

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ИССЛЕДОВАНИИ РАСТЕНИЙ
И ХЕМОСИСТЕМАТИКА

УДК 581.9

DOI: 10.14258/pbssm.2019001

**Филогенетическая биогеография порядка Dioscoreales:
молекулярно-генетический анализ**

Phylogenetic biogeography of Dioscoreales: molecular genetic analysis

Гай В. Е.¹, Бобров А. В.¹, Здравчев Н. С.^{1,2}

Gai V. E.¹, Bobrov A. V.¹, Zdravchev N. S.^{1,2}

¹Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия.
E-mail: slavikgai@yandex.ru, avfch_bobrov@mail.ru

²Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН, г. Москва, Россия. E-mail: zdravchevnikita@yandex.ru

¹M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

²N. V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow, Russia

Реферат. Проведено молекулярно-генетическое исследование (по трем генам) представителей трех семейств порядка Dioscoreales (Dioscoreaceae, Burmanniaceae, Nartheciaceae). Установлено, что местом гипотетического обособления порядка Dioscoreales является Юго-Восточная Азия. После чего, наиболее вероятно, *Rajania* (Dioscoreaceae) расселилась дальним транспортом в Америку. Следующее филогенетическое событие – отделение *Geomitra* от остальных Dioscoreales – можно интерпретировать как викарное расселение. Впоследствии, вероятно, произошло вторичное заселение Центральной Америки, также дальним транспортом, где происходило викарное расселение в трех направлениях: северо-восточном – вплоть до восточного побережья Северной Америки; южном – до северной Аргентины; восточном – до Атлантического побережья материка. После чего так же, вероятно, дальним транспортом произошло заселение Африки и последующее викарное расселение в трех направлениях: северном – до Сахары; восточном – до побережья материка, а затем на Мадагаскар; южном – до северной части Южной Африки. После отделения остальных Dioscoreales от Burmanniaceae, *Avetra*, вероятнее всего, проникла на Мадагаскар дальним транспортом через Америку, а затем Африку. *Dioscorea* распространялась викарным путем на запад до Западной Азии, на юг до северного и северо-западного побережья Австралии, дальним транспортом в Америку, а затем викарно или, вероятно, дальним транспортом до юга Южной Америки и дальним транспортом в Африку и Европу.

Ключевые слова. Биогеография, история расселения, молекулярно-генетический анализ, филогения, Dioscoreales.

Summary. The molecular genetic study was conducted on three genes of three families of order Dioscoreales (Dioscoreaceae, Burmanniaceae, Nartheciaceae). It was found that the place of the hypothetical separation of the Dioscoreales is Southeast Asia. After that, most likely, *Rajania* (Dioscoreaceae) was settled by long-distance transport to America. The next phylogenetic event – the separation of *Geomitra* from the rest of Dioscoreales – can be interpreted as a vicarious settlement. Subsequently, there was probably a secondary settlement of Central America, also by long-distance transport, where the vicarious settlement took place in three directions: the northeast, up to the east coast of North America; southern, to northern Argentina; east, to the Atlantic coast of the mainland. After that, most likely, long-distance transport occurred the settlement of Africa and the subsequent vicar settlement in three directions: the northern, to the Sahara; east, to the coast of the mainland, and then to Madagascar; south, to the north of South Africa. After the remaining Dioscoreales were separated from the Burmanniaceae, *Avetra* most likely penetrated Madagascar by long-distance transport through America and then Africa. *Dioscorea* spread vicariously westward to Western Asia, southward to the northern and northwestern coast of Australia, distant transport to America, and then vicariously, or probably distant transport to southern South America and long-distance transport to Africa and Europe.

Key words. Biogeography, Dioscoreales, history of dispersion, molecular analysis, phylogeny.

В системе APG IV (Stevens, 2001) сформирован порядок Dioscoreales (диоскорейные), объединяющий 5 семейств (Dioscoreaceae, Burmanniaceae, Thismiaceae, Taccaceae, Nartheciaceae). Семейство Nartheciaceae занимает базальное положение в порядке Dioscoreales (sensu APG IV), объединяет 4–5 родов и около 35 видов (Tamura, 1998). В своем распространении группа преимущественно сосредоточена в северном полушарии, только *Nietneria* проникает в северную часть Южной Америки (Tamura, 1998). Семейство Nartheciaceae изучено недостаточно, а, так как оно базальное в порядке Dioscoreales, его признаки (анатомические, морфологические и т. д.) являются плезиоморфными для порядка в целом. Для решения проблемы филогенетической биогеографии порядка большое значение имеет реконструкция процесса расселения базального семейства – Nartheciaceae. Старшей сестринской группой для Dioscoreaceae является семейство Burmanniaceae, имеющее широкое распространение в тропических регионах (Maas-van de Kamer, 1998). Ареал семейства Dioscoreaceae субкосмополитный, максимальное разнообразие наблюдается в областях муссонного климата как в пределах, так и за пределами тропиков (Huber, 1998). Таким образом, наибольшая концентрация видов приходится на Центральную и Южную Мексику (около 70 видов), Центральную и Южную Бразилию (вероятно, свыше 120 видов), Чили (около 40 видов), Мадагаскар (37 видов), Индокитай (51 вид), Китай (48 видов).

Семейство Nartheciaceae представлено многолетними травянистыми корневищными растениями. Листья преимущественно в базальной розетке, очередные, унифациальные, линейные, мечевидные, либо ланцетные до яйцевидных (Tamura, 1998). Цветки тримерные, обоопольные, актиноморфные. Перигиний простой, венчиковидный, из 6 сегментов, в двух кругах по 3. Тепалии свободные, иногда срастаются основаниями. Тычинок 6 (в двух кругах по 3). Пыльники интродорзные или латродорзные. Завязь верхняя или полунижняя, из 3 карпелл, срастающихся основаниями. Плод – локулицидная или септицидная коробочка (Takhtajan, 2009).

Семейство Dioscoreaceae, объединяющее 4–20 родов и более чем 600 видов, представлено многолетними травянистыми растениями, кустарниками и лианами. У представителей диоскорейных часто имеются подземные, а также надземные запасующие клубни, побеги вьющиеся. Листья очередные, иногда супротивные, имеют характерное дуговидное или пальчатое жилкование. Цветки мелкие, обычно двудомные, на несочлененных цветоножках с брактеолями (или без них) или сидячие, собранные в пазушные соцветия; околоцветник простой, тримерный (Huber, 1998). Сегменты простого перигиния (тепалии) схожие, расположены в два круга. Тычинки располагаются в 2 круга по 3 в каждом. Тычиночные нити свободные или прикреплены к тепалиям, редко срастаются в тычиночную трубку. Теки пыльников могут быть разделены широкой перемычкой. Гинецей синкарпный. Плод коробочка (обычно из 3 плоских, тонких гнезд), реже крылатка или ягода. Семена небольших размеров, многочисленные (Тахтаджян, 1987).

Семейство Burmanniaceae – бесцветные сапрофитные или реже зеленые автотрофные однолетние и многолетние клубневые растения. Листья очередные, сидячие, цельные, мелкие. Цветки обычно актиноморфные, редко сидячие. Соцветия цимозные, 1–многоцветковые. Перигиний простой, тепалии (3 + 3, редко 4 + 4), сросшиеся в трубку (Maas-van de Kamer, 1998). Тычинок 6 или 3, в последнем случае они противостоят внутреннему кругу тепалиев. Пыльники интродорзные, чаще всего на коротких тычиночных нитях. Гинецей из 3, в той или иной степени сросшихся карпелл. Завязь нижняя, трехгнездная (Maas-van de Kamer, 1998). Столбик цилиндрический. Рыльце обычно из трех лопастей, противостоящих внешнему кругу тепалиев. Плоды обычно коробочки, на которых сохраняется полностью или частично перигиний. Плоды вскрываются продольными или поперечными щелями или крышечками, или нерегулярно. Семена многочисленные, небольших размеров (Takhtajan, 2009).

Для проведения исследования нами были отобраны: 5 видов из 5 родов Nartheciaceae (*Aletris lutea* Small, *Lophiola aurea* Ker Gawl., *Metanarthecium luteoviride* Maxim., *Narthecium ossifragum* (L.) Huds., *Nietneria paniculata* Steyerl.); 7 видов из 7 родов Burmanniaceae (*Apteria aphylla* (Nutt.) Barnhart ex Small, *Gymnosiphon divaricatus* (Benth.) Benth. et Hook. f., *Burmannia capitata* (Walter ex J. F. Gmel.) Mart., *Campylosiphon congestus* (C. H. Wright) Maas, *Dictyostega orobanchoides* (Hook.) Miers, *Geomitra clavigera* Becc., *Hexapterella gentianoides* Urb.); 4 вида из 4 родов Dioscoreaceae (*Dioscorea sylvatica* Eckl., *Rajania cordata* L., *Stenomeris borneensis* Oliv., *Trichopus sempervirens* (H. Perrier) Caddick et Wilkin).

С целью установления места происхождения и последующей реконструкции сценариев распространения представителей порядка Dioscoreales использовался предложенный W. Hennig в 1950 г. кладистический метод (Crisci et al., 2003). На основании данных, полученных из открытой международной базы данных GenBank (NCBI), в программе Mega7 (версия 7.0.26) (Kumar et al., 2016) путем применения статистического метода Maximum Likelihood (максимального правдоподобия), основанного на трехпараметрической модели Тамура (Tamura 3-parameter) (Tamura, 1992), была составлена эволюционная модель семейств порядка Dioscoreales (bootstrap-анализ – 1000-кратное повторение: см. Felsenstein, 1985). Внешней группой был выбран таксон *Alisma plantago-aquatica* L. – вид типового рода близкого семейства Alismataceae (sensu APG IV). Для проведения молекулярно-генетического исследования были отобраны результаты секвенирования отдельных последовательности ДНК и РНК (18S рибосомальной РНК, *atpA* и *matK*), закодированные в формате FASTA, для вышеуказанных таксонов, ген *matK* – для всех таксонов (кроме Burmanniaceae). Затем было произведено множественное выравнивание (multiple sequence alignment) с помощью программы ClustalX 2.0 (Larkin et al., 2007), после чего была построена консенсусная молекулярно-генетическая кладограмма (рис. 1).

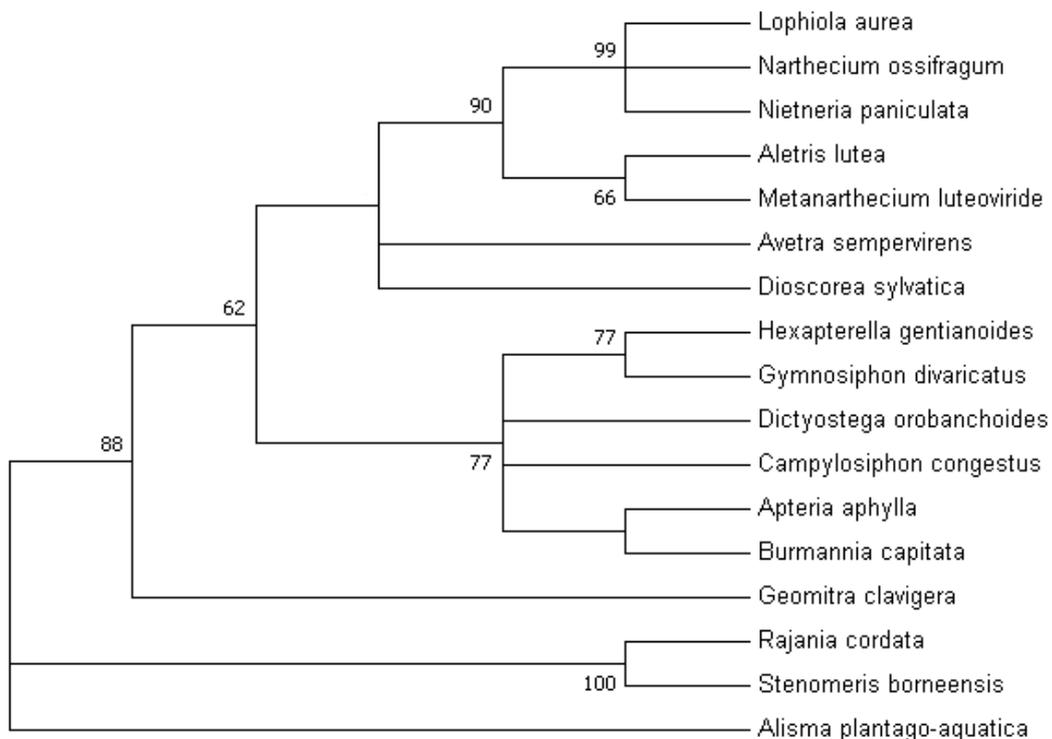


Рис. 1. Консенсусная молекулярно-генетическая кладограмма порядка Dioscoreales.

Базальное положение в порядке Dioscoreales занимает клада *Rajania–Stenomeris* – антильский и малазийский роды соответственно (Dioscoreaceae). В результате последующего филогенетического события произошло разделение: на кладу малазийского рода *Geomitra* (Burmanniaceae) и кладу, включающую все остальные исследованные таксоны. Затем произошла бифуркация на кладу Burmanniaceae и кладу, включающую все остальные изученные роды. В кладе Burmanniaceae наблюдается политомия: неотропический род *Dictyostega*; род *Campylosiphon*, распространенный в тропической Южной Америке; клада *Apteria–Burmannia* (неотропический и пантропический роды соответственно); два сестринских рода: *Hexapterella*, представители которого распространены на севере Южной Америки, и *Gymnosiphon*, распространенный в тропической Африке и Японии. Следующим филогенетическим событием была политомия: мадагаскарский род *Avetra* (Dioscoreaceae), типовой пантропический род порядка – *Dioscorea*, и клада Nartheceae; в последней все роды разделились на две клады: 1) *Lophiola–Nietneria–Narthecium*, распространенные соответственно в восточной Северной Америке, Гайане/Венесуэле и дизъюнктивно в умеренном климате Северного полушария, и два сестринских рода – *Aletris*

(Восточная Азия) и *Metanarthecium* (Япония). Полученные результаты были представлены в виде картосхемы корреляции филогенетических связей родов *Dioscoreales* и их географического распространения (рис. 2) и в виде аналогичных картосхем для каждого семейства отдельно (рис. 3–5).

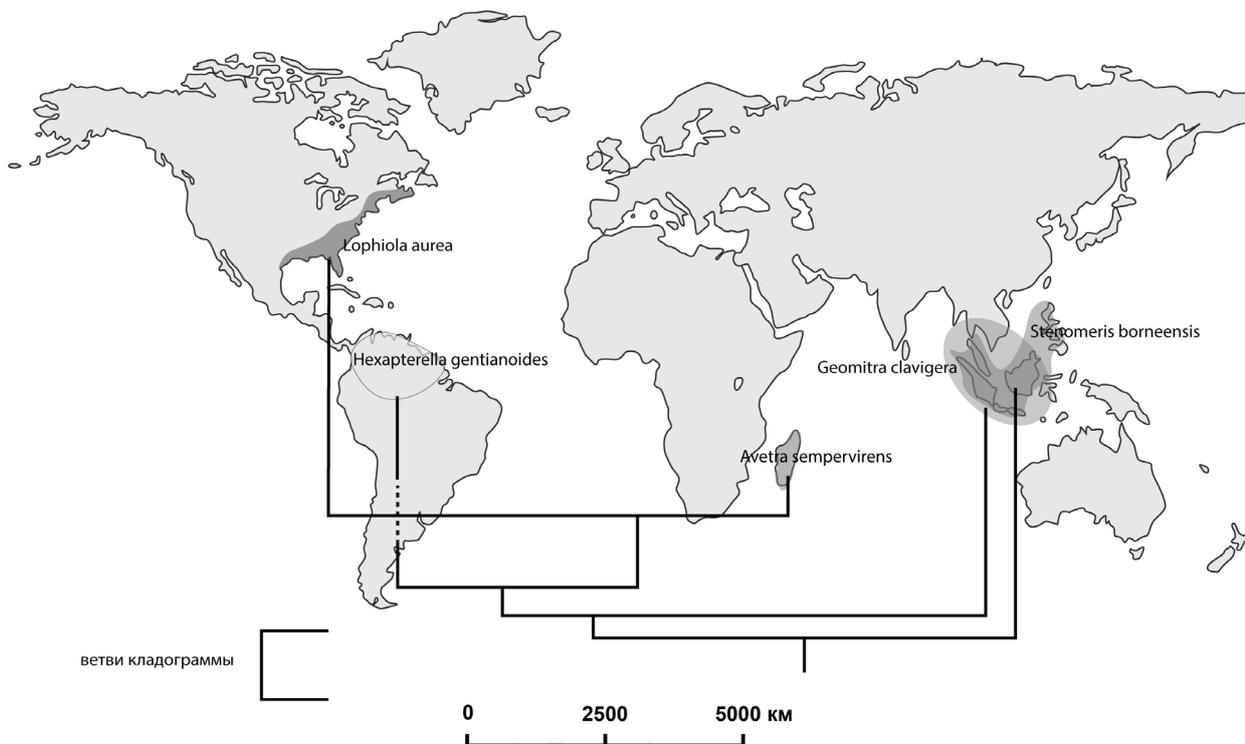


Рис. 2. Картосхема корреляции филогенетических связей родов *Dioscoreales* и их географического распространения.

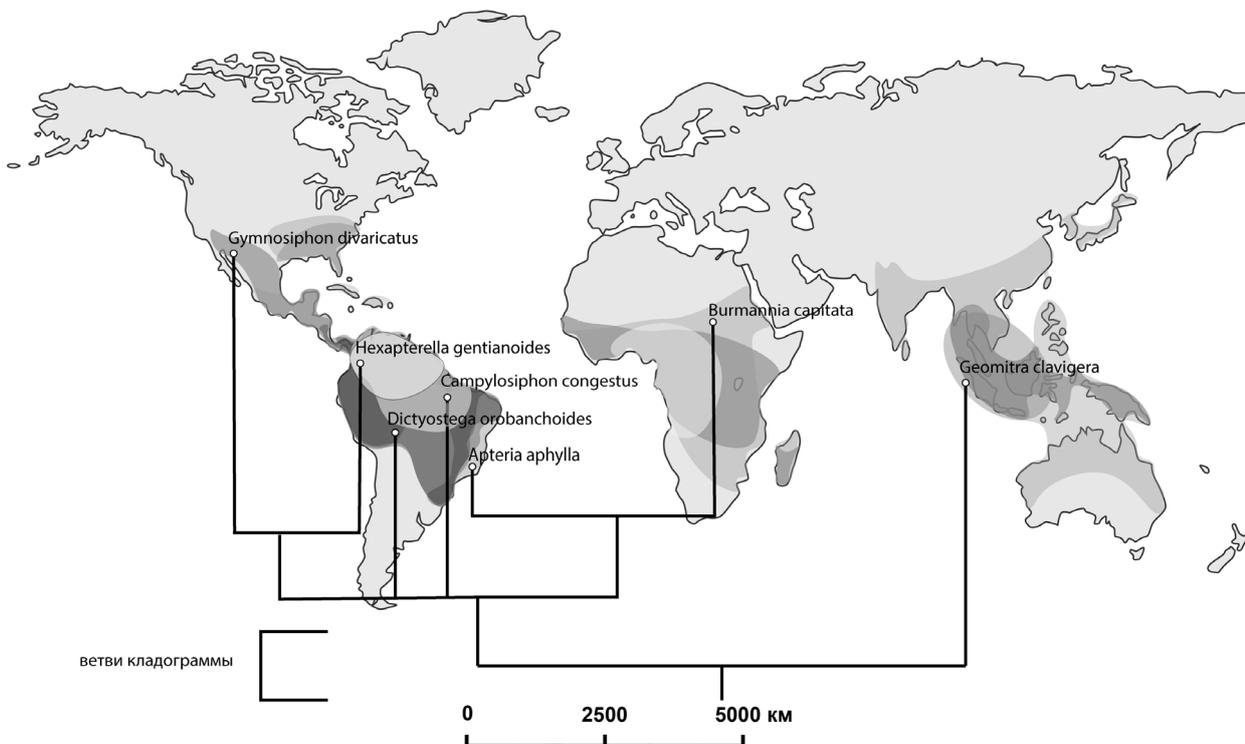


Рис. 3. Картосхема корреляции филогенетических связей родов *Burmanniaceae* и их географического распространения.

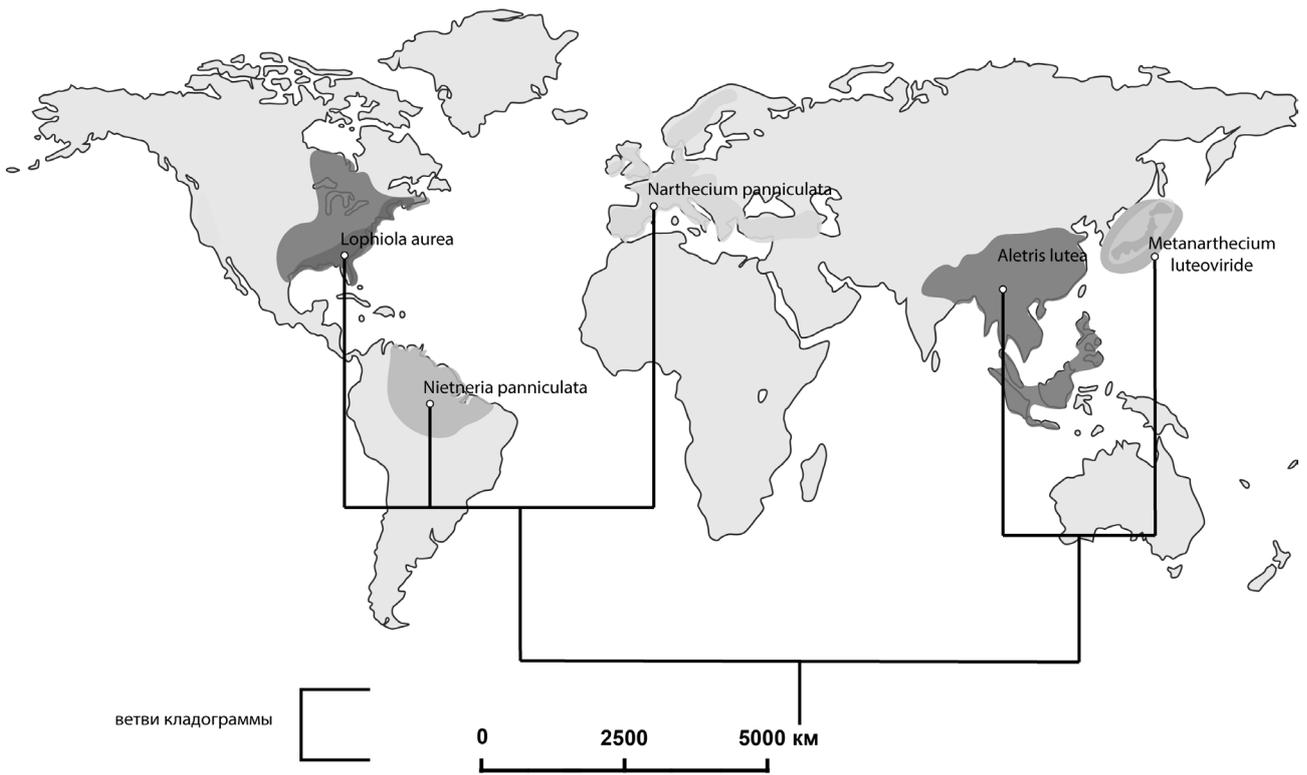


Рис. 4. Картограмма корреляции филогенетических связей родов Nartheciaceae и их географического распространения.

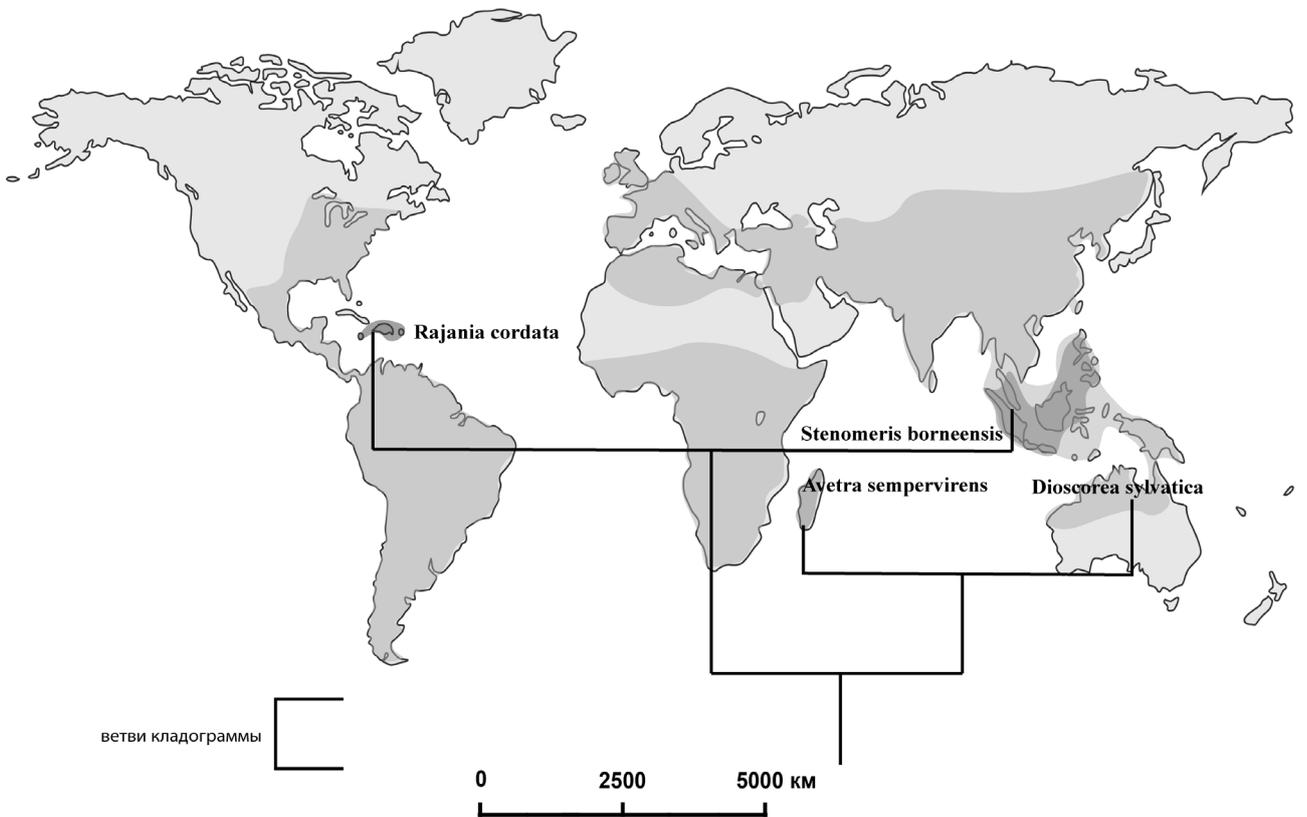


Рис. 5. Картограмма корреляции филогенетических связей родов Dioscoreaceae и их географического распространения.

Описанная выше топология молекулярно-генетической кладограммы позволяет нам предположить, что вероятным местом дифференциации порядка Dioscoreales от других однодольных стала Юго-Восточная Азия (рис. 6). После чего, наиболее вероятно, *Rajania* (Dioscoreaceae) расселилась дальним транспортом в Америку по существовавшему мосту между Азией и Северной Америкой (при-

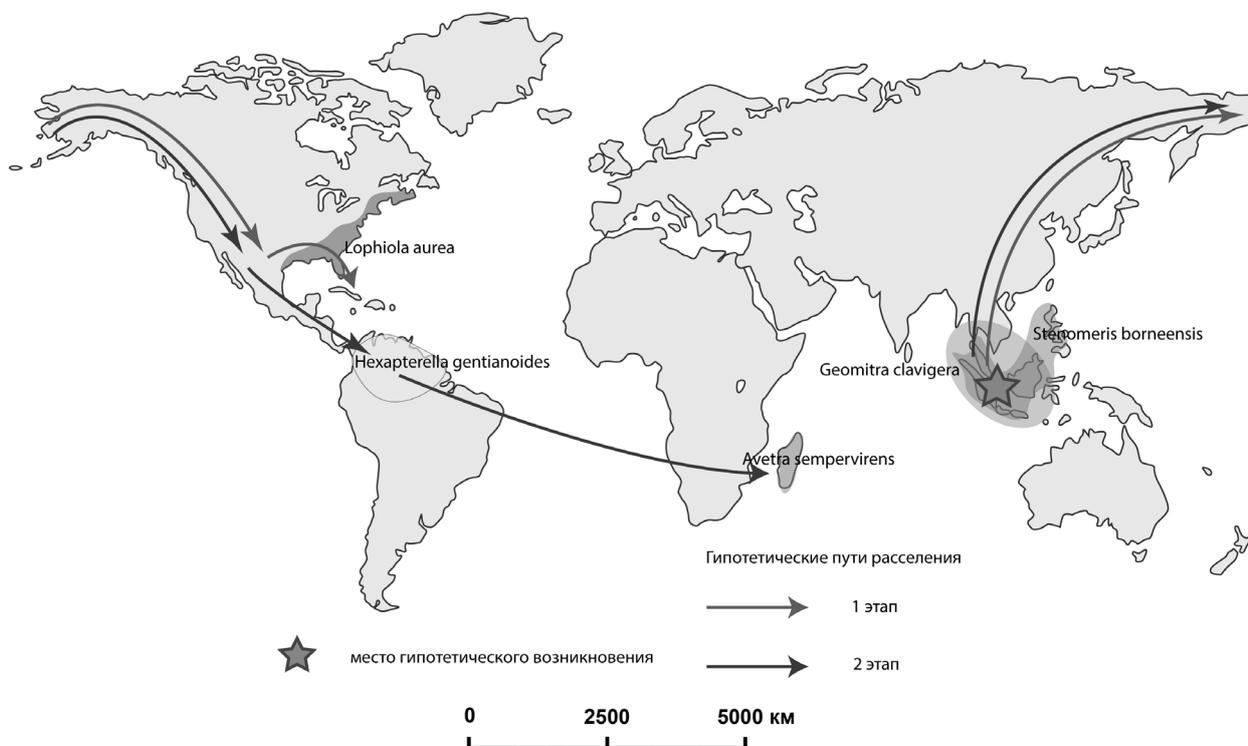


Рис. 6. Схема места гипотетического происхождения и вероятных путей расселения Dioscoreales.

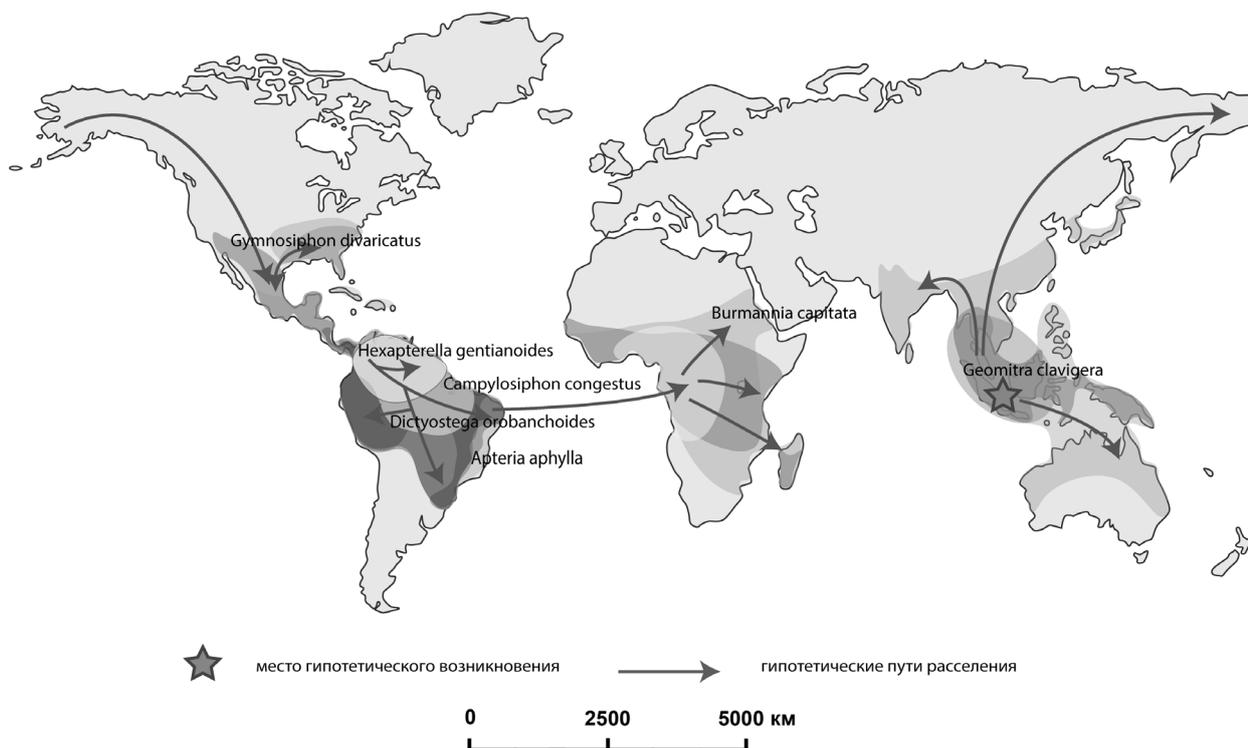


Рис. 7. Схема места гипотетического происхождения и вероятных путей расселения Burmanniaceae.

мерно 95 млн. л. н.) (Scotese et al., 1988). Следующее филогенетическое событие – отделение *Geomitra* от остальных Dioscoreales – можно интерпретировать как викарное расселение. Далее, вероятно, произошло вторичное заселение Центральной Америки (так же дальним транспортом), где происходило викарное расселение в трех направлениях: северо-восточном – вплоть до восточного побережья Северной Америки; южном – до северной Аргентины; восточном – до Атлантического побережья материка

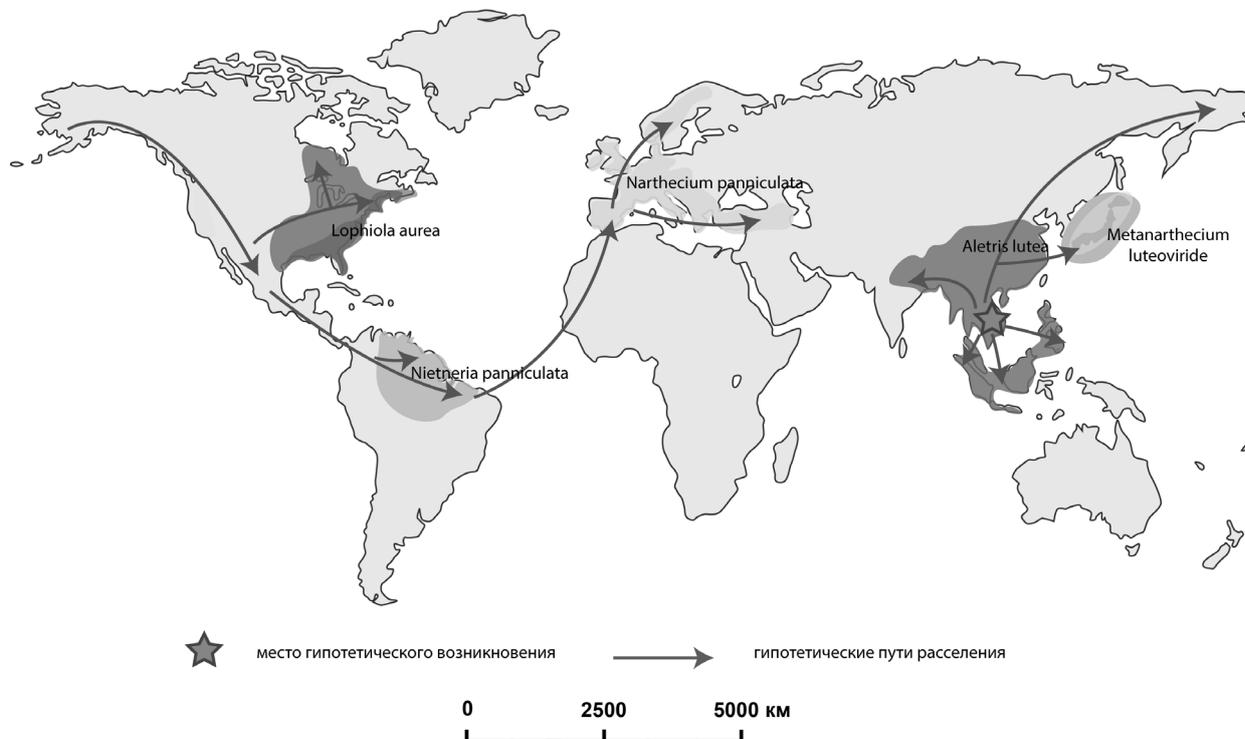


Рис. 8. Схема места гипотетического происхождения и вероятных путей расселения Nartheciaceae.

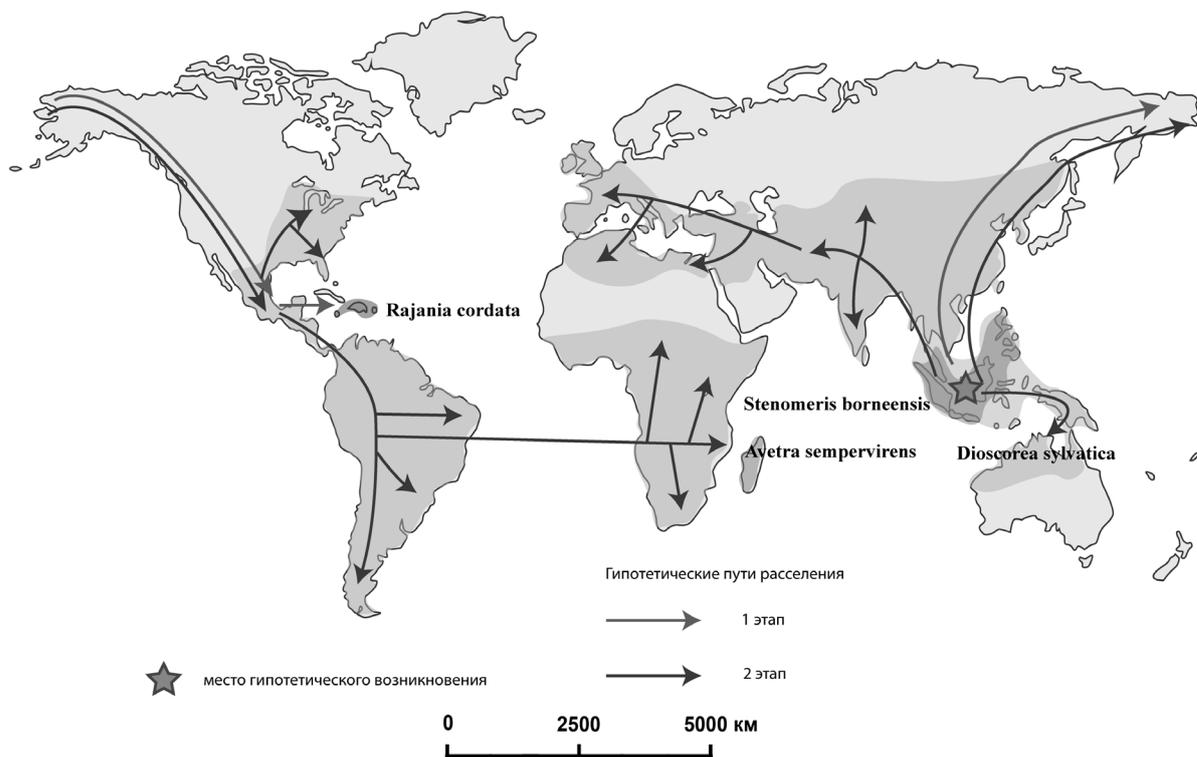


Рис. 9. Схема места гипотетического происхождения и вероятных путей расселения Dioscoreaceae.

(рис. 7). После чего, скорее всего, дальним транспортом произошло заселение Африки и последующее викарное расселение в трех направлениях: северном – до Сахары; восточном – до побережья материка, а затем на Мадагаскар; южном – до северной части Южной Африки (рис. 8). После отделения остальных представителей Dioscoreales от Burmanniaceae род *Ayetra*, вероятнее всего, проник на Мадагаскар дальним транспортом через Америку, а затем Африку. *Dioscorea* распространялась викарным путем на запад до Западной Азии, на юг – до северного и северо-западного побережья Австралии, дальним транспортом в Америку, а затем викарно и/или, вероятно, дальним транспортом до юга Южной Америки и дальним транспортом в Африку и Южную Европу (рис. 9).

ЛИТЕРАТУРА

- Тахтаджян А. Л.** Система магнолиофитов. – Л.: Наука. 1987. – 439 с.
- Crisci J. V., Katinas L., Posadas P.** Historical Biogeography: An Introduction. – Cambridge, MA: Harvard University Press, 2003. – 264 p.
- Felsenstein J.** Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evolution*, 1985. – 39:783–791.
- Hennig W.** Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. – Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. – 370 p.
- Huber H.** Dioscoreaceae // Kubitzki K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. III. Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae). – Berlin, etc.: Springer, 1998. – P. 216–235.
- Kumar S., Stecher G., Tamura K.** MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // *Molec. Biol. et Evol.*, 2016. – 33: 1870–1874.
- Larkin M. A., Blackshields G., Brown N. P., Chenna R., McGettigan P. A., McWilliam H., Valentin F., Wallace I. M., Wilm A., Lopez R., Thompson J. D., Gibson T. J., Higgins D. G.** Clustal W and Clustal X version 2.0 // *Bioinformatics*, 2007. – 23: 2947–2948.
- Maas-van de Kamer. H.** Burmanniaceae // Kubitzki K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. III. Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae). – Berlin, etc.: Springer, 1998. – P. 154–164.
- Scotese C. R., Gahagan L. M., Larson R. L.** Plate tectonics reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins // *Tectonophysics*, 1988. – 155: 27–48.
- Stevens P. F.** Angiosperm Phylogeny Website, Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]. Available at: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. 2001 onwards.
- Takhtajan A.** Flowering Plants. – Berlin, etc.: Springer, 2009. – 871 p.
- Tamura K.** Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases // *Molec. Biol. and Evol.*, 1992. – 9: 678–687.
- Tamura M. N.** Nartheciaceae // Kubitzki K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. III. Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae). – Berlin, etc.: Springer, 1998. – P. 381–392.