

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Фомичев Константин Игоревич

Эволюционная морфология и систематика

Restionaceae–Anarthrioideae

Специальность 1.5.9 – ботаника

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена на кафедре высших растений биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

**Научный
руководитель:**

Соколов Дмитрий Дмитриевич,
доктор биологических наук, член-корреспондент РАН,
заведующий кафедрой высших растений
биологического факультета ФГБОУ ВО «Московский
государственный университет имени М.В. Ломоносова»

**Официальные
оппоненты:**

Родионов Александр Викентьевич,
доктор биологических наук, профессор, главный
научный сотрудник, заведующий лабораторией
биосистематики и цитологии ФГБУН «Ботанический
институт им. В.Л. Комарова Российской академии
наук»

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

Озерова Людмила Викторовна,
кандидат биологических наук, доцент,
старший научный сотрудник ФГБУН «Главный
ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской
академии наук»

Защита диссертации состоится «24» ноября 2023 г. в 15 ч. 35 мин. на заседании диссертационного совета МГУ.015.6 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, аудитория М1.

E-mail: dissovet_00155@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/015.6/2694>

Автореферат разослан «__» _____ 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Д.М. Гершкович

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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

Порядок Poales, входящий в группу коммелинид, включает около трети всех видов однодольных растений, объединённых в 14 семейств (APG IV, 2016). По числу видов, широте географического распространения и роли в растительных сообществах особое место в рамках порядка Poales занимают семейства злаки (Poaceae) и осоковые (Cyperaceae). Эти семейства имеют ряд общих эволюционно производных признаков, таких как наличие завязи с одной семяпочкой и невскрывающихся плодов, сильная редукция и видоизменение околоцветника (Cronquist, 1981). В контексте современных представлений о филогенетическом положении осоковых и злаков (например, Davis et al., 2004; Graham et al., 2006; Givnish et al., 2010, 2018; Wu et al., 2022) ряд черт сходства между ними приходится рассматривать как эволюционные параллелизмы. Для понимания процессов морфологической эволюции, приведших к формированию синдромов признаков, характерных для осоковых и злаков, первостепенное значение имеют знания о сравнительной морфологии представителей нескольких небольших семейств, которые по молекулярно-филогенетическим данным наиболее близки к Cyperaceae либо Poaceae и при этом обладают некоторыми более архаичными морфологическими особенностями.

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

Степень разработанности темы исследования. Объем семейства Restionaceae был и остается предметом дискуссий. Ранее все три рода Anarthrioideae – *Anarthria*, *Hopkinsia*, *Lyginia* – включались в семейство Restionaceae. Но анализ морфологических признаков позволил выделять три монотипных семейства (Cutler, Airy Shaw, 1965; Briggs, Johnson, 2000). В системе Angiosperm Phylogeny Group III (APG III, 2009) было принято широкое понимание Anarthriaceae с включением трех родов – *Anarthria*, *Hopkinsia*, *Lyginia*. Это было продиктовано принципиальным нежеланием принимать семейства, состоящие из одного рода (даже если он отличается большим морфологическим своеобразием), в случаях, когда топология филогенетического дерева позволяет выделение более крупных семейств (Backlund, Bremer, 1998). В последней версии

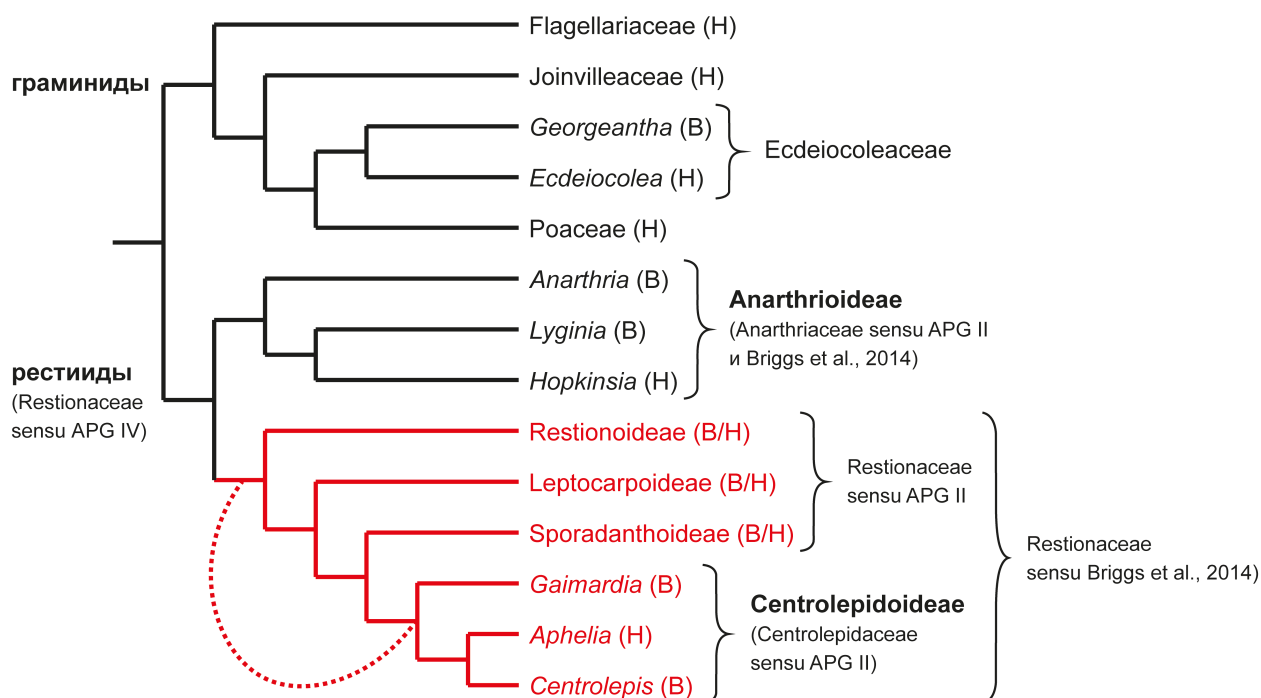


Рисунок 1. Родственные связи Restionaceae и разные представления о системе группы. Топология филогенетического дерева показана по данным В.Г. Briggs et al. (2014) и Т.Д. Givnish et al. (2018). Цвет ветвей: красный – тычинки с двумя теками; черный – тычинки с одной текой. Красная пунктирная линия обозначает альтернативное положение центролеписовых, согласно анализу данных по пластидным участкам *rbcL*, *trnK*, *trnL-F* методом максимальной экономии (Briggs et al., 2010).

системы Angiosperm Phylogeny Group (APG IV, 2016) принято еще более широкое понимание объема семейств, в рамках которого роды *Anarthria*, *Hopkinsia* и *Lyginia* включены в состав Restionaceae в качестве подсемейств Anarthrioideae (Christenhusz et al., 2017). В настоящей работе мы следуем объему семейств, принятому в системе APG IV.

Хотя таксономическое положение родов *Anarthria*, *Hopkinsia* и *Lyginia* продолжает обсуждаться, разногласий о месте этих эндемичных для юго-запада Западной Австралии родов на филогенетическом дереве Poales сейчас нет. Однако морфолого-анатомическая изученность родов *Anarthria* и особенно *Hopkinsia* и *Lyginia* остается недостаточной. Наша работа призвана восполнить этот пробел.

Род *Anarthria* является самым крупным родом в подсемействе с ясно очерченными и хорошо изученными видами. Объем входящих в него видов за последние 200 лет редко становился предметом дискуссий. Однако в течение XIX века (Brown, 1810; Bentham, 1878; Nees von Esenbeck, 1841, 1846) был описан целый ряд видов *Anarthria*, не признанных последующими исследователями, причем детальная аргументация этих решений не была представлена, а специальные морфологические исследования не проводились. Кроме того, молекулярно-филогенетический анализ рода в полном объеме никогда не осуществлялся.

Цель и задачи исследования. Целью работы было выявление важнейших особенностей дефинитивной структуры и развития репродуктивных органов Restionaceae–Anarthrioideae, оценка таксономической значимости признаков

строения листа и уточнение объема видов в роде *Anarthria*. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

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

Научная новизна. В рамках данной работы впервые проведено сравнительное изучение структуры и развития соцветий и цветков у представителей *Anarthrioideae*. Это первое исследование развития цветков *Anarthrioideae* с применением сканирующей электронной микроскопии. Впервые была выявлена морфологическая синапоморфия для клады *Hopkinsia* + *Lyginia*, которые образуют кладу на молекулярно-филогенетических деревьях. Вопреки распространенным в литературе сведениям показано, что цветки представителей всех трех родов собраны в колоски и не имеют брактеол. Это положение согласуется с идеей о колоске как о едином типе цветорасположения в кладе рестиид и граминид. Показано, что гинецей *Hopkinsia* является мономерным.

Впервые на обширном материале проведено молекулярно-филогенетическое изучение рода *Anarthria*. Впервые в рамках изучения семейства *Restionaceae* для решения вопроса о филогенетических отношениях на уровне видов использован ядерный маркер (*at103*). Обоснован вывод о том, что материал, который традиционно относили к *Anarthria gracilis* R.Br., в действительности относится к трем отдельным видам – *A. gracilis* s.str., *A. grandiflora* Nees и *A. dioica* (Steud.) C.I.Fomichev. Все три вида формируют на молекулярно-филогенетических деревьях соответствующие клады с высокими уровнями поддержки. Оба выделенных вида были описаны в первой половине XIX века, но не принимались как самостоятельные. Признаки строения лигулы использованы впервые в систематике *Anarthria* и заслуживают особого внимания в ходе дальнейшего изучения рестиид. Показано, что более узкая трактовка видов в роде *Anarthria* хорошо согласуется с данными биогеографии. Исследование раскрывает внешне скрытое, но в реальности явное разнообразие в группе ветроопыляемых растений юго-западной части Австралии.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные имеют важное значения для понимания эволюции порядка *Poales*. Они могут быть использованы при чтении лекций и проведении практических занятий в рамках курсов по ботанике, а также при составлении таксономических сводок.

Методологические подходы, используемые в работе, могут быть задействованы в изучении злакоцветных. Полученные данные показывают, что детали строения листа являются таксономически важными признаками на уровне рода и вида и могут быть в дальнейшем использованы в изучении микросистематики и филогенетики в разных линиях эволюции Restionaceae.

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

Положения, выносимые на защиту.

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

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

А.К. Скворцова (Москва, 2022), на V (XIII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2022). Диссертация апробирована на заседании кафедры высших растений биологического факультета МГУ 18 мая 2023 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 3 статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.5.9. – Ботаника, а также 7 статей в сборниках материалов конференций.

Личный вклад автора. Все результаты, представленные в работе, получены самим соискателем или при его непосредственном участии в период с 2013 по 2023 г. Личный вклад заключается в работе с литературными источниками, сборе материала, работе с гербарными коллекциями, диаграммировании соцветий *Restionaceae*, подготовке материала и исследовании с помощью сканирующего электронного микроскопа, изготовлении серийных срезов и их изучении с помощью светового микроскопа, выделении ДНК, амплификации и секвенировании ДНК-маркеров, молекулярно-филогенетическом и географическом анализе, графической работе с полученными данными и активном участии в анализе и осмыслении результатов; написании диссертационной работы. Результаты, представленные в диссертационной работе, получены при непосредственном участии автора.

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

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В главе приведены литературные данные по положению *Restionaceae* в составе порядка *Poales* и современные представления о системе семейства. Проведен анализ данных по морфолого-анатомическому строению листьев рестиевых, осуществлен обзор работ, посвященных морфологии соцветий рестиевых, приведены существующие данные по строению околоцветника, андроеца, гинецея и плода у представителей семейства, освещено становление представлений об объеме и системе *Anarthria*, *Hopkinsia* и *Lyginia*.

Глава 2. Материалы и методы

Изучен обширный гербарный материал по всем представителям *Anarthrioideae*. По мере наличия доступного материала, большинство из ныне выделяемых видов *Anarthrioideae* изучены с применением подходов световой и сканирующей электронной микроскопии и молекулярной филогенетики. В основе работы лежит использование сравнительного метода. Особое внимание было уделено морфологии листьев. При описании структуры соцветий использован типологический подход (Troll, 1964; Weberling, 1989; Кузнецова, Тимонин, 2017). При изучении цветков нас интересовали общий план строения и устройство гинецея. При описании структуры гинецея использована концепция

асцидиатного плодолистика и вытекающие из нее представления о зональности синкарпного гинецея (Leinfellner, 1950; Волгин, Тихомиров, 1980; Weberling, 1989). Анатомическое строение вегетативных и репродуктивных органов изучали на постоянных препаратах серийных поперечных и продольных микротомных срезов с использованием световой микроскопии. Морфолого-анатомическое строение листьев и развивающихся соцветий и цветков изучали с помощью сканирующей электронной микроскопии на материале после сушки в критической точке. Исследование филогении проводилось с использованием пластидного (*trnL-F*) и ядерного (*at103*) участков. На основе координат точек сбора растений оформлены карты ареалов. Для этих целей были задействованы данные по всем гербарным образцам, хранящихся в Western Australian Herbarium (PERTH), некоторым образцам из прочих гербариев, а также данные по образцам, собранным в ходе полевых исследований.

Глава 3. Результаты

Раздел 3.1. Морфолого-анатомическое строение листьев

Род *Anarthria*. Изучены листовые пластинки представителей всех трех родов подсемейства. Мы впервые установили факт варьирования качественных признаков строения листьев в пределах вида *A. gracilis* в его традиционном понимании (Рис. 2–3). Выявлены три группы образцов, предварительно обозначенные как *A. gracilis* sp. 1, *A. gracilis* sp. 2 и *A. gracilis* sp. 3. Представители *A. gracilis* sp. 1 имеют очень короткую лигулу (менее 0,1 мм дл.), пластинки листа мечевидные с ровной поверхностью эпидермы (Рис. 2А–Б, 3А–Б). Образцы *A. gracilis* sp. 2 и *A. gracilis* sp. 3 имеют развитую лигулу (5–15 мм

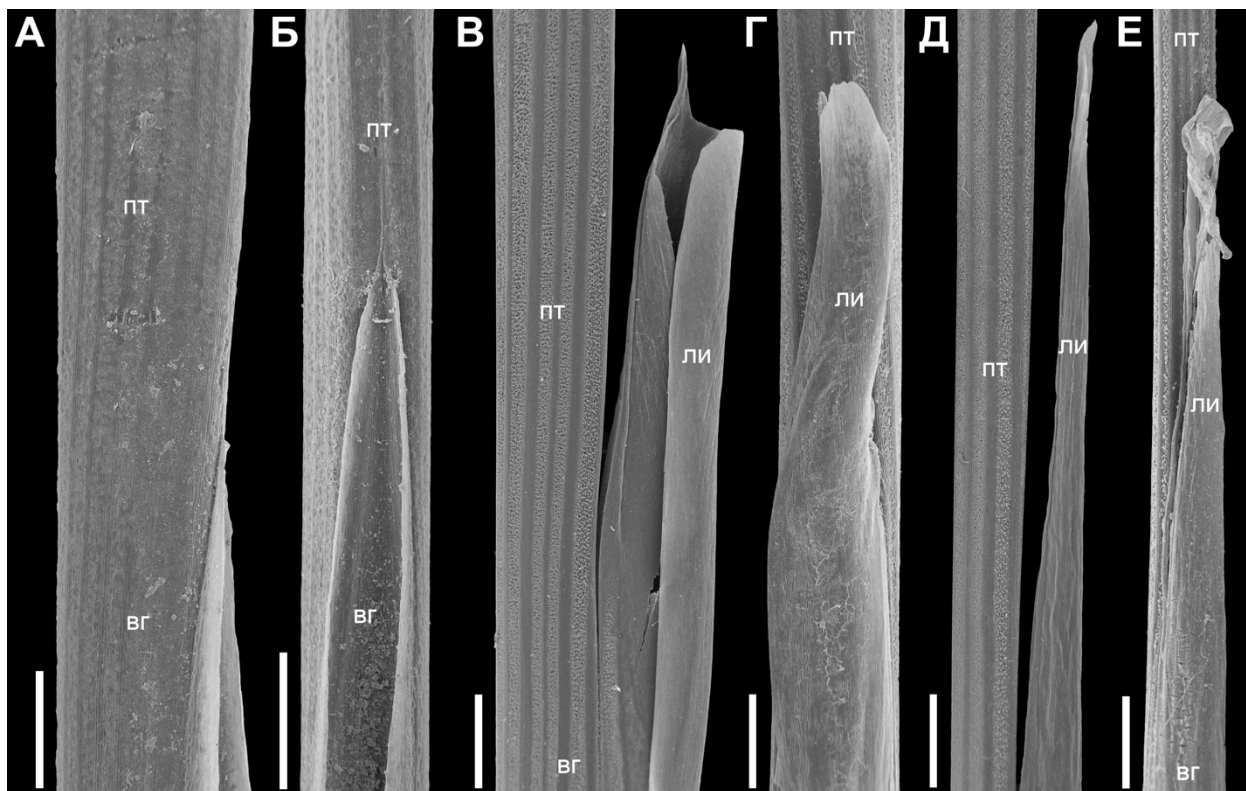


Рисунок 2. Влагалищно-пластиночное сочленение листа у растений из группы *A. gracilis* s.l. А–Б – *A. gracilis* sp. 1. В–Г – *A. gracilis* sp. 2. Д–Е – *A. gracilis* sp. 3. А, В, Д – вид сбоку. Б, Г, Е – вид с адаксиальной стороны. вг – влагалище; ли – лигула; пт – пластинка. Масштабный отрезок: 1 мм.

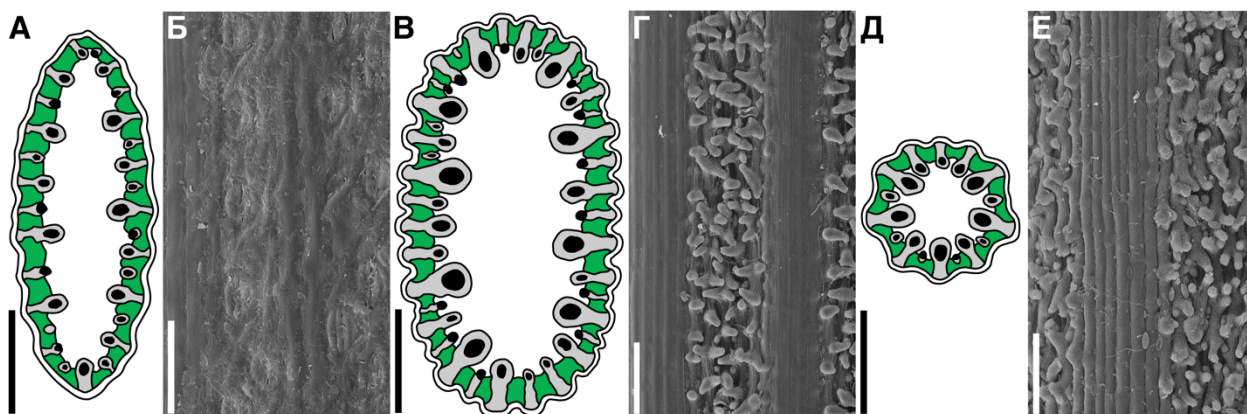


Рисунок 3. Анатомического строения листовой пластинки *Anarthria gracilis* s.l. А–Б, *A. gracilis* sp. 1. В–Г – *A. gracilis* sp. 2. Д–Е, *A. gracilis* sp. 3. А, В, Д – схемы поперечных срезов листьев, сделанных в самой широкой части пластинки. Высота поперечного среза пластинки (мм): *A. gracilis* sp. 1 – 1–1,6; *A. gracilis* sp. 2 – 1–2; *A. gracilis* sp. 3 – 0,5–1. Б, Г, Е, – вид на эпидерму пластинки с поверхности. Зеленый – хлорофилла; белый – эпидерма (внешний слой) и паренхима (центральная область); серый – склеренхима; черный – проводящий пучок. Масштабный отрезок: А, В, Д – 600 мкм; Б, Г, Е – 100 мкм.

дл.) и ребристую поверхность листа (Рис. 2В–Е, 3В–Е). У растений из группы *A. gracilis* sp. 2 пластинки эллиптические в сечении (Рис. 3В), в то время как у *A. gracilis* sp. 3 они округлые (Рис. 3ВД). Среди прочих видов *Anarthria* листовая пластинка мечевидная у *A. scabra* и *A. laevis*, эллиптическая в сечении у *A. prolifera* и округлая в сечении у *A. humilis* и *A. polyphylla*. Ребристые листья также встречаются у *A. laevis* и *A. polyphylla*, остальные виды рода имеют листья с гладкой поверхностью.

Образцы *Briggs 7471*, *9940B* характеризуются некоторыми признаками, присущими как *A. humilis*, так и *A. gracilis* sp. 1. Листовые пластинки *Briggs 7471*, *9940B* нитевидные, округлые в сечении, при этом значительно длиннее таковых у *A. humilis* и достигают 7–18 мм. Листовые пластинки схожей длины встречаются у *A. gracilis* sp. 1. Лигула отсутствует. Образцы были идентифицированы коллектором как *A. gracilis* × *humilis*. Указанные признаки также характерны для образца *Fomichev & Macfarlane WA439*, который был собран нами из той же точки.

Род *Hopkinsia*. Листья редуцированы и представлены стеблеобъемлющим влагалищем с коротким нитевидным придатком, гомологичным листовой пластинке. Лигула отсутствует, границы между адаксиальной и абаксиальной сторонами, заметные во влагалище, продолжают и в нижней части пластинки. Дистальные края влагалища образует два ушка.

Род *Lyginia*. Листья *Lyginia* редуцированы и представлены стеблеобъемлющим влагалищем с коротким цилиндрическим придатком. Лигула и ушки отсутствуют. Эпидерма влагалища дифференцирована на адаксиальную и абаксиальную.

Раздел 3.2. Морфология соцветий

Для *Anarthrioideae* характерны полителические синфлоресценции, устроенные по типу метелки из редуцированных колосков (в одном случае –

зонтиков). Колоски как представителей разных видов, так и мужских и женских растений в пределах вида могут различаться числом брактеей, фертильных и абортивных цветков, а также наличием или отсутствием рудимента оси колоска. Брактеолы отсутствуют. Междоузлия колоска укороченные. Фертильные цветки развиваются в пазухе нижних брактеей. Ниже главной флоресценции развивается зона паракладиев, степень разветвления которых увеличивается базипетально.

Мужские и женские синфлоресценции *Eurychorda complanata* устроены по типу метелки из многоцветковых колосков. Брактеолы отсутствуют. Нижние брактеей стерильные.

Раздел 3.3. Морфолого-анатомическое строение цветков

У всех видов *Anarthrioideae* околоцветник простой, актиноморфный, дициклический, тримерный. Основания листочков объединены в короткую трубку с утолщённой внутренней частью у *Anarthria prolifera*. Остальные виды подсемейства трубки не имеют. Андроцей из трех тычинок внутреннего круга. Тычиночные нити тонкие, нитевидные у *Anarthria*, массивные и утолщенные у *Hopkinsia*, а в мужских цветках *Lyginia* развита колонка ткани, несущая три пыльника на своем дистальном конце. Пистиллодий присутствует в мужских цветках *Anarthria prolifera* и отсутствует у *Hopkinsia* и *Lyginia*. Рудименты андрогцея обнаружены в женских цветках *Anarthria* в виде нитевидных выростов и форме бугорков у *Hopkinsia*. Стаминодии отсутствуют в женских цветках *Lyginia*.

Гинецей *Anarthria* и *Lyginia* тримерные синкарпные, с верхней завязью. Трехгнездная завязь образована синасцидиатной зоной, семязпочки крепятся в поперечной зоне гинецея, то есть на границе синасцидиатной и симпликатной зоны. В каждом гнезде развивается по одной семязпочке. Асимпликатная зона образована тремя стилодиями.

Гинецей *Hopkinsia* имеет верхнюю одногнездную завязь с одной-единственной семязпочкой. Семязпочка крепится в поперечной зоне. Гинецей имеет одно рыльце.

Проводящая система гинецея у представителей трех родов *Anarthrioideae* сильно различается. У *Anarthria* в синасцидиатной зоне находятся три дорсальных пучка плодolistиков и три синвентральных гетерокарпеллятных. В синасцидиатной зоне гинецея *Lyginia* на спинных сторонах плодolistиков расположено по одному дорсальному пучку, в центре гинецея находится группа пучков, иннервирующих семязпочки, в трех септах синасцидиатной зоны также расположены массивы пучков. В основании гинецея *Hopkinsia* расположено два пучка. Один из них является дорсальным и иннервирует рыльце, другой – вентральный – участвует в иннервации семязпочки.

Помимо наличия трубки околоцветника у *A. prolifera*, сравнительное изучение цветков не выявило качественных признаков, важных для различения видов в пределах трех родов подсемейства.

Околоцветник *Eurychorda complanata* простой, дициклический, димерный, зигоморфный у женских цветков и актиноморфный у мужских. Трубка околоцветника отсутствует. Андроцей из двух тычинок. Пыльники с одной текой. Пистиллодий присутствует в мужских цветках. Рудименты андрогцея обнаружены в женских цветках. Гинецей димерный, синкарпный, с

верхней завязью. Завязь образована синасцидиатной зоной, семязпочки крепятся в поперечной зоне гинецея. В каждом гнезде развивается по одной семязпочке. Асимпликатная зона образована двумя стилодиями.

Раздел 3.4. Морфология семязпочек

Семязпочки ортотропные, битегмальные, неполностью tenuinucellатные. У *Anarthria* семязпочки эллиптические, свисающие, их микропиле ориентировано к основанию завязи. Семязпочки *Hopkinsia* и *Lyginia* семязпочки изодиаметрические с микропиле, ориентированным к дорсальной стороне плодолистиков.

Раздел 3.5. Развитие цветков

В мужских и женских цветках Anarthrioideae первыми закладываются два наружных адаксиальных листочка, абаксиальный листочек закладывается позже. Далее происходит заложение примордиев внутренних листочков. В мужских цветках три зачатка андроеца закладываются на радиусах внутренних листочков. В мужском цветке *Anarthria prolifera* гинецей присутствует в виде пистиллодия. Развитие андроеца в женских цветках *Anarthria* и *Hopkinsia* (Рис. 4А–Б) останавливается на ранних этапах морфогенеза тычинок, в женских цветках их заложение не происходит. На ранних стадиях развития гинецей женских цветков *Anarthria* и *Lyginia* состоят из массивной выпуклой центральной части (флоральный центр) и трех расплоснутых на ее периферии бугорков (Рис. 4А). Вскоре происходит образование трех гнезд синкарпного гинецея. Вместе с этим разрастаются края каждого плодолистика, которые затем постгенитально срастаются, образуя брюшной шов. У *Hopkinsia* единственный плодолистик закладывается в центре цветка (Рис. 4Б).

В цветках *Eurychorda complanata* первыми закладываются два наружных листочка на адаксиальной стороне. Далее последовательно закладываются внутренние листочки, андроец и гинецей. Пыльники развиваются раньше тычиночных нитей, гинецей представлен пистиллодием.

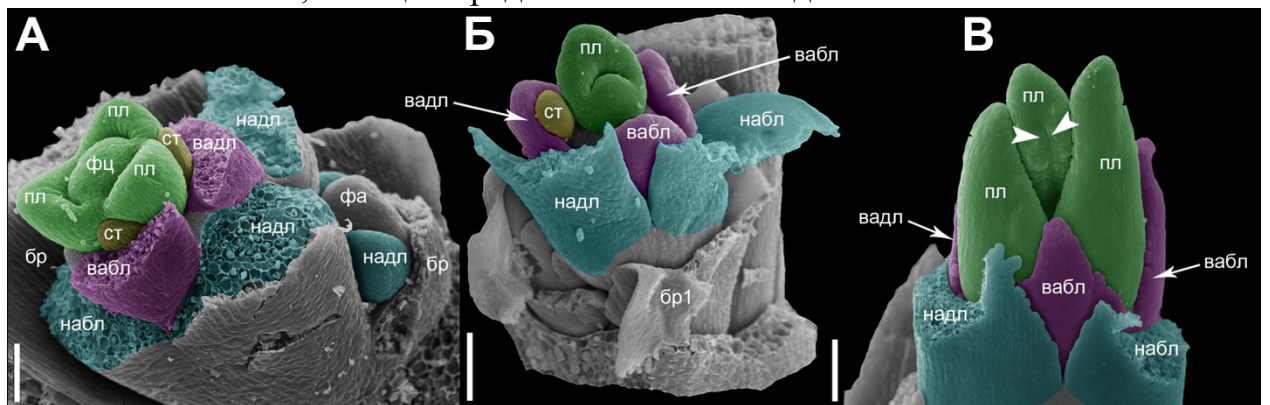


Рисунок 4. Ранние стадии развития гинецея в женских цветках Anarthrioideae. А – *Anarthria prolifera*. Б – *Hopkinsia anoectocolea*. В – *Lyginia excelsa*. бр – брактя; вабл – внутренний абаксиальный листочек; вадл – внутренний адаксиальный листочек; набл – наружный абаксиальный листочек; надл – наружный адаксиальный листочек; пл – плодолистик; ст – стаминодий; фа – флоральный апекс; фц – флоральный центр; стрелками отмечены края плодолистиков. Цифровое окрашивание: бирюзовый – наружный листочек; фиолетовый – внутренний листочек; желтый – андроец; зеленый – гинецей. Масштабный отрезок: 100 мкм.

Раздел 3.6. Морфология плодов.

Anarthria и *Lyginia* имеют трехгнездные вскрывающиеся плоды, каждое гнездо с одним семенем внутри. Вскрывание локулицидное и проходит вдоль борозды, которая более или менее выражена уже к моменту цветения. Плод *Hopkinsia* сферический, сухой не вскрывающийся и односемянный.

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

В анализе была задействована 71 последовательность ДНК. Топологии деревьев, построенных методами байесовского анализа (BI) и методом максимальной экономии (MP), являются конгруэнтными. Согласно полученным данным, монофилия всех трех родов *Anarthrioideae* поддерживается высокими значениями бутстрэп-поддержки (BS) и показателями апостериорных вероятностей (PP). Анализ пластидного участка указывает на монофилию всех видов *Anarthria*, кроме *A. gracilis* в традиционном понимании этого вида. Изученные образцы растений, соответствующие виду *A. gracilis* в традиционном его понимании, группируются в три группы с высокими уровнями поддержки (PP 1,00, BS 88–100%). Сестринское положение *A. gracilis* sp. 1 и *A. humilis* поддерживается со значениями PP 0,99 и BS 52%. Образцы *Briggs 9940B* и *Fomichev & Macfarlane WA439*, которые по морфологическим признакам занимают промежуточное положение между *A. gracilis* sp. 1 и *A. humilis*, однозначно помещаются внутри группы *A. humilis*.

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

В анализе ядерного участка *at103* было задействовано 50 последовательностей ДНК. Анализ данных по этому участку по методу главных компонент показывает деление набора изученных образцов *Anarthria* на группу, включающую растения с хорошо выраженной лигулой (*A. gracilis* sp. 2, *A. gracilis* sp. 3, *A. polyphylla*), и группу растений с едва заметной лигулой (*A. gracilis* sp. 1, *A. humilis*, *A. laevis*, *A. prolifera*, *A. scabra*). Филогенетические деревья, построенные лишь по результатам секвенирования ядерного маркера, характеризуются невысокой степенью разрешения, однако анализ по объединенному набору данных *at103* и *trnL-F* позволяет получить деревья с разрешенной топологией. В объединенном анализе задействовано 44 последовательности ДНК тех растений, для которых уже были доступны данные по двум маркерам. Топология построенного дерева схожа с деревом, построенным по результатам секвенирования последовательности *trnL-F*, за исключением выделения клады, включающая виды, имеющие лигулу – *A. gracilis* sp. 2, *A. gracilis* sp. 3 и *A. polyphylla* (PP 0,99, BS 92%). Каждая из трех групп *A. gracilis* поддерживается высокими значениям PP (1,00) и BS (76–100%). Согласно байесовскому анализу, *A. gracilis* sp. 1 и *A. humilis* являются сестринскими друг к другу группами. Также как и на дереве, полученном на основе данных секвенирования только пластидного участка, образцы *Briggs 9940B* и *Fomichev & Macfarlane WA439*, комбинирующие в себе некоторые морфологическими признаки *A. gracilis* sp. 1 и *A. humilis*, помещаются внутри клады *A. humilis*.

Раздел 3.9. Географическое распространение критических представителей рода *Anarthria*

Подсемейство Anarthrioideae эндемично для юго-западной части штата Западная Австралия. На основании полевых наблюдений и изучения гербарных коллекций мы установили, что *A. gracilis* sp. 1 встречается вдоль побережья от окрестностей Джурьен Бей до Эсперанса. Растения *A. gracilis* sp. 2 встречаются в Южном регионе Западной Австралии вдоль побережья от окрестностей Басселтона до Олбани. *A. gracilis* sp. 3 известны по сборам из окрестностей Джурьен Бей и Перта. Три изученных образца *Briggs 7471*, *9940B*, *Fomichev & Macfarlane WA439*, для которых характерны некоторые признаки как *A. gracilis* sp. 1, так и *A. humilis*, известны из двух популяций рядом с Маунт Лесюер в северо-западной части ареала *A. humilis*, в области перекрытия с ареалом *A. gracilis* sp. 1.

Глава 4. Обсуждение

Раздел 4.1. Морфология соцветий Anarthrioideae

Полученные данные указывают на наличие колосков как базового типа цветорасположения для соцветий Anarthrioideae. Этот вывод вместе с литературными данными (Kircher, 1986; Appel, Bayer, 1998; Bayer, Appel, 1998; Rudall et al., 2005; Sokoloff et al., 2015), позволяет рассматривать колосок как базовый тип цветорасположения во всех семействах, близкородственных злакам (т.е. клады граминид и рестиид). Для женских и мужских растений Anarthrioideae характерны полителические синфлоресценции.

Наличие или отсутствие профиллов на цветоножках боковых цветков (брактеол) является признаком, характеризующим крупные клады однодольных (Remizowa et al., 2013). Существуют противоречивые точки зрения относительно наличия или отсутствия брактеол у Restionaceae. Наличие одной или двух брактеол у представителей Restionaceae, в том числе у *Anarthria*, *Lyginia* и *Hopkinsia*, было указано в литературе (Masters, 1878; Gilg-Benedict, 1930; Janchen, 1938; Suessenguth, 1943; Dahlgren et al., 1985; Linder, 1992; Briggs, Johnson, 2000). P. Kircher (1986) пришел к выводу, что у *Anarthria* и нескольких других родов Restionaceae брактеолы отсутствуют. Мы подтверждаем мнение P. Kircher (1986) об отсутствии брактеол у *Anarthria*. Наши данные также доказывают отсутствие брактеол у *Hopkinsia* и *Lyginia*. У подавляющего большинства Poales цветки не имеют профиллов на цветоножках (Appel, Bayer, 1998; Bayer, Appel, 1998; Rudall et al., 2005; Sajo; Rudall, 2012). Эти обобщения важны для уточнения морфологической интерпретации элементов цветка и колоска злаков. Отсутствие брактеол во всех группах, близкородственным злакам, подтверждает интерпретацию верхней цветковой чешуи как двух сросшихся между собой листочков наружного круга околоцветника (Kellogg, 2015), а не профилла – брактеолы цветка (например, Смирнов, 1953; Clifford, 1961).

Раздел 4.2. Строение и развитие околоцветника

Брактея, а также и ось колоска, на которой она развивается, создают область ингибирования, в которой задерживается появление новых органов цветка. У однодольных, не имеющих брактеолы, часто можно наблюдать задержку развития органов с абаксиальной стороны цветка (Endress, 1995; Remizowa et al.,

2012, 2013). У всех изученных нами видов *Anarthrioideae* медианный абаксиальный листочек наружного круга околоцветника появляется после адаксиальных наружных листочков. Таким образом, есть тенденция к задержке развития органов вследствие влияния брактей.

В ходе исследования было обнаружено, что базальные части наружных и внутренних листочков околоцветника *Anarthria prolifera* срастаются в трубку. Нами не было обнаружено наличия трубки околоцветника у других изученных представителей *Anarthrioideae*. В литературных источниках не приводятся сообщения о явлениях срастания в околоцветнике у каких-либо представителей *Restionaceae* (Linder et al., 1998b; Meneу, Pate, 1999). Мы предполагаем, что разрастание внутренней стороны трубки околоцветника вызывает раскрытие околоцветника *A. prolifera*, что является важным условием для успешного опыления в силу строения тычинок и соотношения между длиной листочков околоцветника и рылец у этого вида.

Раздел 4.3. Редукция андроеца и гинецея в однополых цветках *Anarthrioideae*

Anarthria, *Lyginia* и *Hopkinsia* различается по ряду признаков строения мужской сферы как в женских, так и в мужских цветках. Стаминодии есть у женских цветков *Anarthria* и *Hopkinsia*, но отсутствуют у *Lyginia*. Рудименты андроеца нитевидные у *Anarthria* и в виде крошечных бугорков у *Hopkinsia*. *Eurychorda* отличается от *Anarthrioideae* тем, что стаминодии в ходе развития формируют пыльники, которые прекращают развиваться после дифференциации на микроспорангии. Наши данные также указывают на наличие пистиллодия в мужских цветках *Anarthria* и *Eurychorda*. Пистиллодий отсутствует в цветках *Hopkinsia* и *Lyginia*. Наличие пистиллодия в центре цветка препятствовало бы срастанию тычиночных нитей в колонку, что подтверждает идею Р.К. Endress (1994) о возможности срастания тычинок с образованием колонки лишь в однополых цветках.

Раздел 4.4. Структурное разнообразие андроеца *Anarthrioideae*

Проводящая система колонки андроеца *Lyginia* образована тремя пучками, расположенными на радиусах внутренних листочков, таким же образом устроена васкулатура андроеца у двух родов *Anarthrioideae* со свободными тычиночными нитями. Нами не было обнаружено признаков постгенитального срастания тычиночных нитей у *Lyginia*. Колонку можно интерпретировать как конгенитально сросшиеся тычиночные нити или как вырост цветоложа.

Раздел 4.5. Разнообразие структуры гинецея

Нами впервые было проведено изучение развития женских цветков *Anarthrioideae* с применением СЭМ. У *Anarthria* и *Lyginia* массивная средняя часть апекса становится тем, что мы называем «флоральным центром» (Igersheim et al., 2001; Remizowa et al., 2010). Морфологическая интерпретация флорального центра тесно связана с проблемой конгенитального срастания (Sattler, 1973, 1977; Sokoloff et al., 2018). Флоральный центр можно рассматривать как 1) конгенитально сросшиеся вентральные части плодолистиков, 2) дистальную часть цветоложа или как 3) комбинацию первых двух случаев. По мере развития

края плодолистиков сближаются над флоральным центром и срастаются. Выше места завязи развивается асимпликатная зона, состоящая из трех стилодиев. Мы считаем, что гинецей *Hopkinsia* образован одним плодолистиком в связи с отсутствием каких-либо структурных следов других плодолистиков.

Наши данные говорят о возникновении гинецея *Hopkinsia* в результате полной потери двух плодолистиков (Fomichev et al., 2019). Нами не обнаружены какие-либо промежуточных стадии, включая наличие стерильных плодолистиков – характерного признака псевдомономерных гинецеев (Philipson 1985; Соколов, 2015; Соколов и др., 2017). В отличие от гинецея злаков и по крайней мере некоторых Restionaceae (Philipson 1985; Linder, 1992a; Ronse De Craene et al., 2001, 2002) гинецей *Hopkinsia* является мономерным.

Согласно нашим данным, основание гинецея *Hopkinsia* иннервировано тремя проводящими пучками, как и в случае с *Anarthria*. Васкулатура гинецея *Hopkinsia* (или, точнее, ход пучков от цветоложа до вхождения в гинецей) отличается от устройства проводящей системы в типичных мономерных гинецеях. Мы считаем, что васкулатура не обладает существенной значимостью в вопросе выявления псевдомомерии у *Hopkinsia*.

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

В порядке Poales односемянные плоды и часто гинецеи с одной семяпочкой возникали несколько раз и разными морфологическими путями в ходе эволюции в порядке Poales (Linder, Rudall, 2005). В семействах Poales, особенно Poaceae, морфологическая интерпретация гинецея на протяжении долгих лет остается предметом дискуссии. Сравнение с родственными группами в современном филогенетическом контексте явно указывают на псевдомомерный характер гинецея злаков: два абаксиальных плодолистика стерильные и представлены двумя боковыми рыльцами, в то время как абаксиальный плодолистик остается фертильным, но не имеет рыльца. Важнейшим аргументом этой точки зрения является строения гинецеев в близкородственных злакам группах, например, у Restionaceae (Philipson, 1985). P. Kircher (1986) предполагает (Рис. 5), что предки злаков обладали выраженной трехгнездной синасцидиатной зоной и центрально-угловой плацентацией, как у многих современных Restionaceae, например у *Anarthria*. Следовательно, единственная семяпочка злаков развивается на плаценте абаксиально-медианного плодолистика, два абаксиально-тангентальных плодолистика являются стерильными, а их гнезда завязи исчезли в ходе эволюции. Наши данные указывают на то, что в процессе адаптации к анемофилии у Poales гинецеи с одной семяпочкой возникали путем различных структурных преобразований (см. также: Reuynders et al., 2012).

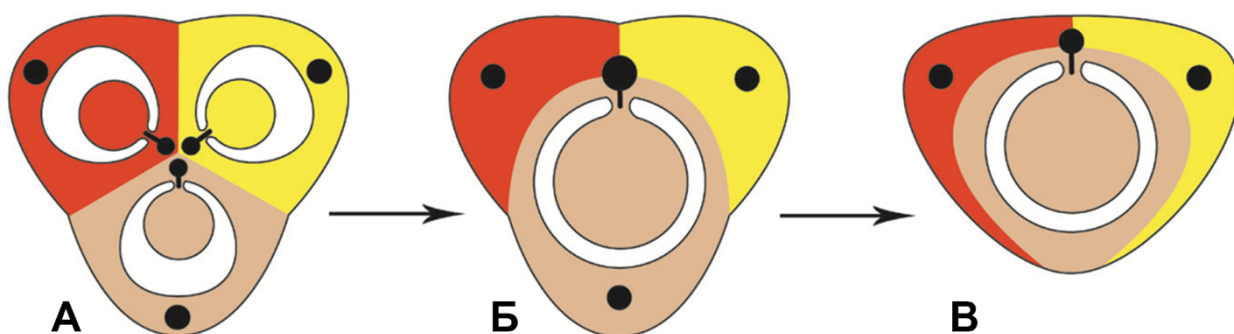


Рисунок 5. Схема происхождения гинецея злаков, согласно гипотезе Kircher (1986) с уточнениями Sokoloff, Fomichev et al. (2022). На схеме показаны поперечные срезы завязи. А – гипотетический предок злаков с фертильной синасцидиатной зоной и центрально-угловой плацентацией, а каждый плодолистик с одной фертильной семязпочкой. Б – злаки с тремя рыльцами. В – злаки с двумя рыльцами. Красный, желтый, коричневый – части, принадлежащие трем отдельным плодолистикам; черный – проводящий пучок.

Раздел 4.6. Морфология семязпочек

Мы впервые изучили структуру семязпочек у *Lyginia* и *Hopkinsia* на фиксированном материале. Полученные данные в совокупности с литературными источниками указывают различия в строении семязпочек в пределах Anarthrioideae. Семязпочки *Anarthria* характеризуются плезиоморфными признаками – удлиненные, с микропиле, ориентированным к основанию завязи (Namann, 1962; Наумова, 1990а). В пределах клады *Hopkinsia* + *Lyginia* семязчатки изодиаметрические, а микропиле обращено к дорсальной стороне плодолистиков, что, вероятно, является синапоморфией клады, включающей два рода.

Раздел 4.6. Сравнение филогенетических данных по Anarthrioideae, полученных в ходе изучения ядерного и пластидного участков ДНК

Молекулярно-филогенетическое исследование рода *Anarthria* было проведено на основе последовательностей двух маркеров. Традиционно признаваемый вид *A. gracilis* на полученных нами деревьях разделен на три группы, которые морфологически заметно отличаются друг от друга. Все остальные виды рода *Anarthria* являются монофилитическими, как и близкородственные роды *Hopkinsia* и *Lyginia*.

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

Лигула присутствует во многих группах однодольных, таких как порядок Alismatales и группа коммелинид, и особенно характерна для порядков Poales и Zingiberales (Philipson, 1935; Rudall, Buzgo, 2002). В семействе Restionaceae лигула встречается во всех подсемействах, но не у всех их представителей (Cutler, 1969; Linder, Caddick, 2001; Sokoloff et al., 2015; Briggs et al., 2022a). Получение данных о структурном разнообразии, развитии и эволюции листа Restionaceae может выявить новые таксономически значимые признаки. Согласно полученным нами данным, хорошо развитая лигула имеется у трех видов Anarthrioideae: *Anarthria gracilis* sp. 2, *A. gracilis* sp. 3 и *A. polyphylla*. Все три

вида образуют кладу на филогенетических деревьях, полученных с использованием ядерного и пластидного маркера.

Раздел 4.9. Таксономический состав комплекса *Anarthria gracilis*

Полученные данные позволяют выделять восемь (а не шесть) видов в роде *Anarthria*. Образцы, описанные как *A. gracilis* (Menev, Pate, 1999; Briggs et al., 2022b), принадлежат в действительности к трем видам, обозначенными в нашем разделе «Результаты» как sp. 1, sp. 2 и sp. 3. Несмотря на внешнюю схожесть выявленных трех видов внутри комплекса *A. gracilis*, тщательный морфологический анализ позволил обнаружить четкие диагностические признаки (Fomichev et al., 2021). Следовательно, выявленные нами виды являются не криптическими, а в лучшем случае семикриптическими или, что то же самое, псевдокриптическими (например, Ignatova et al., 2015; Sokoloff et al., 2017; Федосов, 2018; Korshunova et al., 2019). Впрочем, возможно и более широкое понимание криптических видов как не различимых без специальных, преимущественно микроскопических исследований (Bickford et al., 2007).

Анализ типового материала выявил, что название *A. gracilis* R.Br. s.str. должно быть использовано для вида, обозначенного нами выше как *A. gracilis* sp. 2., а для вида, обозначенного нами как *A. gracilis* sp. 3, должно быть использовано название *A. grandiflora* Nees. Этот вид морфологически близок к *A. gracilis* s.str., но отличается толщиной и формой поперечного сечения листовой пластинки. Мы впервые обратили внимание на эти различия в строении листьев только после получения наших первых молекулярно-филогенетических данных и после этого обнаружили, что эти два вида могут быть легко различимы друг от друга в гербарных коллекциях. Вид, обозначенный нами как *A. gracilis* sp. 1, был собран еще в 1826 г. J.S.C. Dumont d'Urville (1790–1842). Материал был исследован E.G. Steudel (1855), который ошибочно отнес его к роду *Juncus* из другого семейства (Juncaceae). Так как в норме для ситниковых характерны обополые цветки, было предложено название *Juncus dioicus* Steud. Неудивительно, что E.G. Steudel не сравнивал свой новый вид с *A. gracilis*, который уже был описан к этому времени (Brown, 1810). Наши данные указывают на необходимость выделения этого вида. В связи этим мы обнародовали новую номенклатурную комбинацию для переноса названия в род *Anarthria* как *Anarthria dioica* (Steud.) C.I.Fomichev (Fomichev et al., 2021).

Раздел 4.10. Возможная межвидовая гибридизации в роде *Anarthria*

Образцы *Briggs 7471*, *9940B*, *Fomichev & Macfarlane WA439* соответствуют всем признакам *A. humilis*, но отличаются более крупными размерами. *Anarthria humilis*, как и *A. dioica*, произрастают территории сбора указанных образцов. Было высказано предположение, что *A. gracilis* s.l. может гибридизировать с *A. humilis* (Briggs et al., 2022b). Согласно данным по пластидному маркеру, оба образца однозначно помещаются в одну группу с образцами *A. humilis*.

Возможное возникновение интрогрессии между *A. dioica* и *A. humilis* не делает проблематичным наш основной вывод о таксономическом делении *A. gracilis* s.l. на три отдельных вида. Общее морфологическое и молекулярное разнообразие материала, традиционно классифицируемого как *A. gracilis* s.l., никоим образом не может быть объяснено возможной интрогрессией с *A. humilis*.

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

В разделе приведено таксономическое описание видов *Anarthria dioica* (Steud.) C.I. Fomichev, *Anarthria gracilis* R.Br s.str., *Anarthria grandiflora* Nees.

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

В разделе приведен ключ для определения видов рода с учетом вывода о самостоятельности трех видов, выделенных внутри комплекса *A. gracilis*.

Заключение

Проведенное исследование позволило ответить на поставленные в рамках данной работы вопросы, получить новые данные по эволюционной морфологии, особенностям развития репродуктивных органов, филогенетике и систематике Restionaceae–Anarthrioideae. При этом полученные результаты позволяют поставить новые вопросы, разработка которых будет представлять научный интерес. Проведенное нами уточнение представлений об объеме видов в роде *Anarthria* представляет интерес в контексте дискуссии о соотношении морфологических и молекулярных данных как источников познания эволюции растений (Антонов, 2006). Три вида, принимаемые нами в рамках группы *A. gracilis*, вполне могли бы подойти под определение криптических, если бы были выявлены исследователем, работавшим только молекулярными методами. Действительно, ни один из установленных нами диагностических признаков не был указан в литературе до начала наших исследований. Ход нашей работы как нельзя лучше показывает важность синтеза молекулярных и морфологических данных.

Выводы

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

Список работ, опубликованных по теме диссертации
Статьи в рецензируемых изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI

1. Fomichev C.I., Briggs B.G., Macfarlane T.D., Sokoloff D.D. Structure and development of female flowers in early-diverging restiids, *Anarthria*, *Lyginia* and *Hopkinsia* (Restionaceae s.l.): further evidence of multiple pathways of gynoecium reduction in wind-pollinated lineages of Poales // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2019. – Vol. 190, №. 2. – P. 117–150. WoS, Scopus, RSCI, IF (JIF) = 2,4, 2,79 п.л.
2. Fomichev C.I., Macfarlane T.D., Valiejo-Roman C.M., Samigullin T.H., Degtjareva G.V., Briggs B.G., Sokoloff D.D. Two centuries from species discovery to diagnostic characters: molecular and morphological evidence for narrower species limits in the widespread SW Australian *Anarthria gracilis* complex (Restionaceae s.l./Anarthriaceae, Poales) // *PeerJ*. – 2021. – Vol. 9. – P. e10935. WoS, Scopus, RSCI, IF (JIF) = 3,06, 2,23 п.л.
3. Sokoloff D.D., Fomichev C.I., Rudall P.J., Macfarlane T.D., Remizowa M.V. Evolutionary history of the grass gynoecium // *Journal of Experimental Botany*. – 2022. – Vol. 73, №. 14. – P. 4637–4661. WoS, Scopus, RSCI, IF (JIF) = 7,38 2,61 п.л.

Статьи в сборниках материалов конференций

1. Соколов Д.Д., Фомичев К.И., Rudall P.J., Macfarlane T.D., Ремизова М.В. Эволюция гинецея злаков // *Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге / ред.: Д.В. Гельтман, С.В. Волобуев, А.В. Леострин, С.Ю. Большаков, Л.В. Гагарина, В.А. Дмитриева, В.В. Домашкина, П.М. Журбенко, А.А. Золина, С.Д. Иванов, А.В. Карамышева, Д.Д. Карсонова, А.П. Кораблев, А.П. Любарова, Н.А. Медведева*. – СПб.: БИН РАН, 2022. – С. 40–41.
2. Фомичев К.И. Структурное разнообразие и эволюция листа в контексте систематики австралийских представителей Restionaceae s.l. // *Систематика и эволюционная морфология растений: Материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова / ред.: А.Г. Девятов, С.В. Ефимов, А.С. Зернов, Д.Д. Соколов*. – М.: МАКС Пресс, 2017. – С. 420-424.
3. Фомичев К.И. Строение цветка базальных представителей семейства Restionaceae в сравнении со злаками // *Систематические и флористические исследования Северной Евразии: материалы II Международной конференции (к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского) / ред. В.П. Викторов*. – Т. 3. – М.: МПГУ, 2018. – С. 92–94.
4. Фомичев К.И. Сравнительная морфология и систематика базальных представителей семейства Restionaceae R.Br. (Poales) // *Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге / ред.: Д.В. Гельтман, С.В. Волобуев, А.В. Леострин, С.Ю. Большаков, Л.В. Гагарина, В.А. Дмитриева, В.В. Домашкина, П.М. Журбенко, А.А. Золина, С.Д. Иванов, А.В. Карамышева, Д.Д. Карсонова, А.П. Кораблев, А.П. Любарова, Н.А. Медведева*. – СПб.: БИН РАН, 2022. – С. 166.
5. Фомичев К.И., Макфален Т.Д., Вальехо-Роман К.М., Самигуллин Т.Х., Дегтярева Г.В., Бриггс Б.Д., Соколов Д.Д. Морфология листа, молекулярная филогенетика и систематика рода *Anarthria* R.Br. (Restionaceae s.l., Poales) // *Флора и охрана генофонда: Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения В.С. Новикова / ред.: Т.И. Варлыгина, С.В. Ефимов, К.В. Киселева, А.В. Раппопорт, Е.С. Романова, В.В. Чуб*. – Т. 1. – М.: Издательский дом МГУ, 2020. – С. 107–109.

6. Fomichev C.I., Briggs B.G., Macfarlane T.D., Sokoloff D.D. Male flower anatomy in dithecal restiids (Poales): structure and comparison with monotheical species of Restionaceae // Plant anatomy: traditions and perspectives. Materials of the International Symposium dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova. – Vol. 1 / ed.: A.C. Timonin, D.D. Sokoloff. – Moscow: MAKS Press, 2019. – P. 80–84.
7. Sokoloff D.D., Fomichev C.I., Karpunina P.V., Nuraliev M.S., Oskolski A.A., Remizowa M.V. Patterns of oligomerization and carpel reduction in angiosperm gynoecia // Euro Evo Devo abstracts 2016 / ed. G. Budd. – Uppsala: European Society for Evolutionary Developmental Biology, 2016. – P. 168–169.