

## Реконструкция истории формирования ареала Winteraceae R. Br. ex Lindl. по результатам филогенетического анализа

### Reconstruction of the dispersal history of Winteraceae R. Br. ex Lindl. according to phylogenetic analysis

Рослов М. С.

Roslov M. S.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: maxim\_roslov@mail.ru  
Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

**Реферат.** Семейство Winteraceae включает 5 родов, дизъюнктивно распространенных на Мадагаскаре, в Австралии, Центральной и Южной Америке. В ходе работы на основании анализа молекулярно-генетических данных (последовательности ITS–5.8S rDNA и *trnL–trnF*) в семействе Winteraceae были реконструированы филогенетические взаимоотношения. Палеоботанические данные свидетельствуют о формировании семейства на севере Гондваны в нижнем мелу. Калибровка филогенетического дерева тремя фоссилиями позволила датировать обособление рода *Takhtajania* около 77 млн лет назад, что совпадает со временем распада Восточной Гондваны (84–95 млн лет назад). Формирование рода *Drimys* связано с отделением Антарктиды и Австралии. Дизъюнкции в роде *Zygogynum* могут быть объяснены несколькими эпизодами дальних дисперсий.

**Ключевые слова.** Викаризм, время дивергенции, дизъюнктивный ареал, дисперсия, историческая биогеография, молекулярное датирование, Canellales, Winteraceae.

**Summary.** Winteraceae family consists of 5 genera that are disjunctly distributed in Madagascar, Australasia, Central and South America. Phylogenetic relationships in Winteraceae were reconstructed using the molecular data (ITS–5.8S rDNA and *trnL–trnF* sequences). Paleobotanical data indicate the origin of Winteraceae in the north of Gondwana in the Lower Cretaceous. The calibration of the phylogenetic tree with 3 fossil records allowed to estimate the divergence time of *Takhtajania* at ca. 77 Ma, which correlates with the fragmentation of Eastern Gondwana (ca. 84–95 Ma). The origin of *Drimys* was caused by the breakup of Antarctica and Australia. Disjunctions in *Zygogynum* can be explained by several episodes of long-distance dispersal.

**Key words.** Canellales, disjunct distribution, divergence times, historical biogeography, long-distance dispersal, molecular dating, vicariance, Winteraceae.

Семейство винтеровые (Winteraceae R. Br. ex Lindl.) включает 5 родов и около 100 видов деревьев и кустарников, в проводящей системе которых отсутствуют сосуды (Vink, 1993; Stevens, 2017). Winteraceae примечательны тем, что и по молекулярным, и по морфологическим данным являются одной из архаичных групп цветковых растений (Vink, 1993; Stevens, 2017). Семейство обладает дизъюнктивным ареалом, охватывающим Юго-Восточную Азию, Австралию, Новую Зеландию, Новую Каледонию, Мадагаскар, Центральную и Южную Америку (рис. 1).

Данные территории ранее входили в состав Гондваны, а древнейшие фоссилии пыльцы винтерового типа обнаруживают в отложениях, датированных нижним мелом (Doyle et al., 1990), поэтому викаризм в результате распада Гондваны кажется вполне вероятной причиной дизъюнкции ареала семейства.

Однако ранее было неоднократно показано, что типичное «гондванское» распространение таксона не всегда возможно объяснить распадом Гондваны. Одним из таких примеров является триба Dicorypheae Jian H. Li et Vogle из семейства Hamamelidaceae R. Br., обладающая «псевдогондванским» ареалом. Анализ «молекулярных часов» в данной трибе показал, что дивергенция родов произошла существенно позже распада Гондваны, и, по-видимому, дизъюнкция ареала вызвана более поздними слу-

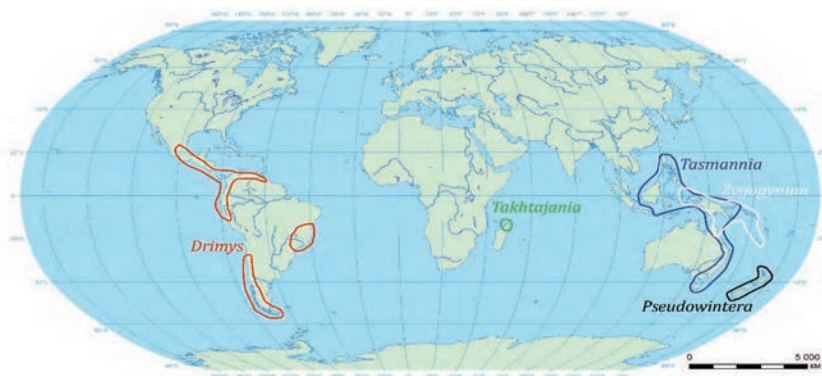


Рис. 1. Ареал семейства Winteraceae (Vink, 1993; Stevens, 2017).

ядерной (ITS–5.8S) и 1 участка хлоропластной (*trnL–trnF*) ДНК 21 вида из всех 5 родов Winteraceae (табл.). В качестве внешней группы была выбрана *Canella winterana* (L.) Gaertn. из сестринского семейства Canellaceae Mart. порядка Canellales (Stevens, 2017).

чаями дисперсализма (Бобров и др., 2020).

Для реконструкции биогеографической истории семейства Winteraceae в данной работе был использован кладистический метод построения филогенетических деревьев (Hennig, 1950).

Для построения модели филогенетических отношений из базы данных GenBank (GenBank. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) были взяты результаты расшифровки нуклеотидных последовательностей 1 участка

Таблица

Ареалы исследуемых видов и номера последовательностей в Genbank

Вид	Ареал	ITS–5.8S	<i>trnL–trnF</i>
<i>Canella winterana</i> (L.) Gaertn.	п-ов Флорида, п-ов Юкатан, Антильские о-ва	EU669490.1	AY004152.1
<i>Drimys granadensis</i> L. f.	Центральная Америка, Колумбия, Венесуэла, Эквадор	AY526318.1	AY526313.1
<i>Drimys winteri</i> J. R. Forst. et G. Forst.	юг Аргентины и Чили	AY004126.1	AY004143.1
<i>Pseudowintera axillaris</i> (J. R. Forst. et G. Forst.) Dandy	Новая Зеландия	AY004115.1	AY004141.1
<i>Pseudowintera colorata</i> (Raoul) Dandy	Новая Зеландия	AY004116.1	AY004142.1
<i>Takhtajania perrieri</i> (Capuron) Baranova et J.-F. Leroy	Мадагаскар	AY004129.1	AY004146.1
<i>Tasmannia glaucifolia</i> J. B. Williams	юго-восток Австралии	AY526315.1	AY526310.1
<i>Tasmannia insipida</i> R. Br. ex DC.	Новая Гвинея, восток Австралии	AY004117.1	AY004144.1
<i>Tasmannia lanceolata</i> (Poir.) A. C. Sm.	юго-восток Австралии	AY004128.1	AY004145.1
<i>Tasmannia purpurascens</i> (Vickery) A. C. Sm.	юго-восток Австралии	AY526314.1	AY526309.1
<i>Tasmannia stipitata</i> (Vickery) A. C. Sm.	юго-восток Австралии	AY526316.1	AY526311.1
<i>Tasmannia vickeriana</i> (A. C. Sm.) A. C. Sm.	юго-восток Австралии	KJ409649.1	KJ412186.1
<i>Tasmannia xerophila</i> (P. Parm.) M. Gray	юго-восток Австралии	AY526317.1	AY526312.1
<i>Zygogynum acsmithii</i> Vink	Новая Каледония	AY004122.1	AY004139.1
<i>Zygogynum balansae</i> Tiegh.	Новая Каледония	AY004112.1	AY004137.1
<i>Zygogynum bicolor</i> Tiegh.	Новая Каледония	AY004111.1	AY004135.1
<i>Zygogynum comptonii</i> (Baker f.) Vink	Новая Каледония	AY004123.1	AY004140.1
<i>Zygogynum howeanum</i> (F. Muell.) Vink	о. Лорд-Хау	KJ409644.1	KJ412182.1
<i>Zygogynum pancheri</i> (Baill.) Vink	Новая Каледония	AY004119.1	AY004136.1
<i>Zygogynum queenslandianum</i> (Vink) Vink	северо-восток Австралии	KJ409653.1	KJ412183.1
<i>Zygogynum semecarpoides</i> (F. Muell.) Vink	северо-восток Австралии	KJ409646.1	KC428458.1
<i>Zygogynum stipitatum</i> Baill.	Новая Каледония	AY004113.1	AY004138.1

Выравнивание нуклеотидных последовательностей выполнено в программе Unipro Ugene v1.32.0 (Okonechnikov, 2012) с помощью алгоритма MUSCLE (Edgar, 2004). Затем полученные выравнивания были проверены и отредактированы вручную. В итоге было получено выравнивание по 2 участкам суммарной длиной 1540 нуклеотидов.

Для калибровки «молекулярных часов» были выбраны 3 фоссилии (порядок соответствует номерам калибруемых узлов):

1. *Walkeripollis gabonensis* – мин. возраст 125 млн лет назад (Doyle et al., 1990).
2. *Pseudowinterpollis wahooensis* – мин. возраст 58 млн лет назад (Stover, Partridge, 1973).
3. *Harrisipollenites kapukaensis* – мин. возраст 33 млн лет назад (Mildenhall, Crosbie, 1979).

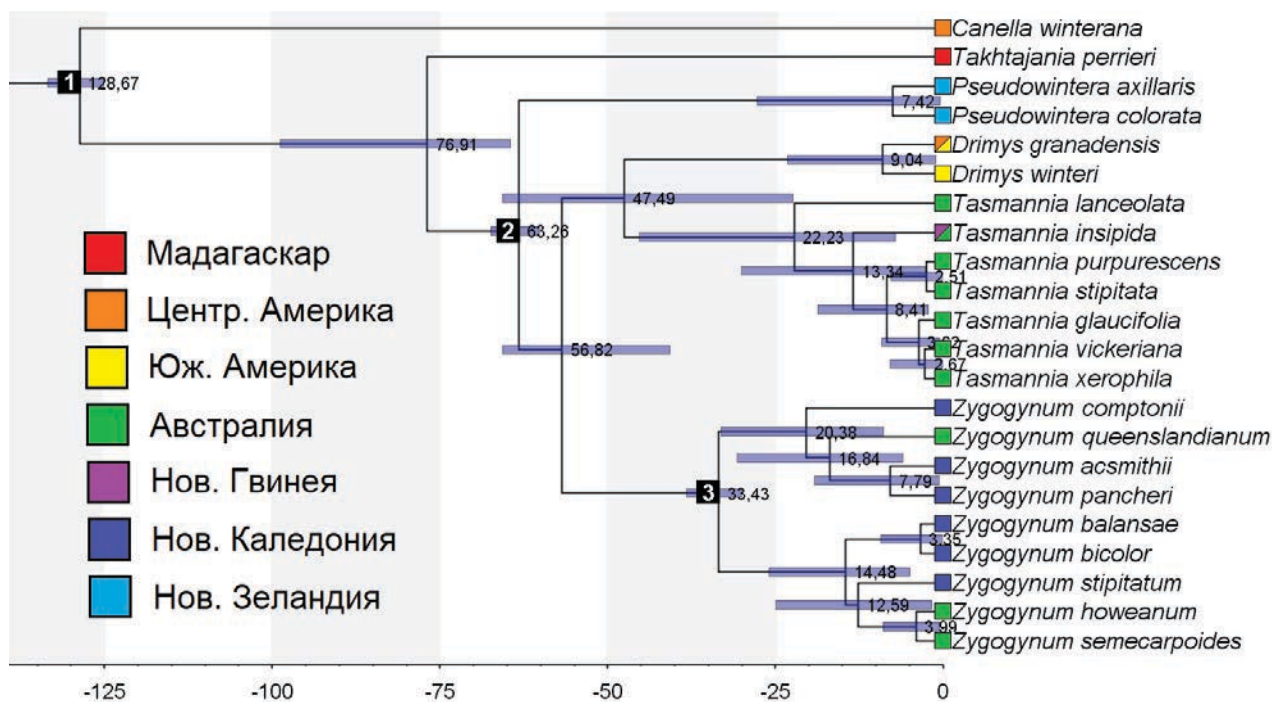


Рис. 2. Хронограмма семейства Winteraceae, полученная байесовским методом в программном пакете BEAST v2.5.2. Условные обозначения: черные квадраты с цифрами 1–3 – калибруемые узлы; числа в узлах кладограммы – средняя оценка времени дивергенции узла, млн лет назад; синие полосы в узлах – интервал оценки времени дивергенции узла с вероятностью 95 %.

Калибровка «молекулярных часов» проводилась в пакете BEAST v2.5.2 (Bouckaert et al., 2019). Возрастным ограничениям для точек «калибровки» было задано логнормальное распределение. Филогенетический анализ произведен с использованием байесовского подхода с марковскими цепями (Rannala, Yang, 1996; Yang, Rannala, 1997) с 15 000 000 генераций. Для расчета эволюционной дистанции использовалась модель Тамуры-Нея (Tamura, Nei, 1993). В результате анализа была получена хронограмма (рис. 2).

На полученной хронограмме семейство Winteraceae образует монофилетическую группу, обособившуюся около 128 млн лет назад. Самые древние ископаемые остатки, относимые к Winteraceae, обнаружены на территории Габона и датированы нижним мелом (около 110 млн лет назад) (Doyle et al., 1990). Фоссилии Winteraceae, также датированные нижним мелом (около 110 млн лет назад), найдены и на территории Израиля (Doyle, 2000). Эти территории являлись частями Северной Гондваны, поэтому, вероятно, к Северной Гондване приурочено происхождение семейства Winteraceae.

Верхнемеловые фоссилии, относимые к Winteraceae, обнаружены в Антарктиде, Австралии и Новой Зеландии (Doyle, 2000; Grímsson et al., 2018). Мадагаскарский род *Takhtajania* Baranova et J.-F. Leroy занимает сестринское положение по отношению к остальным родам семейства и обособился от них около 77 млн лет назад (рис. 2), что примерно соответствует периоду распада Восточной Гондваны и отделению Мадагаскара (84–95 млн лет назад) (McLoughlin, 2001).

После отделения Мадагаскара предок родов *Drimys* J. R. Forst. et G. Forst., *Pseudowintera* Dandy, *Tasmannia* R. Br. ex DC. и *Zygogynum* Baill остался на территории Восточной Гондваны. В этой группе раньше всего отделился новозеландский род *Pseudowintera*. Это произошло в конце мела или начале палеогена – около 68 млн лет назад (рис. 2). Однако Новая Зеландия отделилась от Гондваны около 80 млн лет назад (Stevens, 1980; McLoughlin, 2001). С учетом погрешности оценки времени дивергенции обособление рода *Pseudowintera* может быть связано как с викаризмом, так и более поздней дисперсией. Данный вопрос требует более тщательного изучения.

Эволюционные линии американского рода *Drimys* и австралийского рода *Tasmannia* разошлись около 47 млн лет назад (рис. 2). Оценки времени разрушения сухопутного моста между Антарктидой и Австралией разнятся: от 35 миллионов лет назад (McLoughlin, 2001) до 55 миллионов лет назад (Stevens, 1980). Более древняя из этих оценок близка ко времени дивергенции таксонов, и эту дивергенцию можно объяснить викарным событием. В дальнейшем предок *Drimys* мог попасть в Южную Америку, расселившись через Антарктиду, связь с которой прервалась около 30 млн лет назад (McLoughlin, 2001).

Новая Каледония отделилась от Гондваны около 80 млн лет назад (Stevens, 1980; McLoughlin, 2001), однако род *Zygogynum* существенно моложе и обособился около 57 млн лет назад. Кроме того,

австралийские и новокаледонские виды рода не образуют монофилетические группы (рис. 2). По-видимому, в данной группе имело место несколько случаев расселения в результате дальних дисперсий. Имеются сведения о поедании плодов некоторых Winteraceae птицами (Vink, 1993). Распространением с помощью птиц возможно объяснить заселение Новой Каледонии и о. Лорд-Хау.

Схематичное изображение расселения семейства представлено ниже (рис. 3).

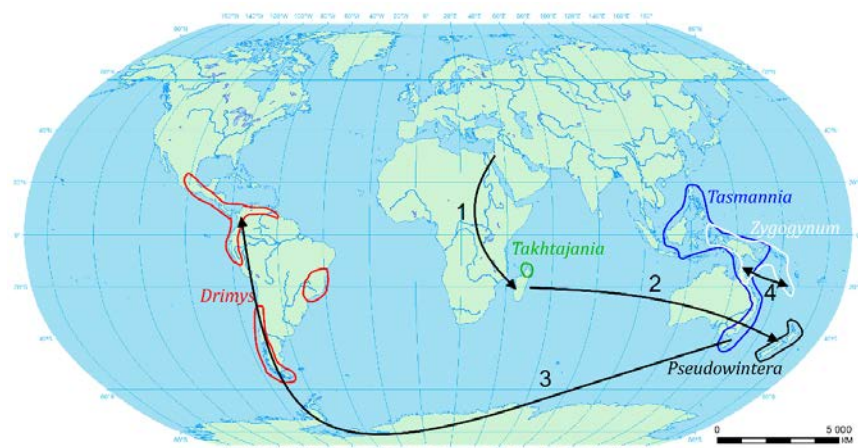


Рис. 3. Гипотетические маршруты расселения семейства Winteraceae.

#### ЛИТЕРАТУРА

**Бобров А. В., Рослов М. С., Романов М. С.** Филогенетическая биогеография семейства Hamamelidaceae s. l. на основе молекулярно-генетических данных // Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле, 2020. – Т. 65, вып. 2. – С. 224–244. DOI: 10.21638/spbu07.2020.201

**Bouckaert R., Vaughan T. G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., Heled J., Jones G., et al.** BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis // PLoS Computational Biology, 2019. – Vol. 15, № 4. – P. e1006650. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1006650

**Doyle J. A.** Paleobotany, relationships, and geographic history of Winteraceae // Annals of the Missouri Botanical Garden, 2000. – Vol. 87, № 3. – P. 303–316. DOI: 10.2307/2666190

**Doyle J. A., Hotton C. L., Ward J. V.** Early Cretaceous tetrads, zonaulculate pollen, and Winteraceae. I. Taxonomy, morphology, and ultrastructure // American Journal of Botany, 1990. – Vol. 77, № 12. – P. 1544–1557. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1990.tb11395.x

**Edgar R. C.** MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // Nucleic Acids Research, 2004. – Vol. 32, № 5. – P. 1792–1797. DOI: 10.1093/nar/gkh340

**Grimsson F., Grimm G. W., Potts A. J., Zetter R., Renner S. S.** A Winteraceae pollen tetrad from the early Paleocene of western Greenland, and the fossil record of Winteraceae in Laurasia and Gondwana // Journal of Biogeography, 2018. – Vol. 45, № 3. – P. 567–581. DOI: 10.1111/jbi.13154

**Hennig W.** Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. – Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. – 370 s.

**McLoughlin S.** The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism // Australian Journal of Botany, 2001. – Vol. 49, № 3. – P. 271–300. DOI: 10.1071/BT00023

**Mildenhall D. C., Crosbie Y. M.** Some porate pollen from the upper Tertiary of New Zealand // New Zealand Journal

- of Geology and Geophysics, 1979. – Vol. 22, № 4. – P. 499–508. DOI: 10.1080/00288306.1979.10424159
- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M.** Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // Bioinformatics, 2012. – Vol. 28, № 8. – P. 1166–1167. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts091
- Rannala B., Yang Z.** Probability distribution of molecular evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference // Journal of Molecular Evolution, 1996. – Vol. 43, № 3. – P. 304–311. DOI: 10.1007/BF02338839
- Stevens G.R.** New Zealand adrift: the theory of continental drift in a New Zealand setting. – Wellington: A. H. & A. W. Reed Ltd, 1980. – 442 p.
- Stevens P.F.** Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, 2017. URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APWeb/> (Accessed 15 March 2022).
- Stover L.E., Partridge A.D.** Tertiary and Late Cretaceous spores and pollen from the Gippsland Basin, southeastern Australia // Proceedings of the Royal Society of Victoria, 1973. – Vol. 85, № 2. – P. 237–286.
- Tamura K., Nei M.** Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees // Molecular Biology and Evolution, 1993. – Vol. 10, № 3. – P. 512–526. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040023
- Vink W.** Winteraceae // The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering Plants. Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families / Ed. by K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich. – Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verlag, 1993. – P. 630–638.
- Yang Z., Rannala B.** Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov Chain Monte Carlo method // Molecular Biology and Evolution, 1997. – Vol. 14, № 7. – P. 717–724. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025811