

## Таксономия и филогения некоторых клубневых зонтичных на основе анатомо-морфологических и молекулярных данных

### Taxonomy and phylogeny of some geophilic Umbelliferae – *Apioideae* genera based on anatomical, morphological and molecular data

Клюйков Е. В., Дегтярева Г. В., Лысков Д. Ф.

Kljuykov E. V., Degtjareva G. V., Lyskov D. F.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mails: kljuykov@gmail.com, degavi@mail.ru, df.lyskov@yandex.ru

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

**Реферат.** В работе приводится обзор соотношения молекулярных (ITS ядерной рибосомной ДНК) и морфологических данных в группе геофильных зонтичных Средней Азии, которая включает роды *Elwendia*, *Elaeosticta*, *Hyalolaena*, *Galagania*, *Oedibasis*, *Mogoltavia* и *Gongylotaxis*. В целом, можно отметить хорошую согласованность данных разного типа. При этом на одних уровнях таксономической иерархии согласованность между морфологическими и молекулярными данными выглядит гораздо более высокой, чем на других. Выделение группы геофильных зонтичных в целом гораздо лучше согласуется с молекулярными данными, чем границы между родами в её пределах и предложенные внутривидовые группировки. Некоторые наблюдаемые случаи несогласованности, например, положение *Hyalolaena melanorrhiza* среди видов рода *Elaeosticta* и полифилия родов *Hyalolaena* и *Oedibasis*, объяснить с морфологической точки зрения довольно затруднительно, только с точки зрения биогеографии.

**Ключевые слова.** Молекулярная филогенетика, морфология, Средняя Азия, *Apioideae*, nrITS.

**Summary.** The paper provides an overview of the concordance between molecular (nuclear ribosomal DNA ITS) and morphological data in the group of geophilic Umbelliferae of Middle Asia, which includes the genera *Elwendia*, *Elaeosticta*, *Hyalolaena*, *Galagania*, *Oedibasis*, *Mogoltavia* and *Gongylotaxis*. In general, a good consistency of data of different types can be observed. At the same time, at some levels of the taxonomic hierarchy, the consistency between morphological and molecular data looks much higher than at others. The identification of the group of geophilic Umbelliferae agrees much better with molecular data than the boundaries between genera within it and the proposed intrageneric groupings. Some observed cases of inconsistency, such as the position of *Hyalolaena melanorrhiza* among the species of the genus *Elaeosticta* and the polyphyly of the genera *Hyalolaena* and *Oedibasis*, are rather difficult to explain from a morphological point of view, only from a biogeography.

**Key words.** *Apioideae*, Middle Asia, molecular phylogeny, morphology, nrITS.

За последние десятилетия таксономия и систематика растений очень продвинулись вперед в связи с бурным развитием молекулярных методов исследования, основанных на анализе нуклеотидных последовательностей отдельных фрагментов ДНК. Одним из широко используемых в систематике зонтичных маркеров является ITS ядерной рибосомной ДНК. Накопленные данные позволяют изучать родственные связи новых, редких, эндемичных таксонов и видов в составе крупных полиморфных родов, а также выявлять согласованность молекулярных и морфологических признаков для всего семейства в целом и в пределах отдельных групп. Особую ценность данный метод приобретает при идентификации неполно собранных гербарных образцов, поскольку видовая изменчивость обычно бывает незначительной. Однако в отдельных случаях наблюдаются расхождения молекулярных и морфологических данных. Это может быть связано как с ошибкой в определении исследуемых образцов, так и с разными темпами эволюции морфологических и генетических признаков.

Объектами нашего исследования были клубневые зонтичные, широко представленные в Средней Азии и области Древнего Средиземья (Попов, 1927), которые характеризуются жизненной формой многолетников с клубневидно утолщенными корнями. Клубневые зонтичные произрастают преимущественно в аридных регионах, и характерной особенностью их жизненной формы является преры-

вание вегетации в начале или середине лета. Как экологическое приспособление к условиям местообитания клубневидная жизненная форма у зонтичных возникла неоднократно и независимо в разных родственных группах. Одну из таких групп клубневых зонтичных составляют роды *Bunium* L. (более 50 видов), *Elaeosticta* Fenzl (около 23 видов), *Hyalolaena* Bunge (12 видов), *Galagania* Lipsky (7 видов), *Oedibasis* Koso-Pol. (5 видов), *Mogoltavia* Korovin (2 вида) и *Gongylotaxis* Pimenov et Kljuykov (1 вид).

В критических таксономических ревизиях, основанных преимущественно на исследовании важнейших анатомо-морфологических признаков (Клюйков и др., 1976; Пименов и др., 1981; Клюйков, 1983, 1988), выявлены границы и объемы родов этой группы. Один из крупнейших родов клубневых зонтичных род *Bunium* представлен многолетними преимущественно поликарпическими видами с глубоко погруженным яйцевидным или шаровидным клубнем. Остальные роды – монокарпические травы с поверхностно расположенным клубнем разной формы (от шаровидной до цилиндрической).

Проведенные молекулярные исследования (Degtjareva et al., 2009, 2013) в целом подтверждают близость родов, входящих в рассматриваемую группу, однако не подтверждают монофилию всех родов. Так, *Galagania* и *Mogoltavia* выявляются как монофилетические роды, при этом *Bunium*, *Elaeosticta*, *Hyalolaena* и *Oedibasis* оказываются пара- или полифилетическими. В настоящее время род *Bunium* предложено подразделить на два рода: *Bunium* s. str. (примерно 23 вида), произрастающий главным образом в Европе и Турции, и *Elwendia* Boiss. (30 видов), встречающийся в Средней Азии (Degtjareva et al., 2013). Такое разделение также согласуется с карпологическими признаками и числом семядолей. В отношении других родов (*Elaeosticta*, *Hyalolaena*, *Oedibasis*) объяснить наблюдаемые расхождения морфологических и молекулярных данных в понимании родовых границ сложнее.

В состав группировки, образованной видами рода *Elaeosticta*, входит *Hyalolaena melanorrhiza*. Этот факт оказывается интересным с точки зрения биогеографии, поскольку *Hyalolaena melanorrhiza* Pimenov et Kljuykov обитает на значительном удалении от всех остальных видов рода *Hyalolaena*. Род *Hyalolaena* в свою очередь на филогенетическом дереве распадается еще на три группы: одна группа объединяет *Hyalolaena intermedia* Pimenov et Kljuykov и *Oedibasis apiculata* (Kar. et Kir.) Koso-Pol., вторая группа – *Hyalolaena transcaspica* (Korovin) Pimenov et Kljuykov и *Hyalolaena lipskyi* (Korovin) Pimenov et Kljuykov; третья группа включает оставшиеся виды рода *Hyalolaena*, *Mogoltavia* и *Oedibasis*. Группировка *Mogoltavia* и *Oedibasis* не противоречит данным строения плода, согласно которым эти роды относят к группе геофильных плоскоплодных зонтичных.

Ещё слабее группировки, выявляемые по данным ITS, согласуются с разделением видов на секции и подсекции в составе родов *Elwendia*, *Elaeosticta* и *Hyalolaena* (Degtjareva et al., 2013). Например, в составе *Elaeosticta* часть клад филогенетического дерева в целом соответствуют близости видов, выявляемой по морфологии (*E. alaiica*–*E. buharica*; *E. hirtula*–*E. transcaspica*–*E. tschimganica*; *E. elata*–*E. nodosa*–*E. ramosissima*–*E. korovinii*; *E. conica*–*E. samarkandica*). В других случаях наблюдается противоречие (*E. lutea* и *E. transitoria*; *E. polycarpae* и *E. buharica*; *E. ferganensis* и *E. knorringiana*). Нередко выявленные группировки оказываются больше связанными с географическим распространением видов, чем с морфологическими особенностями.

Особого внимания заслуживает рассмотрение взаимоотношений видов в роде *Galagania*, который редко становился объектом разностороннего изучения. Несмотря на небольшое число видов (7), для этого рода характерно варьирование по большому числу морфологических и анатомических признаков. При этом особенностью рода является наличие крайних вариантов состояний таксономических признаков, которые в других случаях часто используются для выделения таксонов родового ранга (Kljuykov et al., 2021).

По данным ITS яд-рДНК, виды *Galagania* образуют кладу с высоким уровнем поддержки и распределяются по трем подкладам: *G. fragrantissima*–*G. neglecta*–*G. gracilis*–*G. ferganensis*; *G. platypoda*–*G. tenuisecta*; и *G. margiana* Pimenov et M. G. Vassiljeva. Сопоставление морфолого-анатомических признаков с выявленными группами показывает, в целом, хорошую согласованность данных. Отличающийся по молекулярным данным вид *G. margiana* также обособлен морфологически (клубень яйцевидный или продолговатый; влагалища листьев узкие; листовая пластинка плоская; лепестки желтые; мерикарпии выпуклые со спинки; ребра мерикарпиев спинные нитевидные, краевые крыловидно расширенные; клетки мезокарпа в краевых ребрах слегка одревесневшие, со щелевидными порами). Единственное сильное противоречие проявляется во взаимоотношениях *G. ferganensis* (Korovin) M. G. Vassiljeva et Pimenov, поскольку по комплексу морфолого-анатомических признаков *G. ferganensis* тяго-

теет к группе *G. platypoda*–*G. tenuisecta* и сильно отличается от группы *G. fragrantissima*–*G. neglecta*–*G. gracilis*, с которой она сближается по молекулярным данным.

Монотипный род *Gongylotaxis* отличается от остальных родов рассматриваемой группы геофильных зонтичных своеобразными подземными органами, когда клубни развиваются на боковых корнях. Молекулярные данные подтверждают самостоятельность рода *Gongylotaxis* и сближают его с кладой, включающей два вида *Hyalolaena*, *H. lipskyi* и *H. transcaspica*.

Подводя итог обзору соотношения молекулярных и морфологических данных в группе геофильных зонтичных Средней Азии, можно отметить, что наряду с большим числом примеров хорошей согласованности данных разного типа, наблюдаются случаи несогласованности, объяснить которые довольно затруднительно. При этом на одних уровнях таксономической иерархии согласованность между морфологическими и молекулярными данными выглядит гораздо более высокой, чем на других. Так, выделение группы геофильных зонтичных в целом гораздо лучше согласуется с молекулярными данными, чем границы между родами и предложенные внутривидовые группировки. Молекулярные данные отчасти подтверждают, а отчасти изменяют представление о родственных связях видов и родов. Полученные данные свидетельствуют о важности использования молекулярных методов для выявления филогенетически родственных групп, при этом анатомо-морфологические признаки также не теряют своего значения в таксономических обоснованиях.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121031600196-8.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Клюйков Е. В.** Обзор видов рода *Elaeosticta* Fenzl. (Umbelliferae) // Нов. сист. высш. раст., 1983. – Т. 20. – С. 140–154.
- Клюйков Е. В.** Обзор рода *Bunium* L. Ревизия системы рода // Бюл. МОИП, Отд. биол., 1988. – Т. 93. – С. 76–88.
- Клюйков Е. В., Пименов М. Г., Тихомиров В. Н.** *Elaeosticta* Fenzl – род семейства Umbelliferae, самостоятельный по отношению к *Scaligeria* DC. // Бюл. МОИП, Отд. биол., 1976. – Т. 81. – С. 83–94.
- Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Терехин А. Т., Девяткова Г. Н.** Разграничение родов геофильных зонтичных Средней Азии с помощью методов многомерной статистики // Бот. журн., 1981. – Т. 66. – С. 328–340.
- Попов М. Г.** Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Ср.-Аз. Гос. унив., 1927. – № 15. – С. 239–292.
- Degtjareva G. V., Kljuykov E. V., Samigullin T. H., Valiejo-Roman C. M., Pimenov M. G.** Molecular appraisal of *Bunium* and some related arid and subarid geophilic Apiaceae–*Apioideae* taxa of the Ancient Mediterranean // Bot. J. Linn. Soc., 2009. – Vol. 160. – P. 149–170. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2009.00970.x
- Degtjareva G. V., Kljuykov E. V., Samigullin T. H., Valiejo-Roman C. M., Pimenov M. G.** ITS phylogeny of Middle Asian geophilic Umbelliferae–*Apioideae* genera with comments on their morphology and utility of psbA-trnH sequences // Pl. Syst. Evol., 2013. – Vol. 299. – P. 985–1010. DOI: 10.1007/s00606-013-0779-9
- Kljuykov E. V., Zakharova E. A., Ostroumova T. A., Tilney P. M.** Most important carpological anatomical characters in the taxonomy of Apiaceae // Bot. J. Linn. Soc., 2021. – Vol. 195. – P. 532–544. DOI: 10.1093/botlinnean/boaa082