

**Филогенетическая биогеография Velloziaceae и родственных таксонов:
молекулярно-генетический анализ**

**Phylogenetic biogeography of Velloziaceae and related taxa based on the
molecular genetic analysis**

Здравчев Н. С.^{1,2}, Романов М. С.¹, Бобров А. В.²

Zdravchev N. S.^{1,2}, Romanov M. S.¹, Bobrov A. V.²

¹Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН, г. Москва, Россия. E-mail: zdravchevnikita@yandex.ru, romanovmikhail@hotmail.com,

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: avfch_bobrov@mail.ru

¹N. V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow, Russia

²M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. Проведен молекулярно-генетический анализ трех семейств порядка Pandanales (Velloziaceae, Triuridaceae, Stemonaceae) по 4 генам. (atpA, atpB – for spacer atpB–rbcL, tRNA–Leu (trnL) – for spacer trnL–F, and 18S rRNA). Была получена молекулярно-генетическая кладограмма, на основе которой составлены картосхемы корреляции филогенетических связей родов базальных групп Pandanales и их географического распространения, определены регионы гипотетического возникновения семейств и вероятные пути их расселения. Исследование установило, что порядок Pandanales имеет лавразийское происхождение, откуда расселение базальных семейств порядка – Velloziaceae и Triuridaceae, вероятнее всего, происходило дальним транспортом в Америку. Представители семейства Velloziaceae распространялись в Новом свете викарно по территории Южной Америки, затем дальним транспортом в приатлантическую Африку, и, наконец, также викарно на восток, юг и север материка. Семейство Triuridaceae после расселения в Южной Америке (и обособления неотропического рода *Triuris*) вторично заселило Африку, а затем распространилось в южную и юго-восточную Азию, в северную Австралию и Океанию. Представители семейства Stemonaceae после дифференциации от других Pandanales, предположительно, в районе восточного Тибета расселялись викарно в нескольких направлениях: в восточном – до побережья материка, а затем на Японские острова; в юго-западном – до юга Индостана и далее на остров Шри-Ланка; в южном – до полуострова Малакка и далее на Суматру; в юго-восточном – на Филиппины, Борнео и далее на Новую Гвинею, затем в северо-западную Австралию.

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

Summary. Molecular genetic study of three families of Pandanales (Velloziaceae, Triuridaceae, and Stemonaceae) was carried out based on four genes (atpA, atpB – for spacer atpB–rbcL, tRNA–Leu (trnL) – for spacer trnL–F, and 18S rRNA). The obtained molecular genetic cladogram became the basis for transferring on the maps the correlation of the phylogenetic relationships of the Pandanales genera and their geographical distribution. The regions of hypothetical origin of families and probable ways of their distribution and settlement were revealed. The study shows that most likely the order Pandanales is of Laurasian origin. From there Velloziaceae and Triuridaceae penetrated into America most likely by long-distance transport. Velloziaceae became vicariously distributed in South America, and then reached Atlantic coasts of Africa due to long-distance transport, and continued their vicarious moving to the east, south and north of Africa. Triuridaceae spread to South America (the genus *Triuris* was branched there), and then returned back to Old World – to Africa, from where it penetrated into southern and southeast Asia, northern Australia and Oceania. Stemonaceae, after differentiating from other Pandanales (presumably in the region of eastern Tibet) settled vicariously in several directions: eastward to the coast of the mainland, and then to the Japanese islands, in the south-west to the south of Indostan and further down to Sri Lanka, in the south direction – to the peninsula of Malacca and further down to Sumatra, and in the southeastern direction – to Philippines, Borneo, and further down to New Guinea, and northwestern Australia.

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

В настоящее время в системе APG IV (Stevens, 2001) сформирован порядок Pandanales, в который вошли 5 семейств: Velloziaceae, Triuridaceae, Stemonaceae, Pandanaceae, Cyclanthaceae. Большинство из них никогда не рассматривались как родственные. Например, семейство Triuridaceae, представленное исключительно микогетеротрофами, считалось обособленной группой, а семейство Stemonaceae сближалось с Smilacaceae (Тахтаджян, 1987). Базальное положение в порядке Pandanales (sensu APG IV) занимает клада Velloziaceae–Triuridaceae. Семейство Velloziaceae распространено в Африке к югу от Сахары, юго-западной Аравии, на западном Мадагаскаре, в восточном Тибете, восточной, северной и центральной частях Южной Америки и в Панаме (Kubitzki, 1998c; Gao, 2017). Семейство Triuridaceae имеет пантропический ареал (за пределами тропиков семейство представлено только в Японии и на Среднем Западе США). Кладой следующего порядка, базальной для сестринских терминальных семейств Pandanaceae (палеотропики) и Cyclanthaceae (неотропики), является семейство Stemonaceae, распространенное в Малазии, северо-западной Австралии, на Шри-Ланке, юге полуострова Индостан, в Японии (кроме острова Хоккайдо), в южном Китае и на полуострове Индокитай. Для исследования были выбраны три базальных семейства: Velloziaceae, Triuridaceae, Stemonaceae.

В состав семейства Velloziaceae входит 5–10 родов и около 250 видов. Представители веллозиевых – многолетние вечнозеленые кустарники (иногда небольшие деревца) или травянистые растения с волокнистыми иногда смолистыми стеблями. Простые (неветвящиеся) или псевдодихотомически ветвящиеся стебли покрыты отмершими листьями (Kubitzki, 1998c). Листья расположены трехрядно или спирально, дорсивентральные, ксероморфные, кожистые, цельные, линейные – «граминоидные», цельнокрайние или с зубчато-колючим краем, скучены на верхушках побегов. Цветки одиночные (редко собраны в малоцветковые кистевидные соцветия), расположены в пазухах верхних листьев, актиноморфные, тримерные, часто ярко окрашены, обычно обоеполые, реже однополые (*Barbaceniopsis* – растения двудомные) (Takhtajan, 2009). Шесть сегментов перианта (тепалиев) расположены в двух кругах по 3 (Mello-Silva, 1996). Тычинок от шести (в двух кругах по 3) до многих; в случае, если тычинок больше 6, они собраны в 6 пучков, или фаланг; тычиночные нити срастаются основаниями. Пыльцевые зерна однобороздные, у некоторых видов *Vellozia* собраны в тетрады (Kubitzki, 1998c). Между тычинками и периантом у *Vellozia*, *Barbacenia* и *Xerophyta* образуются придатки (сходные с «коронай» Amaryllidaceae), которые часто срастаются с тычиночными нитями (*Vellozia* и *Barbacenia*), а у *Xerophyta* – с тепалиями (Menezes, Semir, 1990). Гинецей паракарпный, из трех карпелл, ложнотрехгнездный, с простым столбиком, который увенчан цельным или 3-лопастным рыльцем (которое иногда рассматривается как три самостоятельных рыльца); завязь нижняя, реже полунижняя; семязачатки многочисленные анатропные (Kubitzki, 1998c). Плод – деревянистая коробочка, септицидная или порицидная, реже вскрывающаяся неправильно или пиренарий *Plex* типа у *Talbotia* (оригинальные данные); семена многочисленные, мелкие, с твердой спермодермой, маленьким зародышем и обильным эндоспермом (Kubitzki, 1998c).

Семейство Triuridaceae состоит из 7–9 родов и более 70 видов. Представители триурисовых – бесхлорофилльные сапрофитные корневищные, вероятно, облигатно микоризные травянистые растения с, как правило, прямостоячим, обычно простым тонким волосовидным стеблем до 20 см (реже до 140 см) (Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998). Листья очередные, цельные, чешуевидные, цельнокрайние, мелкие до 6 мм. Цветки собраны в мало- (4–5) или многоцветковые, иногда односторонние или щитковидные кисти. Цветки мелкие, актиноморфные, обычно однополые (в таком случае растения обычно однодомные, реже двудомные), реже обоеполые (Maas-van de Kamer, Weustenfeld, 1998). Тепалии в одном круге в неопределенном количестве от 3 до 10, в той или иной степени срастаются, обычно имеют головчатые, бородавковидные или хвостовидные придатки на верхушках. В мужских цветках тычинок от 2 до 6 (у *Seychellaria* также имеются стаминодии). Тычиночные нити короткие (иногда пыльники сидячие). У *Sciaphila* тычиночные нити срастаются в колонку и образуют андрофор. Пыльцевые зерна почти всегда безапертурные (у *Sciaphila* однобороздные). Гинецей состоит из 6–50 свободных плодolistиков с терминальными, латеральными или почти базальными нитевидными или булавовидными стилодиями. Семязачатки анатропные, в начале развития ортотропные, в числе 1 на карпеллу. Плоды – листовки, растрескивающиеся продольной щелью, или невскрывающиеся (орешки). Семя с обильным эндоспермом содержит маленький недифференцированный зародыш (Takhtajan, 2009).

Семейство Stemonaceae включает в себя 4 рода и около 30 видов. Представители семейства – многолетние корневищные растения с прямостоячими стеблями или травянистые лианы с клубневидными корнями (*Stemona* spp.). Листья очередные (иногда двурядные), супротивные или мутовчатые, цельные, яйцевидные, цельнокрайние (Kubitzki, 1998b). Цветки собраны в малоцветковые пазушные, цимозные соцветия (Kubitzki, 1998a), актиноморфные, реже зигоморфные (некоторые виды *Stemona*), обычно димерные (кроме *Pentastemona* – пентамерные), обычно обоеполые, реже функционально однополые с небольшим половым диморфизмом (Rudall et al., 2005). Четыре tepalia расположены в двух кругах по 2 (Kubitzki, 1998b). Тычинок четыре, в двух кругах по 2 или редко в 1 круге; тычиночные нити свободные или почти свободные. Пыльцевые зерна однобороздные. Гинецей, вероятно, паракарпный, одногнездный, из двух карпелл (у *Pentastemona* из трех), с коротким столбиком, увенчанным небольшим цельным или 3-лопостным рыльцем, завязь верхняя (реже нижняя или полунижняя) (Rudall et al., 2005). Семязачатков от нескольких до многих. Семязачатки анатропные, гемианатропные или ариллятные (Kubitzki, 1998b, Rudall et al., 2005). Плод – нижняя ягода или коробочка, двустворчатая реже трехстворчатая (Takhtajan, 2009). Семена многочисленные, мелкие, с маленьким зародышем и обильным эндоспермом (Kubitzki, 1998b).

Для проведения исследования нами были отобраны: 9 видов из всех 9 узко понимаемых родов Velloziaceae (*Talbotia elegans* Balf., *Vellozia glauca* Pohl, *Barbacenia markgrafii* Schulze-Menz, *Xerophyta equisetoides* Baker, *Barbaceniopsis castillonii* (Hauman) Ibisch, *Acanthochlamys bracteata* P. C. Kao, *Pleurostima longiscapa* Goethart et Henrard, N. L. Menezes, *Nanuza plicata* (Mart.) L. B. Sm. et Ayensu, *Burlemarxia pungens* N. L. Menezes et Semir.); 4 вида из всех 4 родов Stemonaceae (*Croomia japonica* Miq., *Pentastemona sumatrana* Steenis, *Stichoneuron caudatum* Ridl., *Stemona japonica* (Blume) Miq.); и 5 видов из 5 родов Triuridaceae (*Kihansia lovettii* Cheek, *Kupea martinetegei* Cheek et S. A. Williams, *Sciaphila albenscens* Benth., *Seychellaria africana* Vollesen, *Triuris hyalina* Miers).

Для достижения цели исследования – определения места происхождения и реконструкции вероятных сценариев расселения Pandanales – был использован кладистический метод, предложенный W. Hennig в 1950 г. (Crisci et al., 2003). Эволюционные модели были построены в программе Mega7 7.0.26 (Kumar et al., 2016) с использованием статистического метода Maximum Likelihood (максимального подобия), основанного на трехпараметрической модели Тамура (Tamura 3-parameter) (Tamura, 1992). Консенсусные кладограммы были построены методом бутстрэпного анализа с 1000-кратным повторением (Felsenstein, 1985). В качестве внешней группы (outgroup) был выбран представитель типового рода семейства Dioscoreaceae (sensu APG IV) – *Dioscorea polystachya* Turcz. (пор. Dioscoreales – сестринский порядку Pandanales).

Для проведения молекулярно-генетического исследования из банка генов (GenBank NCBI) были отобраны результаты секвенирования отдельных последовательности ДНК и РНК четырех генов вышеуказанных таксонов, закодированных в формате FASTA, для Velloziaceae и Stemonaceae – два хлоропластных: *AtpB* со спейсером *atpB-rbcL* и *tRNA-Leu* (*trnL*) со спейсером *trnL-F*; для Triuridaceae и Stemonaceae – 18S рибосомальной РНК и *atpA*. 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).

Первая бифуркация Pandanales разделила порядок на 2 клады: Velloziaceae и Triuridaceae–Stemonaceae. Базальное положение в кладе Velloziaceae занял род *Acanthochlamys*, распространенный в Гималаях, на кладе второго порядка произошла бифуркация на две ветви: американский род *Barbaceniopsis* и все остальные роды. Базальное положение на последней заняла клада *Talbotia–Xerophyta* (два африканских рода). Затем произошла бифуркация на кладу *Nanuza–Vellozia*, объединившую эти два американских рода, и на кладу *Pleurostima*, включающую (кроме указанного) еще 2 американских рода: *Barbacenia* и *Burlemarxia*. Клада Triuridaceae–Stemonaceae разделилась на 2 ветви Triuridaceae и Stemonaceae, в последней произошла бифуркация на 2 сестринские клады, объединившие попарно 4 рода семейства. Базальное положение в кладе Triuridaceae занял танзанийский род *Kihansia*. На кладе следующего порядка базальное положение занял род *Kupea*, распространенный в западном Камеруне. После чего, на кладе следующего порядка базальное положение занял типовой род *Triuris*, распространенный в Неотропиках. Затем произошла бифуркация на пантропический род *Sciaphilla* и род *Seychellaria*, рас-

пространенный на Мадагаскаре, Сейшельских островах и в Танзании. Полученные результаты были представлены в виде картосхемы корреляции филогенетических связей родов *Pandanales* и их географического распространения (рис. 2) и в виде аналогичных картосхем для *Velloziaceae* и *Triuridaceae* отдельно (рис. 3, 4).

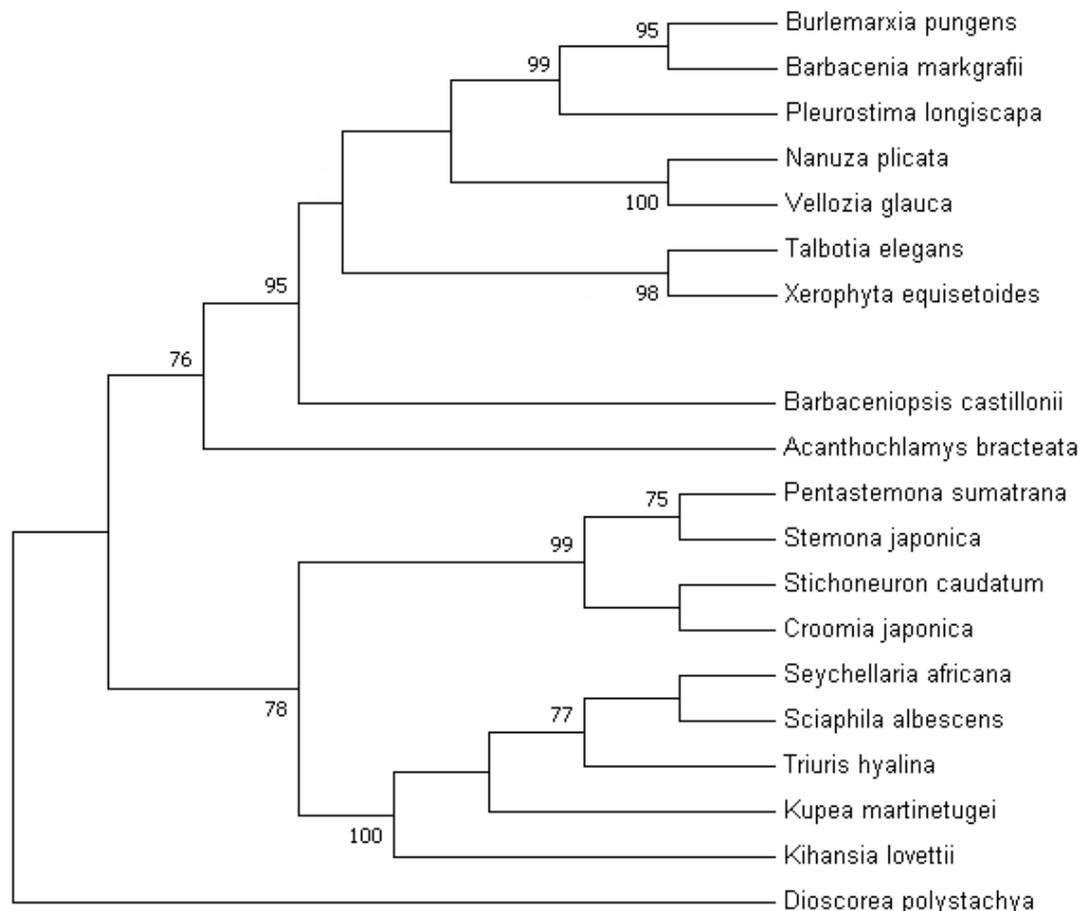


Рис. 1. Консенсусная молекулярно-генетическая кладограмма порядка *Pandanales*.

Структура молекулярно-генетической кладограммы (рис. 1) позволяет предположить, что регионом гипотетического возникновения порядка *Pandanales* являются Гималаи, так как именно единственный азиатский род базального семейства *Velloziaceae* – *Acanthochlamys* – занял в этой кладограмме базальное положение. Дальнейшую бифуркацию клады второго порядка на две ветви (*Triuridaceae* и *Stemonaceae*) можно интерпретировать как расселение представителей *Triuridaceae* дальним транспортом из Гималаев в Америку по существовавшему мосту между Азией и Северной Америкой (примерно 115 млн. л. н.) (Scotese et al., 1988), после чего, вероятно, произошло расселение *Triuridaceae* через зарождающийся Атлантический океан в Западную Африку. Далее в Африке, наиболее вероятно, произошло викарное расселение до восточного побережья материка, а затем в обратном направлении до западного побережья (рис. 5). Расселение *Stemonaceae*, вероятнее всего, происходило викарно из Гималаев в нескольких направлениях: в восточном – до побережья материка, а затем на Японские острова; в юго-западном – до юга Индостана и далее на остров Шри-Ланка; в южном – до полуострова Малакка и далее на Суматру; в юго-восточном – на Филиппины, Борнео, и далее – на Новую Гвинею и в северо-восточную Австралию. Расселение *Velloziaceae* (рис. 6), после обособления *Acanthochlamys*, аналогично *Triuridaceae*, произошло дальним транспортом из Гималаев в Америку. После чего, вероятно, произошло расселение через зарождающийся Атлантический океан в Западную Африку. Далее в Африке *Velloziaceae* расселялись викарно в двух направлениях: в восточном (до восточного побере-

жья материка и далее на Мадагаскар) и в северном (вплоть до Аравии). В Южной Америке после отделения африканской клады *Talbotia–Xerophyta* произошло викарное расселение Velloziaceae на север и северо-восток материка, и под влиянием рельефообразующих процессов ареал семейства фрагментировался, происходило обособление новых родов, результатом чего стали дизъюнктивный ареал американских Velloziaceae. Расселение Triuridaceae после достижения западного побережья Африки и обособления рода *Kupea* (рис. 7.) происходило в два этапа. На первом этапе – дальним транспортом в Южную Америку, где обособились неотропический род *Triuris* и клада пантропического рода *Sciaphilla* и африканского рода *Seychellaria*, затем произошло викарное распространение вплоть до южной Мексики и до Антильских островов на север и до северной Аргентины на юго-запад, юг и юго-восток. На втором этапе, вероятнее всего, произошло вторичное заселение Triuridaceae Африки дальним транспортом, затем викарное распространение по тропической Африке, после чего, скорее всего, представители Triuridaceae расселялись вдоль южного тропического побережья Евразии, а затем проникли в Малайзию и северную Австралию.

Представленный выше вероятный сценарий расселения из гипотетического региона возникновения Pandanales, основанный на молекулярно-генетическом анализе, позволяет сделать вывод о том, что Pandanales имеют, наиболее вероятно, лавразийское происхождение и расселялись на стартовых этапах эволюции посредством дальнего транспорта, а затем – преимущественно викарно (рис. 5), что не согласуется с высказанными ранее концепциями в исследованиях Mello-Silva et al. (2011), в которых утверждалось, что базальное семейство порядка Pandanales – Velloziaceae – имеет гондванское происхождение, а современный ареал семейства является (почти) исключительно результатом викарных процессов. Кроме того, наши исследования показали, что Velloziaceae – базальное семейство порядка Pandanales, а семейства Triuridaceae и Stemonaceae сестринские друг другу, в то время как в системе APG IV базальными в порядке являлись сестринские семейства Triuridaceae и Velloziaceae, а кладой следующего порядка являлись Stemonaceae.

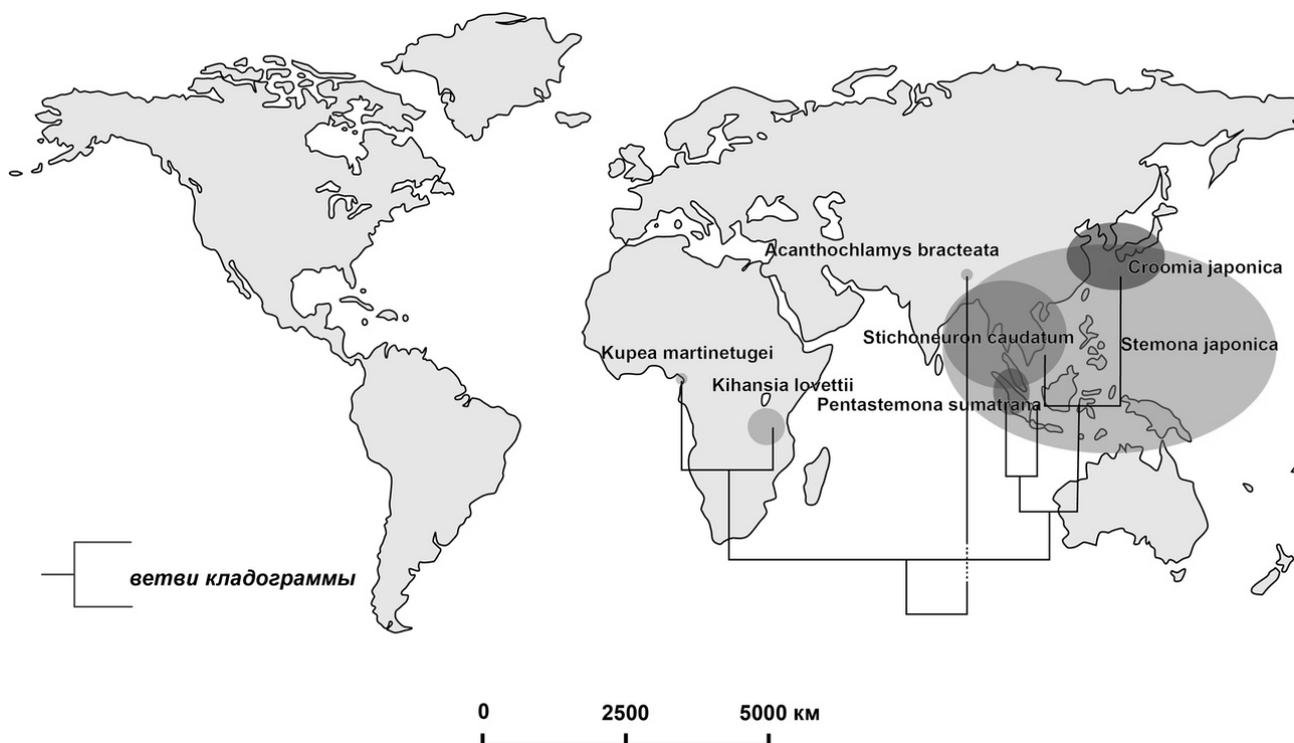


Рис. 2. Картограмма корреляции филогенетических связей родов Pandanales и их географического распространения.

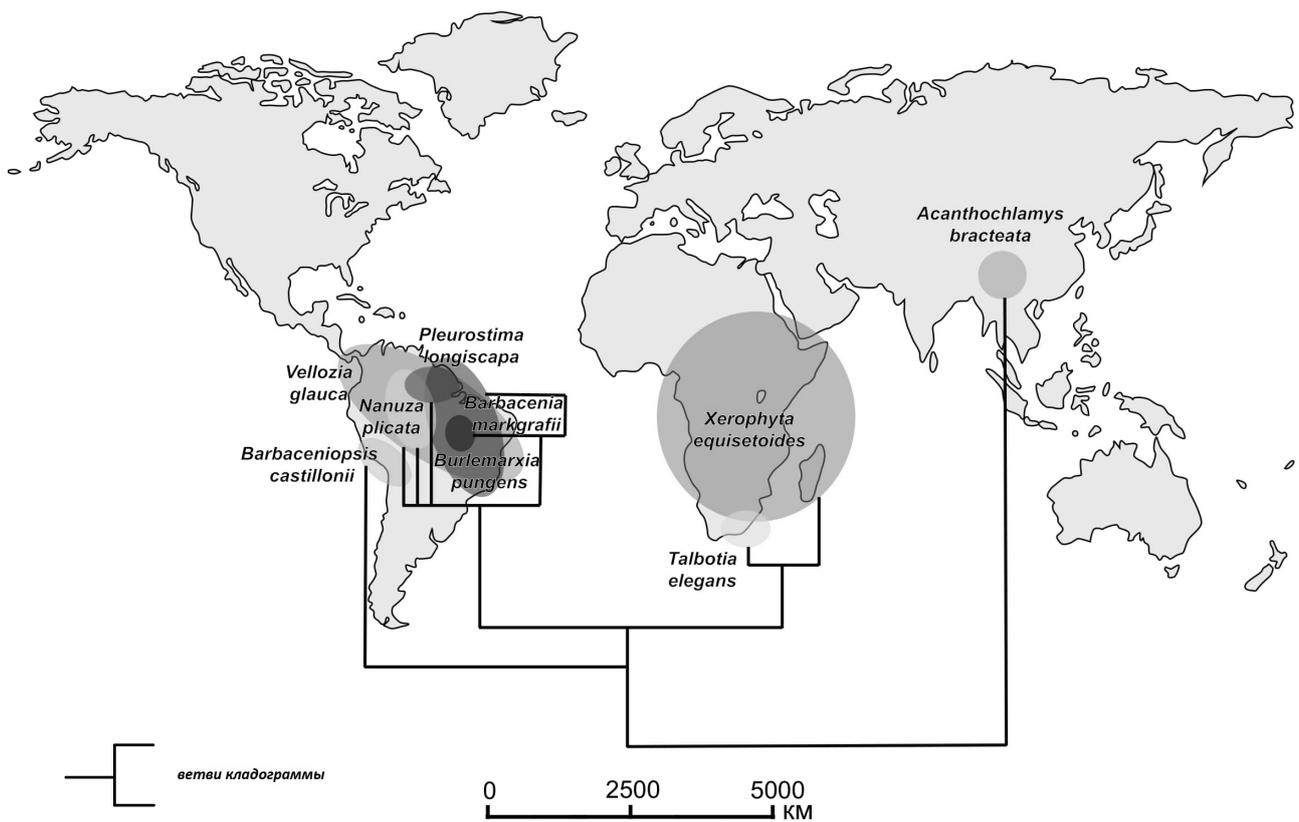


Рис. 3. Картограмма корреляции филогенетических связей родов Velloziaceae и их географического распространения.

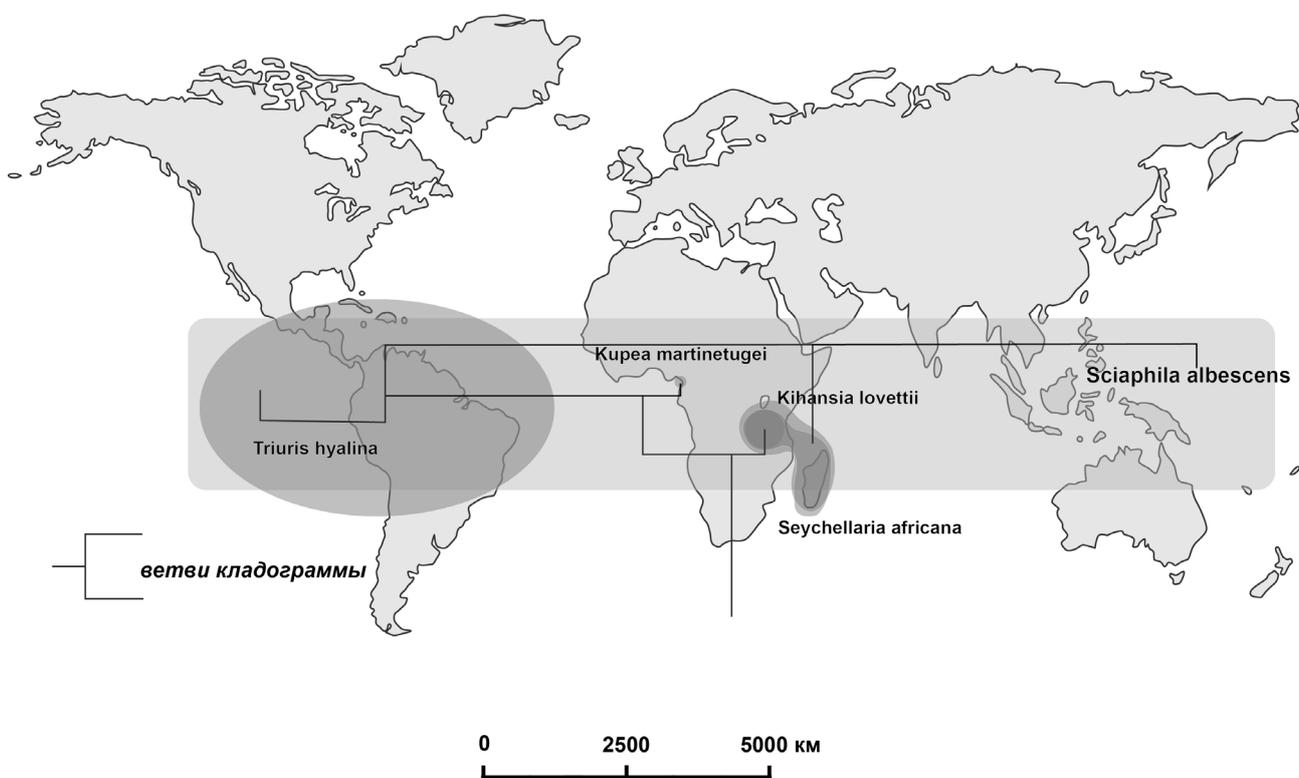


Рис. 4. Картограмма корреляции филогенетических связей родов Triuridaceae и их географического распространения.

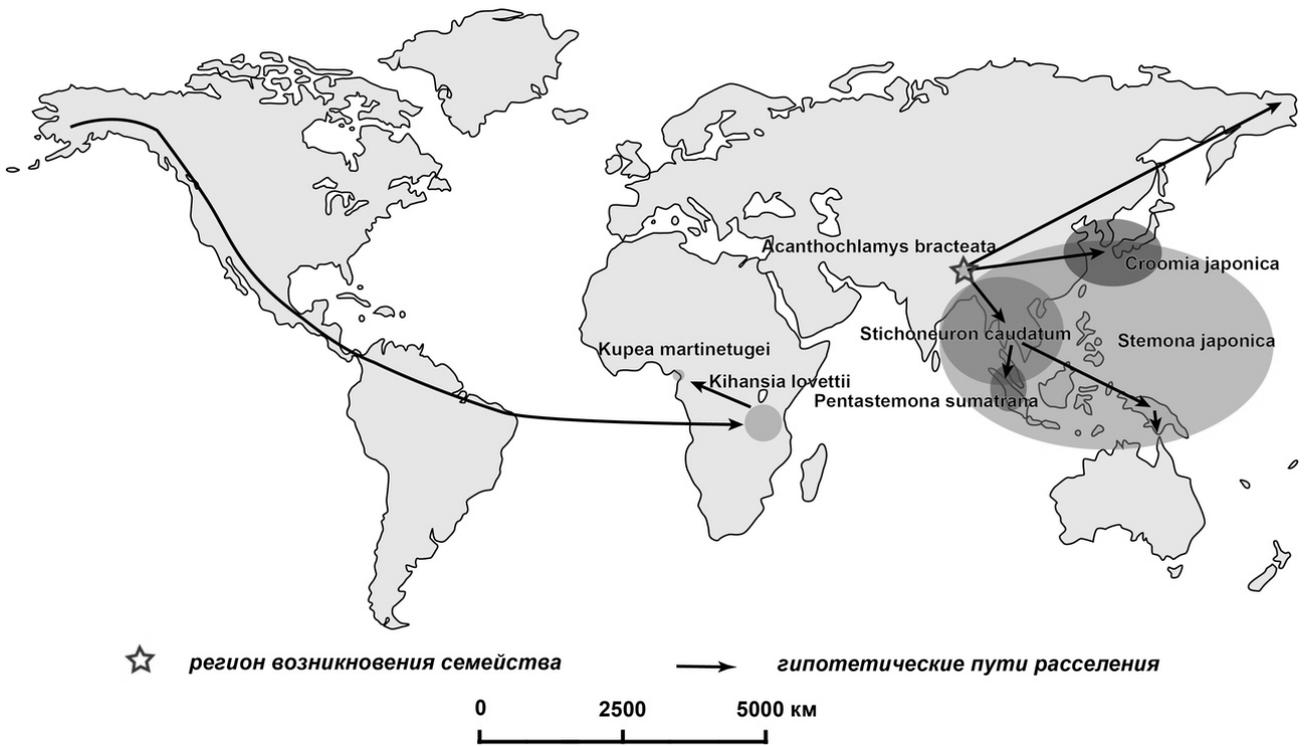


Рис. 5. Схема места гипотетического происхождения и вероятных путей расселения Pandanales.

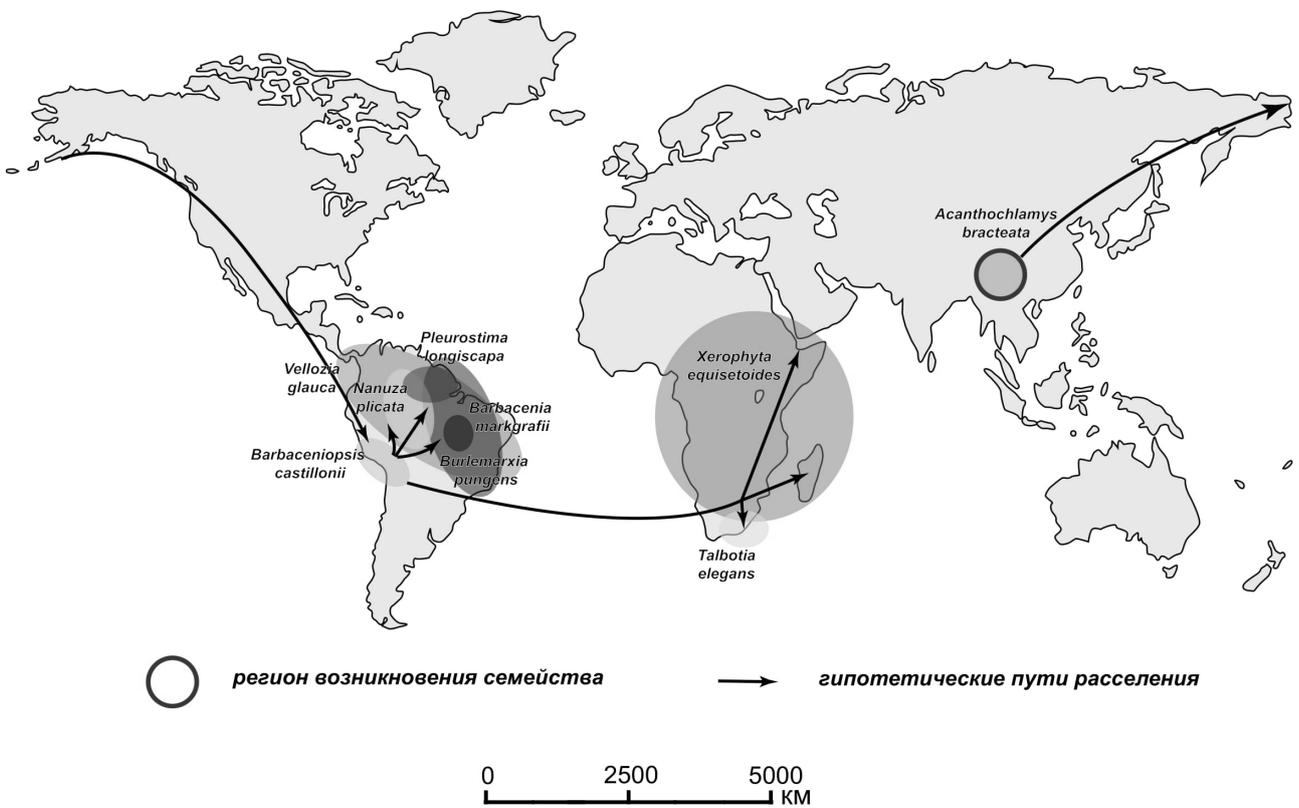


Рис. 6. Схема места гипотетического происхождения и вероятных путей расселения Velloziaceae.

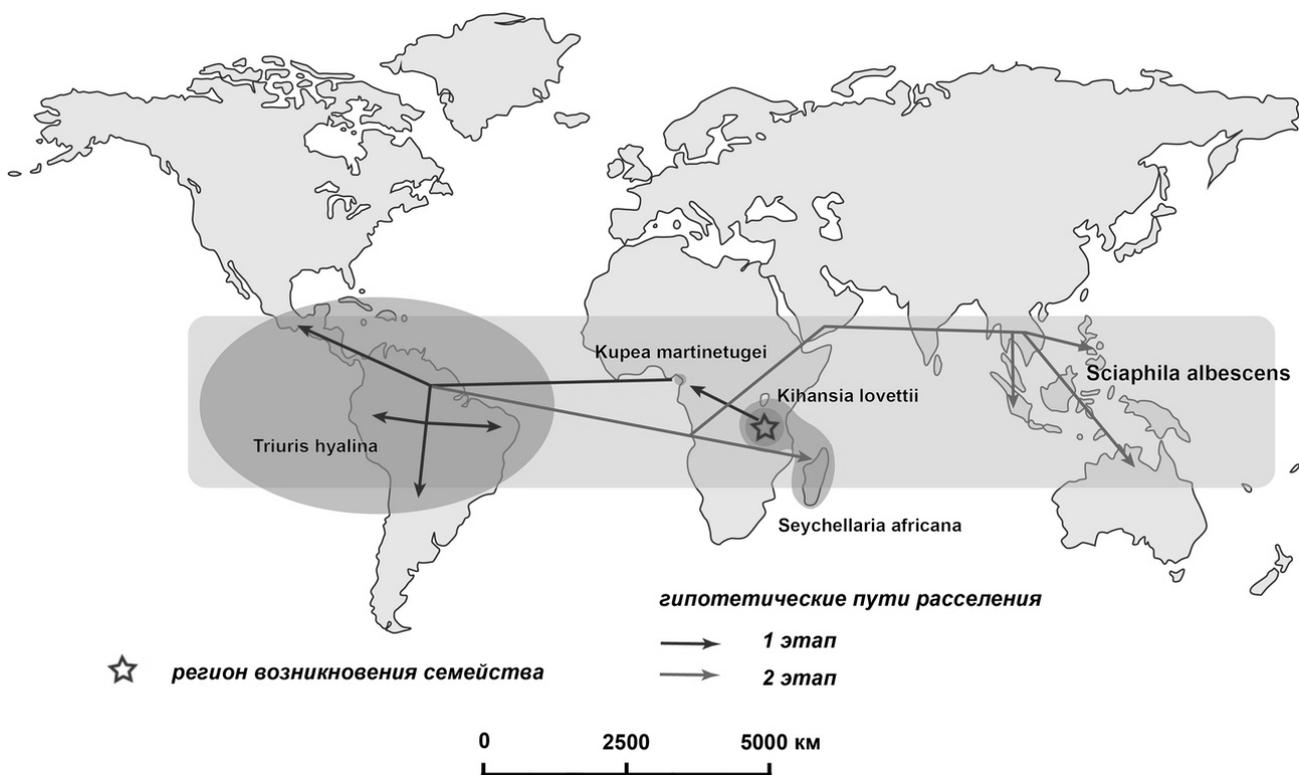


Рис. 7. Схема места гипотетического происхождения и вероятных путей расселения Triuridaceae.

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 Univers. Press., 2003. – 264 p.
- Felsenstein J.** Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // *Evolution*, 1985. – 39:783–791.
- Gao B.-C. (Kao P.-C.)**. Systematic study of Acanthochlamydeaceae – a new endemic family of China // *Universal J. Agricult. Res.*, 2017. – 5 (2): 85–97.
- Hennig W.** Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. – Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. – 370 p.
- Kubitzki K.** Pentstemonaceae // Kubitzki K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. III. Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae).* – Berlin, etc.: Springer, 1998a. – P. 404–406.
- Kubitzki K.** Stemonaceae // Kubitzki K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. III. Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae).* – Berlin, etc.: Springer, 1998b. – P. 422–425.
- Kubitzki K.** Velloziaceae // Kubitzki K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. III. Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae).* – Berlin, etc.: Springer, 1998c. – P. 459–467.
- Kumar S., Stecher G., Tamura K.** MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // *Molec. Biol. and 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., Weustenfeld T.** Triuridaceae // Kubitzki K. (ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. III. Monocotyledons. Liliaceae (except Orchidaceae).* – Berlin, etc.: Springer, 1998. – P. 452–458.
- Mello-Silva R. de.** Revisão das Vellozia tubifloras (Vellozia sect. Radia) e caracteres para o aprimoramento da filogenia de Velloziaceae. Tese de Doutorado. – São Paulo: Universidade de São Paulo, Brazil, 1996. – 121 p.
- Mello-Silva R. de, Santos D. Y. A. C., Salatino M. L. F., Motta L. B., Cattai M. B., Sasaki D., Lovo J., Pita P. B., Rocini C., Rodrigues C. D. N., Zarrei M., Chase M. W.** Five vicarious [vicariant] genera from Gondwana: the Velloziaceae as shown by molecules and morphology // *Ann. Bot. (London)*, 2011. – 108: 87–102.
- Menezes N. L. de Semir J.** New considerations regarding the corona in Velloziaceae // *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1990. – 77: 539–544.

Rudall P. J., Cunniff J., Wilkin P., Caddick L. R. Evolution of dimery, pentamery and the monocarpellary condition in the Monocot family Stemonaceae (Pandanales) // *Taxon – Journal of the International Association for Plant Taxonomy (IAPT)*, 2005. – 54 (3): 701–711.

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. et Evol.*, 1992. – 9: 678–687.