

Филогенетическая биогеография рода *Araucaria* (Araucariaceae)

Phylogenetic biogeography of *Araucaria* (Araucariaceae)

Михайлова А. А.¹, Стеванович М. Б.¹, Тимченко К. С.¹, Здравчев Н. С.²

Mikhaylova A. A.¹, Stevanovich M. B.¹, Timchenko K. S.¹, Zdravchev N. S.²

¹ Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия.
E-mails: ana.mikhaylova@list.ru, stevanovich.mila@mail.ru, kiril.timchenko@yandex.ru

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

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

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

Реферат. Был проведен анализ молекулярно-генетических данных всех 19 современных видов рода *Araucaria* Juss. (Araucariaceae). В результате была построена оригинальная кладограмма, на основе которой была составлена картосхема корреляции филогенетических связей и ареалов всех рецентных видов *Araucaria*.

Ключевые слова. Биогеография, история расселения, молекулярно-генетический анализ, *Araucaria*, Araucariaceae.

Summary. The analysis of molecular data of all 19 recent species of the genus *Araucaria* Juss. (Araucariaceae) was carried out and original cladogram was built. Based on the cladogram, the map of correlations of the phylogenetic relationships and the distribution of all recent *Araucaria* species is proposed.

Key words. *Araucaria*, Araucariaceae, biogeography, molecular analysis, the history of distribution.

В современной флоре семейство Araucariaceae представлено 3 родами: *Agathis* Salisb., *Araucaria* Juss. и *Wollemia* W. G. Jones, K. D. Hill et J. M. Allen, распространенными преимущественно в Южном полушарии (Silba, 1986; Page, 1990; Jones et al., 1995; Gilmore, Hill, 1997; Farjon, 2017). Древнейшие находки ископаемых Araucariaceae датируются концом триаса, наибольшего расцвета семейство достигло в юрском периоде, когда его представители произрастали в обоих полушариях, а с конца мела началось угасание араукариевых, сопровождавшееся, в том числе, сокращением ареала (Gleason, Cronquist, 1964; Miller, 1988; Dettmann, Clifford, 2005; Taylor et al., 2008).

Род *Araucaria* включает 19 видов вечнозеленых, часто двудомных, высоких (до 60–75 м), долгоживущих деревьев (Pilger, 1926; Gaussen, 1970; Farjon, 2017). Скелетные ветви обычно мутовчатые, горизонтально простертые, со спирально расположенными листьями, форма которых варьирует от чешуевидно-шиловидной до широколанцетной (Pilger, 1926; Gaussen, 1970; Farjon 2017). Микростробилы одиночные или собраны в группы, образованы многочисленными спирально расположенными микроспорофиллами (Pilger, 1926; Gaussen 1970; Farjon 2017). Женские шишки одиночные, яйцевидные или сферические, крупные, с многочисленными черепитчато налегающими друг на друга чешуями, каждая из которых несет на адаксиальной стороне единственный анатропный семязачаток с сильно развитым халазальным выростом (Gaussen, 1970; Haines, 1983; Bobrov, Melikian, 2006). Ареал *Araucaria* охватывает Новую Каледонию, остров Норфолк, Новую Гвинею, Восточную Австралию, а также два изолированных региона Южной Америки (Gaussen 1970; Silba, 1986; Page, 1990; Dettmann, Clifford, 2005). Род *Araucaria* традиционно подразделяется на 4 секции: *Eutacta*, *Araucaria* (= *Columbea*), *Intermedia* и *Bunya* (Pilger, 1926; Gaussen, 1970; Page, 1990). В первую секцию входят 15 видов, имеющих мелкие чешуевидно-шиловидные листья и небольшие крылатые семена, распространенные в Новой Каледонии, Новой Гвинее, на острове Норфолк, в Восточной Австралии и в восточной части Новой Гвинеи (Pilger, 1926; Gaussen, 1970; Laubenfels, 1972; Farjon 2017). Представители секций *Araucaria* (2 вида – *A. an-*

gustifolia (Bertol.) Kuntze и *A. araucana* (Molina) K. Koch), обитающие в Южной Америке, и *Bunya* (1 вид – *A. bidwillii* Hook.), распространенный в Восточной Австралии, обладают широколанцетными листьями и большими бескрылыми семенами (Pilger, 1926; Gaussen, 1970; Farjon, 2017). Секцию *Intermedia* называют «промежуточной», так как ее единственный вид – эндемик Новой Гвинеи, *A. hunsteinii* K. Schum. s. l., – имеет широколанцетные листья и мелкие крылатые семена (Pilger, 1926; Gaussen, 1970; Farjon, 2017). Результатами палеонтологических и сравнительно-морфологических исследований (ксилотомических, в первую очередь) обосновывали древность рода *Araucaria* (и семейства Araucariaceae в целом), а дизъюнктивный ареал, по мнению большинства авторов XX в., бесспорно указывал на реликтовость рода (Pilger, 1926; Gaussen, 1970; Page, 1990). Однако современные молекулярно-генетические исследования показали, например, что среди 13 эндемичных новокаледонских видов *Araucaria* генетическая диверсификация довольно низкая, что говорит о недавней (в масштабах геологического времени) дивергенции исследованных таксонов (Gaudeul et al., 2012). Это ставит под сомнение классическую идею о том, что семейство Araucariaceae является реликтовым. В цитируемой работе (Gaudeul et al., 2012) были определены и основные «генетические группы» видов, которые также отличаются друг от друга морфологическими и/или экологическими признаками (Laubenfels, 1972). Первая группа состоит из наиболее «мелколиственных» видов (*A. columnaris* (G. Forst.) Hook., *A. luxurians* (Brongn. et Gris) de Laub., *A. nemorosa* de Laub.), в состав второй входят виды с более крупными листьями (*A. bernieri* J. Buchholz, *A. schmidii* de Laub., *A. scopulorum* de Laub., *A. subulata* Vieill.), третья группа включает «мелколиственные виды с преимущественно прибрежным распространением» (*A. biramulata* J. Buchholz, *A. humboldtensis* J. Buchholz, *A. laubenfelsii* Corbasson, *A. montana* Brongn. et Gris, *A. muelleri* (Carrière) Brongn. et Gris, *A. rulei* F. Muell.) (Gaudeul et al., 2012). Очевидно, что традиционные взгляды на эволюцию рода *Araucaria* во времени и пространстве, как минимум, нуждаются в ревизии (Gilmore, Hill, 1997; Setoguchi et al., 1998).

Цель нашего исследования – реконструировать историю расселения рода *Araucaria* на основе молекулярно-генетического анализа (Crisci et al., 2003; Parenti, 2009; Cox et al., 2016). Для всех современных видов *Araucaria* из банка генов (GenBank) были отобраны результаты секвенирования нуклеотидных последовательностей двух генов: *rbcL* и *matK* (Таблица 1); затем было проведено выравнивание с помощью программы BioEdit, после чего в программе Mega-X с использованием метода максимального подобия (Maximum Likelihood), основанного на модели Jukes and Cantor (1969), была построена оригинальная кладограмма рода *Araucaria* (bootstrap-анализ: 1000-кратное повторение). В качестве внешней группы (outgroup) был выбран представитель близкого рода – *Agathis australis* (D. Don) Lindl.

Таблица 1

Коды доступа к отобранным последовательностям в базе данных банка генов (GenBank)

Species	GeneBank ID	
	matK	rbcL
<i>Araucaria angustifolia</i> (Bertol.) Kuntze	EF451975.1	U87750.1
<i>Araucaria araucana</i> (Molina) K. Koch	AF456373.1	U96467.1
<i>Araucaria bernieri</i> J. Buchholz	AM920138.1	U96460.1
<i>Araucaria bidwillii</i> Hook.	EU025974.1	U96472.1
<i>Araucaria biramulata</i> J. Buchholz	AM920141.1	U96475.1
<i>Araucaria columnaris</i> (G. Forst.) Hook.	AM920144.1	U96461.1
<i>Araucaria cunninghamii</i> Mudie	EU025975.1	JQ512518
<i>Araucaria heterophylla</i> (Salisb.) Franco	AF456374.1	U96462.1
<i>Araucaria humboldtensis</i> J. Buchholz	AM920150.1	U96471.1
<i>Araucaria hunsteinii</i> K. Schum.	AF456375.1	U87749.1
<i>Araucaria laubenfelsii</i> Corbasson	AM920153.1	U96463.1
<i>Araucaria luxurians</i> (Brongn. & Gris) de Laub.	AM920157.1	U96464.1
<i>Araucaria montana</i> Brongn. & Gris	AM920160.1	U96457.1
<i>Araucaria muelleri</i> (Carrière) Brongn. & Gris	AM920161.1	U87753.1
<i>Araucaria nemorosa</i> de Laub.	AM920166.1	U96458.1

Таблица 1 (окончание)

<i>Araucaria rulei</i> F. Muell.	AM920169.1	U96466.1
<i>Araucaria schmidii</i> de Laub.	AM920172.1	U96473.1
<i>Araucaria scopulorum</i> de Laub.	AM920139.1	U96459.1
<i>Araucaria subulata</i> Vieill.	AM920178.1	U96474.1
<i>Agathis australis</i> (D. Don) Lindl.	JN627305.1	JN627328.1

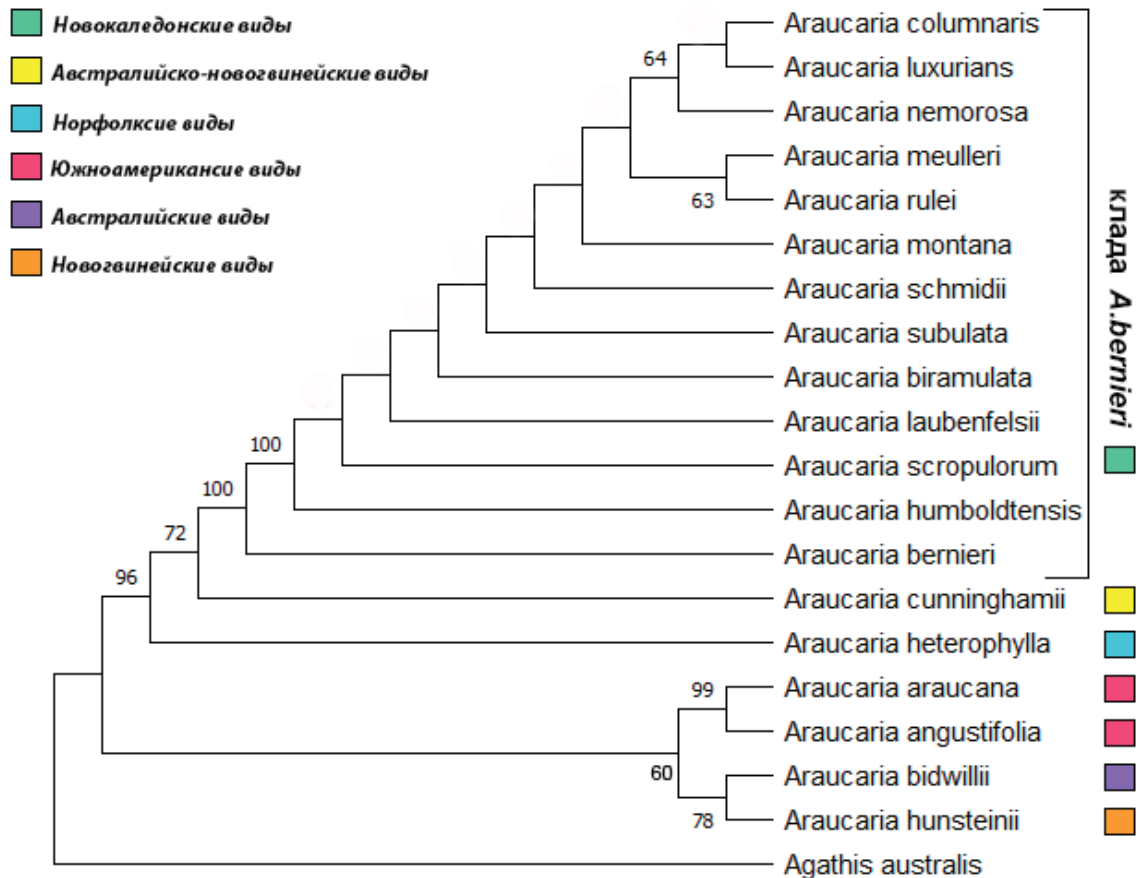


Рис. 1. Консенсусная филогенетическая кладограмма рода *Araucaria*.

На нашей кладограмме (Рис. 1, 2) базальное положение занимает клада, включающая в себя две субклады: южноамериканскую, в которую входят *A. araucana* и *A. angustifolia*, и австрало-новогвинейскую, включающую *A. hunsteinii* и *A. bidwillii*. Следующим филогенетическим событием стало отделение клады *A. heterophylla* – вида сестринского по отношению ко всем остальным таксонам *Araucaria*. Производная клада разделяется на две сестринские: базальная представлена *A. cunninghamii*, а терминальная включает все 13 новокаледонских видов *Araucaria*. Анализ оригинальной кладограммы позволяет сделать вывод о том, что род *Araucaria* возник на той части территории Гондваны, которая соответствует современным Австралии и Новой Гвинее, так именно здесь распространены виды базальной клады (представляющие 2 монотипные секции) – *A. bidwillii* (sect. *Bunya*) и *A. hunsteinii* (sect. *Intermedia*). Вероятное распространение способом «дальнего транспорта» ('long distance dispersal': Morrone, 2008; Lomolino et al., 2016) привело к проникновению *Araucaria* в западную Гондвану, на территорию современной Южной Америки, где дизъюнктивно персистируют два вида типовой секции рода: на юге Среднего Чили и в прилегающих районах Аргентины (*A. araucana*), и в Южной Бразилии, и на сопредельных территориях стран Южного конуса (*A. angustifolia*). Последующее разделение континентов в

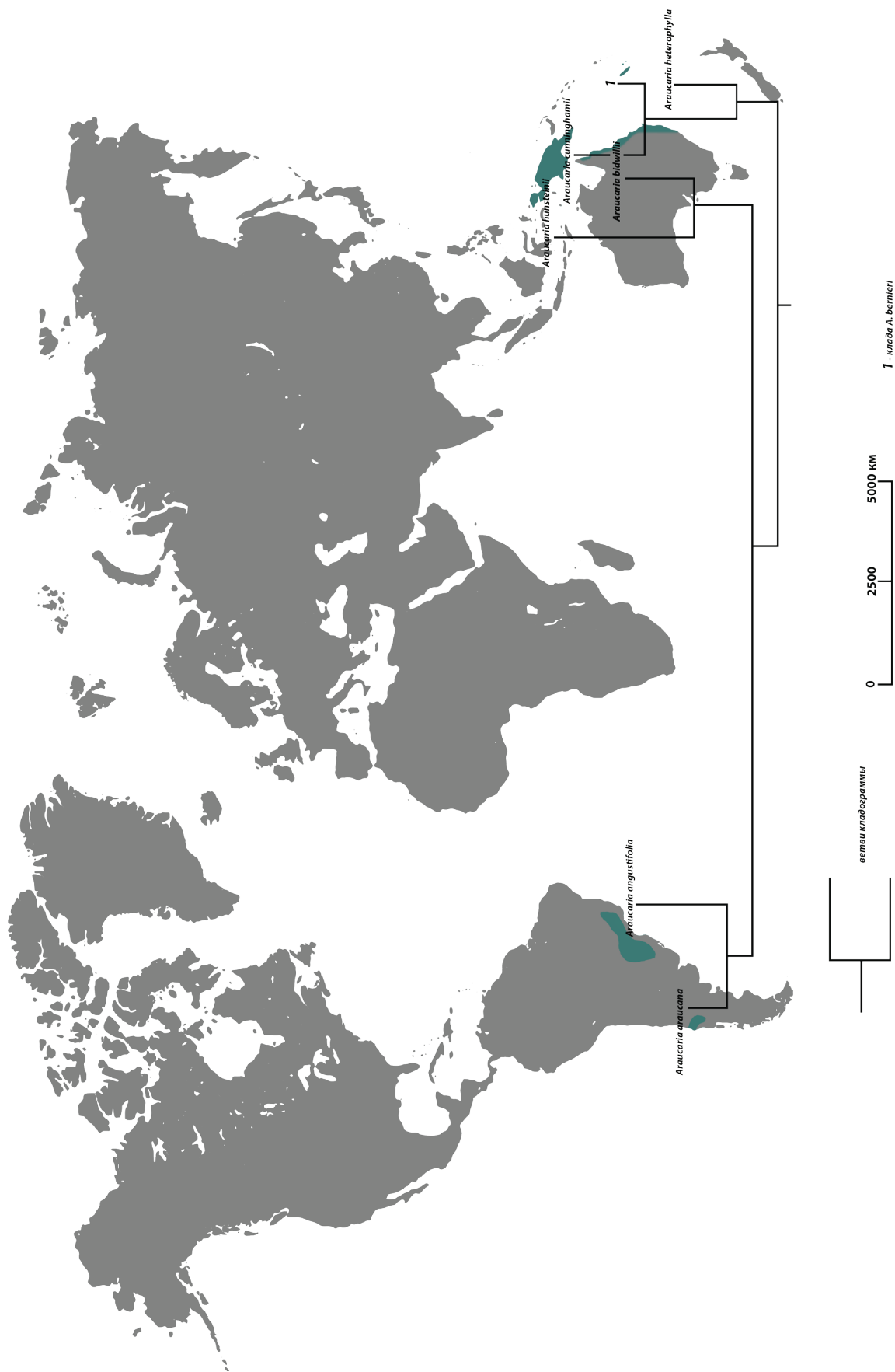


Рис. 2. Картограмма корреляции филогенетических связей и ареалов представителей рода *Araucaria*.

поздне меловом периоде объясняет транспацифическую дизъюнкцию ареала *Araucaria*. Напротив, «викарные механизмы расселения» ('vicariance dispersal': Morrone, 2008; Lomolino et al., 2016) позволили представителям рода расселиться в пределах (фрагментов) суши Восточной Гондваны, где на одном из ее осколков (Новой Каледонии) сформировался вторичный центр формообразования.

Результаты нашего исследования согласуются с разделением рода *Araucaria* на 4 секции, основанном морфологическими данными (Pilger, 1926; Gaussen, 1970), хотя и не поддерживает предложенное выделение секций *Intermedia* и *Bunya* в отдельные роды *Titanodendron* и *Marywildea* соответственно (Bobrov, Melikian, 2006).

Работа выполнена в рамках государственного задания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (№18-118021490111-5) на базе УНУ «Фондовая оранжерея».

ЛИТЕРАТУРА

- Bobrov A. V. F. Ch., Melikian A. P.** A new class of coniferophytes and its system based on the structure of the female reproductive organs // Komarovia, 2006. – Vol. 4. – Pp. 47–115.
- Cox C. B., Moore P. D., Ladle R.** Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach. 9th Ed. N. J. Hoboken, etc. – Wiley–Blackwell, 2016. – 494 pp.
- Crisci J. V., Katinas L., Posadas P.** Historical Biogeography: An Introduction. – Cambridge, MA: Harvard University Press, 2003. – 264 pp.
- Dettmann M. E., Clifford H. T.** Biogeography of Araucariaceae // Australia and New Zealand forest histories: Araucarian forests / J. Dargavel (ed). – Australian Forest History Society Inc. 2, 2005. – Pp. 1–9.
- Farjon A.** *Araucaria* // Handbook of the World's Conifers. 2nd Ed. Vol. 1. – Leiden; Boston, MA: Brill, 2017. – Pp. 191–221.
- Gaudeul M., Rouhan G., Gardner M. F. and Hollingsworth P. M.** AFLP markers provide insights into the evolutionary relationships and diversification of New Caledonian *Araucaria* species (Araucariaceae) // American Journal of Botany, 2012. – Vol. 99, № 1. – Pp. 68–81.
- Gaussen H.** Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Les Coniferales. Les Pinoidines. Les Araucariaceae