



ГОНЧАРОВ МИХАИЛ ЮРЬЕВИЧ

**ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ТРИБЫ *VARHIEAE*  
*YAKOVL.***

03.02.01 - «Ботаника»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Санкт-Петербург – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Санкт-Петербургский химико-фармацевтический университет» Министерства здравоохранения Российской Федерации.

**Научный консультант** доктор биологических наук, профессор  
**Яковлев Геннадий Павлович**

**Официальные оппоненты:** **Князев Михаил Сергеевич**  
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, заведующий лабораторией  
**Шмаков Александр Иванович**  
доктор биологических наук, профессор, Учебно-производственная база практик «Южно-Сибирский ботанический сад», директор  
**Оскольский Алексей Асафьевич**  
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, ведущий научный сотрудник

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Защита состоится 4 декабря 2019 г. в 14.00 на заседании диссертационного совета Д 002. 211. 01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2. Тел. (812) 372-54-06. Факс: (812) 372-54-43, dissovet.d00221101@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук

Автореферат разослан «\_\_» июня 2019 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



О. Ю. Сизоненко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность темы.

В систематике огромного и одного из наиболее значимых для человека семейства бобовые (*Fabaceae*) в начале XXI века произошли значительные изменения. Традиционный взгляд на структуру семейства (семейство *Fabaceae*, включающее три подсемейства – *Faboideae* (*Papilionoideae*), *Caesalpinioideae* и *Mimosoideae*), окончательно сложившийся во второй половине XX века, претерпел значительную трансформацию. Эти процессы связаны, прежде всего, с наступлением «молекулярной эпохи» в систематике и филогении и появлением нового массива данных, связанных с расшифровкой и анализом первичных нуклеотидных последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК. В связи с развитием новых технологий и методик значительно возрос и объем данных и в таких разделах как морфология, анатомия, палинология, химия растений. Все это привело к появлению и опубликованию в 2017 году новой системы семейства (LPWG, 2017). Согласно ей, в семействе *Fabaceae* выделяют 6 подсемейств – *Faboideae* (*Papilionoideae*), *Caesalpinioideae* (включая “mimosoid clade”, в которую входят большинство родов, ранее относившихся к *Mimosoideae*), а также *Duparquetioideae*, *Cercidoideae*, *Detarioideae* и *Dialioideae*. Основной задачей систематики семейства на данный момент является определение внутренней структуры крупных подсемейств, прежде всего мотыльковых и цезальпиниевых.

Внутренняя структура наиболее крупного и известного семейства *Faboideae* (*Papilionoideae*), несмотря на сохранившийся объем подсемейства, за последние годы также претерпела существенные изменения. По итогам VI и VII International Legume Conference (2013, 2018) вся система подсемейства подверглась значительным изменениям. Так, было предложено выделять внутри подсемейства мотыльковых порядка 38 триб. При этом авторы новой системы указывают на необходимость придавать таксономический статус (подсемейства, трибы, подтрибы) только строго монофилетическим группам. Новая классификация должна стать результатом интеграции морфологических и молекулярных данных. Для построения новой филогенетической системы подсемейства наиболее важными являются такие задачи как четкое установление объема триб и филогенетических взаимоотношений

между ними, проблемы номенклатуры новых триб, внутренняя структура наиболее крупных и ключевых родов. Таким образом, тема данной работы соответствует важному направлению исследований в области систематики бобовых, проводимых в настоящее время в мире, а ее результатом стала новая система одной из наиболее интересных и загадочных триб подсемейства – *Vaphieae*.

Триба *Vaphieae* Yakovl. – небольшая, весьма естественная группа мотыльковых. Она включает центральный род *Vaphia* (53 вида), а также несколько моно- или олиготипных родов: *Airyantha* (2 вида), *Vaphiastrum* (1 вид), *Vaphiopsis* (1 вид), *Bowringia* (4 вида), *Dalhousiea* (2 вида) и *Leucomphalos* (1 вид). Представители трибы произрастают только на территории тропиков Старого Света, причем подавляющее большинство видов встречаются на территории Африки и Мадагаскара. Вследствие достаточной архаичности и изолированности трибы она представляет значительный интерес для изучения. Исследование посвящено ревизии родов, входящих в *Vaphieae* и установлению на основании морфологических, анатомических, палинологических и молекулярных признаков филогенетических взаимоотношений между ними.

Все вышеперечисленные роды (кроме *Vaphiopsis*) традиционно считались весьма близкими и включались в трибу *Sophoreae* s.l., в состав которой входили большинство мотыльковых, обладающих архаичными признаками. В 1972 г. Яковлев впервые объединил эти таксоны во вновь описанную им трибу *Vaphieae* Yakovl.. Polhill (1981) формально сохранив *Sophoreae* s.l. разделил ее на 8 неформальных групп, в том числе выделив *Vaphia* group, совпадающую по составу с *Vaphieae*. Во время работы над проектом “Legumes of the World” Т. Pennington et al. (2001) на основании молекулярных данных окончательно подтвердили теорию о немонафилетичности *Sophoreae* s.l., разделив ее на несколько монофилетичных групп, не имеющих формального таксономического ранга – «клад». Представители *Vaphieae* образовали отдельную кладу («*vaphia* clade»). На общем «древе» мотыльковых «*vaphia* clade» занимает достаточно изолированное положение, не относится к «базальным мотыльковым» и является сестринской к так называемой кладе Старого Света («Old World clade»), включающей большинство филогенетически продвинутых линий подсемейства.

### **Цель и задачи исследования.**

Целью исследования является таксономическая ревизия трибы *Vaphieae* и построение ее филогенетической системы с использованием методов кладистического анализа на основании морфологических и молекулярных данных.

В соответствии с поставленной целью были определены следующие задачи:

1. Изучение морфологии вегетативных и генеративных органов представителей трибы для выявления таксономически значимых признаков.
2. Амплификация, секвенирование и анализ нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* и участка гена *matK* хлоропластного генома для ранее неисследованных видов.
3. Кладистический анализ морфологических и молекулярных данных.
4. Обобщение результатов сравнительно-морфологического и молекулярно-генетического анализа представителей трибы *Vaphieae*, уточнение объема, ранга и номенклатуры таксонов, входящих в данную группу.

### **Научная новизна.**

В результате морфолого-географического исследования было изучено около 5000 гербарных листов, хранящихся в 9 крупнейших европейских гербариях. В ходе данной работы была составлена коллекция фотоизображений гербарных экземпляров, насчитывающая более 2 500 фотографий, включая типовые материалы.

По результатам анализа гербарных коллекций были проведены таксономические ревизии всех родов трибы, составлены карты ареалов и ключи для определения всех видов трибы. Исследование гербарных коллекций позволило описать несколько новых подвидов и подро́дов и установить статус для целого ряда таксонов.

В ходе молекулярно-генетического анализа были впервые секвенированы и размещены в базе данных GenBank нуклеотидные последовательности *trnL* интрона и гена *matK* хлоропластного генома для представителей 6 из 7 родов трибы (27 видов). Полученные и проанализированные нуклеотидные последовательности использованы для построения кладограмм наряду с имеющимися в базах данных. По результатам кладистического анализа, проведенного на основании

молекулярных данных и критического анализа полученных клад с привлечением данных морфологии система трибы была пересмотрена.

### **Практическая значимость**

Проведенные исследования позволили представить новую систему трибы *Vaphieae*. Представители изучаемых родов являются источниками ценных сортов древесины. Многие алкалоиды и флавоноиды бафиевых, как и многих других мотыльковых, помимо значимости в хемосистематике, обладают ценными фармакологическими свойствами, что в настоящее время с успехом используется при создании новых эффективных лекарственных препаратов природного и полусинтетического происхождения (Kinghorn, Balandrin, 1984). Одна из наиболее интересных и редких групп алкалоидов, найденных у бафиевых – полигидроксильированные производные пиперидина и пирролидина, называемые также «азотсодержащими сахарами», проявляют способность избирательно ингибировать ферменты-гликозидазы (Tropea et al., 1989; Asano et al., 2001; Watson A. et al., 2001). На этом основаны такие ценные виды фармакологической активности, как иммуномодулирующая (Nash et al., 2011), противомаларийная (Deharo et al., 2001), противовирусная (Taylor et al., 1988, Ahmed et al., 1995). Для ряда видов трибы характерны другие группы биологически активных веществ – флавоноиды (в том числе и такие редкие группы как изофлавоноиды и птерокарпаны) (Juck et al., 2006). Благодаря наличию этих классов биологически активных соединений, некоторые виды трибы широко используется в народной и официальной медицине ряда африканских стран. Выявление филогенетической близости между таксонами может дать основу для направленного поиска потенциально перспективных для использования в медицине видов. Методики молекулярно-генетического анализа могут быть адаптированы для анализа подлинности лекарственного растительного сырья на кафедре фармакогнозии СПХФУ.

Результаты диссертационной работы могут быть использованы в биологических и фармацевтических ВУЗах при составлении курсов лекций по ботанике, учебных программ и практикумов.

## Соответствие диссертации Паспорту научной специальности

Отраженные в диссертации научные положения соответствуют области исследования (п. 1. «Теоретические проблемы происхождения, и развития растительного мира, его разнообразия, классификации и номенклатуры разных групп растений и растительных сообществ») специальности 03.02.01 - Ботаника по номенклатуре специальностей научных работников «Биологические науки».

## Объем и структура диссертации

Диссертационная работа изложена на 370 страницах, состоит из введения, 6 глав основных результатов и выводов, списка литературы (207 наименований) и 2 приложений. Работа содержит 136 рисунков и 8 таблиц.

В первой главе рассматривается история изучения родов трибы *Vaphieae*. В главе 2 перечислены основные материалы и методы исследований, а также приведена краткая характеристика ряда европейских гербарных коллекций, сведения о содержании в них материалов, относящихся к семейству бобовых и, в частности, к представителям трибы. В главе 3 обсуждаются морфологические, палинологические, химические особенности представителей трибы, особенности их географического распространения и экологических условий произрастания. Глава 4 посвящена кладистическому анализу рода *Vaphia* на основании морфологических данных, в ней приводится перечень признаков, использованных для сравнительно-морфологического анализа, представлено обсуждение состава и топологии основных клад. Глава 5 содержит перечень признаков, использованных для сравнительно-морфологического анализа трибы в целом, результаты молекулярно-филогенетического, проведенного на основании молекулярных данных интрона *trnL* и гена *matK* хлоропластного генома и мультигенного анализа, обсуждение состава и топологии основных клад и новой системы трибы. Глава 6 посвящена таксономической ревизии родов трибы *Vaphieae*, расположенных в соответствии с полученной системой, приведены ключи для определения видов и родов, характеристики всех видов и подвидов, карты их ареалов. Приложение 1 включает перечень изученных гербарных образцов (*specimina examinata*). Приложение 2 представляет собой акт о внедрении результатов научно-исследовательской работы.

## **Положения, выносимые на защиту**

1. Монофилетичность трибы *Vaphieae*
2. Немонофилетичность рода *Vaphia* s.l..
3. Филогенетическая структура трибы *Vaphieae*.
4. Значимость морфологических и молекулярных признаков при выделении естественных групп в трибе *Vaphieae*.

## **Апробация работы**

Основные результаты диссертационного исследования были представлены на XII и XIII Московском совещании по филогении растений (Москва, 2010, 2015), конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова (Москва, 2017), на заседаниях отдела Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 2010, 2014) и Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей (Санкт-Петербург, 2014), 12th Young Systematists' Forum (London, 2010), Sixth International Legume Conference 2013 (Johannesburg, South Africa, 2013), Seventh International Legume Conference 2018 (Sendai, Japan, 2018), XIII делегатском съезде Русского ботанического общества (Всероссийская конференция «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века») (Тольятти, 2013), XIV делегатском съезде Русского ботанического общества (Всероссийская конференция «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века») (Махачкала, 2018), 2 и 3 научно-практических конференциях «Гаммермановские чтения» (Санкт-Петербург, 2014, 2017).

## **Внедрение результатов исследования**

Результаты работы внедрены в учебный процесс на кафедре фармакогнозии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Санкт-Петербургский государственный химико-фармацевтический университет» Министерства здравоохранения Российской Федерации (ФГБОУ ВО СПХФА Минздрава РФ): в курс лекций и практические занятия раздела «Систематика цветковых растений» дисциплины «Ботаника» по направлению подготовки 33.05.01 «Фармация» фармацевтического факультета (Акт о внедрении приведен в приложении 2).



## Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ТРИБЫ *Vaphieae*

Европейские ботаники познакомились с представителями трибы и рода *Vaphia* в конце XVIII века. Шведский ботаник и коммерсант А. Afzelius (1750–1837) с 1792 по 1796 г. работал в Сьерра-Леоне (Африка), где коллекционировал живые растения и гербарии, а также плоды, семена и луковицы. Один из собранных им растительных образцов, используемый местными жителями как источник красной краски, он назвал *Vaphia* (от греческого *vapto*- красить). Семена этого растения он по возвращению в Европу переслал Т. Furley Foster, тот в свою очередь передал их ботанику С. Loddiges. Последнему удалось вырастить несколько растений из семян, и в 1825 он описал род и вид *Vaphia nitida*.

В 1841 году J. Hochstetter описал род *Bracteolaria* с единственным видом *Bracteolaria racemosa*, описанным на основе образца, собранного Krauss в Натале (Южная Африка) в 1839 году.

Первое внутриродовое деление *Vaphia* было осуществлено G. Bentham (1865). Он разделил род на секции *Delaria* и *Bracteolaria*. По мнению Bentham, виды секции *Bracteolaria* характеризуются чашечкой, разрывающейся по двум швам, а представители секции *Delaria* (= sect. *Vaphia*) – по одному шву.

В конце XIX – начале XX века в связи с проникновением европейцев в ранее труднодоступные тропические районы и активизации изучения Центральной Африки британскими, французскими, немецкими и бельгийскими ботаниками резко возросло число описанных новых для науки видов. Соответственно, появился ряд работ, посвященных внутренней структуре рода.

В 1897 году Н. Harms предложил разделить секцию *Vaphia* на 2 подсекции на основании различных типов соцветий. Эта идея позднее была отвергнута L. Lester-Garland (1921) из-за того, что у ряда видов наблюдаются соцветия обоих типов. Он считал концепцию рода, предложенную Н. Harms, неудовлетворительной и предложил 3 новые секции на основании расположения и размеров прицветничков. E. G. Baker (1929) в фундаментальной работе “Legumes of the Tropical Africa” в целом руководствовался структурой рода, предложенной Lester-Garland, однако восстановил секцию *Macrobaphia*, описанную Harms. Во второй половине XX века

виды *Baphia* нередко упоминаются в различных региональных сводках по флорам тропической Африки.

Последняя на настоящее время ревизия рода была проведена М. Soladoye (1985). По Soladoye род *Baphia* включает 45 видов. В этой работе он описал одну монотипную секцию *Alata*. Soladoye также дополнил критерии секции *Macrobaphia*, указав на существование такого уникального для рода признака, как опушенные тычиночные нити. Внутри секции *Longibracteolatae* Soladoye выделил 3 ряда (серии): *Chrysophyllae*, *Striatae* и новую серию *Macranthae*. Внутри секции *Baphia* Soladoye выделил 2 новые серии: *Spathacea* Soladoye, и *Contiguinae* Soladoye, характеризующуюся непрерывной подушечкой у основания черешка и соцветиями преимущественно пучкового типа. Помимо собственно ревизии рода Soladoye сделал ряд заключений и гипотез о положении бафии и родственных ее родов внутри *Sophoreae* и о филогенетических взаимоотношениях внутри группы.

В середине XIX века были описаны роды *Dalhousiea* (Bentham, 1837), *Leucomphalos* (Planchon, 1848), *Bowringia* (Bentham, 1852). В 1871 г. Baker описал монотипный африканский род *Baphiopsis*, отнесенный изначально к трибе *Swartzieae* из-за актиноморфного шестичленного венчика и многочисленных тычинок. В протологе было указано на близость нового вида к роду *Baphia*, что и послужило причиной названия рода. Harms (1913) на основе камерунского материала описал монотипный род *Baphiastrum*. Brummitt (1968) описал род *Airyantha*, включающий 2 вида.

Все эти роды (кроме *Baphiopsis*) традиционно считались весьма близкими и включались в трибу *Sophoreae* s.l., в состав которой входило большинство родов мотыльковых, обладающих архаичными признаками. В 1972 г. Яковлев впервые выделил эти таксоны во вновь описанную им трибу *Baphieae* Yakovl. Polhill (1981) формально сохранив *Sophoreae* s.l. разделил ее на 8 неформальных групп, в том числе выделив *Baphia* group, совпадающую по составу с *Baphieae*. В 1991 г. Яковлев разделил трибу на две неформальные группы: А, характеризующуюся продольно-асимметричными семенами и сухим кольцевым ариллом, включающую *Baphia*, *Airyantha*, *Dalhousiea*; и В, с поперечно-асимметричными семенами и воротничковым ариллом (*Baphiastrum*, *Bowringia*, *Leucomphalos*). Во многом на

основании этого деления Breteler (1994) объединил 3 последних рода под названием *Leucomphalos*.

Молекулярно-филогенетические исследования семейства бобовых были начаты в 90-х годах XX века. Первым наиболее масштабным молекулярно-филогенетическим исследованием так называемых базальных линий мотыльковых стала работа Pennington et al. (2001).

Авторы включили в анализ наиболее базальные таксоны в подсемействе, а также представителей более продвинутых триб. Консенсусное филогенетическое дерево было построено на основании анализа последовательностей нуклеотидов интрона *trnL* хлоропластного генома. Результаты работы подтвердили мнение о немонофилетичности *Sophoreae* s.l. Большинство изучаемых родов на полученном дереве распределились по 6 кладам.

Представители *Baphieae* образовали отдельную кладу с высоким уровнем бутстреп-поддержки («*baphia clade*»). Клада занимает достаточно изолированное положение, не относится к большой группе «базальных мотыльковых», включающей большинство родов из *Sophoreae* s.l. и является сестринской к так называемой кладе Старого Света. При этом в «*baphia clade*» оказался монотипный род *Baphiopsis*, традиционно включавшийся в трибу *Swartzieae* s.l. Также в работе отмечен тот факт, что молекулярно-генетические данные подтвердили высказывавшиеся ранее гипотезы о немонофилетичности рода *Baphia*.

Последующие работы, посвященные молекулярной филогении мотыльковых на основании анализа участков *trnL* и *matK* хлоропластного генома и ITS-участка ядерного генома (Cardoso et al., 2012; LPWG, 2013; Cardoso et al., 2015) подтвердили достаточно изолированное положение трибы в качестве группы, сестринской к так называемым «early-branching papilionoids» (термин, пришедший на смену «базальным мотыльковым»). Помимо собственно молекулярных признаков к характерным морфологическим особенностям трибы относятся однолисточковые листья, чашечка, разрывающаяся по одному или двум швам, неявно мотыльковый (слабо дифференцированные и лишь частично сросшиеся лепестки лодочки) или немотыльковый, радиально симметричный венчик (*Baphiopsis*, *Leucomphalos*).

Таким образом, объем трибы и ее положение внутри подсемейства в результате исследований последних 10–20 лет стали относительно понятны. Однако внутренняя структура группы, равно как и число родов, входящих в ее состав, до сих пор остается весьма неясным.

## **Глава 2. МАТЕРИАЛЫ, МЕТОДЫ И ТЕРМИНОЛОГИЯ.**

Основными методами при выполнении исследования являлись классический морфолого-географический метод, основанный на изучении гербарных образцов, а также методы молекулярно-филогенетического анализа.

При анализе таксонов на уровне видов и определении их внутренней структуры, как мне кажется, следует исходить из политипической концепции вида. Для тропических родов, в особенности, приуроченных к влажным или переменновлажным лесным экотопам, концепция вида как ряда популяций, относительно изолированных друг от друга, и имеющих подвидовой статус, кажется наиболее приемлемой. При таксономической ревизии трибы на уровне родов в целом были приняты рекомендации, предложенные в последнее время коллективами по изучению бобовых – LPWG и LMWG. Они заключаются в придании таксономического статуса на уровне родов только монофилетическим группам, которые при этом обладают одним или несколькими уникальными в пределах группы морфологическими, анатомическими или палинологическими признаками.

При изучении морфологии и географии использовали гербарные материалы, хранящиеся в крупнейших гербариях Европы и Африки (LE, K, P, BR, L, S, S, COI, LISC, PRE).

В результате морфолого-географического исследования было изучено около 5000 гербарных листов, был создан перечень морфологических признаков и их состояний. В главе приводится краткая характеристика ряда европейских гербарных коллекций, сведения о содержании в них материалов, относящихся к семейству бобовых и, в частности, к представителям трибы.

Гербарные образцы для выделения ДНК были отобраны во время визита в Royal Botanic Gardens, Kew в 2009 и 2011 г. Определения видов, указанные на

гербарных этикетках, были подтверждены нами при отборе проб. При выделении ДНК использовался модифицированный СТАВ-метод (Doyle, Doyle, 1987).

Аmplификация интрона *trnL* проводилась с использованием стандартных праймеров *tabC* и *tabD* (Taberlet et al., 1991). Для амплификации изучаемого участка в случае деградированной или поврежденной ДНК были использованы последовательности праймеров и условия проведения «вложенной ПЦР» (Жуков, Повыдыш, 2014). Амплификацию нуклеотидных последовательностей гена *matK* проводили с использованием стандартных праймеров *trnK685F* и *trnK2R* или пары праймеров: *trnK685F* + *matK4LR*, *matK4La* + *matK1932Ra*, *matK1100L* + *trnK2R*.

Прямое секвенирование ПЦР-фрагментов проводилось с использованием праймеров, амплифицировавших данный фрагмент, на автоматическом приборе SEQ™ 8000 Genetic Analysis System (Beckman Coulter, США) по протоколу производителя. При объединении последовательностей, полученных с разнонаправленных праймеров, использовались программы Chromas v.2.23 («Technelysium Pty Ltd», Австралия) и MEGA 5 и 6 (Tamura et al., 2011, 2013).

Полученные последовательности были депонированы в международную базу данных GenBank. В анализ также были включены последовательности интронов *trnL* и гена *matK* из указанной базы данных.

Выравнивание последовательностей проводилось с помощью программы ClustalW, входящей в пакет программ MEGA 5 (Tamura et al., 2011) и MEGA 6 (Tamura et al., 2013) и корректировалось вручную. Анализ матрицы данных проводился с помощью метода максимальной парсимонии (Yang Z., B. Rannala, 1997). При построении кладограмм использовали пакеты программ TNT и WinClade (Nixon, 1999; Goloboff et al., 2008). Филогенетические деревья тестировались бутстрэп-методом с 1000 репликаций (Felsenstein, 1985).

### **Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ И ОСОБЕННОСТИ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ**

Представители трибы *Vaphieae* – деревья до 30 м высотой, кустарники или древесные лианы до 15-20 м длиной. Листья однолисточковые, чаще всего без прилистников, с прерывистыми (редко непрерывными) подушечками. Соцветия различного типа. У ряда видов родов *Airyantha* и *Vaphia* встречаются верхушечные

кистевидные или метельчатые соцветия. Для большинства представителей трибы характерна редукция части соцветия с образованием пазушных кистей или ложных кистей. У части таксонов они переходят в пазушные соцветия-пучки, которые в свою очередь редуцируются до парных или даже одиночных цветков. Цветки небольшие, с прицветничками различной формы, которые иногда (*Dalhousiea*) могут достигать значительных размеров. Прицветнички могут располагаться у основания цветоножки, по длине цветоножки, или непосредственно под чашечкой. Два последних типа расположения прицветничков может указывать на редукцию цветков в изначально более густом соцветии. Гипантий не характерен. Чашечка купуловидная с небольшими зубцами (*Leucomphalos*, *Bowringia*, *Vaphiastrum*) или при распускании цветка разрывается продольно по 1 или 2 швам на сегменты неправильной формы. При этом сегменты разорвавшейся чашечки могут располагаться более или менее черепитчато или створчато. Венчик отличается значительным разнообразием. Для *Leucomphalos* и *Vaphiopsis* характерен немотыльковый, практически актиноморфный венчик (у *Vaphiopsis* – шестичленный), лепестки без ноготка. Для остальных родов характерен мотыльковый (или почти мотыльковый) венчик, лепестки которого имеют ноготок. Флаг белый (у ряда бафий – от розового до лилового), для многих видов характерно желтое или желто-оранжевое пятно при его основании. Боковые лепестки (крылья) более или менее униморфные. Лепестки лодочки свободные, или частично сросшиеся, иногда по линии срастания опушенные. Характерно, как правило, 10 тычинок, однако у *Vaphiopsis* число тычинок чаще всего 20-30, а у *Leucomphalos* – от 11 до 14, но никогда не бывает 10. Тычинки свободные, тычиночные нити, за исключением *Airyantha* и представителей секции *Macrobarphia*, голые. Пыльники базальные, относительно небольшие (лишь у *Leucomphalos* пыльники по длине превышают тычиночные нити). Плоды вскрывающиеся, различной формы, чаще голые, реже опушенные. У представителей *Leucomphalos*, *Bowringia* и *Vaphiastrum* плод почти округлый, 1-2-семянный, у остальных родов он более или менее удлиненный, обычно многосемянный (3-8). Семена продольно- или поперечно-асимметричные, чечевицеобразные, дисковидные, часто сплюснутые. Для видов родов *Leucomphalos*, *Bowringia* и *Vaphiastrum* характерен уникальный для

мотыльковых признак расположения семян параллельно длине плода. Спермодерма обычно плотная. Цвет наружной поверхности семян у большинства видов черный или коричневый, у представителей *Baphiastrum*, *Bowringia* и *Airyantha* семена красные (редко двуцветные). У представителей *Baphia*, *Airyantha* и *Dalhousiea* арилл сухой, кольцевой, а у *Leucomphalos*, *Bowringia* и *Baphiastrum* – губчатый, располагающийся воротничком вокруг малозаметного рубчика.

### **Особенности строения пыльцевых зерен представителей трибы**

Особенности строения пыльцы представителей рода *Baphia* были детально изучены Soladoye (1985) во время его работы над таксономической ревизией рода. Объектами палинологического анализа служили все признанные на тот момент виды рода.

Пыльцевые зерна представителей рода в целом сходны с таковыми у родов мотыльковых, традиционно включавшихся в трибу *Sophoreae*, а впоследствии в комплекс так называемых «базальных мотыльковых». Внутри рода можно выделить 10 групп. Большинство групп включают один или несколько видов. Некоторые из этих небольших групп объединяют виды, считающиеся близкими и по морфологическим признакам.

### **Особенности химического состава представителей трибы**

В систематике бобовых, и, в частности мотыльковых, достаточно широко используются данные хемосистематики. Основными химическими маркерами мотыльковых являются алкалоиды различного строения, фенольные соединения (прежде всего флавоноиды, изофлавоноиды и птерокарпаны), а также небелковые аминокислоты.

Для «базальных мотыльковых» традиционно относившихся к трибам *Sophoreae* s.l. и *Swartzieae* s.l. наиболее специфической группой алкалоидов являются производные хинолизидина. Однако у представителей трибы хинолизидиновые алкалоиды на сегодняшний день неизвестны. С другой стороны, у ряда видов рода *Baphia*, а также у *Baphiopsis parviflora* найдена другая, очень специфическая группа алкалоидов (характерная также для представителей трибы *Angylocalyceae*) – полигидроксилированные производные пиперидина (Kite G., 2003), пирролидина и пиперидина, называемые также «азотсодержащими сахарами» (Kato A. et al., 2008).

Фенольные соединения, известные на данный момент у представителей трибы представлены изофлавоноидами, обнаруженными у ряда видов рода *Vaphia* (Arnone et al., 2001; Karingu et al., 2008; Yao-Kuassi et al., 2008). У ряда видов *Vaphia* найдены сильно гликозилированные ацилированные производные различных флавонов, а у *V. nitida* и *V. kirkii* обнаружены птерокарпаны и уникальные производные ксантона и бензофенона – бафиксантоны и бафикиноны (Karingu et al., 2009; Chaabi et al., 2010). Однако малоизученность химического состава представителей трибы обуславливает относительно малую ценность сведений о химическом составе для определения филогенетических взаимоотношений внутри группы.

### **Особенности географического распространения и условий местообитания представителей трибы**

Все представители трибы являются обитателями тропиков (очень редко субтропиков) Старого Света, причем подавляющее большинство видов распространены на территории Африки и Мадагаскара. Большинство видов рода обитает во влажном тропическом поясе, не имеющим сухого сезона, или с очень коротким (не более 3 месяцев) сухим периодом. Почти 70% видов произрастают во влажных тропических лесах. 12 из них растут также и в других растительных сообществах (8 – в мозаичном саванном редколесье, прежде всего в миомбо- и мопане-сообществах, 4 – в саванне и кустарниковой саванне. Для обитателей влажных тропических лесов наиболее характерными местообитаниями являются приморские болота, леса по берегам рек, галерейные леса и участки с нарушенной первичной растительностью (вырубки, заброшенные фермы).

Для остальных видов наиболее характерными местообитаниями являются саванна и различные типы лесосаванны и кустарниковой саванны. 8 из этих видов произрастают только в этих сообществах, остальные растут также во влажных лесах (4 вида) и равнинных восточноафриканских влажных и переменновлажных прибрежных лесах (3 вида).

Для представителей рода характерны низинные местообитания. Около 70% видов *Vaphia* произрастают на высоте до 1000 м над уровнем моря, причем более половины из них не поднимаются выше 500 м. Ряд полиморфных видов с широким



ареалом (*B.punctulata*, *B. massaiensis*) имеют значительную высотную амплитуду (0–1300 м над ур. моря и 0–1500 м соответственно).

Большинство видов являются эндемиками Гвинее-Конголезской области, простирающейся от тропической Западной Африки до границ Судана, Уганды, Кении, Танзании на востоке. Южная граница области охватывает бассейн реки Конго и доходит до северо-западной Анголы. При этом степень эндемизма в различных регионах области неодинакова. В Гвинейском домене, занимающим западную часть региона до р. Кросс в Нигерии эндемичных видов практически нет. Такая картина в целом характерна и для других родов бобовых (и не только для этого семейства) со сходным ареалом. Относительная бедность западноафриканской флоры эндемиками объясняется физиогеографической однородностью региона и стабильностью климатических условий на протяжении последних геологических периодов.

Центром видového разнообразия и, возможно, центром формирования и расселения рода, является территория от Восточной Нигерии до эстуария реки Конго. Большая степень разнообразия в этом регионе связано с обширными влажными лесами по течению Конго и достаточно стабильным климатом с практически полным (или полным) отсутствием сухого сезона. В этом регионе представлены все жизненные формы, характерные для рода (лианы, кустарники, деревья). Характерна также высокая степень эндемизма. Из 23 видов, эндемичных для Гвинейско-Конголезского региона в целом, 14 являются эндемиками этой провинции. Вторым центром эндемизма в пределах Гвинее-Конголезской области являются фитохорионы оз. Виктория, Ангольский, Суданский и Сомали-Масайский. Эти регионы являются центром распространения для 9 видов. Практически все они также являются эндемиками Гвинее-Конголезской области. Однако наиболее типичными местообитаниями для этих видов являются открытые пространства с выраженным (хотя бы недолго) сухим сезоном – лесосаванны, кустарниковые саванны и саванны. Реже их можно встретить в переменнo-влажных и влажных лесах.

Еще один центр видového разнообразия – Занзибар-Инхамбанский регион где произрастает более 15 видов, в том числе 7 эндемичных. Почти все эндемики имеют

близкородственные виды в Гвинее-Конголезском регионе, поэтому в данном случае можно говорить о викаризме. Скорее всего, это связано с существованием в недавнем прошлом лесных «мостов» между прибрежными восточноафриканскими лесами и влажными лесами Гвинее-Конголезского региона.

Единственным эндемиком Замбезийского региона (где произрастает порядка 5-7 видов и разновидностей) является *B. speciosa*, распространенная на севере Замбии и растущая на участках так называемых «островов» влажных и переменновлажных равнинных лесов. Наличие этих «островов» и присутствие в них видов близкородственных видам бассейна реки Конго позволяет предположить, что это остатки ранее гораздо более обширных заирских лесов.

*B. racemosa*, произрастающая в провинции Наталь – эндемик Тонгалендско–Пандалендского региона, и единственный вид рода, произрастающий сугубо в субтропическом регионе. Вид является весьма близким к танзанийской *B. kirkii*.

*B. madagascariensis* и типовой подвид *B. capparidifolia* s.l. произрастают на севере и западе Мадагаскара.

Ареалы и экологические особенности местообитаний других африканско-мадагаскарских представителей трибы в целом весьма схожи с видами типового рода. Единственный вид рода *Leucomphalos* – эндемик восточного побережья Гвинейского залива, приуроченный к влажным первичным тропическим лесам. Представитель другого монотипного рода – *Vaphiopsis parviflora* произрастает во влажных тропических и галерейных лесах от восточного побережья Гвинейского залива по течению реки Конго до озера Виктория на востоке. Ареал вида *Vaphiastrum brachycarpum* из еще одного монотипного рода в целом совпадает с ареалом рода *Vaphiopsis* (за исключением восточных районов). Однако по условиям местообитаний этот вид более тяготеет к галерейным и сезонным переменновлажным лесам. Род *Bowringia* представлен в Африке и на Мадагаскаре 3 видами, два из которых являются узколокальными эндемиками, известными из двух точек в западной Либерии (*B. liberica*) и пограничных районов Кот’д Ивуар и Ганы (*B. discolor*). Оба вида растут во влажных тропических лесах. Третий вид – *B. mildbraedii* имеет значительно более широкий ареал. Он произрастает в западной и

отчасти Центральной Африке, а также на Мадагаскаре. Растет этот вид в переменновлажных, в том числе листопадных, а также галерейных лесах.

Два рода *Airyantha* и *Dalhousiea* представлены 2 видами, один из которых распространен в Африке, а второй – в Азии. Африканский вид *A. schweinfurtii* распространен на восточном побережье Гвинейского залива и в нижнем и среднем течении реки Конго, а также в западной Африке на территории Ганы и Кот’д Ивуар. Азиатский вид рода растет на территории северного и центрального Калимантана во влажных, часто заболоченных лесах и на участках с нарушенной первичной растительностью.

Африканский вид рода *Dalhousiea* – *D. africana* произрастает на восточном побережье Гвинейского залива и в Центральной Африке во влажных тропических лесах, и на участках с нарушенной первичной растительностью. Азиатский представитель рода растет в восточной Индии, Бангладеш и (возможно) в северо-западной Мьянме в схожих экологических условиях. Наконец, единственный азиатский вид рода *Bowringia* – *B. callicarpa* произрастает в южном Китае и на Хайнане, во Вьетнаме, Лаосе, Камбодже, а также на севере Калимантана. Типичными местообитаниями для этого вида являются влажные леса, их окраины и участки с нарушенной первичной растительностью.

Особенности географического распространения представителей рода и трибы *Vaphieae* указывают на их значительную древность. По мнению В. Schrire (2005) в сводке “Legumes of the World” предки бафиевых составляли «общее ядро бобовых Старого Света» (“Old World clade”), возникшее после разделения Африки и Южной Америки. Вероятно, некие предки бафиевых еще в первой половине третичного периода через мосты суши в океане Тетис проникли на территорию нынешней Юго-Восточной Азии. Этим можно объяснить ареал некоторых родов трибы представители которых встречаются как в Африке так и в Южной и Юго-Восточной Азии. Предки собственно рода *Vaphia* отделились от предков других родов трибы не позднее 22-24 млн лет назад (Legumes..., 2005).

Прародиной трибы, на наш взгляд, вероятнее всего, являются территории, относящиеся сейчас к восточным районам Африки. Климат этого района в то время, по современным данным, был полузасушливый или даже засушливый. Связь между

участками восточной Гондваны и восточной Лавразии (нынешняя Юго-Восточная Азия) осуществлялась по берегам огромного внутреннего моря Тетис, климат побережья которого был тогда, как минимум, семиаридным.

Вероятнее всего именно тогда на азиатский континент попали предки бафиевых (с позднего олигоцена этот путь миграции стал практически невозможен). Не исключено также, что предки азиатских видов «приплыли» на территорию бывшей Лавразии вместе с Индостанским субконтинентом. О возможности этого пути свидетельствует тот факт, что в Индии в слоях соответствующих миоцену обнаружены остатки «бафиеобразных» мотыльковых (Schukla et al., 2013). На африканском континенте бафиевые окончательно «оформились» не позднее 20-22 млн. лет назад, и через лесные «мосты», соединявшие в то время восточноафриканские прибрежные леса с лесными массивами бассейна Конго, заселили влажные тропические леса на западе Африки.

По-видимому, скорость эволюционных изменений после «оформления» группы резко замедлилась, и процессы дивергенции внутри этой группы идут крайне медленно. Это подтверждается рядом фактов. Во-первых, африканские и азиатские представители трибы, относящиеся к одному роду, морфологически очень сходны, несмотря на значительное время, прошедшее со времен их дивергенции. Во-вторых, практически у всех восточноафриканских видов *Vaphia* существуют очень близкие виды в Западной Африке и по берегам Гвинейского залива. И, наконец, мадагаскарские таксоны имеют морфологически очень схожие викарирующие виды в Африке.

#### **Глава 4. КЛАДИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДА *Vaphia* НА ОСНОВАНИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ**

Центральное положение в трибе *Vaphieae* занимает типовой род *Vaphia*. Он включает 53 из 65 видов трибы. Последняя ревизия рода была проведена М. Soladoye в 1985 году, то есть еще до наступления «молекулярной эпохи». Объем рода *Vaphia* и его внутривидовая структура остаются не вполне ясны. Род, как полагают различные авторы, насчитывает от 45 до 80 видов. Как было указано выше, Т. Pennington (2001) на основании анализа *trnL* участка хлоропластного генома некоторых представителей рода, сделал предположение о его

немонофилетичности. Последующие исследования, посвященные молекулярной филогении мотыльковых подтвердили эту точку зрения. Поэтому, установление структуры и объема рода поможет понять и филогенетические отношения внутри *Vaphieae*, и определение этой структуры стало первым этапом работы.

Анализ проводился по совокупности морфологических, анатомических, палинологических и молекулярных признаков.

### **Признаки, использованные для сравнительно-морфологического анализа.**

Одной из основных задач, стоящих перед легуминистами на современном этапе является создания по возможности универсальной базы данных молекулярных и морфологических признаков, которые могут быть использованы для реконструкции филогении всего семейства. В частности, на морфологическом уровне решением этой задачи занимается рабочая группа по морфологии бобовых (Legume Morphology Working Group), созданная в 2014 году как часть более широкой рабочей группы по филогении бобовых (Legume Phylogeny Working Group), образованной годом ранее.

Целью LMWG является создание общей для всего семейства, или отдельных подсемейств «суперматрицы». Кладистический анализ на основании морфологических (в широком смысле) признаков позволяет включить таксоны, для которых до настоящего времени нет данных о нуклеотидных последовательностях. Большое значение матрица морфологических признаков имеет и для оценки положения ископаемых находок на древе семейства или подсемейства и для «возрастной» калибровки филогенетических деревьев. (Pennington et al, 2000).

Проведение комбинированного анализа, основанного на данных последовательностей интрона *trnL* и гена *matK*, а также морфологических признаков, на мой взгляд, неоправданно. Это связано в первую очередь с неоднозначностью интерпретации и кодировки, субъективностью при «взвешивании» морфологических признаков.

Был создан перечень морфологических признаков и их состояний. Составленная нами матрица включает данные о 34 признаках и их состояниях. Из всех исследуемых признаков, 10 относились к строению вегетативных органов, 9 –

соцветий, 6 – околоцветника, 3 – андроцея, 1 – гинецея, 4 – плодов. 25 признаков были бинарными, 9 – многокомпонентными.

Для проведения кладистического анализа в качестве внешней группы был выбран вид *Airyantha schweinfurtii* (Taub.) Brummitt, относящийся к близкому к *Vaphia* роду *Airyantha* Brummitt и произрастающий в Западной и Центральной Африке. Анализ полученной нами кладистической матрицы методом максимальной экономии позволил выявить 194 кратчайших деревьев (L=97, Ci=23, Ri=64). Строгое консенсусное дерево представлено на рис 1.

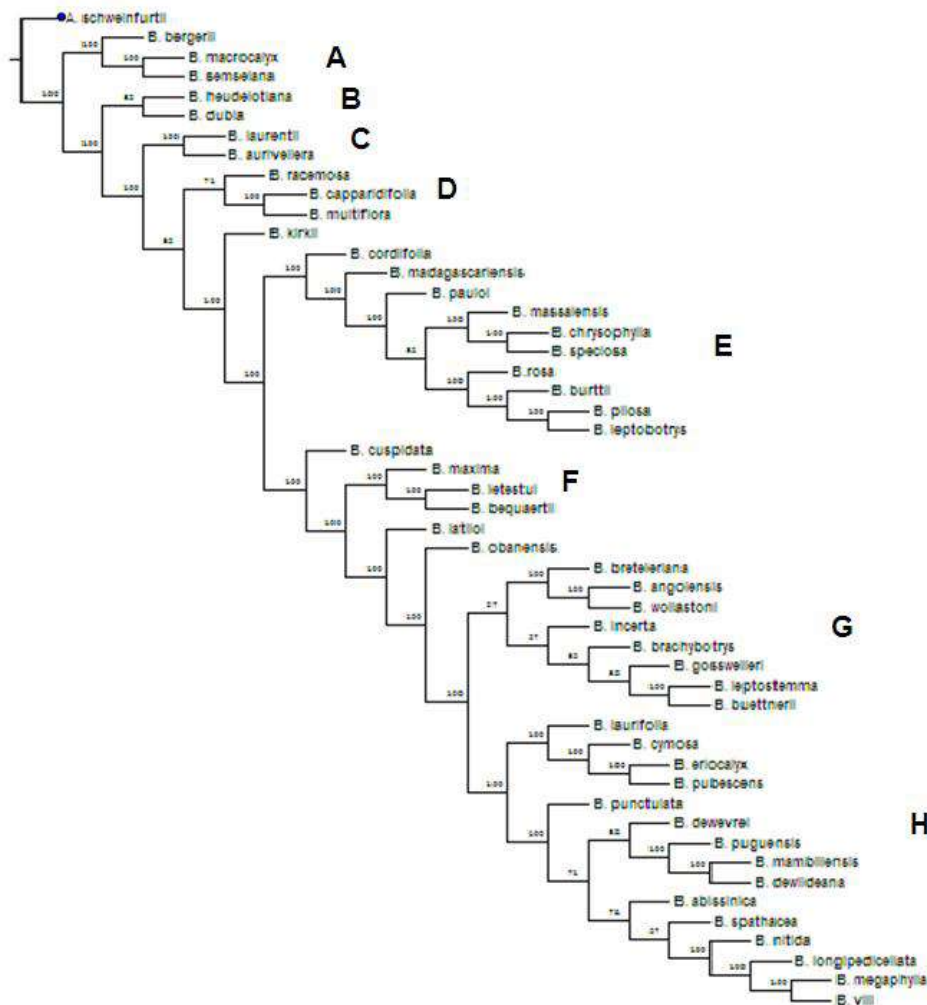


Рис. 1. Строгое консенсусное дерево рода *Vaphia* полученное на основании кладистического анализ морфологических признаков

Кладистический анализ представителей рода *Vaphia* на основании морфологических признаков показал, что внутри рода можно выделить целый ряд групп с высоким уровнем бутстреп-поддержки, внутренняя структура которых, однако, остается во многом неразрешенной за счет многочисленных политомий.

Многие из этих групп фактически представляют собой грады. Топология дерева подтвердила высказывавшиеся ранее мнения о значительной морфологической неоднородности рода в целом, а также о том, что виды из секций *Macrobaphia*, *Bracteolaria* и *Longibracteolatae* морфологически более гетерогенны, чем представители секции *Vaphia*.

В целом, на дереве можно выделить несколько достаточно естественных групп, которые включают виды, как традиционно считавшиеся близкими между собой, так и относившиеся традиционно к различным сериям и даже секциям.

Группа А представлена 3 видами (*B. macrocalyx*, *B. semseiana*, *B. bergeri*), традиционно относящиеся к секции *Macrobaphia*. Эти виды отличаются от остальных представителей рода наличием опушенных тычинок.

Для представителей этой группы также характерно наличие околосоудистых волокон и наличие древесных волокон в черешке. Сочетание этих признаков уникально для рода *Vaphia*. Другими признаками, характерными для этой группы, и не характерными для большинства других видов являются опушенная по линии срастания лодочка, опушенный по наружной стороне флаг и 4-5-бороздные пыльцевые зерна. По ряду признаков (опушенность тычиночных нитей, терминальные кистевидные или метельчатые соцветия) эти виды морфологически более близки к *Airyantha*, чем к остальным видам *Vaphia*. Учитывая все эти факторы, мы посчитали целесообразным придать секции *Macrobaphia*, более высокий ранг подрода (Гончаров, 2011).

Две маленькие группы В и С включают пары сестринских видов *B. heudelothiana* и *B. dubia* (В); *B. laurentii* и *B. aurivellera* (С). Эти виды традиционно включали в секцию *Bracteolaria*, основным признаком которой является чашечка, распадающаяся по 2 швам, коррелирующая с таким признаком как небольшой размер цветков и чашечки. Виды в этих парах всегда отмечались как очень близкие друг к другу. Группу D образуют виды *B. racemosa*, *B. capparidifolia* и *B. multiflora* также относящиеся к секции *Bracteolaria* и морфологически весьма близкие между собой. Еще один вид из секции *Bracteolaria* – *B. kirkii* занимает на дереве изолированное положение, сестринское к группе Е. Этот вид отличается от всех остальных видов секции относительно крупным цветком и голой завязью.

Таким образом, можно утверждать, что представители традиционной секции *Bracteolaria*, для которых является общим такой дифференцирующий признак как характер разрыва чашечки при расцветании, не образуют на консенсусном филогенетическом дереве общей группы.

Группа Е включает преимущественно виды из серии *Longibracteolatae*, характеризующейся удлинёнными прицветничками и относительно крупной чашечки. Внутри этой группы можно выделить ветви, объединяющие бесспорно близкие виды *B. chrysophylla* и *B. speciosa*, а также ветвь, включающую *B. pilosa* и *leptobotrys*, виды имеющие (наряду с *B. pauloi*) уникальный для рода признак – продольно-исчерченные прицветнички.

Группу F составляют 3 вида серии *Macranthae* (Soladoye, 1985) – *B. maxima*, *B. bequaertii*, *B. letestui*. Эти виды характеризуются наиболее крупными в роде цветками, крупными листьями и опушенной по линии срастания лодочкой. Таким образом, на основании положения на филогенетическом дереве видов, относящихся к секциям *Bracteolaria* и *Longibracteolatae* видно, что такой признак как длина и форма прицветничков не позволяет выделить четко оформленные группы. Во многом на основании этого признака Lester-Garland (1921) и Soladoye (1985) строили свою систему рода, однако на филогенетическом дереве хорошо заметно, что виды, включаемые ими в одну секцию, оказались в разных группах и напротив.

Клады G и H составляют виды, традиционно относящиеся к секции *Vaphia*, характеризующейся мелкими супротивными прицветничками различной формы, пазушными, преимущественно пучковыми соцветиями, чашечкой, разрывающейся по 1 шву и 3-х бороздной пыльцой. В целом, представители этой секции морфологически более гомогенны, чем виды, представленные в предыдущих кладах, а виды с такими общими признаками как тип соцветий и прерывистость подушечки формируют отдельные клады с хорошей поддержкой.

В группу G вошли виды, выделенные Soladoye (1985) в отдельную серию *Contiguiinae*. Для этих таксонов характерна непрерывная листовая подушечка, расположенные строго под чашечкой супротивные прицветнички. Соцветия почти всегда пазушные, часто пучковые или редуцированные до парных или даже одиночных цветков. В целом группа представляется весьма естественной.



Группа Н включает в себя 16 видов, преимущественно включавшихся в серии *Spathacea* и *Vaphia* серии *Vaphia*. Для них характерна чашечка, вскрывающаяся по 1 шву, мелкие, у большинства видов находящиеся непосредственно под чашечкой прицветнички округлой, почковидной или широкояйцевидной формы. Соцветия пазушные, преимущественно кистевидные. Сестринскую к «кору» клады группу составляют 4 вида: *V. pubescens*, *V. laurifolia*, *V. eriocalyx*, *V. cymosa*. Два первых полиморфных вида весьма близки между собой и обладают рядом признаков, общих для групп G и H.

Таким образом, на основании кладистического анализа по морфологическим признакам, род *Vaphia* является весьма неоднородным. В то же время, хотя наличие сходства по некоторым признакам (опушенности тычиночных нитей, прерывистость подушечки, типу соцветий) позволяет выделить некоторые четкие, хорошо поддерживаемые группы, по большинству признаков, в том числе традиционно важным в систематике рода (форма и размер прицветничков, тип разрыва чашечки) таких групп не образуется. К тому же некоторые значимые признаки, такие как тип подушечки или соцветия могут варьировать у некоторых полиморфных широко распространенных видов. Не удастся выделить отдельные клады и на основании палинологических признаков, а также экологических особенностей местообитаний видов.

## **ГЛАВА 5 РЕВИЗИЯ И ФИЛОГЕНИЯ ТРИБЫ *VARNIEAE* НА ОСНОВАНИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ**

Был создан перечень морфологических признаков и их состояний. Составленная нами матрица включает данные о 46 признаках и их состояниях. Из всех исследуемых признаков, 10 относились к строению вегетативных органов, 9 – соцветий, 9 – околоцветника, 5 – андроцея, 1 – гинецея, 6 – плодов, 3 – семян. 34 признака были бинарными, 10 – многокомпонентными. В качестве внешней группы выбран вид *Hypocalyptus sophoroides*. Анализ полученной нами матрицы методом максимальной экономии позволил выявить 303 кратчайших деревьев.

Анализ строгого консенсусного дерева позволил сделать ряд выводов. Род *Dalhousiea* занимает на кладограмме достаточно изолированное положение. Отдельную кладу также формируют представители монотипных родов *Vaphiopsis*,

*Leucomphalos* и *Vaphiastrum*. Также подтверждена неоднородность наиболее крупного рода *Vaphia*, который, скорее всего, должен быть разделен на ряд родов. Показана также близость *Vaphia macrocalyx* из недавно описанного подрода *Macrobaphion* к роду *Airyantha*.

**Кладистический анализ трибы *Vaphieae* на основании молекулярных данных интрона *trnL* хлоропластного генома**

В анализ были включены 35 последовательностей интрона *trnL* для 31 видов. 33 последовательностей принадлежала представителям трибы *Vaphieae*, 2 – взяты в качестве внешней группы. Это *Hypocalyptus sophoroides* (P.J. Bergius) Baill. и *Ormosia ormondii* (F.Muell.) Merr. Всего было получено 72 филогенетических дерева общей длиной 202 шага (CI=0, 76; RI=0, 81). Консенсусное дерево представлено на рис 2.

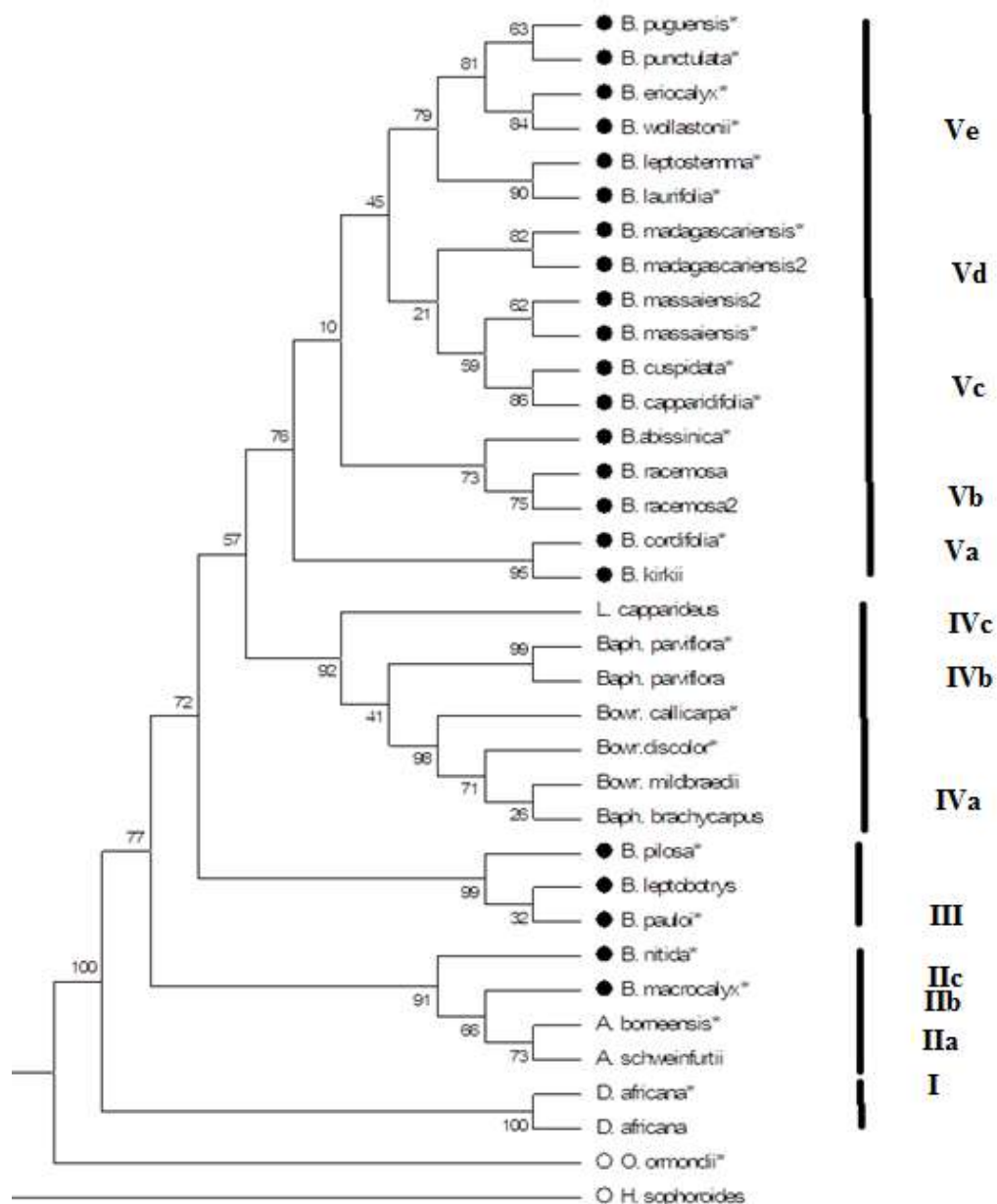


Рис. 2. Консенсусное дерево, полученное для представителей трибы *Vaphieae* на основании анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL*

После выравнивания матрица данных составила 519 позиций, из которых 88 являлись переменными и 12 позиций имели только одну замену. Информативными оказались 76 позиций.

В целом, исследуемые последовательности образуют достаточно неоднородный массив данных, некоторые их участки с трудом поддаются выравниванию. Они насыщены вставками и дубликациями, большинство из которых, однако, не влияют на топологию филогенетического дерева, но некоторые являются специфичными для различных клад. По всей длине последовательностей интрона *trnL* встречается ряд единичных замен, оказавшихся «кладоспецифичными», т.е. маркерными при

выделении монофилетических групп. Таким образом, мы считаем целесообразным рассматривать некоторые замены, вставки и делеции в качестве независимых филогенетических признаков.

Род *Dalhousiea*, формирующий кладу I отделяются от остальных представителей трибы целым рядом замен.

Клада, включающая представителей рода *Airyantha*, представителя недавно описанного подрода *Macrobaphion* (*B. macrocalyx*) и типовой(!) вид рода *B. nitida* имеет ряд специфических замен. Следует отметить тот факт, что для видов рода *Airyantha* и подрода *Macrobaphion* характерны признаки, уникальные для трибы (опушенные тычинки, наличие древесных волокон в черешке). Молекулярно-генетические данные подтвердили близость представителей этих групп. Виды подрода *Macrobaphion* филогенетически более близки к роду *Airyantha* чем к остальным видам рода *Vaphia*. Присутствие в этой кладе *B. nitida*, вида, имеющего значительное морфологическое сходство с рядом других представителей рода, оказалось весьма неожиданным.

Небольшая клада III, включающая 3 вида *B. leptobotrys*, *B. pilosa* и *B. pauloi*, имеет только одну специфичную замену, однако целый ряд общих замен сближают эти виды с представителями вышеописанных клад и отделяют от большинства остальных видов рода *Vaphia* и представителей других родов трибы. В целом клада имеет высокий уровень бутстреп-поддержки, виды имеют такой уникальный для рода признак как продольно исчерченные прицветнички.

Остальные виды рода *Vaphia*, а также виды всех остальных родов *Vaphieae* образуют крупную группу с относительно невысоким уровнем бутстреп-поддержки,

Клада IV включает в себя виды родов *Bowringia*, *Vaphiastrum*, *Leucomphalos* и *Vaphiopsis*. Внутри этой клады можно выделить 3 субклады с достаточно высоким уровнем поддержки – IVa, IVb и IVc.

Субкладу IVa составляют виды, традиционно относящиеся к родам *Vaphiastrum* и *Bowringia*. Они образуют монофилетическую группу с высоким уровнем бутстреп-поддержки. Морфологически роды сходны по таким признакам как ориентация семени по отношению к длине плода, мясистый воротничковый арилл и почти округлый 1-2 семянный плод. Ранее Breteler (1994) объединил представителей этих

родов (вместе с *L. capparideus*) в общий род. Однако существует ряд морфологических признаков, ставящих под сомнение целесообразность такого объединения (опушенность плода, форма чашечки и отсутствие ее разрыва у *Bowringia*).

Вторую субкладу составляет монотипный род *Vaphiopsis*. Сестринским к *Vaphiopsis* является монотипный род *Leucomphalos*, образующий кладу IVc. Следует отметить, что эти 2 рода отличаются от остальных представителей трибы по таким значимым для мотыльковых признакам как немотыльковый венчик с радиальной симметрией и число тычинок больше 10.

Клада V включает только виды рода *Vaphia*, традиционно относившиеся к разным секциям. Внутри этой клады выделяется несколько субклад, ряд из которых имеет, однако, относительно низкий уровень бутстреп-поддержки. Выделяемый *Soladoye* в отдельную секцию *Alata* вид *B. cordifolia* является сестринским с *B. kirkii* (субклада Va). За исключением отчетливо крылатого плода (отмеченного также и у *B. vili*) и крупных вегетативных почек у *B. cordifolia*, морфологически и эколого-географически эти 2 вида очень близки, поэтому выделять *B. cordifolia* в отдельную таксономическую группу внутри рода в каком бы объеме он не рассматривался, на наш взгляд не имеет смысла.

Интересно положение на кладограмме видов *B. racemosa* и *B. abissinica* (субклада Vb). Эти виды традиционно относились к разным секциям (*Bracteolaria* и *Vaphia*), а по особенностям ареала являются пограничными «форпостами» рода – *B. abissinica* распространена в Эфиопии и юго-восточном Судане, а *B. racemosa* – в провинции Наталь (Южная Африка). Тем не менее, на кладограмме они занимают сестринское положение. Субклада Ve включает 6 видов традиционно относящихся к секции *Vaphia*. Пары сестринских видов *B. punctulata* и *B. puguensis*, а также *B. leptostemma* и *B. laurifolia* морфологически очень близки.

В целом, данные молекулярно-генетического анализа на основании нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* хлоропластного генома подтвердили тезис о немонафилетичности рода *Vaphia* в его традиционном объеме. Род, по всей видимости, должен быть разукрупнен и разделен на ряд родов. Род *Dalhousiea*, вероятно, заслуживает статуса подтрибы. *Leucomphalos* является

самостоятельным монотипным родом, а виды *Bowringia* и *Vaphiastrum*, напротив, представляют собой монофилетическую группу, и, возможно, должны быть объединены. Однако использование только данных по участку интрона trnL для принятия решения о филогенетических взаимоотношениях внутри группы, на мой взгляд, явно недостаточно. На общем консенсусном дереве заметно, что некоторые клады (прежде всего клада V) являются недостаточно «разрешенными», содержат ряд политомий, и возможно представляют собой грады. Об «опасности» окончательных филогенетических выводов на основании данных только по одному участку хлоропластного генома предупреждают и ряд статей, посвященных филогении семейства в целом и подсемейства мотыльковых в частности (Cardoso, 2012; LPWG, 2013). Поэтому следующим этапом работы стало проведение молекулярно-генетического анализа на основании нуклеотидных последовательностей гена *matK* хлоропластного генома.

#### **Кладистический анализ трибы *Vaphieae* на основании молекулярных данных гена *matK* хлоропластного генома**

В анализ были включены 25 последовательностей гена *matK* для 23 видов. 23 последовательностей принадлежала представителям трибы *Vaphieae*, 2 – взяты в качестве внешней группы. Это *Hypocalyptus sophoroides* и *Ormosia ormondii*. Всего было получено 72 филогенетических дерева общей длиной 338 шагов (CI=0,72; RI=0,79). Консенсусное филогенетическое дерево представлено на рис 3. После выравнивания матрица данных составила 1202 позиции, из которых 184 являлись переменными и 48 позиций имели только одну замену. Информативными оказались 136 позиций.

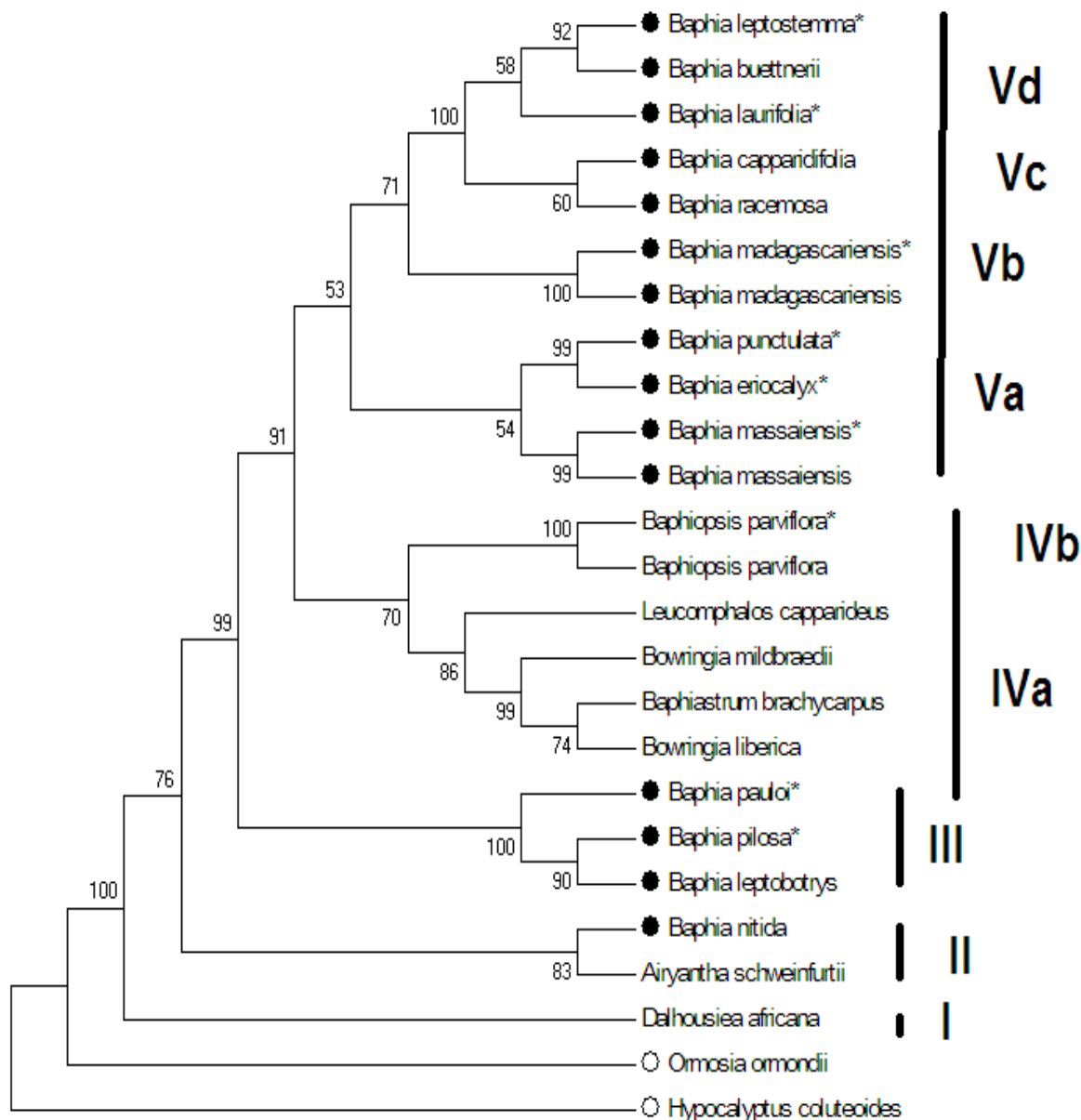


Рис. 3. Консенсусное дерево, полученное для представителей трибы *Vaphieae* на основании анализа нуклеотидных последовательностей гена *matK*

Следует отметить, что по сравнению с массивом данных и филогенетическим деревом, построенном на основании интрона *trnL*, матрица, полученная на основании выравнивания нуклеотидных последовательностей гена *matK*, является более структурированной, а клады на общем дереве – более «разрешенными», хотя ряд из них имеют более низкий уровень бутстреп-поддержки. В целом же, общее филогенетическое дерево, построенное на основании нуклеотидных последовательностей гена *matK* по топологии весьма схоже с таковым, построенным на основании анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL*. Некоторая

неконгруэнтность состава и положения клад на различных деревьях во многом можно объяснить отличающимся набором таксонов.

Так, на обоих деревьях четко выделяются практически идентичные по структуре и составу клады I–III, включающие представителей родов *Dalhousiea* (I), комплекс *Airyantha* и *Vaphia nitida* (II), а также виды рода *Vaphia* – *V. pilosa*, *V. pauloi* и *V. leptobotrys* (III).

Клада I, сформированная представителем рода *Dalhousiea* – *D. africana* как и на филогенетическом дереве, построенном по результатам анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL*, представляет собой монофилетическую группу с высоким уровнем бутстреп-поддержки. Клада II, как и на филогенетическом дереве, построенном по результатам анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL*, включает представителя рода *Airyantha* и типовой вид рода *Vaphia* – *V. nitida*. Клада III включает в себя три представителя рода *Vaphia* – *V. pilosa*, *V. leptobotrys*, *V. pauloi*. Они образуют общую группу и на филогенетическом дереве на основании участка интрона *trnL*. На обоих деревьях клада имеет высокий уровень бутстреп-поддержки.

Клада IV объединяет виды сразу нескольких родов трибы – *Vaphiopsis*, *Leucomphalos*, *Bowringia* и *Vaphiastrum*. Сестринскую позицию по отношению к остальным таксонам внутри клады занимает род *Vaphiopsis*<sup>1</sup>. Морфологическими признаками, отличающими *Vaphiopsis* от других родов клады является разрывающаяся при распускании цветка по 2 швам чашечка (то же и у *Vaphiastrum*), немотыльковый венчик с радиальной симметрией и множественные (20–30) тычинки. От рода *Leucomphalos*, также имеющего немотыльковый радиальный венчик, и число тычинок более, чем 10 (11–14). *Vaphiopsis* отличается габитусом (дерево, а не лиана), особенностями строения плода и ориентацией семени относительно плоскости плода. Остальные таксоны клады IV образуют общую субкладу, в которой сестринское положение по отношению к видам родов *Bowringia* и *Vaphiastrum* занимает *Leucomphalos*. Принимая во внимание перечисленные выше морфологические отличия рода от комплекса *Bowringia–Vaphiastrum*, и положение

---

<sup>1</sup> На кладограмме, помстроенной по результатам анализа последовательностей интрона *trnL* он образует общую группу с *Leucomphalos*



*Leucomphalos* на филогенетическом дереве, построенном на основании последовательностей интрона *trnL* можно с уверенностью утверждать, что *Leucomphalos* представляет собой самостоятельный монотипный род. Представители же родов *Bowringia* и *Vaphiastrum* образуют общую группу с высоким уровнем бутстреп-поддержки.

Клада V включает в себя только виды, традиционно относившиеся к роду *Vaphia*. В целом, клада выглядит достаточно естественной, хотя и имеет относительно низкий уровень бутстреп-поддержки. Субклада Va включает 2 вида, традиционно рассматривавшиеся как достаточно близкие – *B. punctulata* и *B. eriocalyx*. Сестринское положение по отношению к этим видам занимает широко распространенный, достаточно полиморфный вид *B. massaiensis*.

Субкладу Vb образует относительно недавно описанный вид *B. madagascariensis*. Я считал этот вид весьма близким к *B. massaiensis* (особенно ssp. *gomesii*), однако на обоих филогенетических деревьях, построенных на основании молекулярных данных, они оказались членами разных субклад. Кладистический анализ морфологических данных так же не подтвердил мнение об их значительной близости. Вероятнее всего, внешнее габитуальное сходство этих видов является гомоплазией и может быть объяснено сходством условий местообитания.

Две других субклады – Vd и Vc образуют общую группу с высоким уровнем бутстреп-поддержки. Субклада Vc образована двумя видами *B. capparidifolia* и *B. racemosa*. Эти виды традиционно рассматривались как близкие, и относились к секции *Bracteolaria* на основании таких признаков как разрывающаяся по 2 швам чашечка и кистевидные или метельчатые соцветия. Таким образом, сестринское положение этих двух видов кажется бесспорным, хотя специфических замен эта субклада не имеет. Субклада Vd включает 2 вида *B. leptostemma* и *B. buettneri*, отнесенных Soladoye (1985) к серии *Contiguiinae* секции *Vaphia* на основании непрерывной подушечки и пазушных пучковых соцветий, иногда редуцированных до парных или одиночных цветков. Сестринское положение по отношению к этим видам занимает *B. laurifolia*, традиционно относившаяся к серии *Vaphia*. Однако ранее отмечалось (Soladoye, 1985), что этот достаточно полиморфный вид занимает промежуточное положение между секциями *Vaphia* и *Contiguiinae*. В частности для

представителей видов характерны соцветия пучкового типа, а у ряда гербарных образцов, бесспорно относящихся к *B. laurifolia*, хорошо заметна непрерывная подушечка. Поэтому близость *B. laurifolia* к двум вышеуказанным видам не вызывает сомнений, и субклада является весьма естественной.

### **Кладистический анализ трибы *Vaphieae* на основании мультигенного молекулярно-филогенетического анализа**

Мультигенный молекулярно-филогенетический анализ был проведен на основании анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* и гена *matK*. В анализ были включены данные о нуклеотидных последовательностях для 24 видов. 22 последовательности принадлежала представителям трибы *Vaphieae*, 2 – взяты в качестве внешней группы. В качестве внешней группы взяты те же виды, что и для предыдущих этапов анализа.

Всего было получено 92 филогенетических дерева общей длиной 461 шаг (CI=0,72; RI=0,79). Консенсусное филогенетическое дерево представлено на рис 4.

После выравнивания матрица данных составила 1759 позиции, из которых 321 являлись вариабельными и 142 позиции имели только одну замену. Информативными оказались 179 позиций.

Филогенетическое дерево по топологии весьма схоже с филогенетическими деревьями, построенными на основании анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* и гена *matK*. Некоторую неконгруэнтность состава и положения клад на деревьях во многом можно объяснить тем, что не для всех видов были получены последовательности по обоим участкам.

Клада I, сформированная представителем рода *Dalhousiea* – *D. africana* как и на двух других филогенетических деревьях, представляет собой монофилетическую группу с высоким уровнем бутстреп-поддержки. Учитывая характерные для рода морфологические синапоморфии, такие как крупные листовидные, округлые опушенные прицветнички, крупная чашечка, занимающая не менее трети длины цветка, наличие прилистников (характерны также для рода *Airyantha*), я считаю, что род *Dalhousiea* можно выделить в отдельную подтрибу. Подтриба *Dalhousiinae* M.Gonczarov **stat.nov.** включает 2 вида и является базальной для трибы *Vaphieae*.

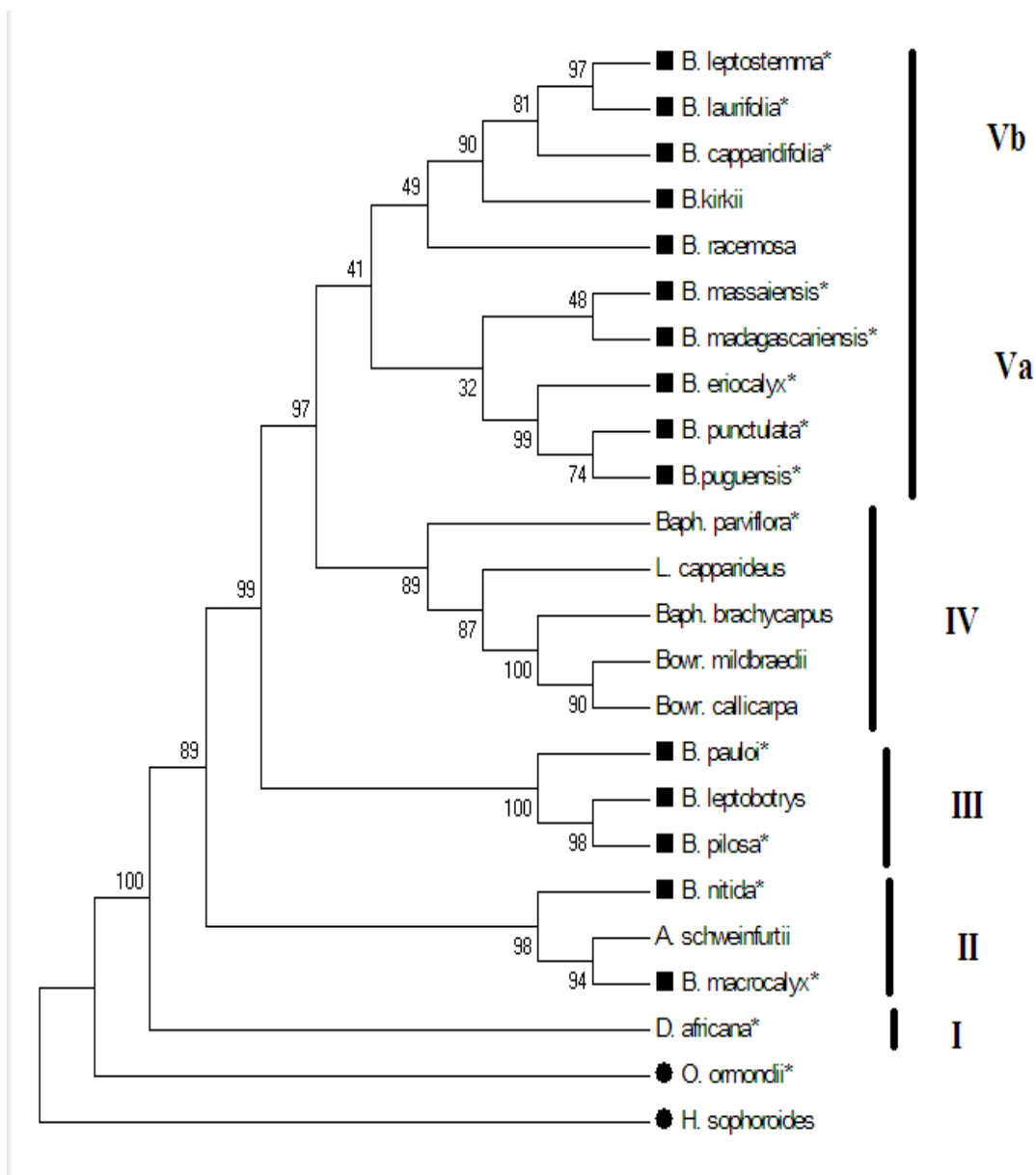


Рис. 4. Консенсусное дерево, полученное для представителей трибы *Vaphieae* на основании мультигенного молекулярно-филогенетического анализа

Все остальные роды трибы составляют подтрибу *Vaphiinae* M. Gonczarov **stat.nov.**

Клада II, как и на филогенетическом дереве, построенном по результатам анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL*, включает представителя рода *Airyantha*, типовой вид рода *Vaphia* – *V.nitida* и представителя подрода *Macrobaphion* – *B. macrocalyx*, который, как и на филогенетическом дереве на основании нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* занимает сестринскую позицию по отношению к роду *Airyantha*.

Три представителя рода *Vaphia* – *B. pilosa*, *B. leptobotrys*, *B. pauloi* как и на других деревьях, построенных на основании молекулярно-филогенетического

анализа формируют кладу III с высоким уровнем бутстреп-поддержки. Два первых вида традиционно считались очень близкими, они весьма схожи по морфологическим признакам, и обладают уникальным в роде признаком – продольно исчерченными прицветничками. На этом основании Soladoye (1985) выделил их в отдельную серию *Striatae* секции *Longibracteolatae*. Третий вид традиционно относился к другой секции *Vaphia*, для которой характерны мелкие, почти округлые или широкояйцевидные прицветнички, пазушные пучковые соцветия или одиночные цветки. Однако, у *V. pauloi* цветки собраны в короткие пазушные кисти (как и у других видов клады). К тому же, форма прицветничков, хотя и является важной в определении внутренней структуры рода, но не всегда служит абсолютно надежным детерминирующим признаком. На морфологической кладограмме рода *Vaphia* все три вида находятся в общей группе. К тому же, в протологе *V. pauloi* указано, что прицветнички могут быть продольно исчерченными. На гербарном образце 2509 из Кью этот признак также хорошо заметен. Все это, на мой взгляд, показывает ошибочность отнесения *V. pauloi* к секции *Vaphia* и близость ее к двум другим видам клады. Эта группа по молекулярным данным значительно отделяется от большинства видов рода *Vaphia*, и, на мой взгляд, заслуживает одинакового таксономического ранга с представителями *Vaphia* из других клад.

Клада IV, как и на других филогенетических деревьях, включает виды родов трибы – *Vaphiopsis*, *Leucomphalos*, *Bowringia* и *Vaphiastrum*. Сестринскую позицию по отношению к остальным таксонам (как и на филогенетическом дереве на основании нуклеотидных последовательностей гена *matK*) занимает род *Vaphiopsis*. Таким образом его относительно изолированное положение внутри трибы не вызывает сомнений.

Представители родов *Bowringia* и *Vaphiastrum* образуют общую группу с высоким уровнем бутстреп-поддержки. Учитывая значительное морфологическое сходство (единственным дифференцирующим признаком, используемым в пределах трибы на родовом уровне, является тип разрыва чашечки), а также формирование общей группы на филогенетических деревьях, построенных на основании молекулярно-генетических данных, можно предположить, что все эти виды относятся к одному роду, который должен носить название *Bowringia* и предложить

для *Vaphiastrum brachycarpus* новую комбинацию *Bowringia brachycarpa* (Harms) M.Gonczarov **comb.nov.**

Клада V, как и на других филогенетических деревьях, включает в себя только виды, традиционно относившиеся к роду *Vaphia*. Внутри клады можно выделить 2 субклады с относительно низким уровнем бутстреп-поддержки. Каждая субклада включает виды, традиционно относившиеся к различным секциям рода. В каждой из субклад выделяются пары сестринских, морфологически весьма близких видов (*B. massaiensis*-*B. madagascariensis*, *B. punctulata*-*B. puguensis* и *B.leptostemma*-*B.laurifolia*).

### **Картирование эволюции морфологических признаков**

Для подтверждения возникших на основании проведения молекулярно-филогенетического анализа гипотез о внутренней структуре трибы *Vaphieae* было важным провести анализ распределения таксонов, обладающих общими морфологическими, экологическими, географическими признаков на консенсусном дереве, полученном на основании мультигенного анализа. Иными словами, провести картирование эволюции этих признаков, используя топологию филогенетического дерева.

Картирование проводили с помощью пакета программ Winclada (Nixon, 1999). Анализ не включал признаки, уникальные для того или иного рода в трибе, такие как спирально закрученные плоды (*Airyantha*) или соотношение длины тычиночных нитей и пыльников (*Leucomphalos*).

Ряд признаков, прежде всего, обладающих таксономической значимостью на уровне рода, возникли в трибе, по всей видимости, однократно, и являются специфическими для рода или группы родов. Так, например ориентация семени перпендикулярно оси плода, является признаком, характерным для родов *Bowringia*, *Bowringia* и *Leucomphalos* и уникальным для мотыльковых в целом.

Другим признаком, возникшим в трибе, по всей вероятности, однократно, является опушение тычиночных нитей. Он характерен для представителей рода *Airyantha* и представителей недавно описанного нами (Гончаров и др., 2011) подрода *Macrobaphion*. К подобному типу признаков относится также наличие радиально-симметричного немотылькового венчика, характерного для видов родов

*Leucomphalos* и *Vaphiopsis*. Этот признак коррелирует с увеличенным числом тычинок.

Некоторые признаки, такие как исчерченность прицветничков или тот или иной характер соцветий, возникали в ходе эволюции трибы, скорее всего, неоднократно, однако их наличие довольно четко приурочено к таксонам, представляющим определенные клады, и могут рассматриваться как дифференцирующие на родовом уровне. Первый признак, к тому же коррелирует с характером расположения прицветничков (очередное).

Некоторые признаки, традиционно рассматривавшиеся как таксономически важные на межродовом уровне, по всей видимости такими не являются. К таким признакам относятся, в частности, характер разрыва чашечки при распускании и соотношение длины и ширины прицветничков. Аналогичные состояния этих признаков, по-видимому, возникали в истории эволюции трибы неоднократно, и независимо в различных группах. По моему мнению, основными морфологическими признаками, определяющими внутреннюю структуру трибы, являются форма, размеры и характер прицветничков, характер опушения тычиночных нитей, тип листовой подушечки, тип ариллы и характер ориентации семени в плоде. В то же время не один из морфологических признаков не является определяющим при установлении внутренней структуры трибы.

Таким образом, на основании кладистического анализа представителей трибы по морфологическим и молекулярным признакам можно предложить новую систему трибы *Vaphieae*.

### Триба *Vaphieae* Yakovl.

#### 1. Подтриба *Dalhousieinae* M. Gonczarov **subtr. nov.**

а) Род *Dalhousiea* (2 вида)

#### 2. Подтриба *Vaphiinae* M. Gonczarov **subtr. nov.**

а) Род *Airyantha* (2 вида); б) Род *Vaphia* (2 вида); в) Род *Macrobaphion* (3 вида) **gen.nov.**; г) Род *Striata* (3 вида) **gen. nov.**; д) Род *Vaphiopsis* (1 вид); е) Род *Leucomphalos* (1 вид); ж) Род *Bowringia* (incl. *Vaphiastrum*) (5 видов); з) Род *Bracteolaria* (44 вида).

Все предложенные в 6 главе новые названия и номенклатурные комбинации являются *nomen provisorium* (nom. prov.), их законное опубликование в настоящее время находится на стадии печати.

## ГЛАВА 6 ХАРАКТЕРИСТИКА РОДОВ И ВИДОВ ТРИБЫ *VARHIEAE* ΥΑΚΟVΛ.

Глава 6 посвящена таксономической ревизии трибы *Vaphieae*. Приведены ключи для определения родов, видов и разновидностей, для всех таксонов приведены номенклатурные цитаты, описания, карты ареалов, охарактеризованы особенности местообитаний.

### Подтриба *Dalhousieinae*.

Subtribe *Dalhousieinae* M. Gonczarov **subtr. nova**

От всех остальных родов трибы отличается крупными листовидными, округлыми опушенными прицветничками, соотношением длины чашечка:венчик 1:1,5-2 (а не 1:3–5).

**Тип:** род *Dalhousiea* Wall. ex Benth

Род занимает внутри трибы достаточно изолированное положение. По ряду признаков (тип семян, ариллуса, соцветий) его традиционно сближают с родами *Vaphia* и *Airyantha*. Однако, габитус (представители рода – только лианы), длинночерешковые листья с прилистниками, крупные листовидные прицветнички, крупная чашечка, занимающая не менее трети длины цветка, особенности строения цветка явно отличают виды *Dalhousiea* от таксонов вышеперечисленных родов. На филогенетических деревьях род образует базальную, сестринскую по отношению ко всем остальным родам группу с высоким уровнем бутстреп-поддержки. Все эти факты, на мой взгляд, являются достаточным основанием для выделения рода *Dalhousiea* в отдельную подтрибу.

Подтриба включает 1 род *Dalhousiea*.

*Dalhousiea* Wall. ex Benth. in Leg. Gen.: 69 (1837)

Включает виды *D. bracteata* (Roxb.) Benth. и *D. africana* Moor

## Подтриба *Vaphiinae* M. Gonczarov

От подтрибы *Dalhousieinae* отличается мелкими опушенными или голыми прицветничками различной формы, соотношением длины чашечка:венчик 1:3–5 (а не 1:1,5–2).

**Тип:** род *Vaphia* Afzel. ex Lodd.

Включает роды *Leucomphalos*, *Vaphiopsis*, *Airyantha*, *Bowringia*, *Macrobaphion*, *Striata*, *Vaphia* и *Bracteolaria*.

***Leucomphalos*** Benth. ex Planch. in Hook. Ic. Plant. 784 (1848) **Тип рода:** *L. capparideus* Benth. ex Planch.

Включает вид *Leucomphalos capparideus* Benth. ex Planch., in Hook. Ic. Plant. 784 (1848)

***Vaphiopsis*** Bak. in Oliv. Fl. Trop. Afr. 2:256 (1871)

Включает вид *V. parviflora* Bak. in Oliv. Fl. Trop. Afr. 2:256 (1871)

Род ранее относили к трибе *Swartzieae* s.l. на основании цельной в бутоне и разрывающейся при распускании чашечки, немотылькового венчика и относительно большого числа тычинок. Однако, по данным молекулярно-филогенетического анализа род относится в *vaphioid clade* вместе с традиционными представителями трибы *Vaphieae*.

***Bowringia*** Champ. ex Benth., in Hook. Journ. Bot. & Kew Misc. 4:75 (1852)

Род традиционно включал 3 вида: *B. callicarpa*, *B. mildbraedii*, *B. discolor*. Breteler (1994) объединил роды *Leucomphalos*, *Bowringia* и *Vaphiastrum* в один род *Leucomphalos* на основании положения семян относительно длины плода и типа арилла. Однако между представителями этих родов существуют и значительные морфологические различия. В частности, у *Leucomphalos* венчик не мотыльковый, а у *Bowringia* и *Vaphiastrum* – мотыльковый или практически мотыльковый. *Bowringia* отличается от *Leucomphalos* числом тычинок и соотношением длины тычиночных нитей и пыльников, а от *Vaphiastrum* – типом чашечки и отсутствием опушения плода.

На кладограммах, построенных по результатам анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* и гена *matK* представители родов *Bowringia* и



составляет общую кладу с представителями родов *Vaphiopsis*, *Vaphiastrum* и *Leucomphalos*. При этом виды родов *Bowringia* и *Vaphiastrum* образуют монофилетическую группу с высоким уровнем поддержки. Более того единственный вид рода *Vaphiastrum* *V. brachycarpus* является сестринским к видам рода *Bowringia*. Учитывая этот факт, а также то, что вышеуказанные различия в трибе не являются «критическими» на родовом уровне (в частности такие признаки как тип разрыва чашечки и опушения плода используются на уровне внутривидовой, а не межвидовой классификации в роде *Vaphia* s.l.) мы сочли возможным объединить *Bowringia* и *Vaphiastrum* в один род *Bowringia*.

Включает виды *B. callicarpa* Champ. ex Benth., *B. mildbraedii* Harms, *B. discolor* J.B. Hall, *B. liberica* (Breteler) M. Gonczarov и *B. brachycarpa* (Harms) M. Gonczarov **comb. nov.**

*Airyantha* Brummitt, in Kew Bull. 22:375 (1968)

Включает виды *A. borneensis* (Oliv.) Brummitt, *A. schweinfurtii* (Taub.) Brummitt

*Macrobaphion* (Harms emend. Soladoye) M. Gonczarov **gen. nov.**

Отличается опушенными тычиночными нитями, наличием околососудистых волокон и древесных волокон в черешке.

**Тип:** *B. macrocalyx* Harms

Включает виды *M. macrocalyx* (Harms) M. Gonczarov comb.nov., *M. semsei* (Brummitt) M. Gonczarov comb.nov., *M. bergerii* (De Wild.) M. Gonczarov comb.nov.

В 1907 году Harms описал в роде *Vaphia* секцию *Macrobaphia* Harms, которая включала только вновь описанный им вид *B. macrocalyx* Harms. Секция отличалась от других наличием «выраженной 5-зубчатой чашечки с крупными зубцами». Во время своей работы по таксономической ревизии рода *Vaphia* Soladoye (1985) дополнил критерии секции *Macrobaphia*, указав на существование такого уникального для рода признака, как опушенные тычиночные нити. По мнению Soladoye этот признак является наиболее важным диагностическим критерием.

Во время проведения работы по таксономической ревизии *Vaphia* на основании данных кладистического анализа по морфологическим признакам и нуклеотидным последовательностям интрона *trnL* мы убедились в изолированности этой секции внутри рода. На филогенетических деревьях секция представляла собой

монофилетическую группу, сестринскую к *Airyantha* и типовому виду *B. nitida*. Это побудило нас описать подрод *Macrobaphion*. Результаты кладистического анализа трибы *Vaphieae* на основании и нуклеотидных последовательностей гена *matK* показали идентичную позицию этой группы на филогенетических деревьях трибы. Представители подрода *Macrobaphion* на наш взгляд филогенетически ближе к роду *Airyantha* чем к остальным видам рода *Vaphia* s.l. поэтому, учитывая нашу концепцию разукрупнения рода *Vaphia* мы посчитали нужным придать подроду *Macrobaphion* статус рода.

***Striata* (Soladoye) M. Gonczarov gen.nov**

Отличается продольно исчерченными, сросшимися при основании густоопушенными прицветничками.

**Тип:** *B. pilosa* (Baillon) M. Gonczarov

Включает виды *S. pilosa* (Baillon) M. Gonczarov comb.nov., *S. leptobotrys* (Harms) M. Gonczarov comb.nov., *S. pauloi* (Brummitt) M. Gonczarov comb.nov.

Во время работы по ревизии рода *Vaphia* L.Lester-Garland (1921) предложил 3 новые подсекции на основании расположения и размеров прицветничков, в том числе подсекцию *Striatae* Lester-Garland («прицветнички крупные, опушенные, с продольными полосками (жилкованием)»). Эту идею поддержал в своей обработке рода и Soladoye (1985), повысив ранг группы до секции. Оба автора включали в группу 2 вида, традиционно считавшихся морфологически близкими – *B. leptobotrys* и *B. pilosa*.

На филогенетических деревьях, построенных на основании анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* и гена *matK*. Оба вышеуказанных вида образуют монофилетическую группу с высоким уровнем бутстреп-поддержки, занимающую сестринское положение по отношению к кладе, включающей виды родов *Leucomphalos*, *Vaphiopsis*, *Bowringia*, *Vaphiastrum*, а также большинство видов *Vaphia* s.l. Неожиданным, на первый взгляд, показался факт присутствия на обеих кладограммах вида *B. pauloi*, традиционно, относившегося к секции *Vaphia*. Однако, в протологе *B. pauloi* Brummitt (1968) указывает на факт продольной исчерченности прилистников у этого вида, что в частности заметно на гербарии типового образца. Таким образом, помимо близости по молекулярно-генетическим признакам, этот

вид обладает и морфологической особенностью, у других представителей рода, по-видимому, не встречающейся, а из других родов трибы характерной только для видов *Bowringia*. На основании вышеуказанных особенностей группы, мы решили придать ее статус отдельного рода.

***Vaphia*** Lodd. in Bot. Cab., t. 367 (1825);

Одной из главных задач нашего исследования было подтверждение или опровержение неоднократно высказывавшегося в последнее время предположения о немонафилетичности рода *Vaphia* (Soladoye, 1985; Pennington et al, 2001; Cardoso et al, 2012; LPWG, 2013). По результатам кладистического анализа на основании как морфологических (в широком смысле), так и молекулярно-генетическим признаков, можно уверенно утверждать, что род *Vaphia* в его традиционном понимании не является монофилетической группой, и должен быть разделен на ряд групп равного таксономического ранга.

Одним из самых неожиданных фактов стало положение на филогенетических деревьях, построенных на основании молекулярных признаков, типового вида рода – *V. nitida*. На филогенетическом дереве, построенном на основании анализа последовательностей интрона *trnL*, вид относится к кладе, включающей *V. macrocalyx*, перенесенную нами в новый род *Macrobaphion*, и виды рода *Airyantha*. На кладогорамме *V. nitida* является сестринской группой по отношению ко всем остальным членам клады. На филогенетическом дереве, построенном на основании анализа последовательностей гена *matK*, вид, вместе с *A. schweinfurtii* образует отдельную кладу с высоким уровнем поддержки. Таким образом, ни на одном из деревьев, построенных на основании молекулярных данных, типовой вид *V. nitida* не является филогенетически близким к большинству других видов, традиционно включаемых в *Vaphia*, несмотря на значительное морфологическое сходство с некоторыми из них. В результате, мы решили перенести большую часть видов рода *Vaphia* в восстановленный род *Bracteolaria*. Таким образом, встает вопрос об объеме рода *Vaphia* в его узком понимании.

*V. nitida* традиционно относилась к секции и серии *Vaphia*, включавшей, согласно Soladoye (1985) 13 видов. В целом группа представлялась морфологически весьма естественной, однако все попавшие в анализ на основании молекулярных

данных виды серии – *B. pauloi*, *B. punctulata*, *B. puguensis*, *B. laurifolia* и даже морфологически очень близкая к *B. nitida* *B. abissinica* образовали общую группу с видами рода *Vaphia* из других секций. Большинство видов из серии *Vaphia*, не попавшие в анализ, морфологически более близки к вышеперечисленным видам, чем к *B. nitida*.

В результате, по нашему мнению род *Vaphia* должен включать всего 2 вида – *B. nitida* и морфологически близкий к ней *B. longipedicellata* с двумя подвидами. Возможно, с увеличением числа видов рода, для которых будет известны данные по нуклеотидным последовательностям интрона *trnL* и гена *matK*, в род *Vaphia* вновь будут перенесены часть видов из *Bracteolaria*.

***Bracteolaria* Hochst. in Flora 24(2):658 (1841)**

В результате проведенного исследования по причинам, указанным выше, нами было принято решение восстановить род *Bracteolaria* и перенести в него большинство видов, традиционно относившихся к роду *Vaphia* за исключением 6 видов, перенесенных во вновь описанные роды *Macrobaphion* и *Striata* и 2 видов рода *Vaphia* в его узком понимании.

Род включает виды *B. racemosa* Hochst. (**тип рода**), *B. heudelotiana* (Baill.) M. Gonczarov, *B. dubia* (De Wild.) M. Gonczarov, *B. laurentii* (De Wild.) M. Gonczarov, *B. aurivellera* (Taub.) M. Gonczarov, *B. capparidifolia* (Bak.) M. Gonczarov, *B. multiflora* (Harms) M. Gonczarov, *B. cuspidata* (Taub.) M. Gonczarov, *B. cordifolia* (Harms) M. Gonczarov, *B. kirkii* (Bak.) M. Gonczarov, *B. chrysophylla* (Taub.) M. Gonczarov, *B. speciosa* (Gillett et Brummitt) M. Gonczarov, *B. rosa* (Mackinder et R. Clark) M. Gonczarov, *B. madagascariensis* (Du Puy and Labat,) M. Gonczarov, *B. massaiensis* (Taub.) M. Gonczarov, *B. burttii* (Baker f.) M. Gonczarov, *B. letestui* (Pellegrin) M. Gonczarov, *B. bequaertii* (De Wild.) M. Gonczarov, *B. maxima* (Baker) M. Gonczarov, *B. megaphylla* (Breteler) M. Gonczarov, *B. vili* (Cheek) M. Gonczarov, *B. spathacea* (Hook. f.) M. Gonczarov, *B. polyantha* (Harms) M. Gonczarov, *B. ericalyx* (Harms) M. Gonczarov, *B. abissinica* (Brummitt) M. Gonczarov, *B. dewevrei* (De Wild.) M. Gonczarov, *B. punctulata* (Taub.) M. Gonczarov, *B. puguensis* (Brummitt) M. Gonczarov, *B. pubescens* (Hooker f.) M. Gonczarov, *B. laurifolia* (Baill.) M. Gonczarov, *B. cymosa* (Breteler) M. Gonczarov, *B. mambillensis* (Soladoye) M. Gonczarov, *B. latiloi* (Soladoye)

M. Gonczarov, *B. dewildeana* (Soladoye) M. Gonczarov, *B. leptostemma* (Baillon) M. Gonczarov, *B. brachybotrys* (Harms) M. Gonczarov, *B. incerta* (De Wild.) M. Gonczarov, *B. angolensis* (Welw. ex Baker) M. Gonczarov, *B. obanensis* (Baker f. emend Soladoye) M. Gonczarov, *B. buettneri* (Harms) M., *B. breteleriana* (Soladoye) M. Gonczarov, *B. gossweileri* (Baker f.) M. Gonczarov, *B. wollastoni* (Baker f.) M. Gonczarov. Названия всех видов, кроме типового являются comb.nov.

## ВЫВОДЫ

1. Триба *Vaphieae* Yakovl. в ее современном объеме является монофилетичной.

2. Основными морфологическими признаками, определяющими внутреннюю структуру трибы являются форма, размеры и характер прицветничков, тип разрыва чашечки при расцветании, характер опушения тычиночных нитей, тип листовой подушечки. В то же время ни один из морфологических признаков не является определяющим при установлении внутренней структуры трибы.

3. На основании морфологических данных, а также молекулярно-генетического анализ нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* и гена *matK* триба делится на 2 подтрибы – монотипную *Dalhousieinae* и *Vaphiinae*, включающую все остальные роды.

4. На основании морфологических данных, а также молекулярно-генетического анализ нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* и гена *matK* установлены филогенетические взаимоотношения между 3 близкими родами – *Leucomphalos*, *Bowringia*, *Vaphiastrum*. *Bowringia* и *Vaphiastrum* могут быть объединены в один род.

5. Кладистический анализ на основании морфологических данных и молекулярно-филогенетический анализ последовательностей интрона гена *trnL* гена *matK* подтверждает вывод о немонафилетичности рода *Vaphia* в его традиционном понимании. Род должен быть разделен на 4 рода, при этом большая часть видов относится к восстановленному роду *Bracteolaria*.

## Публикации.

По материалам диссертации опубликовано 24 печатных работы, в том числе 12 в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК.

### Список работ, в которых опубликованы основные положения диссертации.

*Статьи в реферируемых журналах, рекомендованных ВАК.*

1. **М.Ю. Гончаров**, Г.П. Яковлев, М.Н. Пovyдыш. Новая подтриба *Aldiniinae* трибы *Swartzieae* семейства *Fabaceae* и новые виды рода *Aldina* // Бот. Журн. – 2006. – Т. 91, № 2. – С 312-321.
2. **М.Ю. Гончаров**, Г.П. Яковлев, М.Н. Пovyдыш. Обзор рода *Lecointea* (*Lecointeae*, *Fabaceae*) // Бот. Журн. – 2006. – Т. 91, № 7. – С 1075-1087.
3. **М.Ю. Гончаров**, Г.П. Яковлев, М.Н. Пovyдыш. Обзор трибы *Swartzieae* s. 1. (*Fabaceae*) // Бот. Журн. – 2008. – Т. 93, № 1. – С 114-136.
4. **М.Ю. Гончаров**, Г.П. Яковлев, М.Н. Пovyдыш. Заметки по роду *Aldina* (*Fabaceae*) // Бот. Журн. – 2009. – Т. 94, №2. – С 267-275.
5. **Гончаров М.Ю.**, Пovyдыш М.Н. Новый вид рода *Clathrotropis* (*Fabaceae*) // Бот. Журн. – 2009. – Т. 94. №9. – С. 1378-1381.
6. М. Н. Пovyдыш, **М. Ю. Гончаров**, Г. П. Яковлев, 2010. Таксономический обзор и филогения трибы *Angylocalyceae* Yakovl. (*Fabaceae*) // Бот. Журн. – Т. 95, № 8. – С. 1136-1161.
7. Пovyдыш М.Н., **Гончаров М. Ю.**, Яковлев Г. П., 2011. О роде *Uleanthus* (*Fabaceae*) // Бот. Журн. – Т. 96, № 3. – С. 423-433.
8. **Гончаров М.Ю.**, Пovyдыш М.Н., Яковлев Г.П. Таксономическая ревизия рода *Vaphia* (*Vaphieae*, *Fabaceae*) // Бот. Журн. – 2011. – Т. 96, № 7. – С. 917-953.
9. Пovyдыш М.Н, **Гончаров М.Ю.**, Яковлев Г.П. Базальные бобовые. О филогении и географии родов *Diploctropis*, *Clathrotropis*, *Bowdichia* // Бот. Журн. – 2011. – Т. 96, № 12. – С. 1547-1561.
10. **Гончаров М.Ю.**, Пovyдыш М.Н., Яковлев Г.П. Таксономическая ревизия и филогения трибы *Vaphieae* (*Fabaceae*) // Бот. Журн. – 2013. – Т. 98, № 6. – С. 733-757.

11. Пovyдыш М.Н., **Гончаров М.Ю.**, Яковлев Г.П. Морфологические особенности цветка базальных мотыльковых и их таксономическое значение // Бот. Журн. – 2014. – Т. 99, № 4. – С. 377-383.

12. Пovyдыш М.Н., **Гончаров М. Ю.** О новых подтрибах трибы *Angylocalyseae* Yakovl. (*Fabaceae*, *Papilionoideae*) // Бот. Журн. – 2014. – Т. 99, № 12. – С. 1377-1382.

*Статьи в других изданиях*

13. Пovyдыш М.Н., **Гончаров М.Ю.** О новом виде рода *Panurea* Spruce et Benth. // Новости систематики высших растений. – 2012. – Т. 42. – С. 87-91.

14. Пovyдыш М. Н., **Гончаров М. Ю.**, Яковлев Г. П. Исследования базальных таксонов мотыльковых – итоги и актуальные проблемы. Обзор // Труды международной научной конференции «Ботаника: история, теория, практика» (к 300-летию основания Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук) / Отв. ред. Д. В. Гельтман. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ». – 2014. – С. 160-165.

15. Povydysh M.N., **Goncharov M.Yu.** Notulae Nomenclaturales VII. Validating the name of Colombian *Clathrotropis* (*Fabaceae*, *Ormosieae*)// Weberbaurella, 2016, 18. P. 1–5.

16. **Гончаров М.Ю.**, Пovyдыш М.Н., Яковлев Г.П. Молекулярная филогения трибы *Vaphieae* (*Fabaceae*) на основании анализа последовательностей гена matK// Ботаника в современном мире Т. I Материалы XIV Делегатского съезда РБО. Махачкала 18–23 июня 2018 С. 26–30.

*Тезисы*

17. **Гончаров М. Ю.**, Пovyдыш М. Н., Яковлев Г. П. Кладистический анализ рода *Vaphia* Lodd. // Материалы XII Московского совещания по филогении растений, посвященного 250-летию со дня рождения Г.-Ф. Гофмана. – 2010. – С. 115-118.

18. Пovyдыш М. Н., **Гончаров М. Ю.**, Яковлев Г. П. Кладистический анализ трибы *Angylocalyseae* Yakovl. (*Fabaceae*, *Papilionoideae*). // Материалы XII Московского совещания по филогении растений, посвященного 250-летию со дня рождения Г.-Ф. Гофмана. – 2010. – С. 165-168.

19. **Goncharov M.Yu.** Taxonomic revision of the tribe *Baphieae* (Baphia clade) // Program and Abstracts of VI International Legume Conference, Johannesburg 6–11 January 2013, P.66
20. **Гончаров М.Ю., Яковлев Г.П., Пovyдыш М.Н.** Таксономическая ревизия и филогения трибы *Baphieae* (*Fabaceae*) // Материалы XIII Московского совещания по филогении растений. Москва. – 2015. – С. 109-112.
21. **Пovyдыш М. Н., Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П.** Базальные бобовые. Систематика и филогения // Материалы XIII Московского совещания по филогении растений. Москва. – 2015. – С. 248-252.
22. **Гончаров М.Ю., Пovyдыш М.Н., Яковлев Г.П.** Таксономическая ревизия и филогения трибы *Baphieae* (*Fabaceae*)// Систематика и эволюционная морфология растений. Материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В.Н. Тихомирова. Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова. 2017. С. 153-157/
23. **Goncharov M.Yu., Povydysh M.N., Yakovlev G.P.** Chemical composition and pharmacological activity of species of the genus *Baphia*// Abstracts of the The 22th International Congress PHYTOPHARM 2018. Horgen/ZHAW Wädenswil, Switzerland, 25 - 27 June, 2018, P. 31-32.
24. **Goncharov M.Yu., Povydysh M.N., Yakovlev G.P.** Molecular phylogeny of the tribe *Baphieae* (*Fabaceae*) based on the matK gene sequences// Program and Abstracts of VII International Legume Conference, Sendai 28 August–2 September 2018, P. 31.