



**БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОПИСАНИЯ И УСТАНОВЛЕНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РОДСТВА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА MORACEAE – ПРОДУЦЕНТОВ ЛАТЕКСА, В ТОМ ЧИСЛЕ ПРИЗНАННЫХ КАУЧУКОНОСОВ НА ОСНОВЕ ГОМОЛОГИИ НУКЛЕОТИДНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ ВНУТРЕННИХ ТРАНСКРИБИРУЕМЫХ СПЕЙСЕРОВ (ITS 1 И ITS 2) рДНК**

<sup>1</sup>Золкин С.Ю., <sup>2</sup>Кулуев А.Р., <sup>2</sup>Кулуев Б.Р., <sup>2</sup>Чемерис А.В.

<sup>1</sup>ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В.Цицина Российской академии наук, 127276, Москва, Ботаническая ул., 4 E-mail: [szolkin@mail.ru](mailto:szolkin@mail.ru)

<sup>2</sup>Институт биохимии и генетики Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, 450054, Уфа, пр. Октября, 71

**Резюме**

Рассмотрены различия в ареалах, морфологическом строении, молекулярно-биологических признаках представителей всех триб семейства Moraceae – современных и принимаемых в прошлом. Уделено отдельное внимание экономически важным природным каучуконосам из этого семейства – *Castilla elastica*, *Castilla ulei* и *Ficus elastica* из триб Castilleae и Ficeae соответственно. На основе гомологии нуклеотидных последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS 1 и ITS 2) рДНК проведено исследование филогенетического родства около трех десятков родов и 53 видов Moraceae. В анализе выявлено 7 ветвей, в целом соответствующих пяти уже признанным трибам Moraceae, Artocarpeae, Dorstenieae, Castilleae, Ficeae, и ещё двум трибам, описанным недавно – Maclureae и Parartocarpeae. Подтверждена гетерогенность родов *Streblus*, *Trophis* и *Broussonetia*. Изученные виды *Treculia africana* и *Treculia obovoidea* оказались в единой ветви не с трибой Artocarpeae, а с представителями Dorstenieae, причем ближе всего с *Brosimum alicastrum*. Трибы Ficeae и Castilleae с растениями, не только содержащими латекс, но и продуцентами каучука, оказались сестринскими друг к другу и филогенетическими наиболее близкими.

**Ключевые слова:** семейство тутовых, Moraceae, триба кастилловые, *Castilleae*, кастилла эластичная, *Castilla elastica*, каучуконос, латекс, ITS 1, ITS 2, филогения

**Цитирование:** Золкин С.Ю., Кулуев А.Р., Кулуев Б.Р., Чемерис А.В. Ботанико-географические описания и установление филогенетического родства некоторых видов семейства Moraceae – продуцентов латекса, в том числе признанных каучуконосов на основе гомологии нуклеотидных последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS 1 и ITS 2) рДНК // Biomics. 2024. Т.16(3). С.244-259. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2024-15

© Авторы

**BOTANICAL AND GEOGRAPHICAL DESCRIPTIONS AND ESTABLISHMENT OF PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS OF SOME SPECIES OF THE FAMILY MORACEAE – PRODUCERS OF LATEX, INCLUDING KNOWN RUBBER-BEARING PLANTS BASED ON THE HOMOLOGY OF NUCLEOTIDE SEQUENCES OF INTERNAL TRANSCRIBED SPACERS (ITS 1 AND ITS 2) OF rDNA**

<sup>1</sup>Zolkin S.Yu., <sup>2</sup>Kuluev A.R., <sup>2</sup>Kuluev B.R., <sup>2</sup>Chemeris A.V.

<sup>1</sup>Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, 4 Botanicheskaya str., 127276, Moscow, Russia E-mail: [szolkin@mail.ru](mailto:szolkin@mail.ru)

<sup>2</sup>Institute of Biochemistry and Genetics of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 71 Prospect Oktyabrya, 450054, Ufa, Russia,

### Resume

The differences in the ranges, morphological structure, and molecular biological characteristics of representatives of all tribes of the Moraceae family – modern and accepted in the past - are considered. Special attention is paid to economically important natural rubber-bearing plants from this family – *Castilla elastica*, *Castilla ulei* and *Ficus elastica* from the tribes Castilleae and Ficeae, respectively. Based on the homology of the nucleotide sequences of the internal transcribed spacers (ITS 1 and ITS 2) of rDNA, a study of the phylogenetic relationship of about three dozen genera and 53 species of Moraceae was conducted. The analysis revealed 7 branches, generally corresponding to the five already recognized tribes of Moreae, Artocarpeae, Dorstenieae, Castilleae, Ficeae, and two more tribes described recently – Maclureae and Parartocarpeae. The heterogeneity of the genera *Streblus*, *Trophis* and *Broussonetia* has been confirmed. The species *Treculia africana* and *Treculia obovoidea* turned out to be in a single branch not with the Artocarpeae tribe, but with representatives of Dorstenieae, and most closely with *Brosimum alicastrum*. The tribes Ficeae and Castilleae with plants not only containing latex, but also rubber producers, turned out to be sister to each other and phylogenetically the nearest.

**Keywords:** mulberry family, Moraceae, Castillaceae tribe, Castilleae, *Castilla elastica*, rubber-bearing plant, latex, ITS 1, ITS 2, phylogeny

**Citation:** Zolkin S.Yu., Kuluev A.R., Kuluev B.R., Chemeris A.V. Botanical and geographical descriptions and establishment of phylogenetic relationships of some species of the family Moraceae – producers of latex, including known rubber-bearing plants based on the homology of nucleotide sequences of internal transcribed spacers (ITS 1 and ITS 2) of rDNA. *Biomcs.* 2024. V.16(3). P.244-259. doi: 10.31301/2221-6197.bmcs.2024-15 (In Russian)

### © The Authors

#### Введение

По некоторым оценкам существует более двадцати тысяч видов растений, продуцирующих латекс и относящихся к различным семействам [Lewinsohn, 1991], но из них способны образовывать натуральный каучук (полиизопрен) в ощутимых количествах, пригодных для добычи в производственных масштабах и приемлемого качества, лишь ограниченное число видов преимущественно из семейств астровых (*Asteraceae*), кутровых (*Arocupaseae*), ластовневых<sup>1</sup> (*Asclepiadaceae*), молочайных (*Euphorbiaceae*), тутовых (*Moraceae*). Синтезируют полиизопрен также некоторые грибы главным образом из семейства Сыроежковых (*Russulaceae*) [Stewart et al., 1955].

В настоящее время основным продуцентом натурального каучука служит бразильская гевея *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Muell.-Arg. из семейства молочайных, родиной которой является Южная Америка, но основное место ее произрастания в виде плантаций сейчас сосредоточено в Юго-Восточной Азии. Промышленными каучуконосами ныне также могут считаться гваюла *Parthenium*

*argentatum* Gray и кок-сагыз *Taraxacum kok-saghyz* Rodin; оба вида из семейства Астровых. В прошлом же в промышленных масштабах натуральный каучук добывался из гораздо большего числа видов растений разных семейств, о чем говорилось в других наших статьях [Кулуев и др. (Kuluev et al.), 2015; 2018]. При этом бытует ошибочное мнение, что «открывший» «Америку» Х.Колумб познакомил жителей Старого Света с диковинными эластичными изделиями, изготовленными из латекса гевеи, но в действительности это был другой каучуконос, а именно кастилла эластичная *Castilla elastica* Cerv., которой ранее мы уделили специальное внимание, в том числе затронув историю обнаружения европейцами *Castilla elastica* в Мезоамерике, дав подробное ботаническое описание этого вида; коснулись также технологии добычи из него каучука и сделали определенный акцент на ошибках в таксономии, для чего провели фактически настоящее ботаническое расследование появления и распространения в течение полутора столетий неверного латинского наименования этого ботанического рода как *Castilloa* [Сагитов и др. (Sagitov et al.), 2021]. Однако в связи с тем, что нами недавно секвенирован полный хлоропластный геном растущей у нас (рис. 1) кастиллы эластичной (статья готовится к печати), то для проведения его

<sup>1</sup> по некоторым воззрениям ластовневые следует считать подсемейством кутровых

сравнительного анализа возникла необходимость установления родства данного вида в пределах семейства Moraceae, для чего вполне подходит такой участок генома, включающий ген 5.8S рРНК и

фланкирующие его так называемые внутренние спейсеры (Internal Transcribed Spacer) ITS 1 и ITS 2 повторяющейся единицы рДНК, характеризующиеся высокой вариабельностью.



Рис. 1. Растущий у авторов молодой экземпляр кастиллы эластичной *Castilla elastica*  
Fig. 1. A young specimen of *Castilla elastica* growing by the authors

#### **Ботанико-географическое описание отдельных видов семейства Moraceae**

По разным оценкам семейство Тутовых Moraceae Gaudich включает в себя 37 - 65 родов и около 1100 - 1700 видов. При этом представители этого семейства характеризуются большим разнообразием форм и высокой специализацией ряда органов. Одним из признаков данного семейства является присутствие различных секреторных образований в тканях, особенно наличие млечников и млечного сока в коре, флоэме и листьях. Плоды

обычно сросшиеся в соплодия, иногда погружены в части бывшего околоцветника или цветоложа, образуя своеобразные структуры типа псевданция или сикония. Семейство тутовых Moraceae подразделяют на несколько триб, числом от пяти до семи [Clement, Weiblen, 2009]. Если брать исторически все возможные классификации семейства Moraceae, то разные авторы выделяли одиннадцать триб: непосредственно сами тутовые (Moreae), маклюровые (Maclureae), сороцеевые (Soroceae), артокарповые (Artocarpeae), дорстениевые (Dorstenieae),

бросимовые (Brosimeae), фикусовые (Ficeae), антиаропсиевые (Antiaropsidae), парартокарпиевые (Parartocarpeae), олмедиевые (Olmedieae) и кастиллоевые (Castilleae). Причем последняя триба, с рассмотрения которой как раз начнем, выделена относительно недавно и ранее входила в трибу олмедиевых. Далее везде систематика и авторы таксонов приводятся по The World Flora Online [2024].

Итак, триба *Castilleae* C.C.Berg с 11 родами является одной из семи ныне признаваемых триб семейства Морасеае. Все рода и виды из этой трибы являются древесными растениями – в основном деревьями, иногда крупными до 40 метров высотой, но чаще невысокие, до 20 м высотой, намного реже – кустарники. Представители *Castilleae* являются типично тропическими растениями, произрастающими в основном в низинных дождевых экваториальных лесах, но есть виды, встречающиеся на невысоких горных плато, галерейных лесах, саваннах - с чередованием влажных и засушливых периодов в году. Ареал большинства представителей трибы находится в неотропиках (7 родов), за ее пределами только монотипный род *Antiaris* Lesch. произрастает почти повсеместно в палеотропиках, остальные 3 рода имеют узкий, ограниченный ареал в восточной Африке (1), Новой Каледонии (1) и Новой Гвинее (1).

В роде *Castilla* Cerv. всего три вида. Наиболее известный вид *C.elastica* Cerv., с широким ареалом от южных областей Мексики через все страны Центральной Америки до северо-западной части Южной Америки. В высоту этот вид может достигать 40 метров, но обычно высота взрослых деревьев колеблется от 20 до 35 метров. Ствол высоких деревьев *Castilla elastica* обычно поддерживают мощные контрфорсы у основания. В середине XIX века, в период первого бума на каучук появляются многочисленные плантации этого растения в Центральной Америке, но и деревья в природе также использовались, нередко варварски, уничтожая целые естественные популяции. Интересно отметить, что другой вид *Castilla ulei* Warb. дает съедобные плоды, а латекс, получаемый из коры этого дерева, по-видимому, является лучшим и наиболее ценным, даже по сравнению с *Castilla elastica* для изготовления натурального каучука [Useful Tropical Plants, 2024]. Тем не менее, этот вид не стали выращивать плантационным способом. Возможно, это связано с тем, что *Castilla ulei* погибал быстрее, чем *Castilla elastica* после надрезов стебля, или же в период варварской добычи каучука были сильно подорваны естественные популяции этого вида, так как растения целиком срубали, и только потом делали на стволе надрезы. Кроме того, природный ареал *Castilla ulei* в отличие от других видов *Castilla*, охватывает в

основном тропические экваториальные леса Южной Америки и растение было более труднодоступным для сборов, по сравнению с основным ареалом *C.elastica* в Центральной Америке. Интересно, что третий вид *Castilla tunu* Hemsl. считается непригодным для изготовления каучука, так как его латекс быстро сворачивается в твердую, липкую, неэластичную массу.

Часто считается, что к роду *Castilla* наиболее близок монотипный род *Poulsenia* Eggers. Хотя однажды этот род был перенесен в состав трибы Artocarpeae Lam. & DC. [Berg, 2001]. Позже C.C.Berg выделяет из трибы Artocarpeae 5 родов – *Poulsenia*, а также *Bagassa* Aubl., *Batocarpus* H. Karst, *Clarisia* Ruiz & Pav., *Sorocea* A.St.-Hil. в новую трибу сороцевые - Soroceae C.C.Berg [Berg, 2005]. Немного позже филогенетический анализ [Clement, Weiblen, 2009] не подтвердил выделение трибы Soroceae, и не нашлось никаких морфологических признаков, объединяющих трибу, напротив, роды *Batocarpus* и *Clarisia* наиболее тесно связаны с Artocarpeae, *Bagassa* и *Sorocea* следует относить к Moreae, а *Poulsenia* нужно снова включать в трибу Castilleae. Единственный вид *Poulsenia armata* (Miq.) Standl. является крупным деревом до 25 метров высотой, встречающийся часто вместе с видами *Castilla* и другими представителями Морасеае в низинном дождевом тропическом лесу и имеет большой ареал распространения в Южной и Центральной Америке. Ствол прямой, у взрослого растения без ветвей в нижней части, с узкими воздушными корнями-подпорками и густой кроной наверху. В отличие от *Castilla elastica*, которая изредка выращивается на отдельных плантациях для получения каучука, *Poulsenia armata* ценится местным населением из-за съедобных плодов, которые обычно собирают в лесу и иногда продают на местных рынках. Также применяется кора этого растения, которая очень толстая и состоит из многочисленных переплетающихся волокон. Кору вымачивают в воде, а затем выбивают в грубую ткань для изготовления гамаков и одежды [Standley, Steyermark, 1946].

Род *Helicostylis* Trécul с 8 видами встречается в тропиках Южной Америки и только ряд видов заходит в южную часть Центральной Америки. Одни виды приурочены к низинным лесам, чаще всего в дельте Амазонки, другие встречаются в холмистых саванновых редколесьях Венесуэлы и Колумбии. Все виды древесные растения, в лесу достигающие высоты до 25 метров. Свежие плоды всех видов *Helicostylis* съедобны, имеют сладковатый вкус. Чаще используют 3 вида *Helicostylis*. Кора *Helicostylis pedunculata* Benoist и *Helicostylis tomentosa* (Poepp. & Endl.) Rusby используется местными шаманами для вызывания галлюцинаций. В ней содержится

красноватая (*Helicostylis pedunculata*) или желтоватая (*Helicostylis tomentosa*) жидкость, обладающая слабоядовитыми, опьяняющими свойствами, угнетающе действующая на центральную нервную систему, с действием, похожим на употребление *Cannabis sativa* L. из семейства Cannabaceae [Schultes, 1980]. Латекс из коры *Helicostylis scabra* (J.F.Macbr.) C.C.Berg обладает противогрибковым и глистогонным действием. Он горький и токсичный, но в очень малых дозах при смешивании с местными алкогольными напитками часто применяется для облегчения страдающих острыми паразитарными заболеваниями в кишечнике. Окрашенный и высушенный латекс этого растения применяется наружно для дезинфекции и лечения грибковых заболеваний [Schultes, 1983].

К роду *Naucleopsis* Miq. относится 25 видов, многие из которых узколокальные эндемики в Центральной и Южной Америке. Кора дерева *Naucleopsis glabra* Spruce ex Pittier обладает антимикробными свойствами, особенно в отношении грамположительных бактерий [Klousek et al., 2007].

В роде *Maquira* Aubl. всего 4 вида. Растение *Maquira guianensis* Aubl. известно как «бразильское каучуковое дерево», хотя произрастает и в других тропических местностях Южной и Центральной Америки. Латекс у растения белого или желтого цвета. Также проведены полевые исследования на охраняемой территории в Амазонии надразов коры и скорости окисления желтого латекса у крупного дерева *Maquira sclerophylla* (Ducke) C.C.Berg [Piva et al., 2018].

Род *Perebea* Aubl. с 10 видами считается близким к роду *Maquira*. Вид *Perebea xanthochyma* H. Karst. ранее неверно относили к роду *Castilla*, и принимали как вид *Castilla markhamiana* J.Collins. Из надразов черной коры этого дерева появляется белый латекс. Однако это растение никогда не воспринималось как источник получения каучука.

В настоящее время к роду *Pseudolmedia* Trécul, или «деревьям козьего молока», относят 12 видов. При надразе стеблей или коры этих растений очень быстро и в большом количестве стекает бело-желтоватый латекс, особенно у *Pseudolmedia laevis* (Ruiz & Pav.) J.F.Macbr. При контакте с воздухом он превращается в эластичную смолу красновато-каштанового цвета [Macbride, 1937].

Знаменитый анчар ядовитый, или *Antiaris toxicaria* (J.F.Gmel.) Lesch. в настоящее время принимается как единственный вид рода *Antiaris* Lesch., а бывшие другие виды стали подвидами. Ареал этого растения охватывает Африку, Южную и Юго-Восточную Азию и северо-восток Австралии. Кроме того, он встречается в самых разных местообитаниях – саваннах, прибрежных плато,

дождевых и переменено-влажных галерейных лесах. Наиболее ядовит у анчара латекс, образующийся при надразе коры. Но действует он не через пищеварительную систему, а только попадая в кровь. В латексе содержится быстро действующий и сильно токсичный сердечный гликозид антиарин [Головкин и др. (Golovkin et al.), 2019]. Выход латекса из поврежденного дерева может составлять 100-500 г за 2 дня. К роду *Antiaris* наиболее близок монотипный африканский род *Mesogyne* Engl. с единственным видом *Mesogyne insignis* Engl. из восточной Танзании.

В отличие от вышеперечисленных родов, два вида, относящихся к роду *Antiaropsis* K.Schum. произрастают исключительно на острове Новая Гвинея. Млечный сок из коры этих сравнительно невысоких деревьев (до 20 м высотой) беломолочного или слегка желтого цвета, текучий, и цвет его не меняется на воздухе [Conn, Damas, 2024]. Эндемитами Новой Каледонии являются два вида *Sparattosyce* Bureau. Они считаются близкородственными к роду *Antiaropsis*. Вместе два этих рода были выделены в отдельную трибу *Antiaropsidae* C.C.Berg по признакам несрастания между собой листочков околоцветника, которые к тому же не мясистые и отсутствием веткопада [Berg, 2005]. Тем не менее, сам C.C.Berg признает, что по соцветиям эти два рода очень похожи на остальных *Castilleae*. В другом исследовании было предложено выделить эти два рода не в отдельную трибу, а в подтрибу *Antiaropsineae* в составе трибы *Castilleae*, тогда как остальные роды этой трибы отнести к подтрибе *Castillineae* [Clement, Weiblen, 2009].

По морфологическим и молекулярно-биологическим данным к трибе *Castilleae* в составе семейства Moraceae наиболее близка триба *Ficeae* Dumort. с одним родом *Ficus* L., включающим более 800 видов. Несколько филогенетических исследований с использованием гомологии пластидного гена *ndhF* вкуче с ядерным геном 26S рРНК показали близкое сестринское родство с фикусами и подтвердили монофилию клады, содержащей роды *Castilla* и *Ficus* [Datwyler, Weiblen, 2004; Zerega et al., 2005]. Род *Ficus* выделяется в отдельную трибу наличием сикония – закрытого соцветия, в котором внутренние цветки доступны для опыления только специализированным видам ос. Из всех Moraceae по строению цветков к уникальному соцветию сиконий у рода *Ficus* наиболее близки именно представители трибы *Castilleae*, с разницей, что у них прицветники есть только на ранней стадии развития цветка, а у фикуса обертка из прицветников и цветоложе сохраняются и заключают в себя также плоды.

Вид *Ficus elastica* Roxb. – единственный из рода *Ficus*, который использовался как источник

каучука. Его получали сбором с деревьев, растущих в дикой природе и до середины XIX века латекс использовался только на местном уровне. Однако, когда цены на каучук выросли, то начали появляться плантации данных каучуконосных растений не только в тех регионах, где они произрастали, но и в других частях света, подходящим по климатическим условиям. Постепенно выяснились плюсы и минусы отдельных каучуконосных культур, эффективность их выращивания. Плантации *Ficus elastica* почти полностью исчезли к 1920-м годам. На самом деле, судя по историческим данным, фикус эластичный был относительно неплохим каучуконосом. Латекс получали путем надрезов коры ствола и крупных ветвей. Он был вполне хорошего качества, и полностью приготовленный натуральный каучук из *Ficus elastica* использовался в свое время везде, где он требовался – в шинах, многочисленных резиновых деталях, обуви, перчатках, спортивных товарах, игрушках, обшивке корзин. Проблема заключалась в том, что только отдельные деревья могли давать большой урожай, в то время как другие давали каучука в 30 раз меньше. Кроме того, на первый урожай влияет окружность дерева и горизонтальная длина надреза-подсечки. Дерево диаметром 1,8 метра давало 15 кг каучука; средняя урожайность за три года подряд 50 диких деревьев высотой 34 метра и диаметром 5,7 м (включая воздушные корни) составила 4, 1,9 и 0,4 кг/дерево соответственно [Tawan, 2000]. Еще одним минусом являлось то, что каучук, изготовленный из *Ficus elastica*, содержит 4–20% смолы, которая со временем затвердевает и снижает эластичность каучука. Еще одним проблемным моментом являлась сложность правильной добычи каучука из фикуса. Нужен был высокий профессионализм работников, так как, с одной стороны, при недостаточно глубоком надрезе выход латекса был низким, а при слишком глубоком надрезе повреждался камбий, а следовательно снижалась жизнеспособность дерева. Кроме того, длина надреза не должна превышать половины окружности дерева. Надрез делался V-образным долотом в простом способе горизонтально, или более специализированной «елочкой», в которой выбивался центральный вертикальный канал, в котором транспортировался латекс из канавок, выполненных под углом 45° к вертикали, вниз к контейнеру, вбитому в кору дерева. При втором способе латекс собирается в жидком виде и имеет лучшее качество. Свернувшийся латекс собирают через 2-3 дня. При снятии разреза из раны сочится молочный осадок, но эта жидкость не содержит каучука. Несомненным плюсом получаемого каучука из *Ficus elastica* было то, что по сравнению с самым известным каучуком из *Hevea brasiliensis*, он являлся гипоаллергенным.

Таким образом, из семейства тутовых исторически первым каучуконосом была кастилла эластичная, но даже большее значение в последующем в этом плане приобрел фикус эластичный, хотя в настоящее время каучук этих видов растений полностью вытеснен гевейным.

Ранее объединяли всех представителей современной трибы *Castilleae* с монотипным родом *Olmedia* Ruiz & Pav. в трибу *Olmedieae* Trécul [Corner, 1962]. Единственный вид *Olmedia aspera* Ruiz & Pav. встречается от Никарагуа в Центральной Америке и через Панаму перебирается в южную Америку, где распространен на большей площади – в Колумбии, Эквадоре, Перу, Боливии и северной Бразилии. Это невысокое вечнозеленое дерево растет во влажном тропическом лесу. По морфологии листьев представители трибы похожи, но у *Olmedia* не наблюдается столь характерного для американских кастилловых явления веткопада. Также в ходе более тщательного изучения вегетативных и генеративных органов *Olmedia* выяснилось, что она отличается от других родов трибы еще листочками околоцветника, загнутыми тычинками, упруго откидывающимися назад во время цветения, и особенно анатомическими признаками строения древесины [Mennega, Lanzing-Vinkenberg, 1977], что и позволило впервые С.С.Берг (1977) выделить отдельную трибу *Castilleae* Berg со всеми родами, кроме *Olmedia*. Тем не менее, в настоящее время одна группа исследователей [Gardner et al., 2021] снова объединяет роды трибы кастилловых, род *Streblus* трибы шелковичных и олмедию в одну трибу *Olmedieae*.

Если рассматривать род *Trophis* P.Browne в узком смысле, с пятью видами, то его ареал почти совпадает с таковым *Olmedia* в Южной Америке, но в Северной Америке распространение трех видов *Trophis racemosa* (L.) Urb., *Trophis mexicana* (Liebm.) Bureau и *Trophis cuspidata* Lundell идет дальше до северной Мексики, недалеко от границы с США. Тот же С.С.Берг (1977) предположил, что по загнутым тычинкам *Olmedia* близка не к родам кастилловых, а к роду *Trophis*, особенно к редкому в природе Центральной Америки виду *T. involucrata* W.C.Burger. Часто к роду *Trophis* относят и шестой вид *T. scandens* (Lour.) Hook. & Arn., который в отличие от других представителей этого рода является лазающим кустарником или лианой и широко распространен в тропиках Юго-Восточной Азии и Австралии. Однако, исследование гена пятой субъединицы НАДН-дегидрогеназного комплекса хлоропластов (*ndhF*) показало, что род *Trophis* P.Browne имеет скорее парафилетическое происхождение; американские *Trophis racemosa* и *Trophis involucrata* очень близки к роду *Morus* L. трибы *Moraceae*, а азиатско-австралийский *Trophis scandens* (Lour.) Hook. & Arn.



более тесно связан с родом *Broussonetia* L'Hér. трибы Dorsteneae Dumort. [Datwyler, Weiblen, 2004]. Поэтому было предложено переименовать *Trophis scandens* так, как он изначально был описан, а именно – род *Malaisia* Blanco с единственным видом *Malaisia scandens* (Lour.) Planch. [Clement, Weiblen, 2009].

В трибу Dorsteneae включают разное число таксонов: 8 - 14 родов и примерно 160 - 200 видов. Наиболее известны из этой трибы роды дорстенция – *Dorstenia* Plum. ex L., бруссонетия – *Broussonetia* L'Hér. и бросимум – *Brosimum* Sw. Наиболее богат видами в этой трибе род *Dorstenia*. Известно о 122 признанных видах этого рода, распространенных в тропиках и субтропиках Америки, Африки, Аравийского полуострова и южной Азии. В отличие от многих Moraceae большинство видов дорстений – травянистые однолетние и многолетние растения. Разные виды *Dorstenia* встречаются в крайне разнообразных по экологии местам, поэтому и внешний вид этих растений очень отличается – есть стеблевые и листовые суккуленты, эпифиты, литофиты, геофиты. Листья *Dorstenia* крайне разнообразны по морфологии – они могут быть цельными, надрезанными, лопастными и перистыми, а по величине листья нередко превышают стебель растения. Vegetативные и генеративные органы дорстений нередко опушены крючкообразными волосками. Млечный сок у дорстений обычно белого цвета. Виды дорстений, несмотря на сильные отличия по вегетативным органам, имеют очень характерную структуру, называемую псевданций. Это соцветие, напоминающее цветок, представляет собой дисковидное или чашевидное цветоложе, часто окруженное яркими прицветниками. Сами цветки маленькие, многочисленные, однополые. Женские цветки обычно утоплены в центре цветоложа, мужские цветки обычно на коротких нитях располагаются на краю цветоложа, или между женскими цветками. После оплодотворения развиваются небольшие плоды, которые при созревании взрываются, разбрасывая семена подале от материнского растения. Самый известный вид дорстенция противоядная – *Dorstenia contrajerva* L., несмотря на название, на самом деле не помогает от змеиного яда (в отличие от *Dorstenia brasiliensis* Lam., у которого в качестве противоядия используется измельченное корневище), но выделяющийся при повреждении обильный латекс используется в Центральной Америке для заживления ран. Кроме того, это растение давно перекочевало из дождевых лесов Америки, где растет во влажных местах под тенью деревьев, в оранжереи разных стран и на грядки тропических стран Южной и Юго-Восточной Азии, являясь умеренно разносимым сорняком. Другой вид *Dorstenia arifolia* Lam. (syn.

*Dorstenia fisherii* Bureau) напротив, произрастает в переменено-влажных (муссонных) лесах атлантического побережья Бразилии. Это многолетнее наземное растение с крайне разнообразными по морфологии листьями и запасующими воду клубнями также разводится в других странах в открытом и защищенном грунте как декоративное растение, но обычно не “убегает” из коллекций.

В род *Brosimum* Sw. включают 19 видов, распространенных в Южной Америке. Сейчас почти все исследователи относят его к трибе Dorsteneae, но раньше *Brosimum* вместе с двумя близкими родами *Helianthostylis* Baill. (2 вида) и *Trymatococcus* Poerpp. & Endl. (2 вида) иногда выделяли в отдельную трибу Brosimeae Tréc. [Berg, 1972]. Почти все виды *Brosimum* – это довольно крупные деревья с простыми цельными листьями, из стволов которых при повреждении вытекает обильный млечный сок. Наиболее известен бросимум полезный – *Brosimum utile* (Kunth) Oken, произрастающий в Южной и Центральной Америке в дождевом тропическом лесу, а также широко культивируемый во Вьетнаме. Млечный сок этого бросимума не ядовитый, а вкусный и полезный. Его еще называют молочным, или коровьим деревом, поскольку обильно стекающий млечный сок похож на густое молоко с бальзамическим запахом, а на воздухе, как любой латекс, загустевает, и становится творожистой консистенции, но тоже используется в пищу. Практически по всей тропической Америке растет и возделывается вид *Brosimum alicastrum* Sw., и в Центральной Америке его широкое распространение обычно связывают с культивированием этих растений в садах древних майя [Gillespie et al., 2004]. Взрослые 20-45 метровые деревья приносят обильный урожай плодов с тонкой кожурой и единственным крупным съедобным семенем. Также этот вид известен тем, что может быть однодомным, двудомным или гермафродитным растением, а отдельные экземпляры меняют пол с женского на мужской в процессе старения.

К роду *Broussonetia* L'Hér. относится 4 вида небольших деревьев, встречающихся в субтропиках и тропиках Южной и Юго-Восточной Азии. Сейчас почти во всех работах ее относят к трибе Dorsteneae, но так как по общему габитусу и ряду морфологических признаков бруссонетия похожа на шелковицу – род *Morus* L., ее ранее иногда включали в состав трибы Moreae Dumort. Наиболее известен вид *Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér, луб которого легко сдирается со ствола и очень эластичен - идет на приготовление бумаги и одежды. Ранее к роду *Broussonetia* s.l. относили большее число видов, в том числе широко распространенный в Восточных Гималаях и далее в тропиках Юго-Восточной Азии

вид *Broussonetia kurzii* (Hook.f.) Corner, который ныне включается в род *Allaeanthus* Thwaites как вид *Allaeanthus kurzii* Hook.f.

Крайне интересен из трибы дорстениевых своим дизъюнктивным ареалом род *Fatoua* Gaudich. с тремя видами. Эндемиком Мадагаскара является *Fatoua madagascariensis* Leandri. Два других вида *Fatoua pilosa* Gaudich. и *Fatoua villosa* (Thunb.) Nakai имеют общий схожий ареал на Филиппинах, в Новой Гвинее и Австралии. Но *Fatoua villosa* распространена шире и идет дальше на север – встречается во влажных субтропиках восточного Китая, Южной Кореи и Японии. В отличие от других видов этого рода, *Fatoua villosa* является маленьким однолетником, по виду очень напоминающий крапиву, и активно распространяется семенами. Вторичный, адвентивный ареал *Fatoua villosa* охватывает северо-восточный Китай и центральные, южные, юго-восточные штаты США. Растение встречается на нарушенных местообитаниях, вдоль дорог, полей, хорошо растет и размножается в защищенном грунте. Листья сердцевидные, крупные, с городчатым краем. Мужские и женские цветки развиваются на одном растении и собраны в пазушных соцветиях. Плоды, как у многих *Dorsteniaceae* односемянные, и наподобие *Dorstenia* при созревании вскрываются и катапультируют семена на большие расстояния.

В трибу *Moraceae* тоже включают разное число таксонов – по разным данным 6 - 10 родов и 70 - 80 видов. Представители этой трибы обычно двудомны, их цветки приспособлены для опыления ветром. Виды этой трибы похожи на представителей семейства *Urticaceae* наличием изогнутых тычинок – в бутоне, при раскрывании которого тычинки резко удлиняются и пыльники буквально “взрываются”, выбрасывая пыльцу. К роду шелковица – *Morus* L. относится 17 - 19 видов. Они встречаются в тепло-умеренных, субтропических и тропических климатических зонах Северной и Южной Америки, Южной и Юго-Восточной Азии. Деревья небольшие, обычно до 20 м высотой, часто листопадные. Листья очередные, простые, иногда лопатные, зубчатые по краю. Мужские цветки в сережковидных соцветиях, женские цветки с вытянутыми пестиками мелкие, на коротких цветоносах, собраны вместе. После отцветания ось соцветия разрастается и невскрывающиеся молодые односемянные плоды оказываются погруженными в сочные околоплодники. Наиболее известные виды *Morus alba* L. (тепло-умеренные области центрального Китая), *Morus nigra* L. (западный и юго-западный Иран), *Morus rubra* L. (юго-восток Канады и восток США) названы по цвету съедобных соплодий.

В род *Maclura* Nutt. включается 10 - 13 видов, в природе встречающихся в субтропиках и тропиках почти по всему миру, кроме Европы (хотя они здесь культивируются повсеместно). Род *Maclura* обычно относят к трибе *Moraceae*, хотя относительно недавно на основании нескольких морфологических признаков (пазушные шипы, железки с желтым содержимым в соцветиях) было предложено один этот род выделить в новую трибу *Maclureae* [Clement, Weiblen, 2009]. Для рода *Maclura* характерны как прямые, так и изогнутые тычинки – признак, обычно единый для отдельных родов или даже триб в *Moraceae*. Виды *Maclura* по габитусу обычно небольшие деревья, кустарники и лианы. Это сугубо двудомные растения. Тычиночные соцветия могут быть различной формы, но чаще это поникающие кисти, а пестичные соцветия обычно шаровидные, с многочисленными цветками с двумя вытянутыми рыльцами разной длины. После цветения постепенно завязи срстаются между собой и с осью соцветия образуется соплодие. Наиболее известен вид *Maclura pomifera* (Raf.) C.K.Schneid., родина которого субтропики юго-востока США, но в культуре она хорошо приспособилась к возделыванию в более холодных тепло-умеренных областях США, Европы и Азии. Созревающие крупные шаровидные желто-оранжевые соплодия этого растения издали похожи на апельсин, несъедобны, но декоративны.

Крайне необычным в трибе *Moraceae* и сложно систематизируемым является род *Streblus* Lour., в широком смысле включающий 22 [Flora of China, 2024] или 27 видов [World Flora Online, 2024] невысоких деревьев, кустарников и лиан, распространенных в субтропиках и тропиках Азии. Интересно, что у многих видов есть шипы, что не характерно для большинства *Moraceae*. У *Streblus banksii* (Cheeseman) C.J.Webb, эндемика Новой Зеландии, млечного сока выделяется так много при повреждении коры, что он также называется «молочным деревом». Листья очередные, двурядные, простые, есть мелкие опадающие прилистники. Соцветия разные – кистевидные, колосовидные или головчатые. Мужские соцветия пазушные, мелкие (до 1,2 см у *Streblus ilicifolius* (Kurz) Corner), женские соцветия малоцветковые – из 2-6 цветков, или редуцированы до 1 цветка (например, у *Streblus taxoides* (B.Neyne ex Roth) Kurz). Интересно отметить, что у стрелюса шершавого – *Streblus asper* Lour., широко распространенного в субтропиках и тропиках Южной и Юго-Восточной Азии дерева, растения могут быть как однодомные, так и двудомные, и даже на одном экземпляре могут быть как одиночные, так и парные многоцветковые мужские соцветия, а женские соцветия с 2-4 цветками, либо редуцированы до 1 цветка. Более того, попадают у *Streblus asper*



(собственные наблюдения в природе) обоеполюе соцветия, состоящие из одного центрального женского цветка, окруженного со всех сторон мужскими цветками. Также интересно, что плоды *Streblus* часто одиночные, не срастающиеся между собой и с прилистниками; при них сохраняются лишь части чашечки, которая становится слегка мясистой только с одной стороны плода. Такие различия в морфологии вегетативных и генеративных органов у *Streblus* послужили поводом для включения представителей этого рода в молекулярно-биологические исследования. И хотя большинство авторов и современных систематических баз данных считают *Streblus* единым родом, но по новым данным Plants of the World Online [2024] этот род разделяется на целых четыре рода - собственно *Streblus* с 5 признанными видами (в том числе *S. asper*), *Taxotrophis* Blume с 6 видами (в частности, *T. ilicifolia* (Kurz) S.Vidal, *T. taxoides* (B. Heyne ex Roth) Chew ex E.M. Gardner), *Paratrophis* Blume с 12 видами (например, *Paratrophis banksii* Cheeseman), *Pseudostreblus* Bureau с одним видом *Pseudostreblus indicus* Bureau плюс несколько видов с невыясненным систематическим статусом. По-видимому, причиной такого разделения рода *Streblus* послужило исследование потерь согнутых тычинок у всех представителей трибы Moreae [Gardner et al., 2021]. Эти авторы делают также вывод об отнесении вновь признанных родов *Taxotrophis* и *Paratrophis* в трибу Moreae, а *Streblus* они переносят в заново создаваемую трибу Olmedieae вместе с *Olmedia* и всеми родами трибы *Castilleae*.

Триба Artocarpeae Lam. & DC. включает от 7 до 12 родов и 70 - 90 видов древесных растений, почти все – это таксоны, распространенные в тропиках по всему миру. Это наименее однородная триба среди Морасеае, и есть ряд родов, которые периодически включаются в состав этой трибы, а иногда по разным признакам переносятся в другие трибы. Нет признаков, которые определенно говорят о принадлежности именно к этой трибе. Листья очень изменчивые, даже в пределах отдельных родов и видов. Они могут быть цельные, перисторассеченные или перстосложные. Часто, особенно в роде *Artocarpus* J.R. Forster & G. Forster, развита каулифлория. Растения обычно однодомные, с однополыми соцветиями. Характерна редукция частей цветка – околоцветника и тычинок (вплоть до одной). После опыления происходит срастание пестичных цветков с сохранившимися частями околоцветника и прицветных редуцированных листьев, ось соцветия (также особенно заметно у *Artocarpus*) сильно разрастается и вместе с многочисленными односемянными костянковидными плодами сливается в одно большое соплодие. Самый известный и крупный род этой трибы *Artocarpus* с 64 - 73 видами имеет в основном тропическое

распространение в странах Южной, Юго-Восточной Азии и Западной Океании. Джекфрут, или артокарпус разнолистный - *Artocarpus heterophyllus* Lam., образует одни из самых массивных соплодий среди цветковых растений, в них также содержится клейкий латекс. Млечный сок этого и других видов *Artocarpus* имеет выраженную бактерицидную активность и используется для заживления ран и укусов [Jagtap, Barat, 2010]. Также рассматривается возможность использования латекса *Artocarpus heterophyllus* в качестве альтернативного источника натурального каучука [Bhadra et al., 2019].

К этой же трибе Artocarpeae относят род *Treculia* Decne. ex Trécul с 5 видами, ареал которого охватывает тропики Западной и Центральной Африки и Мадагаскара. Это деревья с крупными соплодиями до 40 см в диаметре, напоминающими джекфрут. Наиболее широкое распространение у *Treculia africana* Decne. ex Trécul, которое сходно с ареалом этого рода. Это дерево, достигающее высоты 20-30 метров, известно под названием “хлебного” у местных жителей, но едят не его соплодия, а маслянистые семена, богатые белками. Вид *Treculia obovoidea* N.E. Br. встречается в тропических лесах Западной и Центральной Африки. Млечный сок видов *Treculia* считается ядовитым, но иногда в народной медицине его в малых дозах наносят сверху на зубы, поврежденные кариесом [Useful Tropical Plants, 2024].

Самая новая описанная триба в семействе Морасеае - триба Parartocarpeae Zerega & E.M. Gardner [Zerega, Gardner, 2019]. Она включает 2 рода - *Parartocarpus* Baill. (2 вида) и *Hullettia* King ex Hook. f. (2 вида), распространенных в тропиках Юго-Восточной Азии. Выделение этой трибы основывается на следующих морфологических комбинациях признаков – боковые прилистники не амplexические (т.е. не имеют ушковидных долей снизу, окружающих стебель), спирально расположенные листья, наличие только одного ряда прицветников обертки соцветия, цветки не заключены в полости цветоложа. Кроме того, выделение трибы поддерживается данными филогении согласно исследованию секвенированных 333 ядерных генов.

#### Родство некоторых видов семейства Морасеае на основе гомологии нуклеотидных последовательностей ITS рДНК

Сочетание высокой консервативности гена 5.8S рПНК и высокой вариабельности фланкирующих его внутренних спейсеров (ITS 1 и ITS 2) между генами 18S рПНК и 26S рПНК соответственно (рис. 2) делает этот участок генома очень удобным для филогенетических построений, в том числе для растений.

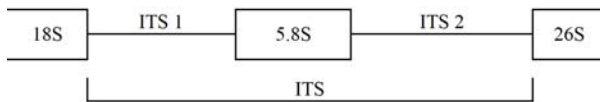


Рис. 2. Структурная организация участка ITS рДНК растений, включая ген 5.8S рРНК, фланкирующие его внутренние спейсеры (ITS 1 и ITS 2) между генами 18S рРНК и 26S рРНК соответственно

Fig. 2. The structural organization of the ITS rDNA fragment of plants, including the 5.8S rRNA gene, flanking its internal spacers (ITS 1 and ITS 2) between the 18S rRNA and 26S rRNA genes, respectively

Здесь, пожалуй, стоит заметить, что один из авторов данной статьи одним из первых секвенировал целиком данную область рДНК у дикого вида диплоидной пшеницы *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. [Чемерис, Вахитов (Chemeris, Vakhitov), 1989]. Ранее этот фрагмент повторяющейся единицы рДНК растений был секвенирован у риса [Takaiwa et al., 1985] и томата [Kiss et al., 1988]. Чуть позже осенью 1989 г. этот участок был также секвенирован у моркови и фасоли [Yokota et al., 1989]. Спустя несколько лет определение нуклеотидных последовательностей этого участка рДНК у растений стало носить массовый характер, поскольку нашло применение в филогенетических построениях. Так, первые работы, в которых было продемонстрировано удобство для изучения филогении ITS рДНК, были выполнены на ряде видов астровых и других покрытосеменных растениях [Baldwin, 1992; Baldwin et al., 1995]. После этого последовал вал подобных работ и опубликовано немало обзоров на эту тему [Baldwin et al., 1995; Alvarez, Wendel, 2003; Poczai, Nyvönen, 2010]. Вариативность ITS рДНК нашла применение для выявления родства восьми видов семейства тутовых, из самой трибы тутовых – *Morus alba*, *Morus nigra*, *Morus notabilis*, *Morus serrata*, *Morus celtidifolia*, *Morus insignis*, *Morus rubra*, *Morus mesozygia* [Zeng et al., 2015]. Другими авторами также был использован ITS участок для построения филогенетических древ в роде *Morus*. В дополнении к ITS были привлечены регионы также высоко консервативной в эволюции пластидной ДНК – *TrnL-TrnF* и *TrnT-TrnL* [Nepal, Ferguson, 2012; Xuan et al., 2019]. В другом исследовании для этой цели был задействован пластидный ген *Matk* [Sinjare, 2024]. Также на основе ITS рДНК и участка хлоропластного генома *trnL-F* изучена филогения тутовых с акцентом на трибу *Artocarpeae* [Zerega et al., 2010].

В настоящее время ITS участок рДНК секвенирован у очень большого числа видов семейства тутовых. В GenBank представлены секвенированные разными авторами нуклеотидные последовательности для почти полутора тысяч

образцов, подавляющая часть которых относится к роду *Ficus*. Нашей задачей было установление родства таксонов на уровне рода и поэтому для многих из них (кроме монотипных родов) из GenBank взяты по одному или по несколько представителей разных триб, что позволило построить филогенетическое древо (рис. 3), во многом совпадающее с чисто ботаническими воззрениями, однако нужно принимать во внимание как дивергенцию, так и конвергенцию признаков, и то, что комплекс генов рибосомных РНК характеризуется очень высоким эволюционным консерватизмом в целом, наряду с вариативными участками в виде спейсерных последовательностей.

Для выравнивания нуклеотидных последовательностей ITS рДНК тутовых были взяты представители 30 родов в виде следующих образцов (Accession Number): *Antiaris toxicaria* (OR606402), *Antiaropsis decipiens* (AY730142), *Artocarpus altilis* (FJ917055), *Artocarpus dadah* (FJ917051), *Artocarpus heterophyllus* (MT020425), *Artocarpus lakoocha* (FJ917018), *Artocarpus vrieseanus* (FJ917044), *Bagassa guianensis* (FJ917001), *Batocarpus costaricensis* (FJ917000), *Brosimum alicastrum* (OR606405), *Broussonetia kurzii* (MH135782), *Broussonetia papyrifera* (KP093092), *Castilla elastica* (FJ916997), *Castilla ulei* (MN402511), *Clarisia biflora* (FJ917002), *Dorstenia brasiliensis* (HQ214111), *Dorstenia cuspidata* (HQ214105), *Dorstenia mannii* (HQ214095), *Fatoua pilosa* (KM234121), *Fatoua villosa* (KM586395), *Ficus carica* (JQ773851), *Ficus elastica* (JQ733866; KM234115), *Ficus microcarpa* (OQ472417), *Ficus religiosa* (JQ733964), *Ficus trivialis* (JQ774014), *Helicostylis tovarensis* (MN402515), *Hullettia dumosa* (FJ917006), *Maclura pomifera* (FJ916993), *Maclura tricuspidata* (KT002556), *Maquira sclerophylla* (MN402520), *Morus alba* (HQ144174), *Morus indica* (KF784890), *Morus nigra* (HM747174), *Morus rubra* (HQ144183), *Naucleopsis ulei* (MN402530), *Parartocarpus venenosus* (FJ917049), *Perebea mollis* (MN402535), *Perebea tessmannii* (MN402537), *Perebea xanthochyma* (MN402538), *Poulsenia armata* (MK914532), *Prainea limpato* (FJ917048), *Pseudolmedia macrophylla* (MN402544), *Pseudolmedia rigida* (MN402545), *Sorocea sprucei* (MN437340), *Sparattosyce dioica* (AY730141), *Streblus ilicifolius* (KT207488), *Streblus indicus* (KM234122), *Taxotrophis taxoides* (KT002558), *Treculia africana* (FJ917005), *Treculia obvoidea* (FJ917004), *Trophis involucrata* (HM747177), *Trophis scandens* (KT002560). В исследовании в качестве внешнего, референтного вида была взята гевея бразильская – *Hevea brasiliensis* Müll.Arg. (KJ665775) из родственного семейства Euphorbiaceae.

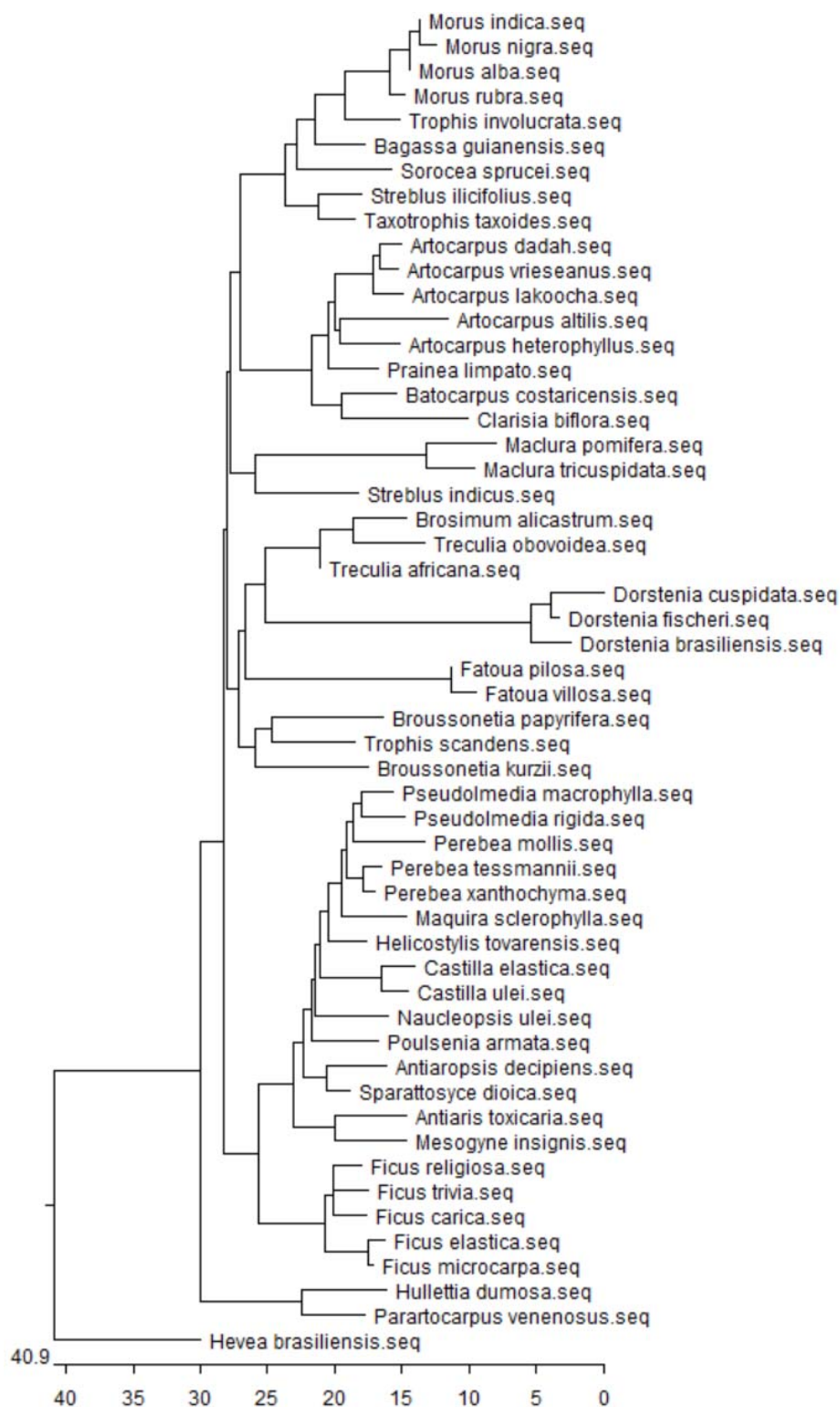


Рис. 3. Филогенетическое древо некоторых видов семейства тутовых, построенное на основе гомологии нуклеотидных последовательностей ITS участка рДНК. (пояснения в тексте)

Fig. 3. Phylogenetic tree of some species of the mulberry family, based on the homology of the nucleotide sequences of ITS rDNA site. (explanations in the text)

Как можно видеть из построенного филогенетического древа, представленного на рис. 3, гевея, как и положено виду из другого семейства – молочайных, формируют самостоятельную ветвь. Для остальных взятых в анализ видов тутовых четко прослеживаются несколько ветвей, в целом соответствующих некоторым трибам.

Прежде всего, наше исследование подтвердило гетерогенность рода *Streblus*. Виды *S. illicifolius* и *S. taxoides* показали близость к трибе Moreae, а *S. indicus* оказался в другой ветви с двумя видами *Maclura*, относимых сейчас к отдельной трибе Maclureae. Это согласуется с выделением из рода *Streblus* новых родов, в т.ч. *Taxotrophis* (включая *Taxotrophis illicifolia* и *Taxotrophis taxoides*) и *Pseudostreblus* с одним видом *Pseudostreblus indicus*. Необходимо комплексное морфологическое и молекулярно-биологическое исследование всех видов рода *Streblus* s.l., чтобы разобраться с его систематикой и филогенетическими отношениями в семействе Moraceae.

Также наше исследование согласуется с выводами S.L.Datwyler, G.D.Weiblen [2004] о парафилетическом происхождении рода *Trophis*, и отнесении азиатско-австралийского *Trophis scandens* (Lour.) Hook. & Arn. к трибе Dorstenieae. Мы поддерживаем W.L. Clement и G.D. Weiblen [2009] о переименовании *Trophis scandens* в *Malaisia scandens*. Также правильно переименование *Broussonetia kurzii* в *Allaeanthus kurzii*, так как *Malaisia scandens* у нас вышла между двумя видами *Broussonetia*. Другой исследованный нами вид – *Trophis involucrata* показал наибольшую близость к видам *Morus* трибы Moreae.

Виды *Bagassa guainensis* и *Sorocea sprucei* показали близость между собой и отнесение к трибе Moreae, а не к самостоятельной трибе Soroceae, как считал С.С.Берг [2005].

Исследованные представители трибы Artocarpeae – пять видов *Artocarpus*, по одному виду *Prainea limpato*, *Batocarpus costaricensis*, *Clarisia biflora* оказались в пределах одной ветви. В нашем филогенетическом древе необычным стало положение только одного рода *Treculia*, причисляемого обычно всеми учеными к артокарповым. Изученные виды *Treculia africana*, и особенно другой вид *Treculia obovoidea* оказались в единой ветви с представителями Dorstenieae, причем ближе всего с *Brosimum alicastrum*.

Подтверждается отнесение родов *Dorstenia*, *Brosimum*, *Broussonetia*, *Fatoua* к трибе Dorstenieae.

Четко выделяется ветвь, соответствующая трибе Ficeae с одним родом *Ficus*. Это согласуется с явными систематическими признаками, отличающими эту трибу – уникальная биология цветения и опыление насекомыми, признаки строения

древесины – все это показывает большую специализацию этой трибы в составе семейства Moraceae.

Исследование представителей всех 11 родов Castilleae показали единство этой трибы и правомочность её выделения. К каучуконосам *Castilla elastica* и *Castilla ulei* оказались наиболее близки роды *Helicostylis* и *Naucleopsis*. На наш взгляд, нет никаких оснований переносить род *Poulsenia* в трибу Artocarpeae или в весьма искусственно образованную Soroceae. Как видно по филогенетическому древу, этот род не близок остальным трибам, и вполне вписывается в состав Castilleae, хотя и не стоит ближе всего к *Castilla*, отличаясь от нее морфологически отсутствием септированных древесных волокон и явлением веткопада. Подтверждается попарная систематическая близость в трибе кастиловых родов *Antiaris* и *Mesogyne*, а также *Antiaropsis* и *Sparattosyce*. Однако совершенно нет причин выделять отдельную трибу Antiaropsidae, а может даже и подтрибу Antiaropsineae. Наше исследование филогении по данным нуклеотидных последовательностей ITS рДНК, показало, что для Ficeae триба Castilleae является самой близкой, сестринской группой.

Изученные роды *Hulletia* и *Parartocarpus* показали вместе заметное отличие от других групп, поэтому выделение этих двух родов в отдельную трибу Parartocarpeae, как считают N.J.C.Zerega и E.M.Gardner [2019], вполне оправдано как с молекулярно-биологической точки зрения, так и по комплексу морфологических признаков.

Работа выполнена в рамках государственного задания Главного ботанического сада РАН по теме «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (№ госрегистрации 122042700002-6).

#### Литература

1. Головкин Б.Н., Золкин С.Ю., Трофимова И.А. Медицинская ботаника. М.: ГЕОС. 2019. 326 с. + 12 с. цв. вкл.
2. Кулуев Б.Р., Гарафутдинов Р.Р., Максимов И.В., Сагитов А.М., Чемерис Д.А., Князев А.В., Вершинина З.Р., Баймиев Ан.Х., Мулдашев А.А., Баймиев Ал.Х., Чемерис А.В. Натуральный каучук, его источники и составные части // *Biomics*. 2015. Т. 7(4). С. 224-283.
3. Кулуев Б.Р., Сагитов А.М., Князев А.В., Мулдашев А.А., Баймиев Ан.Х., Милькова О.Г., Кинзябулатов Р.Р., Фатерьяга А.В., Федяев В.В., Баймиев Ал.Х., Лебедев Ю.А., Чемерис А.В. Негевейные каучук и каучуконосы в патентных документах прошлых столетий // *Biomics*. 2018. Т.10(3). С.220-246. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-32

4. Сагитов А.М., Золкин С.Ю., Кулуев Б.Р., Гималов Ф.Р., Князев А.В., Чемерис А.В. Кастилла эластичная (*Castilla elastica* Cerv.) – почти забытый каучуконос // *Biomics*. 2021. Т.13(2). С.106-137. (DOI:10.31301/2221-6197.bmcs.2021-9).
5. Чемерис А.В., Вахитов В.А. Первичная структура гена 5,8S рРНК и внутренних транскрибируемых спейсеров рДНК у диплоидной пшеницы *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. // *Молекулярная биология*. 1989. Т.23. С.320-326.
6. Alvarez I, Wendel JF. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference // *Mol Phylogenet Evol*. 2003. V.29(3). P.417-434. doi: 10.1016/s1055-7903(03)00208-2
7. Baldwin BG. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the compositae // *Mol Phylogenet Evol*. 1992. V.1(1). P.3-16. doi: 10.1016/1055-7903(92)90030-k
8. Baldwin BG, Sanderson MJ, Porter JM, Wojciechowski MF, Campbell CS, Donoghue M. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence of Angiosperm phylogeny // *Ann. Missouri Bot Gard*. 1995. V.82. P.247-277. doi: 10.2307/2399880
9. Berg C.C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 8: Other genera than *Ficus* // *Blumea* 2005. V.50. P. 535–550. DOI: 10.3767/000651905X622815
10. Berg C.C. Moreae, Artocarpeae, and *Dorstenia* (Moraceae) with introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to *Flora Neotropica Monograph 7*. // *Flora Neotropica*. 2001. V. 83. P. 1-346.
11. Berg C.C. The Castilleae, a tribe of the Moraceae, renamed and redefined due to the exclusion of the type genus *Olmedia* from the “*Olmedieae*” // *Acta Botanica Neerlandica*. 1977. V. 75. P. 73-82.
12. Berg C.C. *Flora Neotropica Monograph 7: Olmedieae, Brosimae* (Moraceae). New York. 1972. 228 p.
13. Bhadra S., Mohan N., Parikh G., Nair S. Possibility of *Artocarpus heterophyllus* latex as an alternative source for natural rubber // *Polymer Testing*. 2019. V. 79(6). 106066. DOI: 10.1016/j.polymertesting.2019.106066
14. Clement W.L., Weiblen G.D. Morphological Evolution in the Mulberry Family (Moraceae) // *Systematic Botany*. 2009. V. 34(3). P. 530–552. DOI: 10.1600/036364409789271155
15. Conn B.J., Damas K.Q. *Guide to Trees of Papua New Guinea*. 2024. URL: <https://www.pngplants.org/PNGtrees> (Accessed on: 01 Oct 2024)
16. Corner E.J.H. The classification of Moraceae // *Gard. Bull. Singapore*. 1962. V.19. P. 187-252.
17. Datwyler S.L., Weiblen G.D. On the origin of the fig: phylogenetic relationships of Moraceae from *ndhF* sequences // *Am J Bot*. 2004. V. 91(5). P.767-777. DOI: 10.3732/ajb.91.5.767
18. Flora of China Online. Moraceae. *Streblus Loureiro*. 2024. V.5. P. 28. URL: [https://http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=2&taxon\\_id=131674](https://http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=131674) (Accessed on: 01 Oct 2024)
19. Gardner E.M., Garner M., Cowan R., Dodsworth S., Epiawalage N., Arifiani D., Sahromi, Baker W.J., Forest F., Maurin O., Zerega N.J.C., Monro A.K., Hipp, A. Repeated parallel losses of inflexed stamens in Moraceae: Phylogenomics and generic revision of the tribe Moreae and the reinstatement of the tribe Olmedieae (Moraceae) // *Taxon*. 2021. V. 70. P. 946-988. DOI: 10.1002/tax.12526
20. Gillespie A.R., Bocanegra-Ferguson D.M., Jimenez-Osornio J.J. The propagation of *Ramón* (*Brosimum alicastrum* Sw.; Moraceae) in Mayan homegardens of the Yucatan peninsula of Mexico // *New Forests*. 2004. V. 27. P. 25–38. DOI: 10.1023/A:1025081224852
21. Jagtap U.B., Bapat V.A. *Artocarpus*: A review of its traditional uses, phytochemistry and pharmacology // *Journal of Ethnopharmacology*. 2010. V.129(2). P. 142-166. DOI: 10.1016/j.jep.2010.03.031
22. Kiss T, Kis M, Abel S, Solymosy F. Nucleotide sequence of the 17S-25S spacer region from tomato rDNA // *Nucleic Acids Res*. 1988. V.16(14B). P.7179. doi: 10.1093/nar/16.14.7179
23. Kloucek P., Svobodova B., Polesny Z., Langrova I., Smrcek S., Kokoska L. Antimicrobial activity of some medicinal barks used in Peruvian Amazon // *Journal of Ethnopharmacology*. 2007. V. 111(2). P. 427–429. doi: 10.1016/j.jep.2006.11.010
24. Lewinsohn T.M. The geographical distribution of plant latex. *Chemoecology*. 1991. V. 2. P. 64-68. DOI: 10.1007/BF01240668
25. Macbride J.F. *Flora of Peru. Moraceae* // *Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 1937. V. 13(2, 2). P. 274–331.
26. Mennega A.M.W., Lanzing-Vinkenborg M. On the wood anatomy of the tribe “*Olmedieae*” (Moraceae) and the position of the genus *Olmedia* R. & P. // *Acta Bot. Neerl.* 1977. V.26. P.1-27.
27. Nepal M.P., Ferguson C.J. Phylogenetics of *Morus* (Moraceae) Inferred from ITS and *trnL-trnF* Sequence Data // *Systematic Botany*. 2012. V.37(2). P.442-450. DOI: 10.2307/41515134
28. Piva L.R.O., Jardine K.J., Cobello L.O., Gimenez B.O., Durgante F.M., Higuchi N., Chambers J. Q. Demonstration of a Strict Molecular Oxygen Requirement of Yellow Latex Oxidation in the Central Amazon Canopy Tree *Muiratinga* (*Maquira sclerophylla* (Ducke) C.C. Berg) // *Rev. Virtual Quim*. 2018. V. 10 (5). P. 1316-1326. DOI: 10.21577/1984-6835.20180090

29. Plants of the World Online. 2024. URL: <https://wfoplantlist.org> (Accessed on: 01 Oct 2024)
30. Poczai P, Hyvönen J. Nuclear ribosomal spacer regions in plant phylogenetics: problems and prospects. *Mol Biol Rep.* 2010. V.37(4). P.1897-1912. doi: 10.1007/s11033-009-9630-3
31. Schultes R.E. De plantis toxicaris e mundo novo tropicale commentationes XXVI: ethnopharmacological notes on the flora of northwestern South America // *Botanical Museum Leaflets, Harvard University.* 1980. V. 28(1). P. 1- 45.
32. Schultes R.E. De plantis toxicaris e mundo novo tropicale commentationes XXXII. Notes, primarily of field tests and native nomenclatures on biodynamic plants of the North-West Amazon // *Botanical Museum Leaflets, Harvard University.* 1983. V. 29(3). P. 251-273.
33. Sinjare D.Y.Kh. Molecular identification of *Morus* ssp. In Duhok using nuclear ITS region and chloroplast *Matk* gene // *Basrah J. Agric. Sci.* 2024. V.37(1). P.86-93. doi: 10.37077/25200860.2024.37.1.07
34. Standley P.C., Steyermark J.A. Flora of Guatemala. Moraceae // *Fieldiana.* 1946. V. 24, Part IV. P.10-58.
35. Stewart W.D., Wachtel W.L., Shipman J.J., Yanko J.A. Synthesis of rubber by Fungi // *Science.* 1955. V. 122. P. 1271-1272. DOI: 10.1126/science.122.3183.1271
36. Takaiwa F, Oono K, Sugiura M. Nucleotide sequence of the 17S-25S spacer region from rice rDNA // *Plant Mol Biol.* 1985. V.4(6). P.355-364. doi: 10.1007/BF02418257
37. Tawan C. *Ficus elastica* Roxb. In: *Plant Resources of South-East Asia (PROSEA) No. 18: Plants producing exudates* [ed. by Boer, E. Ella, A. B.]. 2000. The Netherlands: Backhuys Publisher. P. 69-73.
38. The World Flora Online. 2024. URL: <http://www.worldfloraonline.org> (Accessed on: 01 Oct 2024)
39. Useful Tropical Plants. 2024. URL: <https://tropical.theferns.info/> (Accessed on: 01 Oct 2024)
40. Xuan Y, Wu Y, Li P, Liu R, Luo Y, Yuan J, Xiang Z, He N. Molecular phylogeny of mulberries reconstructed from ITS and two cpDNA sequences // *Peer J.* 2019. V.7. e8158. doi: 10.7717/peerj.8158
41. Yokota Y, Kawata T, Iida Y, Kato A, Tanifuji S. Nucleotide sequences of the 5.8S rRNA gene and internal transcribed spacer regions in carrot and broad bean ribosomal DNA // *J Mol Evol.* 1989. V.29(4). P.294-301. doi: 10.1007/BF02103617
42. Zeng Q, Chen H, Zhang C, Han M, Li T, Qi X, Xiang Z, He N. Definition of Eight Mulberry Species in the Genus *Morus* by Internal Transcribed Spacer-Based Phylogeny // *PLoS One.* 2015. V.10(8). e0135411. doi: 10.1371/journal.pone.0135411
43. Zerega N.J.C., Clement W.L., Datwyler S.L., Weiblen G.D. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 2005. V. 37(2). P. 402–416. DOI: 10.1016/j.ympev.2005.07.004
44. Zerega N.J.C., Gardner E.M. Delimitation of the new tribe Parartocarpeae (Moraceae) is supported by a 333-gene phylogeny and resolves tribal level Moraceae taxonomy // *Phytotaxa.* 2019. V. 388(4). P. 253-265.
45. Zerega, N.J.C., Nur Supardi, M.N., Motley, T.J. Phylogeny and Recircumscription of Artocarpeae (Moraceae) with a Focus on *Artocarpus* // *Systematic Botany.* 2010. V.35. P.766-782. doi: 10.1600/036364410X539853

### References

- Alvarez I, Wendel JF. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Mol Phylogenet Evol.* 2003. V.29(3). P.417-434. doi: 10.1016/s1055-7903(03)00208-2
- Baldwin BG. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the compositae. *Mol Phylogenet Evol.* 1992. V.1(1). P.3-16. doi: 10.1016/1055-7903(92)90030-k
- Baldwin BG, Sanderson MJ, Porter JM, Wojciechowski MF, Campbell CS, Donoghue M. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence of Angiosperm phylogeny. *Ann. Missouri Bot Gard.* 1995. V.82. P.247-277. doi: 10.2307/2399880
- Berg C.C. Flora Malesiana precursor for the treatment of Moraceae 8: Other genera than *Ficus*. *Blumea* 2005. V.50. P. 535–550. DOI: 10.3767/000651905X622815
- Berg C.C. Moreae, Artocarpeae, and Dorstenia (Moraceae) with introductions to the family and *Ficus* and with additions and corrections to Flora Neotropica Monograph 7. *Flora Neotropica.* 2001. V. 83 . P. 1-346.
- Berg C.C. The Castilleae, a tribe of the Moraceae, renamed and redefined due to the exclusion of the type genus *Olmedia* from the “Olmedieae”. *Acta Botanica Neerlandica.* 1977. V. 75. P. 73-82.
- Berg C.C. Flora Neotropica Monograph 7: Olmediae, Brosimae (Moraceae). New York. 1972. 228 p.
- Bhadra S., Mohan N., Parikh G., Nair S. Possibility of *Artocarpus heterophyllus* latex as an alternative source for natural rubber. *Polymer Testing.* 2019. V. 79(6). 106066. DOI: 10.1016/j.polymertesting.2019.106066
- Chemeris A.V., Vakhitov V.A. The primary structure of the 5.8S rRNA gene and the internal transcribed spacers of rDNA in the diploid wheat *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. *Molecular Biology.* 1989. V.23. P.320-326.



10. Clement W.L., Weiblen G.D. Morphological Evolution in the Mulberry Family (Moraceae). *Systematic Botany*. 2009. V. 34(3). P. 530–552. DOI: 10.1600/036364409789271155
11. Conn B.J., Damas K.Q. Guide to Trees of Papua New Guinea. 2024. URL: <https://www.pngplants.org/PNGtrees> (Accessed on: 01 Oct 2024)
12. Corner E.J.H. The classification of Moraceae. *Gard. Bull. Singapore*. 1962. V.19. P. 187-252.
13. Datwyler S.L., Weiblen G.D. On the origin of the fig: phylogenetic relationships of Moraceae from ndhF sequences. *Am J Bot*. 2004. V. 91(5). P.767-777. DOI: 10.3732/ajb.91.5.767
14. Flora of China Online. Moraceae. Streblus Loureiro. 2024. V.5. P. 28. URL: [http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora\\_id=2&taxon\\_id=131674](http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=131674) (Accessed on: 01 Oct 2024)
15. Gardner E.M., Garner M., Cowan R., Dodsworth S., Epiawalage N., Arifiani D., Sahromi, Baker W.J., Forest F., Maurin O., Zerega N.J.C., Monro A.K., Hipp, A. Repeated parallel losses of inflexed stamens in Moraceae: Phylogenomics and generic revision of the tribe Moreae and the reinstatement of the tribe Olmedieae (Moraceae). *Taxon*. 2021. V. 70. P. 946-988. DOI: 10.1002/tax.12526
16. Gillespie A.R., Bocanegra-Ferguson D.M., Jimenez-Osornio J.J. The propagation of Ramón (*Brosimum alicastrum* Sw.; Moraceae) in Mayan homegardens of the Yucatan peninsula of Mexico. *New Forests*. 2004. V. 27. P. 25–38. DOI: 10.1023/A:1025081224852
17. Golovkin B.N., Zolkin S.Yu., Trofimova I.A. Medicinal botany. Moscow. 2019. 326 p. + 12 p.ill. (In Russian).
18. Jagtap U.B., Bapat V.A. Artocarpus: A review of its traditional uses, phytochemistry and pharmacology. *Journal of Ethnopharmacology*. 2010. V.129(2). P. 142-166. DOI: 10.1016/j.jep.2010.03.031
19. Kiss T, Kis M, Abel S, Solymosy F. Nucleotide sequence of the 17S-25S spacer region from tomato rDNA. *Nucleic Acids Res*. 1988. V.16(14B). P.7179. doi: 10.1093/nar/16.14.7179
20. Kloucek P., Svobodova B., Polesny Z., Langrova I., Smrcek S., Kokoska L. Antimicrobial activity of some medicinal barks used in Peruvian Amazon. *Journal of Ethnopharmacology*. 2007. V. 111(2). P. 427–429. doi: 10.1016/j.jep.2006.11.010
21. Kuluev B.R., Garafutdinov R.R., Maksimov I.V., Sagitov A.M., Chemeris D.A., Knyazev A.V., Vershinina Z.R., Baymiev An.K., Muldashev A.A., Baymiev Al.K., Chemeris A.V. Natural rubber, its sources and components. *Biomics*. 2015. V. 7(4). P. 224-283. (In Russian).
22. Kuluev B.R., Sagitov A.M., Knyazev A.V., Muldashev A.A., Baymiev An.K., Milyukova O.G., Kinzyabulatov R.R., Fateryga A.V., Fedyaev V.V., Baymiev Al.K., Lebedev Yu.A., Chemeris A.V. Non-hevea rubber and rubber-bearing plants in the patent documents of past centuries. *Biomics*. 2018. V.10(3). P.220-246. DOI: 10.31301/2221-6197.bmcs.2018-32 (In Russian)
23. Lewinsohn T.M. The geographical distribution of plant latex. *Chemoecology*. 1991. V. 2. P. 64-68. DOI: 10.1007/BF01240668
24. Macbride J.F. Flora of Peru. Moraceae. *Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 1937.V. 13(2, 2). P. 274–331.
25. Mennega A.M.W., Lanzing-Vinkenborg M. On the wood anatomy of the tribe “Olmedieae” (Moraceae) and the position of the genus *Olmedia* R. & P. *Acta Bot. Neerl.* 1977. V.26. P.1-27.
26. Nepal M.P., Ferguson C.J. Phylogenetics of *Morus* (Moraceae) Inferred from ITS and trnL-trnF Sequence Data // *Systematic Botany*. 2012. V.37(2). P.442-450. DOI: 10.2307/41515134
27. Piva L.R.O., Jardine K.J., Cobello L.O., Gimenez B.O., Durgante F.M., Higuchi N., Chambers J. Q. Demonstration of a Strict Molecular Oxygen Requirement of Yellow Latex Oxidation in the Central Amazon Canopy Tree *Muiratinga* (*Maquira sclerophylla* (Ducke) C.C. Berg). *Rev. Virtual Quim.* 2018. V. 10(5). P. 1316-1326. DOI: 10.21577/1984-6835.20180090
28. Plants of the World Online. 2024. URL: <https://wfpplantlist.org> (Accessed on: 01 Oct 2024)
29. Poczai P, Hyvönen J. Nuclear ribosomal spacer regions in plant phylogenetics: problems and prospects. *Mol Biol Rep*. 2010. V.37(4). P.1897-1912. doi: 10.1007/s11033-009-9630-3
30. Sagitov A.M., Zolkin S.Yu., Kuluev B.R., Gimalov F.R., Knyazev A.V., Chemeris A.V. *Castilla elastica* Cerv. is almost forgotten rubber-bearing plant. *Biomics*. 2021. V.13(2). P. 106-137. DOI: 10.31301/2221- 6197.bmcs.2021-9 (In Russian)
31. Schultes R.E. De plantis toxicaris e mundo novo tropicale commentationes XXVI: ethnopharmacological notes on the flora of northwestern South America. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University*. 1980. V. 28 (1). P. 1- 45.
32. Schultes R.E. De plantis toxicaris e mundo novo tropicale commentationes XXXII. Notes, primarily of field tests and native nomenclatures on biodynamic plants of the North-West Amazon. *Botanical Museum Leaflets, Harvard University*. 1983. V. 29 (3). P. 251-273.
33. Sinjare D.Y.Kh. Molecular identification of *Morus* ssp. In Duhok using nuclear ITS region and chloroplast *Matk* gene. *Basrah J. Agric. Sci.* 2024. V.37(1). P.86-93. doi: 10.37077/25200860.2024.37.1.07

34. Standley P.C., Steyermark J.A. Flora of Guatemala. Moraceae. Fieldiana. 1946. V. 24, Part IV.P.10-58.
35. Stewart W.D., Wachtel W.L., Shipman J.J., Yanko J.A. Synthesis of rubber by Fungi. *Science*. 1955. V. 122. P. 1271-1272. DOI: 10.1126/science.122.3183.1271
36. Takaiwa F, Oono K, Sugiura M. Nucleotide sequence of the 17S-25S spacer region from rice rDNA. *Plant Mol Biol*. 1985. V.4(6). P.355-364. doi: 10.1007/BF02418257
37. Tawan C. *Ficus elastica* Roxb. In: Plant Resources of South-East Asia (PROSEA) No. 18: Plants producing exudates [ed. by Boer, E. Ella, A. B.]. 2000. The Netherlands: Backhuys Publisher. P. 69-73.
38. The World Flora Online. 2024. URL: <http://www.worldfloraonline.org> (Accessed on: 01 Oct 2024)
39. Useful Tropical Plants. 2024. URL: <https://tropical.theferns.info/>(Accessed on: 01 Oct 2024)
40. Xuan Y, Wu Y, Li P, Liu R, Luo Y, Yuan J, Xiang Z, He N. Molecular phylogeny of mulberries reconstructed from ITS and two cpDNA sequences. *Peer J*. 2019. V.7. e8158. doi: 10.7717/peerj.8158
41. Yokota Y, Kawata T, Iida Y, Kato A, Tanifuji S. Nucleotide sequences of the 5.8S rRNA gene and internal transcribed spacer regions in carrot and broad bean ribosomal DNA. *J Mol Evol*. 1989. V.29(4). P.294-301. doi: 10.1007/BF02103617
42. Zeng Q, Chen H, Zhang C, Han M, Li T, Qi X, Xiang Z, He N. Definition of Eight Mulberry Species in the Genus *Morus* by Internal Transcribed Spacer-Based Phylogeny. *PLoS One*. 2015. V.10(8). e0135411. doi: 10.1371/journal.pone.0135411
43. Zerega N.J.C., Clement W.L., Datwyler S.L., Weiblen G.D. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2005. V. 37(2). P. 402–416. DOI: 10.1016/j.ympev.2005.07.004
44. Zerega N.J.C., Gardner E.M. Delimitation of the new tribe Parartocarpeae (Moraceae) is supported by a 333-gene phylogeny and resolves tribal level Moraceae taxonomy. *Phytotaxa*. 2019. V. 388 (4). P. 253-265.
45. Zerega, N.J.C., Nur Supardi, M.N., Motley, T.J. Phylogeny and Recircumscription of Artocarpeae (Moraceae) with a Focus on *Artocarpus*. *Systematic Botany*. 2010. V.35. P.766-782. doi: 10.1600/036364410X539853