.D. Genetic differentiation and crypsis among members of the myco-heterotrophic *Pyrola picta* species complex (Pyroleae: Monotropoideae: Ericaceae) // *Systematic Botany*. – 2012. – V. 37. – N 2. – P. 468–477.
235. Jonker F.P. A monograph of the Burmanniaceae // *Mededeelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijks Universiteit te Utrecht*. – 1938. – V. 51. – P. 1–279.
236. Jonker F.P. Burmanniaceae // van Steenis C.G.G.J. (ed.) *Flora Malesiana*. Volume 4. Batavia: Noordhoff-Kolff N.V., 1948. – P. 12–26.
237. Julou T., Burghardt B., Gebauer G., Berveiller D., Damesin C., Selosse M.A. Mixotrophy in orchids: insights from a comparative study of green individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium* // *New Phytologist*. – 2005. – V. 166. – N 2. – P. 639–653.
238. Katoh K., Standley D.M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability // *Molecular Biology and Evolution*. – 2013. – V. 30. – N 4. – P. 772–780.
239. Krause K. Zwei für China neue Liliaceengattungen // *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem*. – 1929. – V. 98. – P. 806–807.
240. Krause K. Liliaceae // Engler A., Prantl K. (eds.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien* 2. Band 15a. Leipzig: Engelmann Verlag, 1930. – P. 227–260.
241. Krause K. Grand-scale theft: Kleptoplasty in parasitic plants? // *Trends in Plant Science*. – 2015. – V. 20. – N 4. – P. 196–198.
242. Kress W.J., DeFilipps R.A., Farr E., Kyi D.Y.Y. A checklist of the trees, shrubs, herbs and climbers of Myanmar // *Contributions from the United States National Herbarium*. – 2003. – V. 45. – P. 1–590.
243. Kubitzki K. Taccaceae // Kubitzki K. (ed.) *Families and Genera of Vascular Plants*. Volume 3: Monocotyledons, Liliaceae (except Orchidaceae). Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1998. – P. 425–428.
244. Kumar P., Gale S.W. Additions to the orchid flora of Laos and taxonomic notes on orchids of the Indo-Burma region-II // *Taiwania*. – 2020. – V. 65. – N 1. – P. 47–60.

245. Kumar P., Gale S.W., Bouamanivong S., Fischer G.A. Identifying orchid hotspots for biodiversity conservation in Laos: the limestone karst vegetation of Vang Vieng District, Vientiane Province // *Journal of Threatened Taxa*. – 2016. – V. 8. – N 12. – P. 9397–9417.
246. Kumar P., Gale S.W., Li J.H., Bouamanivong S., Fischer G.A. *Thismia nigricoronata*, a new species of Burmanniaceae (Thismieae, Dioscoreales) from Vang Vieng, Vientiane Province, Laos, and a key to subgeneric classification // *Phytotaxa*. – 2017. – V. 319. – N 3. – P. 225–240.
247. Kumar P., Gale S.W., Pedersen H.E., Phaxaysombath T., Bouamanivong S., Fischer G.A. Additions to the orchid flora of Laos and taxonomic notes on orchids of the Indo-Burma region // *Taiwania*. – 2018. – V. 63. – N 1. – P. 61–83.
248. Kumar P., Bouamanivong S., Fischer G.A., Gale S.W. *Didymoplexiella laosensis* (Orchidaceae: Epidendroideae: Gastrodieae), a new holomycotrophic orchid from Lao PDR // *Phytotaxa*. – 2020. – V. 430. – N 1. – P. 1–8.
249. Lam V.K.Y., Merckx V.S.F.T., Graham S.W. A few-gene plastid phylogenetic framework for mycoheterotrophic monocots // *American Journal of Botany*. – 2016. – V. 103. – N 4. – P. 692–708.
250. Lam V.K.Y., Darby H., Merckx V.S.F.T., Lim G., Yukawa T., Neubig K.M., Abbott J.R., Beatty G.E., Provan J., Soto Gomez M., Graham S.W. Phylogenomic inference in extremis: A case study with mycoheterotroph plastomes // *American Journal of Botany*. – 2018. – V. 105. – N 3. – P. 480–494.
251. Lanfear R., Frandsen P.B., Wright A.M., Senfeld T., Calcott B. PartitionFinder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses // *Molecular Biology and Evolution*. – 2017. – V. 34. – N 3. – P. 772–773.
252. Larsen K. Studies in the Flora of Thailand 27. Thismiaceae // *Dansk Botanisk Arkiv*. – 1965. – V. 23. – P. 169–174.
253. Larsen K. Thismiaceae // Smitinand T., Larsen K. (eds.) *Flora of Thailand*. Volume 5, Issue 1. Bangkok: Chutima Press, (1987) pp. 124–126.
254. Larsen K., Averyanov L.V. *Thismia annamensis* and *Thismia tentaculata*, two new species of Thismiaceae from central Vietnam // *Rheedea*. – 2007. – V. 17. – N 1–2. – P. 13–19.
255. Leake J.R. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants // *New Phytologist*. – 1994. – V. 127. – N 2. – P. 171–216.
256. Leake J.R. Myco-heterotroph/epiparasitic plant interactions with ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2004. – V. 7. – N 4. – P. 422–428.
257. Leake J.R. Plants parasitic on fungi: unearthing the fungi in myco-heterotrophs and debunking the 'saprophytic' plant myth // *Mycologist*. – 2005. – V. 19. – N 3. – P. 113–122.
258. Leake J.R., Cameron D.D. Physiological ecology of mycoheterotrophy // *New Phytologist*. – 2010. – V. 185. – N 3. – P. 601–605.
259. Leake J.R., McKendrick S.L., Bidartondo M., Read D.J. Symbiotic germination and development of the myco-heterotroph *Monotropia hypopitys* in nature and its requirement for locally distributed *Tricholoma* spp. // *New Phytologist*. – 2004. – V. 163. – N 2. – P. 405–423.

260. Lee Y.I., Yang C.K., Gebauer G. The importance of associations with saprotrophic non-*Rhizoctonia* fungi among fully mycoheterotrophic orchids is currently under-estimated: novel evidence from sub-tropical Asia // *Annals of Botany*. – 2015. – V. 116. – N 3. – P. 423–435.
261. Li H.Q., Bi Y.K. A new species of *Thismia* (Thismiaceae) from Yunnan, China // *Phytotaxa*. – 2013. – V. 105. – N 1. – P. 25–28.
262. Li X., Zhou Z. Phylogenetic studies of the core Alismatales inferred from morphology and *rbcL* sequences // *Progress in Natural Science*. – 2009. – V. 19. – N 8. – P. 931–945.
263. Li X., Zhang K., Qian X., Wu M., Zhang D. *Burmannia decurrens* (Burmanniaceae), a new mycoheterotrophic species from southwestern Guangdong, China // *Nordic Journal of Botany*. – 2020. – V. 38. – N 9. – e02718.
264. Li H.T., Luo Y., Gan L., Ma P.F., Gao L.M., Yang J.B., Cai J., Gitzendanner M.A., Fritsch P.W., Zhang T., Jin J.J., Zeng C.X., Wang H., Yu W.B., Zhang R., van der Bank M., Olmstead R.G., Hollingsworth P.M., Chase M.W., Soltis D.E. Plastid phylogenomic insights into relationships of all flowering plant families // *BMC Biology*. – 2021. – V. 19. – 232.
265. Li X., Qu L., Hu G., Zhang D. Revision of *Campylosiphon* (Burmanniaceae), with new combinations and a new species described // *Systematic Botany*. – 2023. – in press.
266. Li X., Liu A., Zhang D. *Thismia guangdongensis* (Thismiaceae), a new mycoheterotrophic species from China // *Nordic Journal of Botany*. – 2023b. – V. 2023. – N 4. – e03819.
267. Lim G.S., Barrett C.F., Pang C.C., Davis J.I. Drastic reduction of plastome size in the mycoheterotrophic *Thismia tentaculata* relative to that of its autotrophic relative *Tacca chantrieri* // *American Journal of Botany*. – 2016. – V. 103. – N 6. – P. 1129–1137.
268. Lim G.S., Raguso R.A. Floral visitation, pollen removal, and pollen transport of *Tacca cristata* Jack (Dioscoreaceae) by female ceratopogonid midges (Diptera: Ceratopogonidae) // *International Journal of Plant Sciences*. – 2017. – V. 178. – N 5. – P. 341–351.
269. Lin T.P., Liu H.Y., Hsieh C.F., Wang K.H. Complete list of the native orchids of Taiwan and their type information // *Taiwania*. – 2016. – V. 61. – N 2. – P. 78–126.
270. Lindsay S., Middleton D.J., Ho B.C., Chong K.Y., Turner I.M., Ali I., Alonso-García M., Ang W.F., Ashton P.S., Athen P., Atkins S., Bazilah I., Beentje H.J., Boo C.M., Boyce P.C., Bramley G.L.C., Buerki S., Callmander M.W., Chantanaorrapint S., Cheek M., Chen C.W., Chen J., Chen L.M.J., Chew P.T., Chong R., Choo L.M., Chung R.C.K., Coode M.J.E., Chua S.C., Cicuzza D., de Kok R.P.J., Davison G.W.H., de Wilde W.J.J.O., Duistermaat H., Dubéarnès A., Duyfjes B.E.E., Ellis L.T., Esser H.-J., Gajurel P.R., Gale S.W., Ganesan S.K., Gardner E.M., Geiger D.L., Harwood R.K., Hassan I., He S., Henderson A., Hovenkamp P.H., Hughes M., Zaki J., Jebb M.H.P., Johnson D.M., Kartonegoro A., Kiew R., Knapp S., Koh S.L., Kurzweil H., Lee S., Leong P.K.F., Leong-Škorničková J., Levin G.A., Liew D.C.H., Lim R.C.J., Lim W.H., Loo A.H.B., Low Y.W., Lua H.K., Lum S., Mabberley D.J., Mahyuni R., Maslin B., Murray N.A., Neo L., Ng X.Y., Ngo K.M., Niissalo M.A., Ong P.T., Pannell C.M., Phang A., Prance G.T., Promma C., Puglisi C., Rodda M.L., Rubasinghe S.C.K., Saunders R.M.K., Savinov I.A., Saw L.G., Schuiteman A., Seah W.W., Simpson D.A., Strijk J.S., Sukkharak P., Sugumaran M., Syahida-Emiza S., Tan J.P.C., Taylor N.P., Teo Y.K.L., Thomas D.C., Trias-Blasi A., Utteridge T., van Welzen P.C., Veldkamp J.F., Vermeulen J., Wang R., Wilkie P., Wei Y.M., Wong S.Y., Wong K.M., Yaakub S., Yam T.W., Yang S., Yao T.L., Ye W., Yee A.T.K., Yeo C.K., Yeoh Y.S., Yong C., Yong K.T., Zerega N.J.C., Zhu R.L., Er K.B.H. Flora of Singapore: Checklist and bibliography // *Gardens' Bulletin Singapore*. – 2022. – V. 74 (Suppl. 1). – P. 3–860.

271. Ling C.Y., Tsukaya H., Mustapeng A.M.A. Mycoheterotrophic plants of Tama Abu Protected Forest, Ulu Baram, Sarawak // Transactions on Science and Technology. – 2019. – V. 6. – N 1–2. – P. 119–126.
272. Liu C., Ya J., Guo Y., Cai J., Zhang T. Newly recorded species of seed plants from Xizang, China // Biodiversity Science. – 2020. – V. 28. – N 10. – P. 1238–1245.
273. Loc P.K., Yen M.D., Averyanov L.V. Chapter 14. Biodiversity in Vietnam // Pullaiah T. (ed.) Global biodiversity. Volume 1. Waretown: Apple Academic Press, 2019. – P. 31–53.
274. Luu H.T., Nguyen T.T., Tran G., Dinh Q.D., Vu N.L., Nguyen L.X.B., Ngo T.T.D., Nguyen T.T. *Thismia okhaensis* (Thismiaceae)—a new fairy lantern from Vietnam // Phytotaxa. – 2014. – V. 164. – N 3. – P. 190–194.
275. Luu-Dam N.A., Lu N.T., Pham T.H., Do T.V. Classification of vascular plants in Vietnam according to modern classification systems // Plants. – 2023. – V. 12. – N 4. – P. 967.
276. Maas H., Maas P.J.M. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Triuridaceae // Rodriguésia. – 2005. – V. 56: 209–211.
277. Maas P.J.M., RübSamen T. Triuridaceae // Flora Neotropica Monograph. –1986. – V. 40. – P. 1–55.
278. Maas P.J.M., Maas-van de Kamer H., van Benthem J., Snelders H.C.M., RübSamen T. Burmanniaceae // Flora Neotropica Monograph. –1986. – V. 42. – P. 1–189.
279. Maas-van de Kamer H. Triuridiflorae – Gardner’s delight? // Rudall P.J., Cribb P.J., Cutler D.F., Humphries C.J. (eds.) Monocotyledons: Systematics and Evolution. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 1995. – P. 287–301.
280. Maas-van de Kamer H. Burmanniaceae // Kubitzki K. (ed.) Families and Genera of Vascular Plants. Volume 3: Monocotyledons, Liliaceae (except Orchidaceae). Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1998. – P. 154–164.
281. Maas-van de Kamer H., Maas P.J.M. *Triuridopsis*, a new monotypic genus in Triuridaceae // Plant Systematics and Evolution. – 1994. – V. 192. – N 3. – P. 257–262.
282. Maas-van de Kamer H., Weustenfeld T. Triuridaceae // Kubitzki K. (ed.) Families and Genera of Vascular Plants. Volume 3: Monocotyledons, Liliaceae (except Orchidaceae). Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1998. – P. 452–458.
283. Madagascar Catalogue. Catalogue of the vascular plants of Madagascar [Электронный ресурс]. St. Louis & Antananarivo: Missouri Botanical Garden, 2013. URL: <http://www.efloras.org/madagascar> (дата обращения: 22.01.2016).
284. Maddison W.P., Maddison D.R. StochChar: A package of Mesquite modules for stochastic models of character evolution [Электронный ресурс]. 2006. URL: <http://mesquiteproject.org> (дата обращения: 24.03.2014).
285. Maddison W.P., Maddison D.R. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis [Электронный ресурс]. 2018. URL: <http://mesquiteproject.org> (дата обращения: 24.03.2014).
286. Makino T. Observations on the flora of Japan. (Continued from p. 121.) // Botanical Magazine (Tokyo). – 1903. – V. 17. – N 199. – P. en144–en152.



287. Mar S.S., Saunders R. *Thismia hongkongensis* (Thismiaceae): a new mycoheterotrophic species from Hong Kong, China, with observations on floral visitors and seed dispersal // *PhytoKeys*. – 2015. – V. 46. – P. 21–33.
288. Masamune G. Miscellaneous notes on the flora of the eastern Asia. I // *Transactions, Natural History Society of Formosa*. – 1938. – V. 28. – P. 45–46.
289. McKendrick S.L., Leake J.R., Taylor D.L., Read D.J. Symbiotic germination and development of the myco-heterotrophic orchid *Neottia nidus-avis* in nature and its requirement for locally distributed *Sebacina* spp. // *New Phytologist*. – 2002. – V. 154. – N 1. – P. 233–247.
290. Mennes C.B., Smets E.F., Moses S.N., Merckx V.S.F.T. New insights in the long-debated evolutionary history of Triuridaceae (Pandanales) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2013. – V. 69. – N 3. – P. 994–1004.
291. Mennes C.B., Moerland M.S., Rath M., Smets E.F., Merckx V.S.F.T. Evolution of mycoheterotrophy in Polygalaceae: The case of *Epirixanthes* // *American Journal of Botany*. – 2015. – V. 102. – N 4. – P. 598–608.
292. Metcalfe C.R., Chalk L. *Anatomy of the dicotyledons*. Volume 1. Oxford: Clarendon press, 1957. 724 p.
293. Metusala D. *Gastrodia khangii*, a new synonym and new record of *Gastrodia bambu* (Orchidaceae) in Vietnam // *Phytotaxa*. – 2020. – V. 454. – N 1. – P. 55–62.
294. Merckx V.S.F.T. Mycoheterotrophy: an introduction // Merckx V.S.F.T. (ed.) *Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi*. New York: Springer, 2013. – P. 1–17.
295. Merckx V.S.F.T., Bidartondo M.I. Breakdown and delayed cospeciation in the arbuscular mycorrhizal mutualism // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2008. – V. 275. – N 1638. – P. 1029–1035.
296. Merckx V.S.F.T., Freudenstein J.V. Evolution of mycoheterotrophy in plants: a phylogenetic perspective // *New Phytologist*. – 2010. – V. 185. – N 3. – P. 605–609.
297. Merckx V.S.F.T., Smets E.F. *Thismia americana*, the 101st anniversary of a botanical mystery // *International Journal of Plant Sciences*. – 2014. – V. 175. – N 2. – P. 165–175.
298. Merckx V.S.F.T., Schols P., Maas-van de Kamer H., Maas P., Huysmans S., Smets E.F. Phylogeny and evolution of Burmanniaceae (Dioscoreales) based on nuclear and mitochondrial data // *American Journal of Botany*. – 2006. – V. 93. – N 11. – P. 1684–1698.
299. Merckx V.S.F.T., Chatrou L.W., Lemaire B., Sainge M.N., Huysmans S., Smets E.F. Diversification of myco-heterotrophic angiosperms: evidence from Burmanniaceae // *BMC Evolutionary Biology*. – 2008. – V. 8. – P. 178.
300. Merckx V.S.F.T., Bakker F.T., Huysmans S., Smets E.F. Bias and conflict in phylogenetic inference of myco-heterotrophic plants: a case study in Thismiaceae // *Cladistics*. – 2009a. – V. 25. – N 1. – P. 64–77.
301. Merckx V.S.F.T., Bidartondo M.I., Hynson N.A. Myco-heterotrophy: when fungi host plants // *Annals of Botany*. – 2009b. – V. 104. – N 7. – P. 1255–1261.

302. Merckx V.S.F.T., Huysmans S., Smets E.F. Cretaceous origins of myco-heterotrophic lineages in Dioscoreales // Seberg O., Petersen G., Barfod A.S., Davis J. (eds.) Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons. Denmark: Aarhus University Press, 2010. – P. 39–53.
303. Merckx V.S.F.T., Janssens S.B., Hynson N.A., Specht C.D., Bruns T.D., Smets E.F. Mycoheterotrophic interactions are not limited to a narrow phylogenetic range of arbuscular mycorrhizal fungi // Molecular Ecology. – 2012. – V. 21. – N 6. – P. 1524–1532.
304. Merckx V.S.F.T., Freudenstein J.V., Kissling J., Christenhusz M.J.M., Stotler R.E., Crandall-Stotler B., Wickett N., Rudall P.J., Maas-van de Kamer H., Maas P.J.M. Taxonomy and classification // Merckx V.S.F.T. (ed.) Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi. New York: Springer, 2013a. – P. 19–101.
305. Merckx V.S.F.T., Smets E.F., Specht C.D. Biogeography and conservation // Merckx V.S.F.T. (ed.) Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi. New York: Springer, 2013b. – P. 103–156.
306. Merckx V.S.F.T., Mennes C.B., Peay H.G., Geml J. Evolution and diversification // Merckx V.S.F.T. (ed.) Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi. New York: Springer, 2013c. – P. 215–244.
307. Merckx V.S.F.T., Gomes S.I.F., Wapstra M., Hunt C., Steenbeeke G., Mennes C.B., Walsh N., Smissen R., Hsieh T.H., Smets E.F., Bidartondo M.I. The biogeographical history of the interaction between mycoheterotrophic *Thismia* (Thismiaceae) plants and mycorrhizal *Rhizophagus* (Glomeraceae) fungi // Journal of Biogeography. – 2017. – V. 44. – N 8. – P. 1869–1879.
308. Meyer K. Untersuchungen über *Thismia clandestina* // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. – 1909. – V. 23. – P. 1–18.
309. Middleton D.J., Armstrong K., Baba Y., Balslev H., Chayamarit K., Chung R.C.K., Conn B.J., Fernando E.S., Fujikawa K., Kiew R., Luu H.T., Aung T.B., Utteridge T.M.A., Van Welzen P.C., Widyatmoko D., Yahara T., Wong K.M. Progress on Southeast Asia's flora project // Gardens' Bulletin Singapore. – 2019. – V. 71. – N 2. – P. 267–319.
310. Miers J. XVIII. On *Myostoma*, a new genus of the Burmanniaceae // Transactions of the Linnean Society of London. – 1866. – V. 25. – N 3. – P. 461–475.
311. Molina J., Hazzouri K.M., Nickrent D., Geisler M., Meyer R.S., Pentony M.M., Flowers J.M., Pelsner P., Barcelona J., Inovejas S.A., Uy I., Yuan W., Wilkins O., Michel C.-I., Locklear S., Concepcion G.P., Purugganan M.D. Possible loss of the chloroplast genome in the parasitic flowering plant *Rafflesia lagascae* (Rafflesiaceae) // Molecular Biology and Evolution. – 2014. – V. 31. – N 4. – P. 793–803.
312. Mondragón-Palomino M., Theißen G. Why are orchid flowers so diverse? Reduction of evolutionary constraints by paralogues of class B floral homeotic genes // Annals of Botany. – 2009. – V. 104. – N 3. – P. 583–594.
313. Mueller F.J.H.V. Description of new Australian plants with occasional, other annotations // The Victorian Naturalist. – 1890. – N 7. – P. 114–116.
314. Mueller F.J.H.V. Notes on a new Tasmanian plant of the order Burmanniaceae // Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania. – 1891. – V. 1890. – P. 232–235.

315. Muhaimin M., Metusala D., Mustaqim W.A. Mycoheterotrophic plants of Gunung Halimun-Salak National Park, West Java, Indonesia. // Proceeding of the International Conference on Tropical Plant Conservation and Utilization, Indonesia, 18–20 May 2017. Bogor: Pusat Konservasi Tumbuhan Kebun Raya, 2017. – P. 28–41.
316. Nakai T. Notulae ad Plantae Asiae Orientalis (XVI) // Journal of Japanese Botany. – 1941. – V. 17. – N 4. – P. 189–191.
317. Newman M.F., Ketphanh S., Svengsuksa B., Thomas P., Sengdala K., Lamxay V., Armstrong K. A checklist of the vascular plants of Lao PDR. Edinburgh: Royal Botanic Garden Edinburgh, 2007a. 394 p.
318. Newman M.F., Thomas P., Lanorsavanh S., Ketphanh S., Svengsuksa B., Lamxay V. New records of angiosperms and pteridophytes in the flora of Laos // Edinburgh Journal of Botany. – 2007b. – V. 64. – N 2. – P. 225–251.
319. Newman M.F., Pullan M., Ketphanh S., Svengsuksa B., Thomas P., Sengdala K., Lamxay V., Armstrong K. A checklist of the vascular plants of Lao PDR [Электронный ресурс]. 2017-onwards. URL: <https://padme.rbge.org.uk/laos/> (дата обращения: 09.06.2021).
320. Nguyen T.D. 239. Burmanniaceae Blume, 1827 // Nguyen T.B. (ed.) Checklist of Plant Species of Vietnam. Volume 2. Hanoi: Agriculture Publishing House, 2003. – P. 26–27.
321. Nguyen T.D. 229. Liliaceae sensu lato // Nguyen T.B., Nguyen K.K., Vu X.P. (eds.) Checklist of Plant Species in Vietnam. Volume 3. Hanoi: Agriculture Publishing House, 2005. – P. 432–458.
322. Nickrent D.L. Parasitic angiosperms: how often and how many? // Taxon. – 2020. – V. 69. – N 1. – P. 5–27.
323. Nuraliev M.S., Efimov P.G., Averyanov L.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Cephalanthera exigua* (Orchidaceae), a new species and genus in the flora of Vietnam // Wulfenia. – 2014a. – V. 21. – P. 95–102.
324. Nuraliev M.S., Beer A.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Thismia mucronata* (Thismiaceae), a new species from Southern Vietnam // Phytotaxa. – 2014b. – V. 167. – N 3. – P. 245–255.
325. Nuraliev M.S., Beer A.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Thismia puberula* (Thismiaceae), a new species from Southern Vietnam // Phytotaxa. – 2015. – V. 234. – N 2. – P. 133–142.
326. Nuraliev M.S., Cheek M.R., Beer A.S. *Seychellaria barbata* (Triuridaceae), a new species from Marojejy National Park, Madagascar // Phytotaxa. – 2016. – V. 268. – N 4. – P. 229–243.
327. Nuraliev M.S., Zhang D., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. Two new records of non-photosynthetic *Burmannia* species (Burmanniaceae) from Laos and Vietnam // Wulfenia. – 2018. – V. 25. – P. 52–56.
328. Nuraliev M.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Averyanov L.V. Towards inventory of non-photosynthetic plants in Vietnam: a progress report // Wulfenia. – 2019. – V. 26. – P. 147–154.
329. Nuraliev M.S., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Flower structure and development in Vietnamese *Sciaphila* (Triuridaceae: Pandanales): refined knowledge of the morphological misfit family and implications for taxonomy // PeerJ. – 2020a. – V. 8. – e10205.

330. Nuraliev M.S., Yudina S.V., Truong B.V., Do T.X., Luu H.T., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. A revision of the family Thismiaceae (Dioscoreales) in Cambodia, Laos and Vietnam // *Phytotaxa*. – 2020b. – V. 441. – N 3. – P. 229–250.
331. Nuraliev M.S., Yudina S.V., Shepeleva E.A., Truong B.V., Do T.X., Beer A.S., Remizowa M.V. Floral structure in *Thismia* (Thismiaceae: Dioscoreales): new insights from anatomy, vasculature and development // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2021. – V. 195. – N 3. – P. 501–531.
332. Nuraliev M.S., Schori M., Tagane S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Utteridge T. *Citronella suaveolens*, a new generic record for Vietnam, with a key to Vietnamese Cardiopteridaceae // *Phytotaxa*. – 2022a. – V. 532. – N 1. – P. 67–77.
333. Nuraliev M.S., Sokoloff D.D., Averyanov L.V., Remizowa M.V. How many species are there in the monocot order Petrosaviales? Synonymization of *Petrosavia amamiensis* with *P. sakurarii* // *Phytotaxa*. – 2022b. – V. Vol. 548. – N 2. – P. 277–287.
334. Nuraliev M.S., Yudina S.V., Truong B.V., Dang V.S., Kopylov-Guskov Yu.O., Lyskov D.F., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Zhang D. A checklist of Burmanniaceae in Eastern Indochina with a new record from Vietnam, *Burmannia itoana* // *Phytotaxa*. – 2022c. – V. 544. – N 1. – P. 61–70.
335. Nuraliev M.S., Pham V.T., Nguyen V.C., Parnell J.A.N. Sorting out *Aeginetia* (Orobanchaceae) in Indochina: *A. sessilis* is a synonym of *A. acaulis* // *Phytotaxa*. – 2023. – V. 597. – N 4. – P. 269–279.
336. Nuraliev M.S., Averyanov L.V., Nguyen K.S., Nguyen C.H., Le T.A., Maisak T.V., Lyskov D.F., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. The mycoheterotrophic genus *Didymoplexiella* (Orchidaceae) in Cambodia, Laos and Vietnam // *Phytotaxa*. – 2023b. – V. 620. – N 1. – P. 18–32.
337. Oetting W.S., Lee H.K., Flanders D.J., Wiesner G.L., Sellers T.A., King R.A. Linkage analysis with multiplexed short tandem repeat polymorphisms using infrared fluorescence and M13 tailed primers // *Genomics*. – 1995. – V. 30. – N 3. – P. 450–458.
338. Ohashi H. 9A. Petrosaviaceae // Huang T.C. (ed.) *Flora of Taiwan*, ed. 2). Volume 5. Taipei: Department of Botany, National Taiwan University, 2000a. – P. 72.
339. Ohashi H. *Petrosavia* (Petrosaviaceae) in Taiwan and Hainan // *Taiwania*. – 2000b. – V. 45. – N 3. – P. 263–269.
340. Ohashi H., Kato H., Kobayashi S., Murata J. A revision of Triuridaceae of Japan // *Journal of Japanese Botany*. – 2008. – V. 83. – N 1. – P. 20–35.
341. Olędrzyńska N., Szlachetko D.L. Contribution to the taxonomic revision of *Brachycorythis*-complex (Orchidaceae, Orchidoideae) // *Biodiversity Research and Conservation*. – 2021. – V. 62. – N 1. – P. 5–117.
342. Olędrzyńska N., Szlachetko D.L., Mieszkowska A. Notes on the genera *Silvorchis* and *Vietorchis* (Orchidaceae-Orchidoideae) // *Phyton*. – 2016. – V. 56. – N 2. – P. 193–200.
343. Olson A.R. Seed morphology of *Monotropa uniflora* L. (Ericaceae) // *American Journal of Botany*. – 1980. – V. 67. – N 6. – P. 968–974.
344. Ormerod P. *Orchidaceae Fragmentae 2. Oasis*. – 2000. – V. 1. – N 4. – P. 14–17.

345. Parnell J. *Aeginetia flava*: a new and remarkable species of *Aeginetia*: Orobanchaceae from South-Eastern Thailand // *Kew Bulletin*. –2012. – V. 67. – P. 81–84.
346. Pearce N.R., Cribb P.J. The orchids of Bhutan. Huddersfield: The Charlesworth Group, 2002. 643 p.
347. Pedersen, H., Watthana, S., Roy, M., Suddee, S. & Selosse, M.A. *Cephalanthera exigua* rediscovered: new insights in the taxonomy, habitat requirements and breeding system of a rare mycoheterotrophic orchid // *Nordic Journal of Botany*. – 2009. – V. 27. – N 6. – P. 460–468.
348. Pedersen H.E., Kurzweil H., Suddee S., de Vogel E.F., Cribb P., Chantanaorrapint S., Watthana S., Gale S.W., Seelanan T., Suwanphakdee C. Orchidaceae 2 (Epidendroideae p.p.: Neottieae, Tropidieae, Nervilieae, Gastrodieae, Thaieae, Calypsoeae, Arethuseae, Collabieae, Cymbidieae) // Santisuk T., Balslev H. (eds.) *Flora of Thailand*. Volume 12, part 2. Bangkok: Prachachon Co. Ltd., 2014. – P. 303–670.
349. Pendry C.A. Polygalaceae // Newman M., Hul S. (eds.) *Flora of Cambodia, Laos and Vietnam*. Volume 34. Edinburgh and Paris: Royal Botanic Garden Edinburgh and Muséum National d'Histoire Naturelle, Association de Botanique Tropicale, 2014. – P. 1–63.
350. Perrier de la Bâthie J.M.H.A. Triuridacées // *Flore de Madagascar et des Comores*. – 1946. – V. 27. – P. 1–4.
351. Pfeiffer N.E. The sporangia of *Thismia americana* // *Botanical Gazette*. – 1918. – V. 66. – N 4. – P. 354–363.
352. Pham-Hoang H. An illustrated flora of Vietnam. Volume 3. Ho Chi Minh City: Youth Publishing House, 2000. 1020 p.
353. PPGI. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns // *Journal of Systematics and Evolution*. – 2016. – V. 54. – P. 563–603.
354. Pridgeon A.M., Cribb P.J., Chase M.W., Rasmussen F.N. (eds.) *Genera Orchidacearum*. Volume 4: Epidendroideae (Part 1). Oxford: Oxford University Press, 2005. 696 p.
355. Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. Glossary of pollen and spore terminology // *Review of Palaeobotany and Palynology*. – 2007. – V. 143. – N 1–2. – P. 1–81.
356. Raes N., Van Welzen P.C. The demarcation and internal division of Flora Malesiana: 1857–present // *Blumea*. – 2009. – V. 54. – N 1–2. – P. 6–8.
357. Rambaut A Drummond A.J., Xie D., Baele G., Suchard M.A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 // *Systematic Biology*. – 2018. – V. 67. – P. 901–904.
358. Remizowa M.V., Rudall P.J., Choob V.V., Sokoloff D.D. Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower/inflorescence level // *Annals of Botany*. – 2013. – V. 112. – N 8. – P. 1553–1566.
359. Remizowa M.V., Nuraliev M.S., Averyanov L.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova, S.P. A revision of the family Petrosaviaceae in Vietnam // *Nordic Journal of Botany*. – 2017. – V. 35. – N 3. – P. 262–271.
360. Ribeiro J.E.L.S., Hopkins M.J.G., Vicentini A., Sothers C.A., Costa M.A.S., Brito J.M., Souza M.A.D., Martins L.H., Lohmann L.G., Assunção P.A., Pereira E.C., Silva C.F., Mesquita M.R.,

- Procópio L.C. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. Manaus: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 1999. 799 p.
361. Ridley H.N. On two new genera of orchids from the East Indies // Journal of the Linnean Society of London, Botany. – 1891. – V. 28. – N 195. – P. 340–343.
362. Ridley H.N. New and little known Malayan plants // Journal of the Straits Branch of the Royal Asiatic Society. – 1905. – V. 4. – P. 181–212.
363. Rojchana-umpawan P., Chantanaorrapint S., Suddee S., Chantanaorrapint A. *Didymoplexiella trichechus* (Orchidaceae), a new species record for Thailand // Thai Forest Bulletin (Botany). – 2014. – V. 42. – P. 68–70.
364. Rokaya M.B., Raskoti B.B., Timsina B., Münzbergova Z. An annotated checklist of the orchids of Nepal // Nordic Journal of Botany. – 2013. – V. 31. – N 5. – P. 511–550.
365. 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. – V. 61. – N 3. – P. 539–542.
366. Rose J.P., Freudenstein J.V. Cryptic and overlooked: species delimitation in the mycoheterotrophic *Monotropis* (Ericaceae: Monotropoideae) // Systematic Botany. – 2014. – V. 39. – N 2. – P. 578–593.
367. Roy M., Watthana S., Stier A., Richard F., Vessabutr S., Selosse M.A. Two mycoheterotrophic orchids from Thailand tropical dipterocarpacean forests associate with a broad diversity of ectomycorrhizal fungi // BMC Biology. – 2009. – V. 7. – 51.
368. Rubinoff D., Holland B.S. Between two extremes: mitochondrial DNA is neither the panacea nor the nemesis of phylogenetic and taxonomic inference // Systematic Biology. – 2005. – V. 54. – N 6. – P. 952–961.
369. Rübsamen T. Morphologische, embryologische und systematische Untersuchungen an Burmanniaceae und Corsiaceae (mit Ausblick auf die Orchidaceae-Apostasioideae). Berlin: J. Cramer, 1986. 310 p.
370. Rübsamen-Weustefeld T. Morphologische, embryologische und systematische Untersuchungen an Triuridaceae. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), 1991. 113 p.
371. Rudall P.J. Fascicles and filamentous structures: comparative ontogeny of morphological novelties in Triuridaceae // International Journal of Plant Sciences. – 2008. – V. 169. – N 8. – P. 1023–1037.
372. Rudall P.J., Bateman R.M. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. – 2002. – V. 77. – N 3. – P. 403–441.
373. Rudall P.J., Bateman R.M. Morphological phylogenetic analysis of Pandanales: testing contrasting hypotheses of floral evolution // Systematic Botany. – 2006. – V. 31. – N 2. – P. 223–238.

374. Rudall P.J., Morley S. Embryo sac and early post-fertilisation development in *Thismia* (Burmanniaceae) // Kew Bulletin. – 1992. – V. 47. – N 4. – 625.
375. Rudall P.J., Strange A., Cunniff J., Cheek M. Floral anatomy of *Kupea martinetugei* (Triuridaceae) // Kew Bulletin. – 2007. – V. 62. – N 2. – P. 287–292.
376. Sack H. Morphologisch-anatomische Untersuchungen zur Mykorrhiza von *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn (Dennstaedtiaceae). Unpublished Thesis. Marburg: Philipps-Universität Marburg, 2018. 62 p.
377. Samigullin T.H., Logacheva M.D., Penin A.A., Vallejo-Roman C.M. Complete plastid genome of the recent holoparasite *Lathraea squamaria* reveals earliest stages of plastome reduction in Orobanchaceae // PLOS One. – 2016. – V. 11. – N 3. – e0150718.
378. Sato S., Nakamura Y., Kaneko T., Asamizu E., Tabata S. Complete structure of the chloroplast genome of *Arabidopsis thaliana* // DNA research. – 1999. – V. 6. – N 5. – P. 283–290.
379. Scarcelli N., Barnaud A., Eiserhardt W., Treier U.A., Seveno M., d’Anfray A., Vigouroux Y., Pintaud J.C. A set of 100 Chloroplast DNA primer pairs to study population genetics and phylogeny in monocotyledons // PLOS One. – 2011. – V. 6. – N 5. – e19954.
380. Schelkunov M.I., Shtratnikova V.Y., Nuraliev M.S., Selosse M.A., Penin A.A., Logacheva M.D. Exploring the limits for reduction of plastid genomes: a case study of the mycoheterotrophic orchids *Epipogium aphyllum* and *Epipogium roseum* // Genome Biology and Evolution. – 2015. – V. 7. – N 4. – P. 1179–1191.
381. Schlechter R. Neue Triuridaceae Papuasiens // Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. – 1912. – V. 49. – P. 70–89.
382. Schlechter R. Die Gattung *Seychellaria* Hemsl. der Triuridaceen // Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem. – 1923. – V. 8. – P. 315–318.
383. Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Huysmans S., Smets E. Morphology of pollen and orbicules in some *Dioscorea* species and its systematic implications // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2001. – V. 136. – N 3. – P. 295–311.
384. Schols P., Wilkin P., Furness C.A., Huysmans S., Smets E.F. Pollen evolution in yams (*Dioscorea*: Dioscoreaceae) // Systematic Botany. – 2005. – V. 30. – N 4. – P. 750–758.
385. Schuiteman A., Averyanov L.V. Systematics of *Yoania prainii* (Orchidaceae: Calypsoinae) // Phytotaxa. – 2017. – V. 309. – N 3. – P. 288–290.
386. Schuiteman A., De Vogel E. Orchid genera of Thailand, Laos, Cambodia, and Vietnam. Leiden: Nationaal Herbarium Nederland, 2000. 118 p.
387. Schuiteman A., Forbes M. *Galeola keo*, a new species from Lao PDR // Malesian Orchid Journal. – 2021. – V. 25. – P. 91–95.
388. Schuiteman A., Bonnet P., Svengsuksa B., Barthelemy D. An annotated checklist of the Orchidaceae of Laos // Nordic Journal of Botany. – 2008. – V. 26. – N 5–6. – P. 257–316.
389. Schuiteman A., Nay S., Att S. New records of Orchidaceae from Cambodia V // Cambodian Journal of Natural History. – 2022. – V. 2022. – P. 127–143.



390. Seago J.L. The root cortex of the Nymphaeaceae, Cabombaceae, and Nelumbonaceae // Journal of the Torrey Botanical Society. – 2002. – V. 129. – N 1. – P. 1–9.
391. Seago J.L., Marsh L.C., Stevens K.J., Soukup A., Votrubova O., Enstone D.E. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma // Annals of Botany. – 2005. – V. 96. – N. 4. – P. 565–579.
392. Seidenfaden G. Contributions to the orchid flora of Thailand IV // Botanisk Tidsskrift. – 1975. – V. 70. – P. 64–97.
393. Seidenfaden G. Orchid genera in Thailand VI. Neottioideae Lindl. // Dansk Botanisk Arkiv. – 1978. – V. 32. – N 2. – P. 1–195.
394. Seidenfaden G. The orchids of Indochina // Opera Botanica. – 1992. – V. 114. – P. 1–502.
395. Seidenfaden G. Contributions to the orchid flora of Thailand 13. Fredensborg: Olsen & Olsen, 1997. 64 p.
396. Seidenfaden G., Wood J.J. The orchids of Peninsular Malaysia and Singapore. Fredensborg: Olsen & Olsen, 1992. 779 p.
397. Shen X.L., Tong L., Lei F.W., Zhu Y.X., Mu X.Y., Jiang W.J. The complete chloroplast genome of a rare fern species from North China, *Botrychium lunaria* (Ophioglossaceae) // Mitochondrial DNA Part B. – 2020. – V. 5. – N 2. – P. 1313–1314.
398. Shepeleva E.A., Schelkunov M.I., Hroneš M., Sochor M., Dančák M., Merckx V.S.F.T., Kikuchi I.A., Chantanaorrapint S., Suetsugu K., Tsukaya H., Mar S.S., Luu H.T., Li H.Q., Logacheva M.D., Nuraliev M.S. Phylogenetics of the mycoheterotrophic genus *Thismia* (Thismiaceae: Dioscoreales) with a focus on the Old World taxa: delineation of novel natural groups and insights into the evolution of morphological traits // Botanical Journal of the Linnean Society. – 2020. – V. 193. – N 3. – P. 287–315.
399. Simpson M.G. Plant systematics, 3rd ed. Burlington: Elsevier, 2019. 761 p.
400. Siti-Munirah M.Y. *Thismia kelantanensis* (Thismiaceae), a new species from Kelantan, Peninsular Malaysia // Kew Bulletin. – 2018. – V. 73. – 42.
401. Siti-Munirah M.Y., Dome N. *Thismia domei* and *T. terengganuensis* (Thismiaceae), two new species, and *T. javanica*, a new record from Terengganu, Peninsular Malaysia // PhytoKeys. – 2019. – V. 124. – P. 123–137.
402. Siti-Munirah M.Y., Dome N. *Thismia latiffiana* (Thismiaceae), an unusual new species from Terengganu, Peninsular Malaysia // PhytoKeys. – 2022. – V. 188. – P. 105–114.
403. Siti-Munirah M.Y., Dome N. *Thismia kenyirensis* (Thismiaceae), a new species from Taman Negeri Kenyir, Terengganu, Peninsular Malaysia // PhytoKeys. – 2023. – V. 221. – P. 61–72.
404. Siti-Munirah M.Y., Suhaida M., Eddie C. (*Thismia limkokthayi* (Thismiaceae): A new mycoheterotrophic species from Genting Highlands in Pahang, Malaysia // PhytoKeys. – 2022. – V. 211. – P. 1–11.
405. Sleumer H. Ericaceae. // Van Steenis C.G.G.J. (ed.) Flora Malesiana. Series 1, Spermatophyta, volume 6. Groningen: Wolters-Noordhoff, 1967. – P. 469–914.

406. Smith J.J. I. Zur Systematik von *Thismia javanica* J.J.Sm. // Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg. – 1910. – V. 23. – P. 32–35.
407. Smith J.J. Die Orchideen von Java, Vierter Nachtrag // Bulletin du Jardin Botanique de Buitenzorg, sér. 2. – 1914. – V. 14. – P. 1–56.
408. Smith J.J. Orchidaceae novae Malayenses, IX. // Bulletin du Jardin Botanique de Buitenzorg, sér. 3. – 1920. – V. 2. – P. 15–127.
409. Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis, 3rd ed. London: Academic Press, 2008. 787 p.
410. Sochor M., Sukri R.S., Metali F., Dančák M. *Thismia inconspicua* (Thismiaceae), a new mycoheterotrophic species from Borneo // Phytotaxa. – 2017. – V. 295. – N 3. – P. 263–270.
411. Sochor M., Egertová Z., Hroneš M., Dančák M. Rediscovery of *Thismia neptunis* (Thismiaceae) after 151 years // Phytotaxa. – 2018a. – V. 340. – N 1. – P. 71–78.
412. Sochor M., Hroneš M., Dančák M. New insights into variation, evolution and taxonomy of fairy lanterns (*Thismia*, Thismiaceae) with four new species from Borneo // Plant Systematics and Evolution. – 2018b. – V. 304. – P. 699–721.
413. Sokoloff D.D., Rudall P.J., Bateman R.M., Remizowa M.V. Functional aspects of the origin and subsequent evolution of cotyledons in seed plants // Botanica Pacifica. – 2015. – V. 4. – N 2. – P. 35–47.
414. Sourell S., da Silva D.F. Mycoheterotrophic plants of Reserva Particular do Patrimônio Natural do Cristalino [Электронный ресурс]. 2023. URL: [https://fieldguides.fieldmuseum.org/sites/default/files/rapid-color-guides-pdfs/1521\\_BRAZIL\\_Mycoheterotrophic%20Plants%20of%20the%20Cristalino%20Reserve.pdf](https://fieldguides.fieldmuseum.org/sites/default/files/rapid-color-guides-pdfs/1521_BRAZIL_Mycoheterotrophic%20Plants%20of%20the%20Cristalino%20Reserve.pdf) (дата обращения: 22.09.2023).
415. Stamatakis A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies // Bioinformatics. – 2014. – V. 30. – N 9. – P. 1312–1313.
416. Stănescu I., Toma I., Toma C. Adventive root structure of some *Drosera* L. species // Scientific Annals of „Alexandru Ioan Cuza” University of Iasi, New Series, Section II a. Vegetal Biology. – 2005. – V. 51. – P. 15–22.
417. Stevens P.F. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [Электронный ресурс]. 2001-onwards. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (дата обращения: 04.09.2023).
418. Stone B.C. Rediscovery of *Thismia clavigera* (Becc.) F. v. M. (Burmanniaceae) // Blumea. – 1980. – V. 26. – N 2. – P. 419–425.
419. Stöver B.C., Müller K.F. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses // BMC Bioinformatics. – 2010. – V. 11. – 7.
420. Straub S.C.K., Parks M., Weitemier K., Fishbein M., Cronn R.C., Liston A. Navigating the tip of the genomic iceberg: Next-generation sequencing for plant systematics // American Journal of Botany. – 2012. – V. 99. – N 2. – P. 349–364.

421. Struwe L., Pringle J.S. *Gentianaceae* // Kadereit J.W., Bittrich V. (eds.) *Families and Genera of Vascular Plants. Volume 15: Flowering Plants. Eudicots. Apiales, Gentianales (except Rubiaceae)*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 2018. – P. 453–503.
422. Suddee S. *Didymoplexiella* // Santisuk T., Baslev H. (eds.) *Flora of Thailand. Volume 12, part 2: Orchidaceae 2*. Bangkok: The Forest Herbarium, National Park, Wildlife and Plant Conservation Department, 2014. – P. 479–482.
423. Suetsugu K., Hsu T.C. New combinations in the genus *Didymoplexis* (Orchidaceae; Epidendroideae; Gastrodieae), with a new variety of *D. siamensis* from Amami-Oshima Island, Japan // *Phytotaxa*. – 2019. – V. 388. – N 2. – P. 174–178.
424. Suetsugu K., Kinoshita A. *Sciaphila kozushimensis* (Triuridaceae), a new mycoheterotrophic plant from Kozu Island, Izu Islands, Japan, based on morphological and molecular data // *Phytotaxa*. – 2020. – V. 436. – N 2. – P. 157–166.
425. Suetsugu K., Okada H. Symbiotic germination and development of fully mycoheterotrophic plants convergently targeting similar Glomeraceae taxa // *Environmental Microbiology*. – 2021. – V. 23. – N 10. – P. 6328–6343.
426. Suetsugu K., Sueyoshi M. Fairy lanterns may lure pollinators by mimicking fungi // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2021. – V. 19. – N 4. – P. 233–233.
427. Suetsugu K., Hsu T.C., Tagane S., Chhang P., Yahara T. *Gastrodia exilis* (Orchidaceae), a newly recorded mycoheterotrophic genus and species in Cambodia // *Cambodian Journal of Natural History*. – 2017a. – V. 2017. – P. 10–13.
428. Suetsugu K., Naiki A., Takeuchi Y., Toyama H., Tagane S., Yahara T. New distributional records of the mycoheterotrophic *Sciaphila alba* (Triuridaceae), outside the type locality // *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. – 2017b. – V. 68. – N 2. – P. 123–126.
429. Suetsugu K., Suleiman M., Tsukaya H. A new variety of the mycoheterotrophic orchid *Didymoplexis obreniformis* (Orchidaceae) from Borneo, Malaysia // *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. – 2017c. – V. 68. – N 2. – P. 105–109.
430. Suetsugu K., Nishioka T., Kaida S., Hsu T.C., Sawa S., Kosaka Y., Souladeth P., Xayvongsa L., Kato M. A new variety of the mycoheterotrophic orchid *Lecanorchis thalassica* from Xieng Khouang Province, Laos // *Taiwania*. – 2018a. – V. 63. – N 4. – P. 351–355.
431. Suetsugu K., Souladeth P., Tagane S., Yahara T. First record of the mycoheterotrophic orchid *Lecanorchis taiwaniana* from Nam Ha National Protected Area, northern Laos // *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. – 2018b. – V. 69. – N 2. – P. 139–141.
432. Suetsugu K., Tagane S., Toyama H., Chhang P., Yahara T. *Lecanorchis vietnamica* (Orchidaceae), a newly recorded mycoheterotrophic genus and species from Cambodia // *Cambodian Journal of Natural History*. – 2018c. – V. 2018. – P. 6–8.
433. Suetsugu K., Tsukaya H., Nurainas N., Okada H. *Thismia sumatrana* (Thismiaceae), a new species from West Sumatra, Indonesia, with discussions on the taxonomic identity of *Thismia clavigera* // *PhytoKeys*. – 2018d. – V. 113. – P. 59–67.
434. Suetsugu K., Tsukaya H., Tagane S., Chhang P., Yukawa T., Yahara T. Flora of Bokor National Park VII: *Thismia bokorensis* (Burmanniaceae), a new species representing a new generic record // *Phytotaxa*. – 2018e. – V. 334. – N 1. – P. 65–69.

435. Suetsugu K., Kinoshita A., Hsu T.C. Emended description and resurrection of *Sciaphila tosaensis* and *S. megastyla* (Triuridaceae) // *Phytotaxa*. – 2019a. – V. 413. – N 3. – P. 231–243.
436. Suetsugu K., Morita H., Higa S., Yokota M. New locality of the mycoheterotrophic orchid *Didymoplexiella siamensis* (Orchidaceae) from Amami-Oshima Island, Kagoshima Prefecture, Japan // *Journal of Japanese Botany*. – 2019b. – V. 94. – N 3. – P. 190–192.
437. Suetsugu K., Dančák M., Hroneš M., Naiki A., Tagane S., Yahara, T. Resurrection and emended description of *Sciaphila major* // *Phytotaxa*. – 2020. – V. 459. – N 1. – P. 25–38.
438. Suetsugu K., Okada H., Hirota S.K., Suyama Y. Evolutionary history of mycorrhizal associations between Japanese *Oxygyne* (Thismiaceae) species and Glomeraceae fungi // *New Phytologist*. – 2022a. – V. 235. – N 3. – P. 836–841.
439. Suetsugu K., Haraguchi T.F., Tayasu I. Novel mycorrhizal cheating in a green orchid: *Cremastra appendiculata* depends on carbon from deadwood through fungal associations // *New Phytologist*. – 2022b. – V. 235. – N 1. – P. 333–343.
440. Suetsugu K., Hirota S.K., Hsu T.C., Kurogi S., Imamura A., Suyama Y. *Monotropastrum kirishimense* (Ericaceae), a new mycoheterotrophic plant from Japan based on multifaceted evidence // *Journal of Plant Research*. – 2023. – V. 136. – N 1. – P. 3–18.
441. Summerhayes V.S. African Orchids XX. *Kew Bulletin*. – 1951. – V. 6. – N 3. – P. 461–475.
442. Swofford D.L., Waddell P.J., Huelsenbeck J.P., Foster P.G., Lewis P.O., Rogers J.S. Bias in phylogenetic estimation and its relevance to the choice between parsimony and likelihood methods // *Systematic Biology*. – 2001. – V. 50. – N 4. – P. 525–539.
443. Szlachetko D.L., Kras M., Mytnik J. Matériaux pour la révision taxinomique du complexe *Brachycorytis* (Orchidaceae, Orchidoideae) // *Richardiana*. – 2006. – V. 6. – N 2. – P. 72–90.
444. Szlachetko D.L., Mytnik-Ejsmont J., Margonska H.B. *Cephalanthera ericiflora* Szlach. and Mytnik, sp. nov. (Orchidaceae, Neottioideae), a new species from Laos // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. – 2008. – V. 77. – N 3. – P. 213–215.
445. Tagane S., Yukawa T., Chhang P., Ogura-Tsujita Y., Toyama H., Yahara T. A new record of *Aphyllorchis pallida* (Orchidaceae) from Cambodia // *Cambodian Journal of Natural History*. – 2015. – V. 2015. – P. 128–130.
446. Takahashi H., Nishio E., Hayashi H. Pollination biology of the saprophytic species *Petrosavia sakurarii* (Makino) van Steenis in Central Japan // *Journal of Plant Research*. – 1993. – V. 106. – N 3. – P. 213–217.
447. Takahashi H., Yukawa T., Maki M. A new species, *Petrosavia amamiensis* (Petrosaviaceae), from Amami-Oshima Island, Kagoshima Prefecture, Japan // *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*. – 2021. – V. 72. – N 3: 265–274.
448. Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. New York: Columbia University Press, 1997. 620 p.
449. Takhtajan A.L. Flowering plants, 2nd ed. New York: Springer, 2009. 871 p.

450. Tamura M.N. Nartheciaceae // Kubitzki K. (ed.) Families and Genera of Vascular Plants. Volume 3: Monocotyledons, Lilliana (except Orchidaceae). Berlin, Heidelberg, New York: Springer, 1998. – P. 381–392.
451. Tamura M.N. *Petrosavia* Becc., *Japonolirion* Nakai // Iwatsuki K., Boufford D.E., Ohba H. (Eds.) Flora of Japan. Volume IVb. Tokyo: Kodansha LTD, 2016. – P. 80–82.
452. Tanaka N., Sugawara T. Typification of Dr. Tomitaro Makino's botanical names (6) // Journal of Japanese Botany. – 2011. – V. 86. – N 3. – P. 139–155.
453. Taylor D.L., Bruns T.D., Hodges S.A. Evidence for mycorrhizal races in a cheating orchid // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 2004. – V. 271. – N 1534. – P. 35–43.
454. Thiele K., Jordan P. *Thismia clavarioides* (Thismiaceae), a new species of Fairy Lantern from New South Wales // Telopea. – 2002. – V. 9. – P. 765–771.
455. Thiers B. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff [Электронный ресурс]. New York: New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, 2023 [continuously updated]. URL: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (дата обращения: 06.04.2023).
456. Thorne R.F. Classification and geography of the flowering plants // Botanical Review. – 1992. – V. 58. – P. 225–348.
457. Thorne R.F. The classification and geography of the flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae (subclasses Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Dilleniidae, Rosidae, Asteridae, and Lamiidae) // Botanical Review. – 2000. – V. 66. – P. 441–647.
458. Thorogood C.J., Rumsey F.J., Harris S.A., Hiscock S. J. Host-driven divergence in the parasitic plant *Orobanche minor* Sm. (Orobanchaceae) // Molecular Ecology. – 2008. – V. 17. – N 19. – P. 4289–4303.
459. Tobe H., Takahashi H. Embryology of *Petrosavia* (Petrosaviaceae, Petrosaviales): evidence for the distinctness of the family from other monocots // Journal of Plant Research. – 2009. – V. 122. – N 6. – P. 597–610.
460. Tordoff A.W., Minh T.H., Ngoc T.Q. A feasibility study for the establishment of Ngoc Linh Nature Reserve, Quang Nam province, Vietnam. Hanoi: BirdLife International Vietnam Programme, 2000. 74 p.
461. Trai L.T. An Investment Plan for Kon Ka Kinh Nature Reserve, Gia Lai Province, Vietnam. Hanoi: BirdLife International Vietnam Programme, 2000. 79 p.
462. Trias-Blasi A., Baker W.J., Haigh A.L., Simpson D.A., Weber O., Wilkin P. A genus-level phylogenetic linear sequence of monocots // Taxon. – 2015. – V. 64. – N 3. – P. 552–581.
463. Truong B.V., Hsu T.C., Bui V.H., Tu B.N., Dang V.S., Luu H.T., Sutsugu K. The genus *Lecanorchis* Blume (Orchidaceae) in the flora of Vietnam // Taiwan. – 2020. – V. 65. – N 1. – P. 86–94.
464. Tsukaya H. How leaves of mycoheterotrophic plants evolved—from the view point of a developmental biologist // New Phytologist. – 2018. – V. 217. – N 4. – P. 1401–1406.

465. Tsukaya H., Okada H. A New Species of *Thismia* (Thismiaceae) from West Kalimantan, Borneo // Systematic Botany. – 2012a. – V. 37. – N 1. – P. 53–57.
466. Tsukaya H., Okada H. A new variety of *Didymoplexis cornuta* (Orchidaceae) from West Kalimantan, Borneo // Acta Phytotaxonomica et Geobotanica. – 2012b. – V. 62. – N 2–3. – P. 89–93.
467. Tsukaya H., Okada H. Two new species of *Sciaphila* Blume (Triuridaceae) from Kalimantan, Borneo, with a new record of *S. thaidanica* from Borneo // Systematic Botany. – 2013. – V. 38. – N 3. – P. 600–605.
468. Tsukaya H., Suetsugu K. Two new species of *Sciaphila* (Triuridaceae) from Sarawak (Borneo, Malaysia) // Phytotaxa. – 2014. – V. 170. – N 4. – P. 283–290.
469. Tsukaya H., Suleiman M., Okada H. *Didymoplexiella trichechus* (J.J. Sm.) Garay and a new variety of *Didymoplexis cornuta* J.J. Sm. (Orchidaceae) in Borneo // Acta Phytotaxonomica et Geobotanica. – 2014. – V. 65. – N 2. – P. 105–110.
470. Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.-H., Li D.-Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (eds.) International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. [Regnum Vegetabile 159]. Glashütten: Koeltz Botanical Books, 2018. 254 p.
471. Tuyama T. Orchidaceae Novae Micronesiacaе (V) // Journal of Japanese Botany. – 1941. – V. 17. – N 9. – P. 505–523.
472. Yudina S.V., Kocyan A., Truong B.V., Vislobokov N.A., Lyskov D.F., Nuraliev M.S., Remizowa M.V. Structure and development of flowers and inflorescences in *Burmattia* (Burmattiaceae, Dioscoreales) // Frontiers in Plant Science. – 2022. – V. 13. – 849276.
473. van de Meerendonk J.P.M. Triuridaceae // van Steenis C.G.G.J. (ed.) Flora Malesiana. Series 1, volume 10. Groningen: Wolters-Noordhoff, 1984. – P. 109–121.
474. van der Meijden R. Polygalaceae. // van Steenis C.G.G.J., de Wilde W.J.J.O. (eds.) Flora Malesiana. Series 1, volume 10. Dordrecht, Boston and London: Kluwer Academic Publishers, 1988. – P. 455–539.
475. van Steenis C.G.G.J. The delimitation of Malaysia and its main plant geographical divisions // van Steenis C.G.G.J. (ed.) Flora Malesiana. Series 1, volume 1: Djakarta: Noordhoff-Kolff n.v., 1950. – P. lxx–lxxv.
476. van Welzen P.C., Raes N. The floristic position of Java // Gardens' Bulletin Singapore. – 2011. – V. 63. – N 1–2. – P. 329–339.
477. Vietnam Administrative Atlas. Hanoi: Vietnam Publishing House of Natural Resources, Environment and Cartography, 2015. 131 p.
478. Vislobokov N.A., Nuraliev M.S. Chasmogamy and entomophily in *Burmattia disticha* (Burmattiaceae) // Frontiers in Plant Science. – 2023. – V. 14. – P. 1237665.
479. Vogel S. Pilzmückenblumen als Pilzmimeten. Erster Teil // Flora. – 1978a. – V. 167. – N 3–4. – P. 329–366.

480. Vogel S. Pilzmückenblumen als Pilzmimeten. Fortsetzung und Schluss // Flora. – 1978b. – V. 167. – N 5. – P. 367–398.
481. Vollesen K. A new species of *Seychellaria* (Triuridaceae) from Tanzania // Kew Bulletin. – 1982. – V. 36. – N 4. – P. 733–736.
482. Vollesen K. Triuridaceae // Polhill R.M. (ed.) Flora of Tropical East Africa. Rotterdam: A.A. Balkema, 1985. – P. 1–3.
483. Vu X.P. 206. Orobanchaceae Vent. 1799. – Họ Lê Dýõng, Nhục Thung Dung // Nguyen T.B. (ed.) Checklist of Plant Species of Vietnam. Volume 3. Hanoi: Agriculture Publishing House, 2005. – P. 246–247.
484. Wang B., Qiu Y.L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // Mycorrhiza. – 2006. – V. 16. – P. 299–363.
485. Waterman R.J., Klooster M.R., Hentrich H., Bidartondo M.I. Species interactions of mycoheterotrophic plants: specialization and its potential consequences // Merckx VS.F.T. (ed.) Mycoheterotrophy: The Biology of Plants Living on Fungi. New York: Springer, 2013. – P. 267–296.
486. Watson D.M., McLellan R.C., Fontúrbel F.E. Functional roles of parasitic plants in a warming world // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2022. – V. 53. – P. 25–45.
487. Wetterauer B., Hummel E., Walczak S., Distl M., Langhans M., Wetterauer P., Sporer F., Wildi E., Wink M. Physiology of camptothecin synthesis in plants and root organ cultures of *Ophiorrhiza mungos* L. and its production in root fermenters // Malik S. (ed.) Exploring Plant Cells for the Production of Compounds of Interest. Cham: Springer, 2021. P. 291–338.
488. White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J.W. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // Innis M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J., White T.J. (eds.) PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications. New York: Academic Press, 1990. – P. 315–322.
489. Wicke S., Naumann J. Molecular evolution of plastid genomes in parasitic flowering plants // Advances in Botanical Research. – 2018. – V. 85. – P. 315–347.
490. Wicke S., Müller K.F., DePamphilis C.W., Quandt D., Bellot S., Schneeweiss G.M. Mechanistic model of evolutionary rate variation en route to a nonphotosynthetic lifestyle in plants // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2016. – V. 113. – N 32. – P. 9045–9050.
491. Wood J.J. Cribb P.J. A checklist of the orchids of Borneo. London: Royal Botanic Gardens, Kew, 1994. 421 p.
492. Woodward C.L., Berry P.E., de Kamer H.M., Swing K. *Tiputinia foetida*, a new mycoheterotrophic genus of Thismiaceae from Amazonian Ecuador, and a likely case of deceit pollination // Taxon. – 2007. – V. 56. – N 1. – P. 157–162.
493. Wright C.H. Diagnoses Africanæ: XLVII. 1339. *Seychellaria madagascariensis* // Bulletin of Miscellaneous Information. – 1912. – V. 1912. – P. 196–197.
494. Wu D., Zhang D., Saunders R.M.K. Burmanniaceae // Wu Z.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds.) Flora of China. Volume 23. Beijing and St. Louis: Science Press and Missouri Botanical Garden, 2010. – P. 121–124.



495. Wu L., Jiang R.H., Yang J.C., Liu Y. New records of *Cheilothea* (Ericaceae, Monotropoideae) from China including the description of a new species // *Phytotaxa*. – 2016. – V. 260. – N 2. – P. 193–198.
496. Xu H., Li Y.D., Chen H.Q. A new species of *Sciaphila* (Triuridaceae) from Hainan Island, China // *Novon*. – 2011. – V. 21. – P. 154–157.
497. Yamato M., Yagame T., Shimomura N., Iwase K., Takahashi H., Ogura-Tsujita Y., Yukawa T. Specific arbuscular mycorrhizal fungi associated with non-photosynthetic *Petrosavia sakuraii* (Petrosaviaceae) // *Mycorrhiza*. – 2011. – V. 21. – N 7. – P. 631–639.
498. Yamato M., Ogura-Tsujita Y., Takahashi H., Yukawa T. Significant difference in mycorrhizal specificity between an autotrophic and its sister mycoheterotrophic plant species of Petrosaviaceae // *Journal of Plant Research*. – 2014. – V. 127. – N 6. – P. 685–693.
499. Yamato M., Takahashi H., Shimono A., Kusakabe R., Yukawa T. Distribution of *Petrosavia sakuraii* (Petrosaviaceae), a rare mycoheterotrophic plant, may be determined by the abundance of its mycobionts // *Mycorrhiza*. – 2016. – V. 26. – N 5. – P. 417–427.
500. Yang S.Z., Saunders R.M.K., Hsu C.J. *Thismia taiwanensis* sp. nov. (Burmanniaceae tribe Thismieae): first record of the tribe in China // *Systematic Botany*. – 2002. – V. 27. – N 3. – P. 485–488.
501. Yim E.Y., Kim M.H., Song G.P. *Sciaphila nana* Blume (Triuridaceae): unrecorded species from Korean flora // *Korean Journal of Plant Taxonomy*. – 2011. – V. 41. – N 3. – P. 242–245.
502. Yokoyama J., Koizumi Y., Yokota M., Tsukaya H. Phylogenetic position of *Oxygyne shinzatoi* (Burmanniaceae) inferred from 18S rDNA sequences // *Journal of Plant Research*. – 2008. – V. 121. – P. 27–32.
503. Yudina S.V., Schelkunov M.I., Nauheimer L., Crayn D., Chantanaorrapint S., Hroneš M., Sochor M., Dančák M., Mar S.S., Luu H.T., Nuraliev M.S., Logacheva M.D. Comparative analysis of plastid genomes in the non-photosynthetic genus *Thismia* reveals ongoing gene set reduction // *Frontiers in Plant Science*. – 2021a. – V. 12. – 602598.
504. Yudina S.V., Vislobokov N.A., Nuraliev M.S. Evidences of a mixed pollination strategy in Vietnamese species of *Thismia* (Thismiaceae: Dioscoreales) // *Wulfenia*. – 2021b. – V. 28. – P. 109–128.
505. Zhang D. Systematics of *Burmannia* L. (Burmanniaceae) in the Old World. Unpublished Thesis. Hong Kong: The University of Hong Kong, 1999. 331 p.
506. Zhang D., Saunders R.M.K. Reproductive biology of a mycoheterotrophic species, *Burmannia wallichii* (Burmanniaceae) // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2000. – V. 132. – N 4. – P. 359–367.
507. Zhang L., Barrett S.C.H., Gao J.Y., Chen J., Cole W.W., Liu Y., Bai Z.L., Li Q.J. Predicting mating patterns from pollination syndromes: the case of “sapromyiophily” in *Tacca chantrieri* (Taccaceae) // *American Journal of Botany*. – 2005. – V. 92. – N 3. – P. 517–524.
508. Zhang L., Li Q.J., Li H.T., Chen J., Li D.Z. Genetic diversity and geographic differentiation in *Tacca chantrieri* (Taccaceae): an autonomous selfing plant with showy floral display // *Annals of Botany*. – 2006. – V. 98. – N 2. – P. 449–457.

509. Zhang L., Chen J., Li D.Z., Li Q.J. Reproductive biology, mating system, and population genetics of devil flower: an autonomous selfing plant with showy floral display // *Floriculture & Ornamental Biotechnology*. – 2007. – V. 1. – N 2. – P. 115–124.
510. Zhang L., Li H.T., Gao L.M., Yang J.B., Li D.Z., Cannon C.H., Chen J., Li Q.J. Phylogeny and evolution of bracts and bracteoles in *Tacca* (Dioscoreaceae) // *Journal of Integrative Plant Biology*. – 2011. – V. 53. – N 11. – P. 901–911.
511. Zhao Z., Li X., Liu M.F., Merckx V.S.F.T., Saunders R.M.K., Zhang, D. Specificity of assemblage, not fungal partner species, explains mycorrhizal partnerships of mycoheterotrophic *Burmannia* plants // *The ISME Journal*. – 2021. – V. 15. – N 6. – P. 1614–1627.
512. Zhou X., Cheng Z., Liu Q., Zhang J., Hu A., Huang M., Hu C., Tian H. An updated checklist of Orchidaceae for China, with two new national records // *Phytotaxa*. – 2016. – V. 276. – N 1. – P. 1–148.

## СПИСОК СТАТЕЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Averyanov L.V., Nuraliev M.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Vietorchis furcata* (Orchidaceae, Vietorchidinae) - a new species from Southern Vietnam // *Taiwania*. – 2013. – V. 58. – N 4. – P. 251–256.
2. Averyanov L.V., Nuraliev M.S., Maisak T.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Didymoplexis holochelia* (Orchidaceae, Gastrodiinae), a new species from northern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2019. – V. 405. – N 1. – P. 54–60.
3. Averyanov L.V., Maisak T.V., Lyskov D.F., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Nuraliev M.S. *Didymoplexis gibbosa* (Orchidaceae), a new mycoheterotrophic species from southern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2022. – V. 556. – N 2. – P. 207–212.
4. Averyanov L.V., Nguyen V.C., Truong B.V., Nguyen K.S., Nuraliev M.S., Nguyen C.H., Ormerod P.A., Maisak T.V., Diep D.Q., Lyskov D.F., Nong V.D. New orchids in the flora of Vietnam VII (Orchidaceae: tribes Cyripedieae, Cranichideae, Orchideae, and Collabieae) // *Phytotaxa*. – 2023. – V. 619. – N 4. – P. 255–276.
5. Nuraliev M.S., Efimov P.G., Averyanov L.V., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Cephalanthera exigua* (Orchidaceae), a new species and genus in the flora of Vietnam // *Wulfenia*. – 2014a. – V. 21. – P. 95–102.
6. Nuraliev M.S., Beer A.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Thismia mucronata* (Thismiaceae), a new species from Southern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2014b. – V. 167. – N 3). P. 245–255.
7. Nuraliev M.S., Beer A.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. *Thismia puberula* (Thismiaceae), a new species from Southern Vietnam // *Phytotaxa*. – 2015. – V. 234. – N 2. – P. 133–142.
8. Nuraliev M.S., Cheek M.R., Beer A.S. *Seychellaria barbata* (Triuridaceae), a new species from Marojejy National Park, Madagascar // *Phytotaxa*. – 2016. – V. 268. – N 4. – P. 229–243.
9. Nuraliev M.S., Zhang D., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. Two new records of non-photosynthetic *Burmanniea* species (Burmannieaceae) from Laos and Vietnam // *Wulfenia*. – 2018. – V. 25. – P. 52–56.
10. Nuraliev M.S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Averyanov L.V. Towards inventory of non-photosynthetic plants in Vietnam: a progress report // *Wulfenia*. – 2019. – V. 26. – P. 147–154.
11. Nuraliev M.S., Remizowa M.V., Sokoloff D.D. Flower structure and development in Vietnamese *Sciaphila* (Triuridaceae: Pandanales): refined knowledge of the morphological misfit family and implications for taxonomy // *PeerJ*. – 2020a. – V. 8. – e10205.
12. Nuraliev M.S., Yudina S.V., Truong B.V., Do T.X., Luu H.T., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P. A revision of the family Thismiaceae (Dioscoreales) in Cambodia, Laos and Vietnam // *Phytotaxa*. – 2020b. – V. 441. – N 3. – P. 229–250.
13. Nuraliev M.S., Schori M., Tagane S., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Utteridge T.M.A. *Citronella suaveolens*, a new generic record for Vietnam, with a key to Vietnamese Cardiopteridaceae // *Phytotaxa*. – 2022a. – V. 532. – N 1. – P. 67–77.

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