

Филогенетическая биогеография семейства Aristolochiaceae s. l.

Phylogenetic biogeography of Aristolochiaceae s. l.

Кандидов М. В., Иовлев П. С.

Kandidov M. V., Iovlev P. S.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия.

E-mails: mvkandidov@mail.ru, iovlev.petr@gmail.com

M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. Был проведен анализ молекулярно-генетических данных 28 видов семейства Aristolochiaceae s. l., состоящих в разных родах. В результате была построена оригинальная кладограмма, которая легла в основу составления картосхемы корреляции филогенетических связей и ареалов выбранных видов семейства Aristolochiaceae s. l.

Ключевые слова. Биогеография, история расселения, молекулярно-генетический анализ, Aristolochiaceae s. l.

Summary. The original molecular data analyses of 28 species from different genera of Aristolochiaceae s. l. family was analyzed. As a result, the cladogram was built, and it formed the basis for compiling maps of the correlation of phylogenetic relationships and modern areals of species from Aristolochiaceae s. l. family, which were chosen for analysis.

Key words. Aristolochiaceae s. l., biogeography, molecular analysis, the history of distribution.

В современной систематике цветковых растений (APG III, 2009; APG IV, 2016) семейство Aristolochiaceae s. l. входит в порядок перечные (Piperales), который также включает в себя также семейства перечные (Piperaceae) и зауруровые (Saururaceae). В настоящее время Aristolochiaceae s. l. состоит из родов *Asarum*, *Saruma*, *Aristolochia*, *Thottea*, *Pararistolochia*, *Hydnora*, *Prosopanche* и *Lactoris* (The Plant List, <http://www.theplantlist.org/>). Стоит также отметить, что роды *Asarum*, *Thottea* и *Aristolochia* подразделяются некоторыми систематиками на несколько самостоятельных родов.

Семейство Aristolochiaceae s. l. представлено преимущественно корневищными многолетними травами или деревянистыми лианами (однако известны также кустарники) (Engler, 1886). Листья очередные, черешковые, простые, цельные или иногда двух-, трех- или пальчатолопастные, цельнокрайные. Цветки одиночные или собраны в соцветия извилины. Периант обычно простой, венчиковидный, 6 тычинок сростаются с столбиком в гиностемий. Гинецей ценокарпный, завязь редко почти верхняя или полунижняя, но чаще всего – нижняя. Плоды – обычно многосеменные коробочки, листовки или кожистые ягоды (Трифорова, 1980). В целом, у семейства наблюдаются некоторые уникальные черты, связанные с особенностями опыления. В частности, это несоответствие размеров цветка и величины опылителя, что нередко приводит к гигантизму первых (*Aristolochia gigantea* Mart.). Часто цветки имеют вид плодовых тел грибов и обладают соответствующим запахом, привлекая тем самым опылителей (Vogel, 1978). Процессы диссеминации также очень разнообразны. Часто плоды распространяются эндозоохорно (Huber, 1993; Meijer, 1993; De Groot et al., 2006) либо эпизоохорно (Hoehne, 1942). Другие представители семейства, которые имеют плоды-листочки, приспособлены к анемохории.

Интерес вызывает географическое распространение семейства Aristolochiaceae s. l. Так, род *Saruma* встречается только на территории Юго-Западного Китая. Очень близкий род *Asarum* имеет три территории обитания: крупный ареал в Юго-Восточной Азии, субмеридианально вытянутый ареал в Северной Америке и один вид (*Asarum europaeum* L.) – широко распространенный в Европе (Kukkonen, Uotila, 1977). Роды *Thottea* и *Pararistolochia* имеют дизъюнкции и произрастают в Азии, части Экваториальной Африки, на острове Новая Гвинея и в отдельных частях Австралии (Huber, 1993). Ареал

типового рода *Aristolochia* охватывает Восточную и Юго-Восточную части Азии, Зондские острова, Северную Австралию, большие территории в Северной и Центральной Африке, в Северной и Южной Америке и в Средиземноморье (Huber, 1993). В России *Aristolochia* произрастает на Кавказе и на Восточно-Европейской равнине. Все виды рода *Hydnora* встречаются в Африке, оба вида рода *Prosopanche* – в Южной Америке (Meijer, 1993). Монотипный род *Lactoris* произрастает лишь на острове Маса-Тьера, в составе архипелага Хуан-Фернандес (Morrone, 2017; Skottsberg, 1956).

Целью нашей работы является реконструкция возможных путей расселения представителей семейства Aristolochiaceae s. l. Для этого были отобраны 28 видов, представляющие все подсемейства, обладающие различной степенью морфологического сходства и отличия и из разных частей ареала семейства. Чтобы получить желаемые результаты и достичь необходимой цели, был использован кладистический метод (Hennig, 1950). Для наиболее точного результата в список исследуемых таксоном необходимо внести вид, не состоящий в близком родстве с исследуемыми в качестве внешней группы (outgroup) (Абрамсон, 2013). В данной работе в качестве таковой была использована *Canella winterana* (L.) Gaertn., семейство Canellaceae (из сестринского по отношению к Piperales порядка Magnoliales: APG IV 2016).

Для построения кладограммы, наиболее полно отражающей родство представителей семейства Aristolochiaceae s. l. друг с другом, были использованы два метода, наиболее полно подходящих для этой цели (Cox et al., 2016; Lomolino et al., 2016). Молекулярно-генетический метод основан на сравнении только генетических характеристик, то есть последовательностей нуклеотидов определенных фрагментов ДНК и /или РНК (использовались гены *matK*, *matR*, *rbcL*, а также спейсер *trnL–trnF*) у разных таксонов (Hedges, 2013; Lomolino et al., 2016, GenBank, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Морфологический метод основан на детальном анализе морфологических признаков растений и сравнении их у отдельных представителей исследуемой группы (Lomolino et al., 2016). В результате были построены оригинальные «молекулярно-генетическая» и «морфологическая» кладограммы, а затем – при объединении их *data matrix* – комплексная, по топологии очень сходная с первой.

Совместив молекулярно-генетическую *data matrix* с морфологической, мы получили комплексную кладограмму (рис. 1). Именно она должна наиболее полно отражать филогенетические взаимоотношения между исследованными таксонами и может служить основой при создании гипотез расселения представителей семейства Aristolochiaceae s. l.

Анализируя топологию полученной кладограммы (рис. 1), мы убеждаемся в базальном положении *Lactoris fernandeziana* – т. е., этот монотипный род является базальным представителем семейства. Далее, ближе к основанию кладограммы, расположен род *Saruma*. Он является сестринским по отношению к роду *Asarum*, который, вероятно, произошел от *Saruma*. Изученные таксоны *Asarum* формируют две клады, одна из которых содержит азиатские виды, а другая – сестринские европейские и североамериканские. Два сестринских рода – *Hydnora* и *Prosopanche*, занимают также довольно близкое положение к основанию кладограммы и являются сестринскими по отношению к Aristolochioideae. Терминальная часть кладограммы состоит преимущественно из видов рода *Aristolochia*. Ближайшее к основанию положение занимают североамериканские виды, на следующей ступени расположен один южноамериканский вид, далее – азиатские и африканские, а далее виды, произрастающие в Европе и, наконец, терминальное положение занимают произрастающие в Закавказье и на территории Аравийского полуострова кирказоны. Изученные таксоны рода *Pararistolochia* занимают промежуточное положение между различными видами *Aristolochia*, таким образом, самостоятельность этого рода сомнительна. На комплексной кладограмме мы маркировали каждый из исследованных видов определенным цветом, соответствующем региону произрастания (рис. 1); «в сумме» эти регионы соответствуют ареалу семейства Aristolochiaceae s. l.

Основываясь на топологии полученной кладограммы, мы можем разделить все виды (исключая outgroup) на две условные клады: «лавразийскую» и «тропическую». В первую вошли виды родов *Asarum* и *Saruma*, которые перемещались на территории Северной Америки и Евразии напрямую, расселяясь на север, и их современный ареал охватывает исключительно территории данных материков. Остальные виды вошли в «тропическую» кладу и заселяли в начале преимущественно тропики и лишь позже попали в умеренные регионы Евразии.

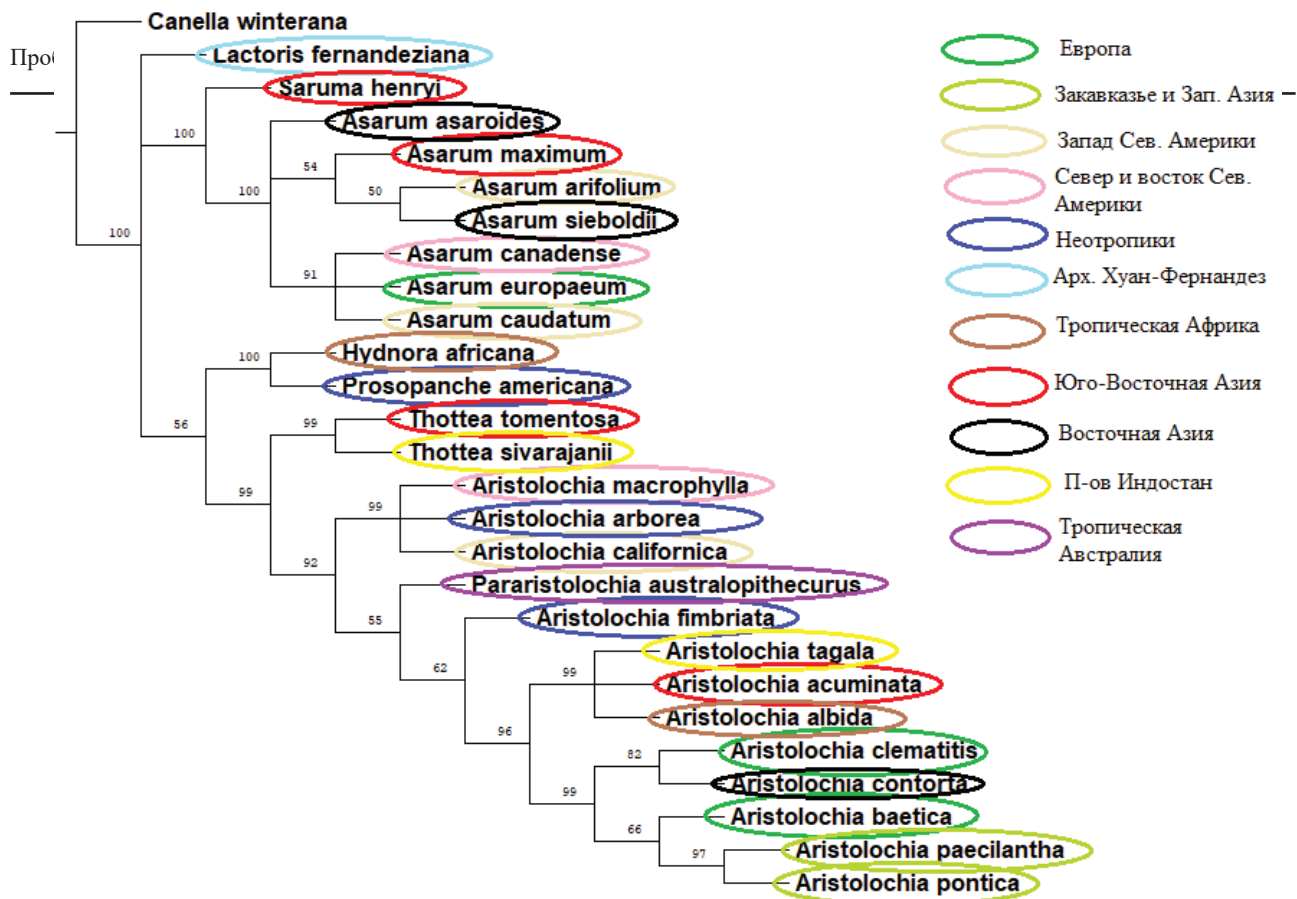


Рис 1. Комплексная кладограмма семейства Aristolochiaceae s. l. с ареалами.

На оригинальной комплексной кладограмме базальным таксоном является *Lactoris fernandeziana*, произрастающий на острове Маса-Тьерра, входящем в состав архипелага Хуан-Фернандес. Пыльца этого рода также была найдена в Австралии и датирована верхним мелом (Macphail, et al., 1997), что говорит о гораздо более широком ареале этого рода в позднем мезозое. Также близко к основанию кладограммы располагается род *Saruma*, произрастающий в Восточной Азии и северной части Юго-Восточной Азии; следовательно, представители семейства распространялись через западную часть Северной Америки и проникли таким образом в Азию (рис. 2). Этот процесс происходил через Берингию и далее на юг, вплоть до современного ареала рода *Saruma*; данный род дал начало роду *Asarum*, виды которого впоследствии двигались на запад. Европа, по-видимому, была некой транзитной территорией их расселения и именно здесь «осел» типовой вид рода – *A. europaeum*.

Возникнув в западной части Гондваны, представители рода *Prosopanche* так и остались в ней, в дальнейшем расселившись по территории Южной Америки. Сестринская группа – род *Hydnora* – продвинулся на восток и переселился в дальнейшем на территорию Африки (вероятно, по сохранявшимся некоторое время после разделения двух континентов сухопутным мостам).

Род *Thottea* двигался на восток, проникнув на территорию Индостана, в то время, когда тот еще не был частью Евразии. Другие представители типового подсемейства Aristolochioideae осваивали иные пути расселения. Группа видов *Aristolochia* проникла из западной части Южной Америки в Северную. Наконец, происходил еще один процесс движения на восток: остальные исследованные виды *Aristolochia* проникли в более восточные территории, например, *A. acuminata*, которая сначала переселилась в Австралию, в дальнейшем двигалась на север и через Малайзию достигла Юго-Восточной Азии; другие же таксоны повторно заселили тропическую часть Африки (*A. albida*). Некоторые виды и вовсе не продвинулись далее восточного побережья Южной Америки, примером таких может служить *A. fimbriata*. Наконец, часть видов, например, *A. tagala*, достигли Индостана и проникли через него на территорию Евразии.

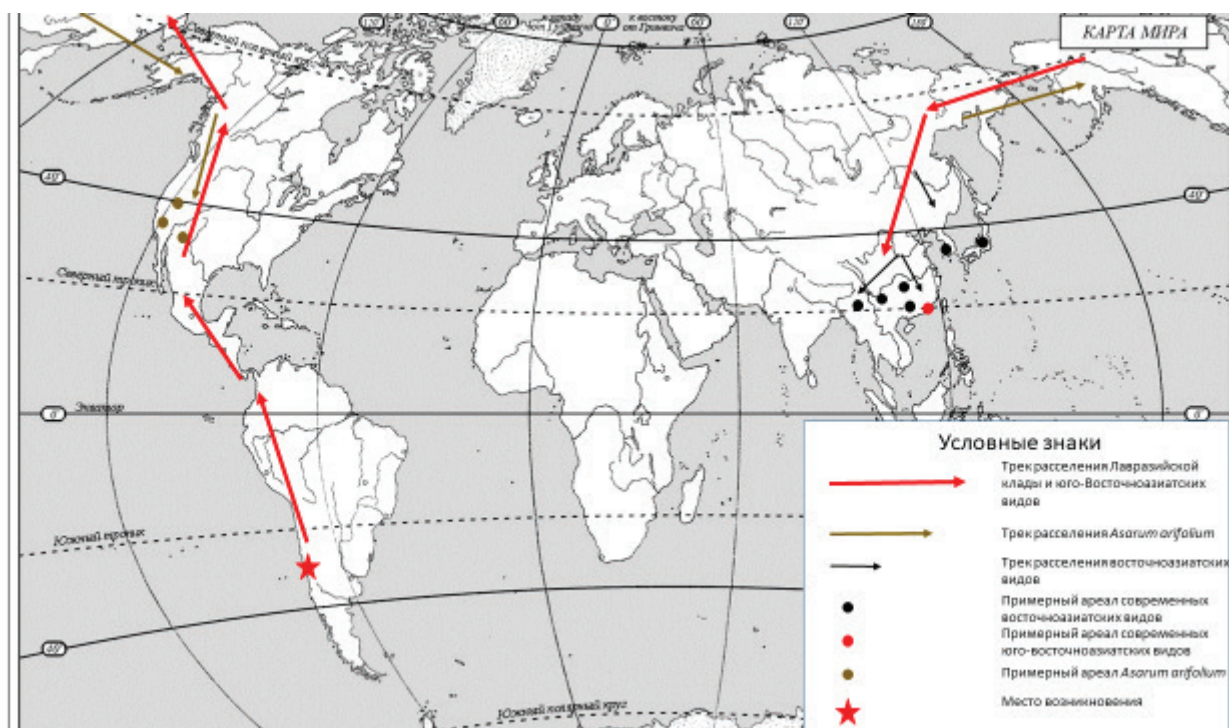


Рис. 2. Пути расселения представителей «лавразийской» клады Aristolochiaceae s. l.

Когда виды *Aristolochia* достигли Евразии, их треки вновь разделились. Некоторые виды продвинулись на восток – в Восточную Азию. Другие расселялись на запад, а один из них расселился по умеренным областям Европы и Азии (*A. clematitis*). Другой вид – *A. baetica* – достиг территорий Юго-Западной Европы и добрался через Гибралтар до Северной Африки, освоив часть Атласа. Таким образом, произошло третье заселение Африки представителями этого семейства (рис. 3).

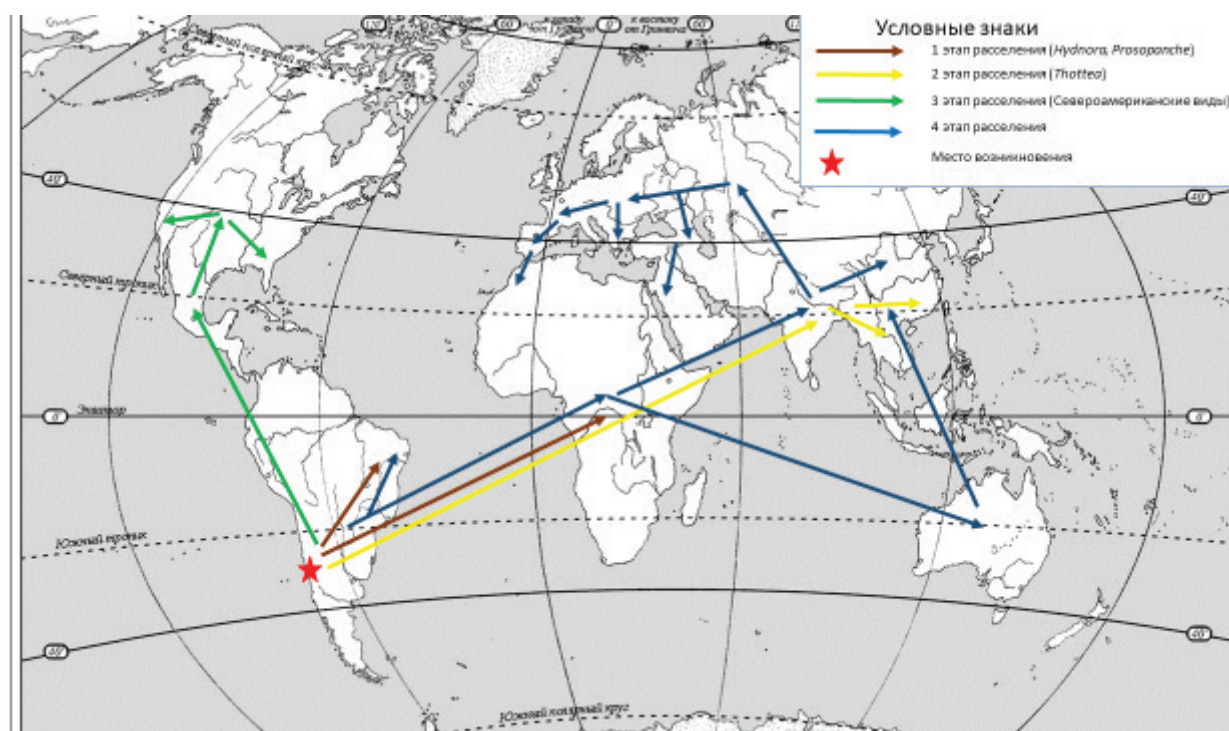


Рис. 3. Пути расселения представителей «тропической» клады Aristolochiaceae s. l.

В нашей работе проанализированы экологические и таксономические материалы, положение *Aristolochiaceae* s. l. в различных филогенетических системах, морфологические признаки и особенности, присущие различным представителям семейства. Были построены «морфологическая», «молекулярно-генетическая» и комплексная кладограммы, последняя из которых наиболее полно отражает филогенетические связи исследованных таксонов семейства. На основании проведенного анализа были предложены гипотетические пути расселения представителей *Aristolochiaceae*, сформировавшие современный ареал семейства.

Предложенная гипотеза описывает как достаточно тривиальные, так и весьма необычные треки расселения. Для верификации предложенной модели расселения *Aristolochiaceae* на следующем этапе работы мы планируем расширить состав анализируемых таксонов, привлечь палеоботанические данные, а также провести калибровку относительного геологического времени для основных событий расселения семейства.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н. И.** Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию // Труды Зоологического института РАН, 2013. Приложение № 2. – С. 219–229.
- Трифонов В. И.** Порядок кирказоновые (*Aristolochiales*) // Жизнь растений Т. 5. / А. Л. Тахтаджян (ред.). – Москва: Просвещение, 1980. – С. 172–175.
- Angiosperm Phylogeny Group.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Botanical Journal of the Linnean Society, 2009. – Vol. 161, № 2. – P. 105–121.
- The Angiosperm Phylogeny Group.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Botanical Journal of the Linnean Society, 2016. – Vol. 181, № 1. – P. 1–20.
- Angiosperm Phylogeny Website:** База данных систематики и географии порядков и семейств растений // URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html/> (дата обращения: 03.11.2019).
- Cox C. B., Moore P. D., Ladle R. J.** Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach. – Wiley-Blackwell, 2016. – 496 p.
- De Groot H., Wanke S., Neinhuis C.** Revision of the genus *Aristolochia* L. (*Aristolochiaceae*) in Africa, Madagascar and adjacent islands // Botanical Journal of the Linnean Society, 2006. – Vol. 151. – Pp. 219–238.
- Engler A.** Über Familien der Lactoridaceae // Botanischer Jahrbuch für Systematik, 1886. – B. 8. – Pp. 53–56.
- GenBank:** База данных общедоступных последовательностей ДНК // URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (дата обращения: 12.11.2019).
- Heads M.** Biogeography of Australasia: A Molecular Analysis. – Cambridge University Press, 2013. – 503 p.
- Hennig W.** Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. – Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. – 370 p.
- Hoehne F. C.** Flora Brasílica. Vol. XV (II). *Aristolochiaceae*. – SP: Secretaria Da Agricultura-São Paulo, 1942. – 121 p.
- Huber H.** *Aristolochiaceae* // Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. / Ed. K. Kubitzki. – Berlin: Springer, 1993. – Pp. 129–137.
- Kukkonen I., Uotila P.** On the taxonomy, morphology and distribution of *Asarum europaeum* (*Aristolochiaceae*) // Annales Botanici Fennici, 1977. – Vol. 14. – Pp. 131–142.
- Lomolino M. V., Riddle B. R., Whittaker R. J.** Biogeography. – Oxford University Press, 2016. – 730 p.
- Macphail M. K., Partridge A. D., Truswell E. M.** Fossil pollen records of the problematical primitive angiosperm family *Lactoridaceae* in Australia // Plant Systematic & Evolution, 1999. – Vol. 214. – Pp. 199–210.
- Meijer W.** *Hydnoraceae* // Families and Genera of Vascular Plants. Vol. 2. / K. Kubitzki (Ed.) – Berlin: Springer, 1993. – Pp. 341–343.
- Morrone J. J.** Neotropical Biogeography: Regionalization and Evolution. – CRC Press, 2017. – 312 p.
- Skottsberg C.** Derivation of the flora and fauna of Juan Fernandez and Easter Island // The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island / C. Skottsberg (Ed.). – Cambridge: Cambridge University Press, 1956. – Vol. 1. – Pp. 193–438.
- The Plant List:** Checklist of all known plant species // URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 03.11.2019).
- Vogel S.** Fungus-gnat flowers mimicking fungi // Flora (Jena), 1978. – Vol. 167. – Pp. 329–366.