

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

КАНДИДОВ МАКСИМ ВАЛЕНТИНОВИЧ

**ИСТОРИЧЕСКАЯ БИОГЕОГРАФИЯ КЛЮЧЕВЫХ ГРУПП ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ
РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ СЕМЕЙСТВ ПОРЯДКА ВЕРЕСКОВЫЕ (ERICALES) –
СИНЮХОВЫЕ (POLEMONIACEAE), ФУКЬЕРИЕВЫЕ (FOUQUIERIACEAE) И
ЛЕЦИТИСОВЫЕ (LECYTHIDACEAE S. L.)**

Специальность 1.6.12. Физическая география и биогеография, география почв и
геохимия ландшафтов

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата географических наук

Научный руководитель:

Доктор биологических наук, профессор РАН

Алексей Владимирович Бобров

Москва – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
1. ИЗ ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕЙСТВ POLEMONIACEAE, FOUQUIERIACEAE И LECYTHIDACEAE S. L.	9
1.1. ОБЗОР СИСТЕМАТИКИ	9
1.2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР	11
1.3. ЭКОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ	37
1.4. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА	42
1.5. ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ	48
2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	49
2.1. ОТБОР ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ИЗУЧАЕМОЙ ГРУППЫ И ПОДХОДЫ К ИХ АНАЛИЗУ	49
2.2. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД	67
2.3. МЕТОД КАЛИБРОВАННОЙ КЛАДОГРАММЫ	73
2.4. МАРКИРОВКА КАЛИБРОВАННОЙ КЛАДОГРАММЫ. ПОДХОДЫ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ГИПОТЕТИЧЕСКОГО РЕГИОНА ВОЗНИКНОВЕНИЯ И ТРЕКОВ РАССЕЛЕНИЯ	75
2.5. КАРТОГРАФИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННЫХ АРЕАЛОВ И ТРЕКОВ РАССЕЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАННЫХ ТАКСОНОВ	76
2.6. КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ТЕРМИНОВ	80
3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИССЛЕДОВАННЫХ ТАКСОНОВ	82
3.1. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ	82
3.2. КАЛИБРОВАННАЯ МОДЕЛЬ	102
4. АНАЛИЗ ГИПОТЕТИЧЕСКИХ ПУТЕЙ РАССЕЛЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ POLEMONIACEAE, FOUQUIERIACEAE И LECYTHIDACEAE S. L.	127
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	162
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	163
ПРИЛОЖЕНИЯ	176
Приложение 1. Карта ископаемых находок представителей POLEMONIACEAE и LECYTHIDACEAE S. L.	176
Приложение 2. Современные ареалы семейства FOUQUIERIACEAE и рода FOUQUIERIA	177
Приложение 3. Современные ареалы семейства LECYTHIDACEAE S. L. и его представителей	179
Приложение 4. Современные ареалы семейства POLEMONIACEAE и его представителей	200

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. В настоящее время особую актуальность приобретают вопросы, связанные с определением гипотетических регионов возникновения различных таксонов живых организмов, в особенности тех, чей современный ареал имеет дизъюнктивный характер. Часто дизъюнкции указывают на большой с эволюционной точки зрения возраст группы. Определение области, где возник предок изучаемых таксонов, может служить основой для формирования дальнейших гипотез, объясняющих процессы расселения. Результаты подобных исследований позволяют продвинуться в решении некоторых комплексных, в том числе палеобиогеографических проблем. Так, они позволяют соотнести современные ареалы изучаемых таксонов с регионами находок ископаемых остатков, принадлежащих вымершим представителям исследуемой группы.

При решении рассмотренных вопросов используются результаты филогенетического анализа, формализованные в виде кладограмм – дендрографических схем, отражающих эволюционные взаимоотношения между представителями исследуемой группы, которые позволяют построить гипотетические треки их расселения. В ходе применения подобного комплекса подходов, исследователи определяют базальный таксон – расположенный в самом основании кладограммы и являющийся наиболее близким к группам, образовавшимся раньше, чем представители изучаемой. В таких работах предполагается, что современный ареал этого базального таксона совпадает с гипотетическим регионом возникновения всей группы. К косвенным доказательствам таких предположений можно причислить ископаемые находки представителей вымерших таксонов, относящихся в изучаемой группе.

В ходе исследований, проведенных при подготовке настоящей диссертации, семейства *Lecythidaceae s. l.*, *Fouquieriaceae* и *Polemoniaceae* впервые рассматривались все вместе. Относясь к порядку *Ericales*, они являются монофилетической группой, что актуализирует изучение их эволюционных взаимоотношений. Особого внимания заслуживают их современные ареалы, имеющие большое количество дизъюнкций. Семейство *Lecythidaceae s. l.* имеет пантропический ареал. Часть родов (например, *Lecythis*, *Gustavia* и др.) произрастает на севере Южной Америке, занимая Амазонскую низменность, на восточном

побережье и в центральной части Бразилии, а на Андийском запад. Кроме того, многие виды этих же родов произрастают и на территории Центральной Америки. Другие (*Napoleonaea*, *Brazzeia* и др.) обитают на обширных территориях Центральной Африки, преимущественно в бассейне реки Конго и, частично, в случае с *Barringtonia* и *Foetidia*, на восточном побережье Африки. Наконец, ареалы третьих (*Planchonia*, *Careya* и др.) охватывают Юго-Восточную Азию, Северную Австралию, часть остров Океании, а отдельные виды родов *Barringtonia* и *Foetidia* произрастают на острове Мадагаскар. Семейство Fouquieriaceae распространено на западе Северной Америки, протягиваясь от северной части Калифорнии до Юкатана. Североамериканский ареал имеют также большинство родов семейства Polemoniaceae, однако некоторые роды проникают и в Южную Америку, вплоть до Огненной Земли (например, *Collomia*, *Gilia* и др.), а роды *Phlox* и *Polemonium* и вовсе распространены практически повсеместно в Голарктике.

Актуальность изучения истории расселения и формирования ареалов представителей семейств Lecythidaceae s. l., Fouquieriaceae и Polemoniaceae обусловлена наличием до сих пор необъясненных дизъюнкций в их ареалах и достаточно большого палеоботанического материала (ископаемых находок). Определение гипотетического региона возникновения этих таксонов позволило бы определить приблизительные треки их распространения и сформировать представление о развитии их ареалов, а ископаемые находки – определить примерное время образования отдельных групп, дивергенций (т.е. обособлений) одних родов от других, период существования конкретных треков. Использование современных методов, активно применяющихся в молекулярно-генетическом анализе, дает основу для формулирования гипотез, связанных с расселением представителей изучаемых групп и могут привести к результатам, имеющим большое значение в рамках таких развивающихся научных областей, как филогенетическая биогеография и палеобιοгеография.

Степень разработанности темы исследования. Определение гипотетических треков расселения таксонов сосудистых растений с последующим соотносением этих треков с известными ископаемыми находками (с определенным возрастом) и способами расселения представителей изучаемой группы находятся в фокусе современных исследований в области исторической биогеографии

(Lomolino, Riddle & Whittaker, 2016). История расселения представителей изучаемых семейств ранее не исследовалась с позиции филогенетической биогеографии. Существуют лишь отдельные работы по фитогеографии семейства Lecythidaceae (Prance & Mori, 1979; Mori, 1989) и общие работы по изучению расселения растений (с учетом способа диссеминации) в Северной Америке, в которых описываются отдельные таксоны Polemoniaceae (Raven, 1963; Raven & Axelrod, 1978).

Цель и задачи работы. *Целью* работы является реконструкция истории расселения представителей семейств Lecythidaceae *s. l.*, Fouquieriaceae и Polemoniaceae.

Задачи:

1. изучить морфологические и экологические особенности (в том числе опыления и диссеминации), а также географию представителей семейств Lecythidaceae *s. l.*, Fouquieriaceae и Polemoniaceae для определения гипотетического способа расселения и построить карты современных ареалов исследуемых родов;

2. проанализировать молекулярно-генетические данные избранных видов Lecythidaceae *s. l.*, Fouquieriaceae и Polemoniaceae для построения модели родственных взаимоотношений между представителями изучаемой группы и определения треков расселения;

3. сравнить полученные результаты реконструкции вероятных путей расселения с имеющимися палеоботаническими материалами и построить карты гипотетических треков распространения.

Объекты и методы исследования. В работе использованы натуральные образцы, собранные в ходе полевых исследований и полученные из коллекций лаборатории тропических и субтропических растений Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН, на основе которых были сделаны оригинальные описания, а также – результаты секвенирования из открытой базы данных GenBank. В работе использовался комплекс методов филогенетического анализа для построения кладограмм на основе программного обеспечения MEGA11 и методов калибровки полученных кладограмм с помощью программного обеспечения MEGA 11, BEAUti, BEAST, TreeAnnotator и FigTree, а также картографирования ареалов и гипотетических треков с помощью программного обеспечения QGIS.

Методология исследования. В настоящей работе используются подходы, заложенные Вилли Хеннигом в 1950 году в его труде, посвященном основам теории филогенетической систематики (Hennig, 1950) и позже активно развитые его последователями, в том числе используется метод включения аутгруппы в анализ (Farris, 1982; Maddison, Donoghue & Maddison, 1984). При определении гипотетического региона возникновения за основу взято правило прогрессии Хеннига (Hennig, 1966), а при исследовании современных ареалов анализируемых видов и процессов расселения использовались подходы физико-географического районирования (Физико-географический атлас мира, 1964; Мильков и Гвоздецкий, 1976; Гвоздецкий и Михайлов, 1978; Романова, Алексеева и Аршинова, 2014; Кондратьева, Алексеев и Климанова, 2014).

Научная новизна. Впервые вместе детально проанализированы три семейства порядка Ericales – Lecythidaceae *s. l.*, Fouquieriaceae и Polemoniaceae – в составе 155 видов из 49 родов, включая outgroup, то есть таксона, родственного изучаемой группе, но не входящего в анализ. В ходе исследования информация об ископаемых видах трех семейств впервые была включена в анализ и проведена калибровка трех семейств в рамках одной кладограммы. Определен гипотетический регион возникновения предка трех представленных семейств и впервые были проведены треки расселения предков исследуемой группы в рамках единого исследования. Впервые построены карты современных ареалов родов с использованием границ физико-географических стран и областей и гипотетические треки расселения представителей исследуемых семейств.

Положения, выносимые на защиту:

1. Семейство Fouquieriaceae занимает наиболее базальное (корневое) положение в модели эволюционных взаимоотношений среди представителей изучаемых семейств, что подтверждается топологией молекулярно-генетической кладограммы, а ее дивергенция произошла раньше остальных клад, что подтверждается топологией калиброванной кладограммы.

2. Общий предок семейств Polemoniaceae, Fouquieriaceae и Lecythidaceae *s. l.* образовался предположительно на территории современной Северной Америки, откуда началось расселение представителей изучаемой группы. Все таксоны Fouquieriaceae и некоторые представители Polemoniaceae остались практически в

пределах гипотетического региона происхождения; другие клады в составе Polemoniaceae проникали в Южную Америку и Азию.

3. Общий предок семейства Lecythidaceae *s. l.*, согласно данным калибровки, мигрировал из гипотетической области происхождения на территорию современной Африки, откуда расселялся в Азию преимущественно по побережьям и гораздо позже дважды (33 и 23 миллиона лет назад) заселил территории Южной Америки.

Теоретическая значимость. Выявление гипотетического региона возникновения и треков расселения семейств Polemoniaceae, Fouquieriaceae и Lecythidaceae *s. l.* дополнило сведения о палеобиогеографии, палеоботанике и трансформации ареалов исследованных групп цветковых растений. Результат филогенетического анализа уточнил и отчасти изменил представления об эволюционных взаимоотношениях представителей исследуемых семейств, а итоги калибровки расширили знания о времени дивергенции как суббазальных таксонов обширного порядка Ericales, так и отдельных субклад.

Практическая значимость. Результаты исследования позволят на более высоком уровне изучать процессы формирования ареалов в рамках палеобиогеографических исследований и подробнее изучать биоразнообразие с позиции физико-географического районирования при создании ООПТ.

Личный вклад автора. В ходе работы автором определены цель и задачи работы, собраны оригинальные данные, проанализированы литературные источники. Непосредственно автором получены использованные в работе модели, проведена их калибровка и визуализация, построены карты. На всех этапах работы автор описывал и интерпретировал результаты, формулировал положения, выносимые на защиту и выводы к работе. Использованные в настоящем исследовании объекты и подходы были использованы при оформлении научных работ при непосредственном участии автора в составе коллективов, представлены на конференция всероссийского и международного уровней.

Степень достоверности. Достоверность обусловлена единой методологией и стратегией исследований, являющихся фундаментом современной исторической и филогенетической биогеографии, в рамках которых производится кладистический анализ, определяются направления треков и способы расселения различных

таксонов сосудистых растений. По теме диссертации опубликовано 5 научных работ в журналах, индексируемых в базах данных Scopus, Web of Science, RSCI.

Апробация. Основные положения и результаты исследования были апробированы на Всероссийской конференции «Растительное разнообразие: состояния, тренды, концепция сохранения», г. Новосибирск, Россия (2020 г.), методы и подходы, использованные в исследовании, апробированы на Международной конференции «7th World Palm Symposium», Рио-де-Жанейро, Бразилия (2020 г.), итоги представлены на семинарах лаборатории тропических растений Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН (2023-24 гг.).

Публикации. Материалы изложены в 5 печатных статьях, опубликованных в научных изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук. В статьях по исторической и филогенетической биогеографии (Кандидов и др., 2025; Иовлев и др., 2024; Kandidov, Bobrov 2026; Zdravchev et al., 2023), в которых вклад автора составляет 85%, 35%, 85% и 35% соответственно, построены модели родственных взаимоотношений таксонов и реконструированные на их основе регионы возникновения и пути расселения изученных групп таксонов. Эти работы дают представления о направлениях и способах миграции таксонов сосудистых растений, которые могут как согласовываться с данными классической палеобиогеографии, так и представлять собой совершенно новые сценарии направлений распространения различных таксонов. В одной из работ получены результаты, позволяющие интерпретировать возможные способы расселения «ключевых таксонов» цветковых растений, реконструированные на основе морфолого-анатомического и карпоэкологического анализа (Yatsenko et al., 2024); в ней вклад автора – 20%.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, выводов, списка литературы и приложений. Материал изложен на 226 страницах и включает 3 таблицы и 118 рисунков, из них 76 – авторские карты современных ареалов исследованных родов, карты расселения и карты таксономического разнообразия. Библиографический список включает 160 наименований, в том числе 148 – на иностранном языке.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность научному руководителю доктору биологических наук, профессору РАН Алексею

Владимировичу Боброву за поддержку и внимание к ходу работы над настоящей диссертацией. Автор благодарит рецензента от кафедры кандидата географических наук Н. Б. Леонову и весь коллектив кафедры биogeографии за помощь, бесценные наставления и постоянное участие в процессе подготовки работы. Автор очень признателен сотрудникам лаборатории тропических растений Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН за помощь в сборе материала и поддержку в ходе выполнения исследования и подготовки публикаций. Автор выражает благодарность коллективу Центра экологического образования Московского дворца пионеров и Т. Д. Эгнаташвили за усилия, вложенные в образование соискателя. Автор также благодарен родным и близким людям, друзьям за наставления, мотивацию, терпение и бесценную поддержку.

Исследование выполнено при поддержке Программы развития МГУ (П. 1220) и в рамках ГЗ МГУ № 121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды» и Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды».

1. ИЗ ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕЙСТВ POLEMONIACEAE, FOUQUIERIACEAE И LECYTHIDACEAE S. L.

1.1. ОБЗОР СИСТЕМАТИКИ

Семейство Fouquieriaceae (de Candolle, 1828) впервые было описано Альфонсом Декандолем в 1828 году в «*Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive, Enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc usque cognitatum, juxta methodi naturalis, normas digesta*» и первоначально сближалось с портулаковыми (Portulacaceae) из-за неустановленного на тот момент точного количества тычинок. Долгое время систематическое положение этого семейства было неясно (Henrickson, 1967; 1972; Bate-Smith, 1964), определенное время Fouquieriaceae были включены в порядок Solanales (Thorne, 1968), некоторые систематики также рассматривали его в составе Polemoniales (Engler & Gilg, 1924), другие же – в составе Tamaricales (Hutchinson, 1926) или Ebenales (Bessey, 1915), однако по данным молекулярно-генетических исследований семейство было

включено в порядок Ericales (Soltis et al., 2000; Albach et al., 2001). В современной системе (APG IV, 2016) семейство продолжает оставаться в составе Ericales и по данным PoWO является монотипным.

Семейство Lecythidaceae (Richard, 1826) было описано французским ботаником Ашилем Ришаром в книге «Dictionnaire classique d'histoire naturelle». Современная система цветковых растений APG (APG IV, 2016) рассматривает семейство Lecythidaceae *s. l.* в составе порядка Ericales. Согласно базе данных PoWO (Plants of the World Online), семейство Lecythidaceae *s. l.* состоит из 30 родов: *Allantoma*, *Asteranthos*, *Barringtonia*, *Bertholletia*, *Brazzeia*, *Careya*, *Cariniana*, *Chydenanthus*, *Corythophora*, *Couratari*, *Couroupita*, *Crateranthus*, *Eschweilera*, *Foetidia*, *Grias*, *Gustavia*, *Lecythis*, *Napoleonaea*, *Oubanguia*, *Petersianthus*, *Pierrina*, *Planchonia*, *Rhaptopetalum* и *Scytopetalum*, а также *Chytroma*, *Pachylecythis* и *Imbiriba*, которые в данной работе приняты синонимами и недавно описанный род *Guaiania*. Всего в семействе 396 видов. Изначально семейство было помещено в порядок Myrtales, однако позже Артур Кронквист и Армен Тахтаджян предложили выделить Lecythidaceae *s. l.* в собственный порядок Lecythidales (Cronquist, 1981; Тахтаджян, 1987), который на общем филогенетическом древе располагался между Theales и Malvales. В 1994 году китайский ботаник Чин-Хуа Тсоу предложил сблизить семейства Lecythidaceae *s. str.* и Scytopetalaceae (Tsou, 1994a), а род *Asteranthos* несколько позже был перемещен из первого во второе. Проведенные молекулярно-генетические исследования при рассмотрении Lecythidaceae *s. str.* Подтверждают его близость с Scytopetalaceae и Napoleonaeaceae (Morton et al., 1997; Mori et al., 2007). Также семейство Lecythidaceae *s. l.*, по исследованиям конца 20 – начала 21 века, занимает сестринское положение по отношению к семейству Sapotaceae (Morton et al., 1997; Anderberg, Rydin & Källersjö, 2002).

Семейство Polemoniaceae (Jussieu, 1789) появилось на странице колоссального труда Антуана Жуссье «Genera plantarum» в составе одноименного порядка. В отличие от предыдущего семейства, Polemoniaceae имели более стабильное положение в системе цветковых растений. Уже позже молекулярно-генетические исследования показали их близость к Fouquieriaceae (Downie & Palmer, 1992; Olmstead et al., 1993). Филогенетические исследования видов семейства Polemoniaceae и полученные в результате подобных исследований кладограммы

также сближают их с видами рода *Fouquieria*, которые служат в них в качестве аутгруппы (outgroup) (Johnson et al., 1996; Porter, 1997; Porter & Johnson, 1998). В современной системе (APG IV, 2016) и по данным PoWO семейство Polemoniaceae состоит из 27 родов: *Acanthogilia*, *Aliciella*, *Allophyllum*, *Bonplandia*, *Bryantiella*, *Cantua*, *Cobaea*, *Collomia*, *Dayia*, *Eriastrum*, *Gilia*, *Giliastrum*, *Gymnosteris*, *Ipomopsis*, *Langloisia*, *Lathrocasis*, *Leptosiphon*, *Linanthus*, *Loeselia*, *Loeseliastrum*, *Maculigilia*, *Microgilia*, *Microsteris*, *Navarretia*, *Phlox*, *Polemonium* и *Saltugilia*. Всего в семействе 430 видов.

1.2. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР

Семейство Fouquieriaceae представлено кустарниками или небольшими деревцами с одревесневшими (6 видов) или суккулентными (5 видов) стволами, способными запасать воду, иногда ветвящимися, зачастую дугообразной формы, а иногда почти полностью прижимающимися к земле. Сверху стебель покрыт сужающимися к концу шипами. Ряды таких шипов образуют своеобразные гребни, которые расположены вдоль всей длины ствола и иногда продолжающиеся в сторону более крупных побегов и длинночерешковых листьев. Между рядами этих шипов формируются небольшие бороздки, повторяющие форму самих гребней. Эти шипы имеют корковое происхождение (Humphrey, 1931; Henrickson, 1969). Листорасположение очередное, побеги представителей семейства Fouquieriaceae в целом имеют две формы. Удлиненные побеги несут на себе простые листья, расположенные на длинных черешках. В засушливые периоды эти листья увядают и засыхают. Из пазух этих длинных побегов растут укороченные, несущие на себе простые сидячие или короткочерешковые листья, не увядающие даже после длительной засухи. Сами листья цельнокрайние, эллиптической формы, имеют клиновидное основание и округлую верхушку, жилкование перистое. Соцветия у представителей Fouquieriaceae имеют разную длину, от удлиненных метелок, до довольно укороченных кистей. Расцветание у большинства видов акропетальное, однако присутствует и базипетальное, например, у *Fouquieria columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curran (Kubitzki, 2004). Цветки актиноморфные, с верхней завязью, имеют две брактеоли, периант двойной, состоящий из пяти жестких беловатых чашелистиков и пяти сросшихся, образующих венчик беловатых или красных лепестков. Тычинки образуют один круг. Чаще всего их десять, однако у некоторых

видов их число достигает двадцати трех. Тычиночные нити довольно длинные, в основании срастаются с венчиком. Пыльники состоят из четырех камер, имеющие заостренную верхушку. Гинецей ценокарпный, состоит из трех сросшихся карпелл. Плод представлен локулицидно вскрывающейся коробочкой, содержащей центральную ось с сидящими на ней 5-18 эллиптическими, слегка продолговатыми семенами (Henrickson, 1972), покрытых небольшими одноклеточными волосками. Эндосперм довольно скудный, содержит небольшое количество белков и жиров. Зародыш небольшой, имеет длину от трех до девяти миллиметров. Семейство Fouquieriaceae является монотипным и содержит единственный род – *Fouquieria* (Kunth, 1823), состоящий из 11 видов. Морфологическая характеристика этого рода соответствует характеристикам всего семейства.

Виды семейства Lecythisaceae s. l. представлены крупными, очень крупными деревьями, высотой до 55 метров, как *Bertholletia* (Prance & Mori, 2004), либо, наоборот, небольшими деревьями, реже – кустарниками. Листья всегда очередные, простые, цельнокрайние, пальчатые или зазубренные, с перистым жилкованием. У некоторых представителей листья слегка асимметричные. Текстура листьев бумажистая или кожистая. Иногда присутствуют мелкие, часто опадающие прилистники, но все же в большинстве случаев они отсутствуют вовсе. Зачастую листья не очень крупные и расположены равномерно, однако, у ряда родов листья довольно крупные и сгруппированы у концов побегов. Побеги бывают как прямой формы, так и слегка искривлены. Кора неотропических представителей семейства имеет своеобразную волокнистую структуру (Mori, Black & Zeeuw, 1987), по этому признаку их достаточно легко определить. В частности, одним из таковых является легко отделяемая от молодых побегов кора. Зачастую она отделяется и от ствола. В результате получают длинные лентообразные лоскуты, которые обладают достаточной эластичностью. Это свойство дало возможность местным жителям использовать эти части растений при изготовлении снастей, элементов одежды, обивки для лодок и даже писчей бумаги (Prance & Mori, 2004). Сама текстура коры также отличается у разных представителей. Зачастую она гладкая (*Eschweilera collina* Eyma), иногда фестончатая (*E. apiculata* (Miers) A. C. Sm., *E. laevicarpa* S. A. Mori, *E. micrantha* (O. Berg) Miers), но в ряде случаев кора имеет глубокие борозды (*Corythophora rimosa* W. A. Rodrigues, *Lecythis zabucajo* Aubl.).

Цветки у некоторых представителей семейства *Lecythidaceae s. l.* собраны в соцветия, однако многие виды имеют одиночные цветки. Соцветия имеют вид простых кистей, метелок с кистевидными или колосовидными ветвями 2 или 3 порядков. Другие типы соцветий, обнаруженные в семействе, можно интерпретировать как производные от метелок (Appel, 1996). Сами цветки обоеполые, бывают как актиноморфные, так и зигоморфные и имеют цветоножку, либо цветки сидячие в пазухе брактей. У некоторых представителей семейства, например, у рода *Napoleonaea*, наблюдается образование цветков непосредственно на стволе – каулифлория. У цветков также имеются от 4 до 7 прицветничков (брактеолей), которые имеют парные железки на своей абаксиальной стороне (Prance, 2004). Чашелистиков в большинстве случаев от 2 до 6, и зачастую они свободны, но иногда (в частности, у представителей подсемейства *Scytopetaloidae*) слиты в единую чашечку, зачастую толстую и кожистую. Лепестков в большинстве случаев от 3 до 6, но в некоторых случаях – 8. У представителей подсемейства *Napoleonaeoideae* лепестки сростаются в ребристый венчик, состоящий из 30-35 сегментов, либо же настоящие лепестки вовсе отсутствуют, а наружный круг стерилизованных тычинок образует псевдовенчик. У подсемейства *Scytopetaloidae* лепестки отсутствуют, при этом имеется наружный круг стаминодиев, также образующих псевдовенчик.

Особый интерес у *Lecythidaceae s. l.* представляет строение андроеца и гинецея. Тычинок обычно очень много, от 10 до 1210 (возможно больше), они часто (но не всегда) сростаются основаниями длинных или иногда коротких тычиночных нитей. Кругов тычинок может быть до 10, и в большинстве случаев андроец актиноморфный, но иногда вытянут в абаксиальную лентовидную структуру, нависающую над гинецеем. Некоторые круги, в том числе, в случае срастания в основании, представлены стаминодиями. Зачастую такой частично сросшийся сложно устроенный андроец образует капюшон, имеющий разную конфигурацию и обладающий разной степенью открытости. Гинецей ценокарпный (синкарпный или паракарпный). Завязь в большинстве случаев нижняя, однако, бывает и полунижняя (*Asteranthos*, *Craterantos*) или верхняя (у представителей *Scytopetaloidae*, кроме *Asteranthos*), состоит из 2, 3, 4 или 6, в редких случаях из 8 гнезд, в каждом из которых от 2 до огромного числа семязачатков.

Плоды представлены невскрывающимися сухими, кожистыми или даже деревянистыми пиренариями, либо же коробочками – локулицидно вскрывающимися или имеющими своеобразную округлую «крышечку». Семена крупные, иногда крылатые (*Cariniana*, *Couroupita*), экзотестально-мезотестальные. В некоторых случаях они имеют ариллусы. Эндосперм обычно довольно скудный, и только у рода *Asteranthos* обильный (Prance & Mori, 1978). Зародыш представителей семейства Lecythidaceae s. l. обычно крупный, прямой или изогнутый. В зависимости от разной степени его развития, можно поделить зародыши на 3 группы. Зародыш *Bertholletia*-типа макроподиальный со слабо развитыми семядолями, обычно прямой. Зародыш *Gustavia*-типа имеет сочные семядоли, короткий корешок. Наконец, зародыш *Couroupita*-типа изогнут, имеет листовидные складчатые семядоли и длинный корешок (Prance & Mori, 1978). Описания родов составлены на основе имеющихся литературных данных (Corner, 1976; Prance & Mori, 1978; Prance & Mori, 1979; Mori & Prance, 1990; Mori, Prance & Zeeuw, 1990; Вышенская, 1992; Prance & Mori, 2004; Prance, 2004; Appel, 2004; Rudall, 2007; Tsou & Mori, 2007; Takhtajan, 2009; Huang, Mori & Kelly, 2015).

Типовой род семейства – *Lecythis* (Löfning, 1758) – был найден шведским ученым Пером Лёфлингом во время пятилетней экспедиции в Испании и Южной Америке, проходившей с 1751 по 1756 годы. Результаты исследований были опубликованы в книге «Iter Hispanicum, eller resa til Spanska Länderna uti Europa och America 1751-1756», которая была опубликована в 1758 году. Сейчас род *Lecythis* состоит из 30 видов. Эти растения являются, как правило, крупными деревьями, листья очередные и простые, расположены вдоль всего побега, имеющего прямую форму. Цветки *Lecythis* образуют верхушечные и пазушные соцветия-кисти (иногда метелки). Цветки зигоморфные, чашечка состоит из 6 чашелистиков, имеющих зачастую слизистые протоки. Лепестков также 6. Андроцей зигоморфный и имеет вид колпака (капюшона). Сам капюшон часто образован стерильными тычинками, но иногда в нем присутствуют и пыльники. Тычинок, образующих кольцо, обычно от 70 до 1000. Пыльники вскрываются интрорзно или латрорзно. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоящий из 4 карпелл, реже из 3 или 5-6. Плод – коробочка, иногда очень крупная, не всегда вскрывающаяся крышечкой. Базальная часть коробочки зачастую остается на дереве после опадания плода. Семена у *Lecythis*

экзотестально-мезотестальные, эндосперм, особенно на поздних этапах, скуден. Зародыш *Bertholletia*-типа. Род *Lecythis* – неотропический, он распространен от Центральной Америки до Южной Бразилии.

Род *Allantoma* (Miers, 1874) описал британский ботаник Джон Майерс в журнале «Transactions of the Linnean Society of London» в 1874 году. На данный момент род состоит из 8 видов. Представители этого рода – небольшие или, наоборот, высокие деревья с очередными простыми листьями, расположенными вдоль всего побега, имеющего искривленную форму. Цветки собраны в пазушные или верхушечные кисти. Сами же цветки при этом актиноморфные. Чашечка состоит из 5-6 чашелистиков, а венчик – из 5-6 лепестков. Андроцей слегка асимметричен, тычинки, которых обычно около 30, срастаются в трубку, верхняя часть которой расчленена. Связники при этом загнуты внутрь трубки. Все тычинки фертильные. Вскрывание тычинок интрорзное или латрорзное. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит 4-5, реже 3 карпелл. Плод – коробочка, вытянутая и липкая на ощупь, с многочисленными семенами внутри, вскрывающаяся крышечкой. Семена экзотестально-мезотестальные с довольно скудным эндоспермом. Зародыш *Bertholletia*-типа. Представители рода *Allantoma* произрастают в Неотропиках, в Амазонии и на севере Южной Америки.

Род *Gustavia* (Linné & Alm, 1775) описал Карл Линней в 1775 году в книге «Plantae Surinamenses». В роде 46 видов. Представители *Gustavia* – крупные или небольшие деревья с очередными простыми листьями, сконцентрированными, обычно, на концах побегов. Цветки одиночные или собраны в кистевидные соцветия, расположенные в пазухах или над ними (эпиксильный сдвиг). Сами цветки актиноморфные. Чашечка состоит из 4-6 чашелистиков. Количество лепестков варьирует: их может быть 6, 8, 12 или 18. Андроцей актиноморфен и представляет собой сплошное кольцо из 500-1210 фертильных тычинок, сросшихся нитями в основании. Пыльники вскрываются апикально. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоящий из 4-6 (реже до 10) плодолистиков. Плод – амфисарка с многочисленными семенами, погруженными в мякоть. Семена экзотестально-мезотестальные, зачастую (но не всегда) имеют желтоватую искривленную ножку и обладают достаточно скудным эндоспермом. Зародыш *Gustavia*-типа.

Представители рода произрастают в Южной и Центральной Америке, ареал схож с ареалом рода *Lecythis*.

Род *Corythophora* (Knuth, 1939) был описан в 1939 году немецким ботаником Рейнхардом Кнудом в многотомном издании «Das Pflanzenreich». Род состоит из 4 видов. Это очень высокие деревья с очередными простыми листьями, расположенными вдоль всей длины изогнутого побега. Соцветия верхушечные или каулифлорные, имеют вид кистей или метелок. Цветки зигоморфные. Перигоний состоит из 6 чашелистиков и 6 лепестков. Андроцей зигоморфен и образует колпак (капюшон), состоящий из стерильных или фертильных тычинок. Тычиночное кольцо состоит из 40-230 тычинок. Вскрывание пыльников интрорзное или латрорзное. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит из 2-5 карпелл. Плод – круглая или эллиптическая деревянистая коробочка, вскрываемая крышечкой, с множеством вытянутых экзотестально-мезотестальных семян внутри. Эндосперм скудный, зародыш *Bertholletia*-типа. *Corythophora* имеет относительно узкий ареал и произрастает в долине Амазонки.

Род *Grias* (Linnaei, 1759) был описан Карлом Линнеем в книге «Systema Naturae» в 1759 году. На данный момент в него входит 12 видов. Виды *Grias* – деревья с очередными простыми листьями, сконцентрированными в верхушках прямых побегов. Соцветия кистевидные пазушные или каулифлорные. Цветки актиноморфные. Околоцветник состоит из 4 чашелистиков и 4 лепестков. Андроцей актиноморфный, 85-210 тычинок срастаются базальными частями нитей в кольцо, пыльники загнуты внутрь, вскрывание интрорзное или латрорзное. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит из 4 карпелл. Плод – пиренарий с одним крупным экзотестально-мезотестальным семенем. Эндосперм скудный, зародыш *Bertholletia*-типа. *Grias* произрастает в Центральной Америке, а также на севере Южной Америки, ареал рода охватывает Колумбию, Венесуэлу, север Перу и Эквадора.

Название рода *Eschweilera* (De Candolle, 1828) впервые употребил немецкий натуралист Карл Марциус, но описание было сделано Огюстеном Пирамом Декандром в книге «Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis». Сейчас род состоит из 99 видов. Это деревья разных размеров: от маленьких до больших – с простыми очередными листьями, расположенными вдоль всей длинны прямых побегов. Соцветия кистевидные или метелковидные, верхушечные, пазушные или

каулифлорные. Цветки зигоморфные. Чашечка состоит из 4-6 чашелистиков, а венчик – из 4-6 лепестков. Андроцей зигоморфный. Стаминодии образуют капюшон, а тычиночное кольцо состоит из 82-500 тычинок. Вскрывание пыльников интрорзное или латрорзное. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит из 2, реже 4 карпелл. Плод – небольших размеров коробочка, вскрываемая крышечкой. Внутри от 1 до 35 экзотестально-мезотестальных семян со скудным эндоспермом и латеральным ариллузом, реже без него. Зародыш *Bertholletia*-типа. *Eschweilera* распространена достаточно широко от Южной Мексики до Южной Бразилии.

Род *Cariniana* (Casaretto, 1842) описал итальянский ботаник Джованни Казаретто в книге «*Novarum stirpium: brasiliensium decases*». Род состоит из 9 видов. *Cariniana* – это небольшие или высокие деревья, достигающие 55 метров. Листья очередные и простые, расположены вдоль всего побега, имеющего прямую форму. Цветки образуют верхушечные и пазушные соцветия-кисти или метелки. Цветки за редким исключением актиноморфные. Околоцветник состоит из 5-6 чашелистиков и 5-6 лепестков. Андроцей бывает почти актиноморфным или редко асимметричным, иногда образуется колпачок. Тычинок от 10 до 150, все они фертильны, срастаются в трубку своими нитями. Пыльники вскрываются интрорзно или латрорзно. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит из 3 плодолистиков. Плод – небольшая цилиндрическая коробочка, вскрываемая крышечкой, с множеством крылатых экзотестально-мезотестальных семян внутри. Эндосперм довольно скудный, зародыш *Couroupita*-типа. Представители рода произрастают в бассейне Амазонки, а также на севере Южной Америки и на востоке и юго-востоке Бразилии.

Род *Bertholletia* (Humboldt & Bonpland, 1808) был описан французским географом и ботаником Эме Бонпланом в 1808 году в книге «*Plantes Aequinoctiales*», которая была написана после большой американской экспедиции с Александром фон Гумбольдтом. *Bertholletia* – монотипный род. Представители этого вида – очень высокие деревья (до 55 метров в высоту) с простыми очередными листьями, расположенными вдоль всего побега, который характеризуется слегка извилистой формы. Соцветия представлены верхушечными или пазушными метелками. Цветки зигоморфные, периант состоит из 2 чашелистиков и 6 лепестков. Андроцей зигоморфный и состоит из тычиночного круга и капюшона из стаминодиев, плотно

прижатого к фертильным тычинкам. В кругу 80-135 тычинок, пыльники вскрываются латрорзно или интрорзно. Завязь нижняя, паракарпный гинецей состоит из 3-4, реже 6 карпелл. Плод – большая сферическая деревянистая коробочка, вскрываемая крышечкой, с 10-25 треугольными семенами внутри. Семена экзотестально-мезотестальные со скудным эндоспермом. Зародыш *Bertholletia*-типа. Род распространен в Амазонии, а также на севере Южной Америки, достигая территорий Колумбии и Венесуэлы.

Род *Couratari* (Aublet, 1775) описал французский фармацевт и ботаник Жан-Батист Обле в 1775 году в книге «Histoire des Plantes de la Guiane Française», которую написал после путешествия по Французской Гвиане. В роде *Couratari* на данный момент 19 видов. Представители рода – большие или среднего размера деревья с очередными простыми листьями, расположенными вдоль всей длины прямых побегов. Соцветия – верхушечные и пазушные кисти и метелки. Цветки зигоморфные, околоцветник состоит из 6 чашелистиков и 6 лепестков. Андроцей зигоморфен, крупные стаминодии образуют сильно скрученный колпачок (капюшон) над поверхностью тычиночного круга. Тычинок в кругу от 10 до 75, вскрываются интрорзно или латрорзно. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоящий из 3 плодолистиков. Плод – вытянутая, цилиндрическая или сферическая коробочка, вскрываемая крышечкой, с множеством семян внутри. Семена экзотестально-мезотестальные, с двумя крылышками и со скудным эндоспермом. Зародыш *Courouita*-типа. Род широко распространен в Неотропиках, от Центральной Америки до Южной части бассейна Амазонки.

Род *Couroupita* (Aublet, 1775) так же, как и род *Couratari*, был описан Жаном-Батистом Обле в той же книге. В роде на данный момент 3 вида. Это крупные и среднего размера деревья, с простыми очередными листьями, которые сосредоточены на концах побегов, имеющих прямую форму. Соцветия – каулифлорные кисти. Цветки зигоморфные. Перигон представлен 6 чашелистиками и 6 лепестками. Андроцей зигоморфный. Стаминодии крупные, образуют колпачок (капюшон), сворачивающийся над основной частью цветка. Тычинок неопределенно много, вскрывание пыльников интрорзное или латрорзное. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит из 6 карпелл. Плоды – крупные круглые деревянистые амфисарки с множеством семян внутри. Семена экзотестально-мезотестальные, с

семяножкой, длиной до 15 миллиметров и со скудным эндоспермом. Зародыш *Couropita*-типа. Род распространен в Неотропиках, от Центральной Америки до южной части долины Амазонки.

Род *Petersianthus* (Merrill, 1916) был описан в журнале «The Philippine Journal of Science» американским ботаником Элмером Мерриллом в 1916 году во время проведения исследований на Филиппинах. В роде 2 вида. Представители рода – высокие деревья с простыми очередными листьями, которые сконцентрированы к концам прямых побегов. Соцветия – верхушечные метелки. Цветки актиноморфные. Чашечка состоит из 4 чашелистиков, а венчик – из 4 маленьких лепестков. Андроцей актиноморфный, тычинок неопределённо много в одном кольце, вскрывание пыльников интрорзное или латрорзное. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, с 4 карпеллами. Плод – пиренарий с 4-5 семенами внутри. Семена экзотестально-мезотестальные со скудным эндоспермом. Зародыш *Bertholletia*-типа. Один вид (*P. macrocarpus* (P. Beauv.) Liben) произрастает в Западной Африке, другой (*P. quadrialatus* (Merr.) Merr.) – на Филиппинских островах.

Род *Barringtonia* (Forster & Forster, 1776) был описан ботаниками Иоганном Форстером и его сыном Георгом Форстером в книге «Characteres Generum Plantarum» в 1776 году. В роде 72 вида. Представители рода – небольшие или крупные деревья. Листорасположение очередное, листья простые, сконцентрированные на концах прямых побегов. Соцветия пазушные, реже верхушечные, обычно кистевидные. Цветки актиноморфные. Чашечка состоит из 4 чашелистиков, иногда срастающихся. Лепестков обычно 4, но иногда бывает 3 или 5. Андроцей актиноморфный, включает 3-8 кругов. Круг состоит из неопределенно большого количества тычинок. Они часто срастаются нижней частью длинных нитей. Внутренний круг (а иногда два круга) тычинок – стаминодиальные. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит из 2-4 плодолистиков. Плод – односемянной пиренарий. Семена экзотестально-мезотестальные, со скудным эндоспермом внутри. Зародыш *Bertholletia*-типа. Виды *Barringtonia* произрастают в Восточной Африке, Южной и Юго-Восточной Азии, а также на севере Австралии. В целом, ареал рода можно назвать «индо-пацифическим».

Род *Careya* (Roxburgh, 1832) был описан шотландским ботаником Вильямом Роксбургом в книге «Flora Indica», которая вышла в 1832 году. В роде 3 вида.

Представители рода – кустарники или деревья с простыми очередными листьями, расположенными на концах прямых побегов. Соцветия – терминальные или пазушные метелки. Цветки актиноморфные. Перигоний состоит из 4 чашелистиков и 4 лепестков. Андроцей актиноморфный, состоит из 5-8 кругов, в каждом из которых неопределенно много тычинок. Внутренний и внешний круги иногда стаминодиальные. Вскрывание пыльников интрозное или латрозное. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит из 4-5 карпелл. Плод – пиренарий с несколькими семенами внутри. Семена экзотестально-мезотестальные, со скудным эндоспермом. Зародыш *Bertholletia*-типа. *Careya* распространена на территории полуостровов Индостан, Индокитай и Малакка.

Род *Chydenanthus* (Miers, 1875) описал в 1875 году британский ботаник Джон Майерс в журнале «Transactions of The Linnean Society of London». Род монотипный. Это высокие или среднего размера деревья с очередными простыми листьями, расположенными вдоль всего побега, имеющего прямую форму. Соцветия представляют собой верхушечные метелки. Цветки актиноморфные. Чашечка состоит из 4 чашелистиков, а венчик – из 4 лепестков. Андроцей актиноморфный, состоит из 3-4 кругов, в каждом из которых неопределенно много тычинок. Внутренний круг стаминодиальный. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит из 2 карпелл. Плод – вытянутый односемянной пиренарий. Семена экзотестально-мезотестальные со скудным эндоспермом. Зародыш *Bertholletia*-типа. Род распространен на территории Мьянмы, Индонезии и Папуа – Новой Гвинеи.

Род *Planchonia* (Blume, 1851) был описан голландским ботаником Карлом Блюме в 1851 году в книге бельгийского натуралиста Луи Ван-Гутта «Flore des serres et des Jardins de l'Europe». В современной системе в роде 8 видов. Представители рода – небольшие или, наоборот, очень высокие деревья с очередными простыми листьями, сгруппированными к концам прямых побегов. Цветки одиночные или собраны в соцветия, представленные верхушечными кистями. Цветки актиноморфные. Чашечка состоит из 4 чашелистиков. Венчик – из 4 лепестков. Андроцей актиноморфный, состоит из неопределенно большого числа тычинок, собранных в большое число кругов. Внутренний круг обычно стаминодиальный. Пыльники вскрываются интрозно или латрозно. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоящий из 3-4 карпелл. Плод – пиренарий, в котором от одного до

множества семян. Семена экзотестально-мезотестальные со скудным эндоспермом внутри. Зародыш – *Couropita*-типа. Представители рода произрастают в Индокитае, Малазии и в Северной Австралии.

Род *Foetidia* (Lamarck, 1786) был обнаружен французским ботаником Филибером Коммерсоном во время его путешествия по Восточной Африке и Мадагаскару, а описание сделано Жаном-Батистом Ламарком в его знаменитой книге «Encyclopédie méthodique. Botanique». В настоящее время в род включено 18 видов. Представители *Foetidia* – это небольшие, средние или очень высокие деревья с очередными простыми листьями, которые сконцентрированы на концах побегов прямой формы. Цветки одиночные или собраны в соцветия – пазушные или верхушечные кисти. Цветки актиноморфные, периант представлен чашечкой, состоящей из 3-5 кожистых, часто розово окрашенных чашелистиков. Лепестки полностью отсутствуют. Андроцей актиноморфный, состоит из неопределенно большого количества тычинок, собранных во множество кругов, стаминодии отсутствуют. Пыльники вскрываются интрорзно или латрорзно. Завязь у представителей рода нижняя, гинецей паракарпный, из 3-4 карпелл. Плод – пиренарий обратно-пирамидальной формы. Семян внутри обычно немного. Семенная кожура экзотестально-мезотестальная, со скудным эндоспермом внутри. Зародыш – *Bertholletia*-типа. Представители рода произрастают вблизи побережий в Восточной Африке, а также на острове Мадагаскар и Коморских и Маскаренских островах.

Род *Abdulmajidia* (Whitmore, 1974) был описан ботаников Тимом Витмором в 1974 в журнале «Kew bulletin». В роде 2 вида. Стоит отметить, что в современной систематике этот род не признается и включен в состав рода *Barringtonia s. l.* Представители *Abdulmajidia* – деревья с очередными простыми листьями, которые сгруппированы к концам побегов, имеющих прямую форму. Соцветия верхушечные или пазушные кисти. Сами цветки актиноморфны, околоцветник двойной. Чашечка состоит из 3-4 чашелистиков ярко красного цвета. Венчик представлен 3 лепестками. Андроцей актиноморфный, с неопределенно большим количеством тычинок, которые собраны в 7-8 кругов, внутренний из которых – стаминодиальный. Вскрывание пыльников интрорзное или латрорзное. Завязь нижняя, гинецей паракарпный, состоит из 3-4 карпелл. Плод – округлый пиренарий с 2-5 семенами

внутри. Семена экзотестально-мезотестальные, со скудным эндоспермом. Зародыш – *Bertholletia*-типа. Представители рода произрастают на полуострове Малакка.

Род *Scytopetalum* (Engler, 1897) впервые был обнаружен французским ботаником Жаном-Батистом Пьерром, а описан Адольфом Энглером в одном из томов «Die Natürlichen Pflanzenfamilien» в 1897 году. В роде насчитывается 4 вида. Это кустарники или деревья с очередными простыми листьями, сгруппированными к концам побегов. Побеги, как правило, имеют прямую форму. Соцветия имеют «неопределенную» форму. Цветки актиноморфные, чашечка полностью срощена, венчик отсутствует. Андроцей актиноморфный. Тычинок неопределенно много. Наружный стаминодиальный круг, содержит 12-16 стаминодиев, которые образуют псевдовенчик. Вскрывание пыльников интрорзное или латрорзное. Завязь верхняя, гинецей синкарпный, состоящий из 7-8 (иногда 6) карпелл. Плод – пиренарий. Семена экзотестально-мезотестальные, с обильным эндоспермом. Представители *Scytopetalum* произрастают в Гвинео-Конголезской флористической области, преимущественно в бассейне Конго, а также в долине Нигера.

Род *Asteranthos* (Desfontaines, 1820) был описан французским ботаником Рене Дефонтемом в 1820 году в журнале «Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle». Род монотипный. Растения представляют собой небольшие деревья или кустарники с очередными простыми листьями, которые расположены вдоль всей длины слегка изогнутых побегов. Цветки одиночные, актиноморфные, крупная, плотная и кожистая чашечка полностью срощена, венчика нет. Андроцей актиноморфный. 24-28 стаминодиев образуют тонкий псевдовенчик. Фертильных же тычинок неопределенно большое число. Пыльники вскрываются интрорзно или латрорзно. Завязь полунижняя, гинецей синкарпный, число карпелл варьирует от 5 до 8. Плод – орех. Семена экзотестально-мезотестальные с обильным эндоспермом. Зародыш *Bertholletia*-типа. Единственный вид (*Asteranthos brasiliensis* Desf.) произрастает в Центральной Амазонии.

Род *Oubanguia* (Baillon, 1890) был описан в журнале «Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Paris» французским ботаником Анри-Эрнестом Байоном. В роде в настоящее время 3 вида. Представители этого рода – деревья или кустарники с очередными простыми листьями, которые расположены вдоль всей длины слегка изогнутых побегов. Соцветия кистевидные. Цветки актиноморфные, небольшая

чашечка из сросшихся чашелистиков, венчик отсутствует. Андроцей актиноморфный, тычинок неопределенно много. Тычиночные нити иногда срастаются. Внешний круг образован 6-12 стаминодиями, которые формируют кожистый псевдовенчик. Завязь верхняя, гинецей синкарпный, состоит из 3-5 карпелл. Плод – кожистая коробочка, вскрывающаяся локулицидно. Представители *Oubanguia* произрастают в бассейне реки Конго.

Род *Rhaptopetalum* (Oliver, 1865) был описан английским ботаником Дэниелом Оливером в 1865 году в журнале «The Journal of the Linnean Society. Botany». В настоящее время в роде 13 видов. Это кустарники или невысокие деревья с очередными простыми листьями, которые расположены вдоль всей длины прямых побегов. Соцветия – каулифлорные кисти. Цветки актиноморфные, чашелистики срастаются в чашечку, а лепестков нет. Андроцей актиноморфный, состоит из 60-100 тычинок. Внешний круг представлен стаминодиями, образующими кожистый ярко окрашенный псевдовенчик. Вскрывание пыльников интрорзное или латрорзное. Завязь верхняя, гинецей синкарпный, состоит из 3-5 карпелл. Плоды – пиренарии шаровидной формы. Семена экзотестально-мезотестальные. Представители рода произрастают широко в пределах Гвинео-Конголезской области.

Род *Brazzeia* (Baillon, 1886) был, так же, как и род *Oubanguia*, описан Анри-Эрнестом Байоном в журнале «Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Paris». Этот род включает в настоящий момент 3 вида. Виды *Brazzeia* – это кустарники или деревья с очередными простыми листьями. Они расположены вдоль всей длины побегов. Сами побеги имеют прямую форму. Соцветия – плотные каулифлорные кисти. Цветки актиноморфные, чашечка срослена, венчика нет. Неопределенно большое число тычинок образуют актиноморфный андроцей. Внешний круг представлен несколькими (обычно 5) ярко окрашенными стаминодиями. Вскрывание пыльников интрорзное или латрорзное. Завязь верхняя, гинецей синкарпный, состоящий из 6 (иногда 5-7) карпелл. Плод – округлый пиренарий. Семена экзотестально-мезотестальные. Представители рода произрастают в бассейне реки Конго.

Род *Pierrina* (Engler, 1909) описал Адольф Энглер в 1909 году в журнале «Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie». Род

монотипный. Это кустарники с очередными простыми листьями. Листья растут вдоль всей длины прямого побега. Соцветия расположены в неплотных кистях. Цветки актиноморфные, чашелистики полностью срастаются, венчик отсутствует. Андроцей актиноморфный, с неопределенно большим числом тычинок. Внешний круг – стаминодии, образующие кожистый псевдовенчик. Пыльники вскрываются интрорзно или латрорзно. Завязь верхняя, гинецей апокарпный. Карпелл обычно 4, но иногда бывает 3 или 5. Плод – пиренарий заостренной формы. Единственный вид (*P. zenkeri* Engl.) произрастает в приустьевой части долины реки Конго.

Род *Napoleonaea* (Beauvois, 1807) описал французский натуралист Пализо де Бовуа в книге «Flore d'Oware et de Benin, en Afrique», которую он написал после экспедиции в нынешний Бенин. В настоящее время в роде 17 видов. Представители рода – деревья, реже кустарники, с очередными простыми листьями, растущими вдоль всей длины слегка изогнутых побегов. Цветки обычно одиночные, каулифлорные. Иногда, очень редко, образуются метелковидные соцветия. Цветки актиноморфные, чашечка представлена 5-6 чашелистиками. Венчик ребристый, состоящий из 30-35 полностью сросшихся лепестков, которые иногда считаются стаминодиями, образующими, в таком случае, псевдовенчик. Андроцей актиноморфный, состоит из 3 кругов. Два внешних круга состоят из неопределенно большого числа стаминодиев. Внутренний круг состоит из 10 стаминодиев с маленькими пыльниками, а также из 10 фертильных тычинок с крупными экстрорзно вскрывающимися пыльниками. Завязь нижняя, гинецей синкарпный, состоит из 5 карпелл. Плод – пиренарий с несколькими семенами внутри. Семена экзотестально-мезотестальные, со скудным эндоспермом. Зародыш *Gustavia*-типа. Представители *Napoleonaea* имеют широкий ареал и произрастают в пределах всей Гвинео-Конголезской флористической области.

Род *Crateranthus* (Baker, 1913) был описан английским ботаником Эдмундом Гилбертом Бейкером в книге «Catalogue of the plants collected by Mr. & Mrs. P.A. Talbot in the Oban district, South Nigeria». Род состоит из 4 видов. Это небольшие деревья с очередными простыми листьями, расположенными вдоль всей длины слегка изогнутых побегов. Цветки одиночные или представляют пазушные кисти. Предположительно, присутствует каулифлория. Цветки актиноморфные, чашечка состоит из 3 (реже 2) чашелистиков. Венчик складчатый сросщенный, 30-реберный.

Андроцей актиноморфный, состоит из 8-10 кругов с неопределенным числом тычинок в каждом. Пыльники вскрываются интрорзно. Завязь полунижняя, гинецей синкарпный, число карпелл – 3-4. Плод – пиренарий. Представители рода произрастают в приустьевой части долины реки Конго.

Семейство Polemoniaceae представлено в основном травами, однолетними или многолетними (*Aliciella*, *Ipomopsis*, *Collomia*, *Eriastrum*, *Gilia*, *Linanthus*, *Loeselia*, *Phlox*, *Polemonium*), иногда лианами (*Cobaea*) или древовидными кустарниками и очень редко – небольшими деревьями (*Acanthogilia*, *Cantua*). Часто растения бывают покрыты однорядными многоклеточными железистыми трихомами, реже полностью голые. Листорасположение в пределах семейства варьирует: чаще встречаются представители с очередным листорасположением, но есть роды и с супротивным (*Phlox*, *Linanthus*), листья сидячие или черешковые, лишены прилистников. Устройство, форма и жилкование самих листьев также сильно различаются в пределах семейства. У большинства представителей листья простые, но у некоторых формируются и сложные (*Cobaea*, *Polemonium*), причем у первого рода верхушечный листочек непарноперистого листа преобразован в разветвленный усик. Формы простых листьев у видов Polemoniaceae также варьируют. Так, у *Cantua*, *Collomia*, *Gymnosteris*, *Loeselia* и *Phlox* листовые пластинки имеют цельный, лопастной или зубчатый край, причем у *Collomia*, а также у *Ipomopsis* и *Linanthus* листья пальчато-разделенные. Жилкование чаще всего перистое, реже пальчатое. Соцветия у представителей Polemoniaceae обычно определенные, мало- или многоцветковые и имеют вид метелок со множеством дополнительных модификаций, причем различные части одного и того же соцветия могут развиваться как акропетально, так и базипетально. Брактеи расположены либо при каждом цветке в пределах соцветия, либо только при дистальных цветках (Weberling, 1998). Стоит отметить, что некоторые виды семейства имеют одиночные цветки. Сами цветки у Polemoniaceae обоеполые, за небольшим исключением актиноморфные, завязь верхняя. Околоцветник обычно пятичленный. Чашелистиков чаще всего 5, но у *Linanthus* их может быть 4 или 6. Чашелистики срастаются в чашечку. Срастание может быть почти полным, когда чашелистики образуют трубку (*Bonplandia*, *Cantua* и др.) или совсем незначительным, когда чашелистики почти свободные, а срастаются лишь их базальные части (*Cobaea*, *Gilia*). Трубочатые чашечки обычно

складчатые, образуют подобие гармошки, причем чем более старый цветок и чем ближе к созреванию плод, тем более рельефный характер они приобретают. Лепестков также обычно 5 (кроме *Linanthus*, у которого их 4 или 6), они образуют воронковидный или двугубый венчик. В последнем случае цветки становятся в большей степени зигоморфными (*Bonplandia*, некоторые виды *Ipomopsis*, *Langloisia* и *Loeselia*), у *Cantua* встречаются черепитчатые лепестки (Johnson, Soltis & Soltis, 1999). Тычинок от 3 до 6, но чаще всего 5, они чередуются с лепестками, таким образом, их расположение можно назвать гаплостемонным. Тычиночные нити также отличаются и бывают разной длины, прямые или с некоторыми искривлениями, но, как правило, несколько возвышаются над верхней каемкой венчика, а потому хорошо видны при рассмотрении цветка в профиль. Пыльники прикреплены к тычиночным нитям базальными или терминальными своими частями. Завязь у всех представителей семейства верхняя. Гинецей синкарпный, состоящий обычно из 3 (реже из 2) плодолистиков, каждый из которых имеет свой стилодий, таким образом, их количество соответствует количеству карпелл. Плод представлен сухой локулицидно или, реже, септицидно (*Acanthogilia*, *Cobaea*) вскрывающейся коробочкой, причем вскрывание иногда носит взрывообразный характер (*Cobaea*, *Phlox*), редко коробочка невскрывающаяся. Сама коробочка имеет шаровидную или яйцевидную форму. Количество семян варьирует от 1 до нескольких в гнезде, сами семена гладкие или угловатые, эллипсоидные или круглые иногда крылатые. Семенная кожура содержит слизь (Grant, 1959). Эндосперм маслянистый, зародыш крупный, прямой. Семейство Polemoniaceae состоит из 27 родов и 425 видов.

Род *Acanthogilia* был описан ботаниками Дэем и Мораном в 1986 году в журнале Proceedings of the California Academy of Sciences (Day & Moran, 1986). Род монотипен – единственный вид *A. gloriosa* (Brandege) A. Day & R. C. Moran представлен небольшими кустарниками с очередными листьями. Листья собраны в небольшие пучки-кластеры, расположенные вдоль побега, таким образом, побег имеет отчетливо облиственные и безлистные части. Соцветие пучковидное и состоит из 1-3 цветков. Сами цветки актиноморфные. Чашечка трубчатая, состоит из 5 чашелистиков, а венчик состоит из 5 лепестков. Андроцей состоит из 5 тычинок, собранных в один круг. Тычинки имеют более-менее одинаковую длину, голые нити и выступающие над венчиком пыльники. Гинецей синкарпный, состоящий из 3

карпелл, плод представлен септицидно вскрывающейся коробочкой. Семена плоские, крылатые, расположены по 1-6 в каждом гнезде.

Род *Cobaea* описал испанский ботаник Антонио Хосе Каванильес в 1 томе его труда «*Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt, aut in hortis hospitantur*» (Cavanilles, 1791). Род состоит из 17 видов. Виды *Cobaea* представлены лианами с очередными сложными листьями. Соцветие цимозное, содержащее до 5 цветков. Цветки актиноморфные. Чашечка состоит из 5 свободных чашелистиков, а венчик сужен у основания и имеет форму колокола, содержит 5 лепестков. Андроцей состоит из 5 тычинок, расположенных в одном кругу. Тычиночные нити часто изогнуты, у основания покрыты ворсом, пыльники выступают над периантом. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – септицидно вскрывающаяся коробочка. Вскрывание этих коробочек обычно носит очень активный, взрывообразный характер. В каждом гнезде коробочек расположено от 1 до множества плоских крылатых семян.

Род *Cantua* был описан Антуаном Жюссье в 1785 году в редактируемой Ламарком книге *Encyclopédie méthodique. Botanique* (Lamarck, 1785). Род состоит из 18 видов. Представлен кустарниками или небольшими деревьями с очередными листьями. Кистевидные соцветия состоят из 3-10 цветков. Цветки актиноморфные. Чашечка трубчатая, состоит из 5 чашелистиков, а венчик имеет чашевидную или колоколовидную формы, состоит из 5 лепестков, каждый из которых имеет раздвоенную верхушку. Андроцей состоит из 5 расположенных в одном кругу тычинок. Сами тычинки одинаковы в пределах цветка, тычиночные нити могут быть голыми или опушенными, пыльники выступают над верхушкой околоцветника. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – локулицидно вскрывающиеся коробочки, содержащие по 3-8 плоских крылатых семян в каждом гнезде.

Род *Bonplandia* также был описан испанским ботаником Антонио Хосе Каванильесом в журнале *Annales de Historia Natural* в 1800 году (Cavanilles, 1800). На данный момент род состоит из 2 видов, представленных кустарниками с очередными листьями. Симподиальные соцветия содержат в себе обычно около 5 зигоморфных цветков. Чашечка темная, трубчатая, состоящая из 5 чашелистиков, венчик тоже трубчатый, двугубый, состоящий из 5 лепестков различной длины. Андроцей содержит 5 тычинок, расположенных в одном кругу. Тычиночные нити

оголены, пыльники несколько выступают над околоцветником. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки, в каждом гнезде присутствует по одному крупному бескрылому семени (иногда образуются небольшие узкие крылья).

Род *Polemonium* был описан Карлом Линнеем в 1753 году в книге *Species Plantarum* (Linnaeus, 1753) и на данный момент состоит из 38 видов. Род представлен травянистыми многолетними, реже однолетними растениями со сложными очередными листьями. Верхушечные метельчатые соцветия состоят из более, чем 10 актиноморфных цветков. Чашечка небольшая, травянистая, 5 чашелистиков сочленены друг с другом в основании, венчик воронковидный, состоит из 5 лепестков. Андроцей представлен 5 тычинками, расположенными в одном кругу. Сами тычинки длинные, нити опушены, пыльники выступают над периантом. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плод – сухая локулицидно вскрывающаяся коробочка, в каждом гнезде имеется по 1-12 яйцевидных бескрылых семян.

Род *Collomia* описал английский ботаник Томас Наттолл в сборнике *The Genera of North American Plants* в 1818 году (Nuttall, 1818). В настоящее время род состоит из 15 видов. Представители рода – однолетние и многолетние травы с розеточными листьями. Головчатое соцветие состоит из 4-5 актиноморфных цветков. Чашечка состоит из 5 узких травянистых чашелистиков, венчик воронковидной формы, содержит 5 довольно узких лепестков. Андроцей мономорфный или полиморфный, 5 тычинок расположены в одном кругу тычиночные нити могут отличаться по длине, но пыльники как правило не выступают над периантом. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки, в каждом гнезде количество семян варьирует от 1 до 3.

Род *Allophyllum* был описан американскими ботаниками Алвой и Верном Грантами в 1955 году в журнале *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany* (Grant & Grant, 1955). В настоящее время род представлен 5 видами. Эти растения – однолетние травы с очередными розеточными листьями. Головчатое соцветие состоит из 2-3 зигоморфных цветков. Чашечка узкая, состоит из 5 тонких чашелистиков, венчик воронковидный, представлен 5 лепестками. Андроцей

представлен 5 тычинками, расположенными в одном кругу. Сами тычинки полиморфные, нити могут быть разной длины, пыльники не всегда выступают над верхушкой околоцветника. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки, в каждом гнезде количество яйцевидных семян составляет от 1 до 3.

Род *Navarretia* описали двое испанских ботаников – Иполито Руис и Хосе Павон в книге *Florae Peruvianaе et Chilensis Prodromus* в 1794 году (Ruiz & Pavon, 1794). В настоящее время в роде 45 видов. Представители рода – однолетние травы с очередными розеточными листьями. Соцветия представлены головчатыми метелками с множеством цветков. Цветки актиноморфные, чашечка трубчатая, состоит из 5 чашелистиков, а венчик имеет воронковидную форму и состоит из 5 сросшихся у основания лепестков. Андроцей представлен 5 тычинками, расположенными в одном кругу. Сами тычинки одинаковы, нити голые, пыльники часто выступают над околоцветником. Гинецей синкарпный, состоящий из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки. Количество семян в каждом гнезде варьирует от 1 до очень многих, сами семена имеют яйцевидную или шаровидную форму.

Род *Ipomopsis* был описан французским ботаником Андре Мишо в его книге *Flora Boreali-Americana*, изданной в 1803 году (Michaux, 1803). Представители рода, 29 видов, это однолетние или многолетние травы, с очередными розеточными листьями. Количество цветков в метельчатых или тирсовидных соцветиях сильно варьирует. Сами цветки актиноморфные или слегка зигоморфные, чашечка вытянутая, состоит из 5 очень тонких чашелистиков. Венчик имеет чашевидную или воронковидную формы и состоит из 5 узких лепестков. Андроцей состоит из 5 тычинок, расположенных в одном кругу. Тычинки полиморфны, нити разной длины, не имеют опушения, пыльники выступают над сегментами перианта. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки, содержащие от 1 до 12 эллипсовидных мелкокрылых семян в каждом гнезде.

Род *Eriastrum* впервые описали два американских ботаника – Элмер Вутон и Пол Стендли в журнале *Contributions from the United States National Herbarium* 1913 года (Wootton & Standley, 1913). Представители рода (18 видов) выражены в

совершенно разных жизненных формах: от однолетних трав до многолетних древовидных кустарников. Очередные розеточные, сложные листья уменьшаются в размерах при движении вверх по стеблю. Соцветия представлены верхушечными метельчатыми головками. Цветок актиноморфный, состоит из воронковидной чашечки, содержащей 5 чашелистиков и похожей формы венчика (иногда последний принимает более уплощенную форму) и содержащего 5 лепестков. Андроцей состоит из 5 тычинок, расположенных в одном кругу. Тычинки мономорфные, нити имеют разную или одинаковую длину, пыльники часто выступают над околоцветником. Гинецей синкарпный, количество карпелл – 2-3. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки, содержащие по 1-3 семени в каждом гнезде, сами семена угловатые, мелкокрылые.

Монотипный род *Langloisia* описал в своей серии статей *Pittonia* в 1896 году американский ботаник Эдвард Грин (Greene, 1896). Единственный вид – *L. setosissima* Torr. Greene. Растения представлены однолетними травами с очередными розеточными листьями. Цветки развиваются по одиночке или в головчатых верхушечных соцветиях. Интересно, что симметрия самих цветков очень сильно варьирует внутри вида. Они бывают как актиноморфные, так и ярко зигоморфные, причем в большей степени это касается воронковидного венчика. Узко-воронковидная чашечка всегда актиноморфна и состоит из 5 чашелистиков, венчик – из 5 лепестков, иногда имеющих разную длину. Андроцей содержит 5 тычинок, расположенных в одном кругу. Сами тычинки также полиморфны, отличаются как длины тычиночных нитей, так и степень выступания пыльников над околоцветником. Гинецей синкарпный, число карпелл – 3. Плод – сухая локулицидно вскрывающаяся коробочка с 1-10 гладкими яйцевидными семенами в каждом гнезде.

Род *Loeselia* был описан Карлом Линнеем в труде *Species Plantarum* в 1753 году (Linnaeus, 1753). 15 видов этого рода представлены однолетними травами или многолетними кустарниками и полукустарниками. Листорасположение бывает как очередное, так и супротивное. Соцветия представлены верхушечными метелками. Цветки актиноморфные или слегка зигоморфные. Чашечка воронковидная, состоит из 5 чашелистиков, а венчик слегка уплощен, состоит из 5 лепестков, лепестки вытянутые, двугубые. Андроцей содержит 5 тычинок, расположенных в одном

кругу. Тычинки мономорфные, их нити имеют одинаковую длину, пыльники часто выступают над сегментами перианта. Гинецей синкарпный, число карпелл – 3. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки с 1-10 шаровидными или эллипсоидными мелкокрылыми семенами в каждом гнезде.

Род *Giliastrum* был описан американским ботаником Пером Акселем Ридбергом в 1917 году в книге «Flora of the Rocky Mountains and adjacent plains, Colorado, Utah, Wyoming, Idaho, Montana, Saskatchewan, Alberta, and neighboring parts of Nebraska, South Dakota, and British Columbia» (Rydberg, 1917). В настоящее время в роде насчитывается 10 видов. Представители рода – однолетние травы или многолетние полукустарники. Очередные розеточные листья уменьшаются в размерах при движении вверх по стеблю. Соцветия метельчатые, но иногда цветки образуются поодиночке. Цветки актиноморфные, 5 чашелистиков образуют довольно узкую воронковидную чашечку, венчик округлый, иногда также приобретает воронковидную форму и состоит из 5 лепестков. Андроцей включает в себя 5 расположенных в одном кругу тычинок. Тычинки мономорфные, нити имеют одинаковую длину, крупные пыльники выступают над венчиком. Завязь верхняя. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки, в каждом гнезде развивается по 3-15 шаровидных или яйцевидных гладких или бородавчатых семян.

Род *Aliciella* был описан американским ботаником Августом Брендом в 1905 году в журнале *Helios* (Brand, 1905) и представлен 23 видами. Это однолетние или многолетние травы с очередными розеточными листьями и метельчатым соцветием. Цветки актиноморфные, чашечка трубчатая, состоит из 5 чашелистиков венчик имеет воронковидную форму и состоит из 5 лепестков, принимающих зачастую замысловатые формы. Пятичленный андроцей состоит из одного круга полиморфных тычинок, нити которых имеют разную длину, пыльники выступают над околоцветником. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки, в каждом гнезде по 1-12 семян (иногда 18-28 у *A. latifolia* и *A. ripleyi*), имеющих почти шаровидную или яйцевидную форму и гладкую или угловатую текстуру.

Род *Gilia* описали Иполито Руис и Хосе Павон в книге *Florae Peruvianaе et Chilensis Prodrromus* в 1794 году (Ruiz & Pavon, 1794). В настоящее время он

представлен 39 видами. Виды *Gilia* это однолетние или многолетние травы, реже полукустарники. Листья очередные, розеточные, их размер уменьшается при движении вверх по стеблю. Соцветие метельчатое или головчатое. Цветки актиноморфные, чашечка имеет трубчатую форму и состоит из 5 чашелистиков, венчик воронковидный или колоколовидный, иногда уплощенный, состоит из 5 лепестков. Андроцей содержит 5 тычинок, расположенных в одном кругу. Тычинки мономорфные, нити одинаковой длины, пыльники выступают над околоцветником. Гинецей синкарпный, состоит из 3 плодолистиков. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки. Число семян в каждом гнезде сильно варьирует (от 1 до очень многих). Семена имеют яйцевидную или почти шаровидную форму и угловатую, шероховатую текстуру.

Род *Linanthus* описал английский ботаник Джордж Бентам в журнале *Edwards's botanical register* в 1833 году (Bentham, 1833). На данный момент род включает в себя 26 видов. Представители рода однолетние травы или многолетние полукустарники и кустарники. Листья супротивные или очередные, соцветия верхушечные, головчатые. Цветки актиноморфные, чашечка узкая воронковидная, состоящая, в отличие от остальных представителей *Polemoniaceae*, из 4-6 чашелистиков, а воронкообразный или колоколообразный, иногда уплощенный венчик – из 4-6 лепестков. Андроцей обычно состоит из 5 тычинок, однако, в зависимости от вида, их число варьирует. Сами тычинки мономорфные, тычиночные нити имеют одинаковую длину, а пыльники иногда немного выступают над венчиком. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки с 1-10 семенами в каждом гнезде. Сами семена имеют яйцевидную форму, гладкую или шероховатую текстуру.

Род *Phlox* описан Карлом Линнеем в труде *Species Plantarum* в 1753 году (Linnaeus, 1753) и состоит из 68 видов. Представители рода – однолетние травы или многолетние растения с суккулентными признаками. Листья супротивные, иногда очередные. Соцветия верхушечные, имеют вид метелок. Цветки актиноморфные, чашечка узкая воронковидная, состоит из 5 чашелистиков, венчик также воронковидный, иногда уплощен и также состоит из 5 лепестков. Андроцей содержит 5 расположенных в 1 кругу полиморфных тычинок, тычиночные нити имеют разную длину, пыльники не выступают над периантом. Гинецей синкарпный,

состоит из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки с 1 яйцевидным мелкокрылым семенем, имеющим гладкую или угловатую текстуру, в каждом гнезде. Примечательно, что вскрывание плодов *Phlox* часто носит взрывной характер.

Дитипный род *Gymnosteris* был описан в серии статей Pittonia в 1898 году Эдвардом Грином (Greene, 1898). Представители рода очень маленькие однолетние травы. Листья почти редуцированы и представляют мутовки базально сросшихся брактеей, окружающих верхушечное головчатое соцветие. Цветки актиноморфные, чашечка широко- или узко-воронковидная, состоит из 5 чашелистиков, венчик слегка уплощен и состоит из 5 лепестков. Андроцей содержит 5 расположенных в одном кругу тычинок. Сами тычинки одинаковы, тычиночные нити мономорфны, а пыльники не выступают над сегментами околоцветника. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды – сухие локулицидно вскрывающиеся коробочки с 1-3 семенами в каждом гнезде. Сами семена имеют яйцевидную форму и гладкую текстуру.

Род *Leptosiphon* был описан английским ботаником Джорджем Бентамом в журнале *Edward's Botanical Register* в 1833 году (Bentham, 1833). На данный момент род содержит 32 вида. Эти растения представлены низкими прямостоячими однолетними или многолетними травами, которые иногда одревесневают у основания. Листья супротивные, пальчато-лопастные, голые или покрытые железистыми волосками. Соцветия головчатые, сами цветки актиноморфные. Чашечка воронковидная, содержит 5 травянистых чашелистиков, венчик также имеет форму воронки и образован 5 лепестками, покрытых изнутри волосками (цвет лепестков сильно варьирует внутри рода). Андроцей состоит из 1 круга мономорфных тычинок, с нитями одинаковой длины, пыльники часто выступают над венчиком. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плод – локулицидно вскрывающаяся коробочка, с несколькими семенами в каждом гнезде.

Род *Loeseliastrum* в 1986 году описал ботаник Стивен Тимбрук в журнале *Madroño* (Timbrook, 1986). В настоящее время род состоит из 4 видов и представлен однолетними травами. Побеги опушены одним рядом трихом. Листья очередные, линейные или обратноланцетовидные, цельнокрайные или с зубчатым краем. Соцветие верхушечное головчатое, либо зигоморфные цветки могут быть

одинокими. Чашечка воронковидная, состоит из 5 травянистых чашелистиков, между которыми расположены узкие гиалиновые области. Венчик также воронковидный, сформирован 5 беловато- или розово-красными лепестками, 3 из которых образуют одну часть венчика, оставшиеся 2 – другую. Андроцей состоит из одного круга полиморфных тычинок, имеющих разную длину нитей, пыльники выступают над венчиком. Завязь верхняя, гинецей синкарпный и состоит из 3 карпелл. Плод представлен локулицидно вскрывающейся коробочкой с несколькими семенами в каждом из гнезд.

Род *Microsteris* описал американский ботаник Эдвард Ли Грин в 1898 году в журнале *Pittonia* (Greene, 1898). Род монотипен, единственный вид – *M. gracilis* (Hook.) Greene. Особи этого вида являются однолетними травами с прямостоячими стеблями. Листья в основании побега супротивные, к верхушке листорасположение приобретает очередной характер, листовые пластинки простые, цельнокрайные. Соцветия цимозные, состоят из пары цветков, иногда актиноморфные цветки бывают одиночными. Чашечка трубчатая, сформирована 5 чашелистиками, чередующимися с гиалиновыми областями между ними. Венчик воронковидный, слегка уплощенный, состоит из 5 розоватых лепестков. Андроцей содержит 5 полиморфных тычинок, находящихся в одном кругу. Тычиночные нити имеют разную длину, а пыльники обычно не выступают над поверхностью венчика. Гинецей синкарпный, состоит из 3 плодолистиков. Плод – локулицидно вскрывающаяся коробочка, с одним семенем в каждом гнезде.

Род *Maculigilia* описал в 1999 году американский ботаник Верн Грант в журнале *Phytologia* (Grant, 1999). Он монотипен, единственный вид – *M. maculata* (Parish) V.E.Grant. Представители рода имеют вид маленьких однолетних трав. Побеги опушены довольно плотным покровом длинных волосков. Листья очередные, продолговатые или ланцетовидные. Соцветия гроздевидные. Цветки актиноморфные. Чашечка воронковидная, состоит из 5 не срощенных чашелистиков, слегка опушенных по краям. Венчик также воронковидный или колоколовидный, образован 5 трехцветными (желто-белыми с красными пятнами) лепестками. Андроцей сформирован одним кругом мономорфных тычинок, пыльники не выступают над околоцветником. Гинецей синкарпный, состоит из 3

карпелл. Плод – локулицидно вскрывающаяся коробочка с несколькими коричневатыми семенами, расположенными в каждом гнезде.

Роды *Bryantiella*, *Dayia*, *Lathrocasis*, *Microgilia* и *Saltugilia* были описаны американскими ботаниками Марком Портером и Леем Джонсоном в статье 2000 года «A Phylogenetic Classification of Polemoniaceae», изданном в журнале *Aliso* (Porter & Johnson, 2000).

Род *Bryantiella* монотипен, единственный вид – *B. palmeri* (S.Watson) J.M.Porter – демонстрирует внутривидовое разнообразие жизненных форм. Так, они бывают прямостоячими многолетними кустарниками высотой до 60 см или совсем маленькими кустарничками всего 5 см в длину (в последнем случае они часто бывают однолетними). Листья очередные, линейной или ланцетовидной формы, цельнокрайные, иногда в пазухах листьев образуются небольшие белые волоски. Цветки одиночные, но иногда образуются небольшие цимозные соцветия. Цветки актиноморфные, чашечка имеет колоколовидную форму и состоит из 5 ребристых чашелистиков, часто приобретающих ярко-красный, рубиновый оттенок. Венчик имеет воронковидную форму и состоит из 5 лепестков, имеющих разную окраску у разных особей. Андроцей состоит из 5 тычинок, расположенных в одном кругу. Сами тычинки мономорфны, тычиночные нити имеют одинаковую длину, пыльники расположены низко. Гинецей синкарпный, состоит из 3 карпелл. Плоды представлены локулицидно вскрывающимися коробочками с несколькими желтовато-коричневыми семенами в каждом гнезде.

Род *Dayia* состоит из 5 видов. Эти растения – полукустарники с прямостоячими побегами или травянистые, но во всех случаях – многолетние. Листья очередные, реже почти супротивные, узкие, ланцетовидные. Тирсоидное соцветие состоит из 1-2 актиноморфных цветков. Чашечка воронковидный, состоит из 5 бледно-зеленых чашелистиков, венчик также воронковидный или немного уплощенный, состоит из 5 синих лепестков. Тычинки, расположенные в кругу, образуют пятичленный андроцей, мономорфны, нити более-менее одинаковой длины. Гинецей синкарпный, состоит из 3 плодолистиков. Плоды – локулицидно вскрывающиеся коробочки, в каждом гнезде от 12 до 46 семян.

Род *Lathrocasis* монотипен, единственный вид – *L. tenerrima* (A.Gray) L.A.Johnson. Особи этого вида – однолетние травы, стебли обычно опушены

небольшими железистыми волосками. Листья очередные, узкие, ланцетовидные, но ближе к верхней части побега они почти редуцируются или приобретают линейную форму. Соцветия не образуются, цветки одиночные, мелкие, актиноморфные. Чашечка имеет колоколовидную форму, сформирована из 5 сросшихся на треть длины травянистых чашелистиков. Венчик воронкообразный, состоит из 5 белых лепестков. Андроцей сформирован 1 кругом мономорфных тычинок с длинными нитями, пыльники выступают над сегментами перианта. Гинецей синкарпный и состоит из 3 карпелл. Плод имеет вид локулицидно вскрывающейся коробочки, в каждом гнезде которой содержится по одному яйцевидному бородавчатому семени.

Род *Microgilia* также монотипен, единственный вид – *M. minutiflora* (Benth.) J.M.Porter & L.A.Johnson. Представители рода являются небольшими однолетними кустарничками с одревесневающим стеблем. Листья очередные, розеточные, узкие, ланцетовидные. Цветки одиночные, актиноморфные или слабо зигоморфные. Чашечка воронковидная, образована 5 сросшимися у основания травянистыми чашелистиками. Примечательно, что между ними образуются белые гиалиновые области, что является отличительным признаком при диагностике рода. Венчик уплощенный, сформирован 5 голубоватыми лепестками. Андроцей состоит из одного круга полиморфных тычинок, так, нити часто имеют разную длину, пыльники не выступают над венчиком. Синкарпный гинецей состоит из 3 карпелл. Плод представлен локулицидно вскрывающейся коробочкой, в каждом гнезде которой содержится по одному узкому и уплощенному семени.

Род *Saltugilia* состоит из трех видов и представлен прямостоячими однолетними травами 15-100 см в высоту, с побегами, покрытыми железистыми волосками. Листья очередные, розеточные, имеют узкую, ланцетовидную форму и почти редуцируются к верхушке побега. Листья, находящиеся у основания побега часто покрыты трихомами. Соцветие цимозное, актиноморфные цветки обычно расположены парами. Чашечка имеет воронковидную форму и состоит из 5 ребристых, сросшихся у основания чашелистиков, между которыми также располагаются гиалиновые области. Венчик тоже воронковидный, образован 5 светло-лиловыми или фиолетовыми лепестками. Андроцей образован одним кругом тычинок. Сами тычинки бывают как полиморфными, так и мономорфными в пределах цветка, нити часто имеют разные длины, но пыльники как правило всегда

выступают над поверхностью венчика. Синкарпный гинецей состоит из 3 плодолистиков. Плод является локулицидно вскрывающейся коробочкой, с очень большим количеством угловатых бородавчатых семян в каждом гнезде.

1.3. ЭКОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

Семейство Fouquieriaceae, несмотря на небольшое количество представителей, демонстрирует внушительное разнообразие способов зоофилии, то есть опыления с помощью животных (Henrickson, 1972). Вокруг основания завязи цветков *Fouquieria* расположены нектарники, продуцирующие вязкую сладкую жидкость. Кроме того, сами цветки, издающие характерный приятный запах, за время цветения посещаются представителями самых разных видов насекомых. Кроме того, цветки Fouquieriaceae, в особенности видов *F. splendens* Engelm. И *F. formosa* Kunth, активно посещаются представителями семейства колибри (Trochilidae) и летучими мышами (Luteyn, 2020). В условиях произрастания в культуре (в ботанических садах и питомниках) представители семейства оказываются способны к самоопылению, однако в дикой природе такого не наблюдается (Henrickson, 1972). Распространение семян у Fouquieriaceae всегда анемохорное (Luteyn, 2020).

Актиноморфные цветки представителей семейства Lecythidaceae *s. l.* опыляются преимущественно пчелами, но полевые наблюдения за этими растениями показали, что в число активно посещающих цветки животных также входят некоторые жуки и даже летучие мыши, однако последнее требует более тщательного изучения (Prance & Mori, 2004). Виды рода *Gustavia*, судя по имеющимся данным, предоставляют часть пыльцы в качестве «награды» для посещающих ее пчел, в чем проявляется мотивация для последних залетать внутрь цветков (Mori & Voelke, 1987). Цветки многих видов рода *Grias* выделяют своеобразные жирные кислоты, имеющие особый аромат, который в свою очередь привлекает жуков-опылителей (Knudsen & Mori, 1996). Причем некоторые виды этого же рода, в частности, произрастающие в Эквадоре, судя по наблюдениям, опыляются исключительно жуками. До сих пор ничего не известно об опылителях рода *Allantoma*, но вследствие схожести цветков с цветками рода *Grias*, можно предположить, что опыление протекает по схожему сценарию.

Процессы опыления *Lecythidaceae s. l.*, имеющих зигоморфные цветки, происходят несколько сложнее. В этом случае конкретные механизмы зависят в первую очередь от сложности устройства и степени открытости андроцея, а также от той пользы, которую цветок каждого конкретного вида принесет животному-опылителю (Mori, 1989). Так, некоторые виды (*Lecythis zabucajo*) производят специальную кормовую пыльцу на капюшоне, образуемом тычинками, у других (*Corythophora rimosa*) такая пыльца расположена в закрытой части капюшона. Третьи же, судя по всему, имеют некий комбинированный вариант смеси кормовой пыльцы и нектара, расположенной в закрытой части андроцеального капюшона. Наконец, самые высокоорганизованные с точки зрения устройства цветка и привлечения опылителей виды (в частности, родов *Eschweilera* и *Couratari*) предлагают опылителям исключительно нектар прямо из закрытого тычиночного колпачка (Prance & Mori, 2004). Посетителями таких цветков также, в основном, являются пчелы. Но существуют сообщения, что, как минимум, два вида с зигоморфными цветками (*Lecythis poiteaui* O. Berg, *Lecythis barnebyi* S. A. Mori) были объектами посещения летучих мышей, однако, этот вопрос, как было указано выше, нуждается в дальнейших исследованиях (Mori, Prance & Bolten, 1978; Mori, Prance & Zeeuw, 1990).

Все же наиболее активным опылителем зигоморфных цветков *Lecythidaceae s. l.* являются пчелы. Сообщается, что количество разных видов этих насекомых, способных опылять виды этого семейства, достаточно велико. Однако стоит заметить, что в результате детального изучения процессов опыления не удалось выявить никакие индивидуальные связи между конкретными видами лецитисовых и конкретными видами пчел. Таким образом, зигоморфные и сложно устроенные цветки не приспособлены к опылению какими-то конкретными видами насекомых. Единственная существующая в этих взаимоотношениях связь заключается только в том, что опылитель должен быть достаточно велик, чтобы открыть тычиночный колпачок (безусловно, только в том случае, если он закрыт изначально) и обладать достаточно длинным хоботком, чтобы доставать им до кормовой пыльцы и нектара, которые расположены внутри колпачка (Prance & Mori, 2004). К примеру, в цветки рода *Bertholletia* зачастую залетают представители таких родов пчел и шмелей, как *Bombus*, *Centris*, *Epicharis*, *Eulaema* и *Xylocopa* (Mori & Prance, 1990; Mori, 1992). А

цветки *Eschweilera pedicellata* (Rich.) S.A.Mori посещают исключительно пчелы из трибы Euglossini, которые являются единственными пчелами Нового Света, чей хоботок достаточно длинен для того, чтобы достать пыльцу из закрытого тычиночного колпачка. Опыление большинства видов Lecythidaceae s. l. не изучено вовсе, поэтому вопрос о взаимоотношениях между некоторыми очень сложно устроенными цветками и животными, которые могут их опылять, а также вопрос о механизме таких процессов остаются исключительно актуальными.

Вследствие огромного разнообразия плодов, диссеминация разных видов семейства Lecythidaceae s. l. тоже отличается множеством различных форм и механизмов. Безусловно, условия произрастания конкретных представителей семейства зачастую объясняют конкретные способы распространения семян. В частности, именно подобным косвенным путем, то есть путем анализа экологических условий среды обитания, многие исследователи описывали возможные процессы дисперсии семян. Непосредственных наблюдений за самими процессами диссеминации было очень немного, и, конечно, этот вопрос, так же, как и вопрос особенностей опыления, должен быть изучен особенно тщательно. Однако, конечно, путем уже проведенных наблюдений было описано несколько важных закономерностей, позволяющих лучше понять процессы диссеминации отдельных представителей Lecythidaceae s. l. Так, некоторые виды рода *Barringtonia* (в частности *B. racemosa* (L.) Spreng. И *B. acutangula* (L.) Gaertn.) имеют достаточно крупные, но не плотные, плавучие плоды, которые, судя по имеющимся данным, разносятся океаническими течениями, что объясняет достаточно широкий ареал рода. Многие похожие плоды других родов распространяются аналогично, что говорит о том, что одним из широко используемых этими растениями способов диссеминации является гидрохория. Плоды многих других родов, например, *Couroupita*, *Grias* и *Gustavia*, имеют комбинированные способы распространения. В частности, было замечено, что после вскрывания твердых и тяжелых плодов семена, погруженные в мякоть, распространяются многими видами лесных млекопитающих (агути или многими видами обезьян), а семена, попавшие в воду – рыбами (Prance & Mori, 1978; 1979). В этом случае мы можем наблюдать как гидрохорию, так и различные виды зоохории (маммалиохорию и ихтиохорию). Другие же представители лецитисовых, такие, как *Cariniana* и *Couratari*, имеют

вскрывающиеся плоды с крылатыми семенами внутри, а значит, имеет место анемохория. Также, семена некоторых видов рода *Lecythis*, плоды которых вскрываются, остаются внутри плода и распространяются летучими мышами (Prance & Mori, 2004). Так, мы видим еще один вид зоохории – хироптерохорию. Распространение многих видов не известно вовсе, поэтому необходимо активнее изучать экологические условия произрастания таких видов, анатомию плодов и, конечно, проводить полевые исследования с целью проведения специальных наблюдений.

Семейство Polemoniaceae также богато на различные способы опыления и распространение семян (Grant & Grant, 1965). Так, часть родов являются автостерильными (то есть не способны к самоопылению и, в таком случае имеет место перекрестное опыление), другие же способны к самоопылению, то есть являются автофертильными, способными к автогамии (Plitmann & Levin, 1990). Примечательно, что у некоторых автогамных видов (например, у *Collomia grandiflora* Douglas ex Lindl. И *Polemonium micranthum* Benth.) и вовсе развита клейстогамия, когда самоопыление происходит в пределах одного цветка еще в период бутонизации. У автостерильных представителей Polemoniaceae часто развивается дистилия, при которой особи одного вида имеют различную длину стилодия (например, *Gilia heterostyla* (S.Cochrane & A.G.Day) J.M.Porter) или и вовсе обнаруживается гинодиэция, в результате чего особи некоторых видов имеют либо обоеполые, либо только женские цветки (таковая наблюдается, например, у *Ipomopsis rubra* (L.) Wherry).

Многие представители Polemoniaceae являются энтомофильными. Их опыление часто связано с деятельностью жесткокрылых (Coleoptera), двукрылых (Diptera), перепончатокрылых (Hymenoptera) и чешуекрылых (Lepidoptera). Ярко окрашенные околоцветники очень часто привлекают к себе насекомых, которые в процессе посещения цветка собирая нектар, обтираясь телом об пыльники, таким образом собирают еще и пыльцу. Причем размер и внешний вид опылителя прямым образом связан с размером цветка, к которому он прилетает, с формой и цветом венчика и тычинок. Например, виды, посещаемые и опыляемые жуками (например, *Linanthus parryae* (A.Gray) Greene и *Ipomopsis congesta* (Hook.) V.E.Grant) имеют колоколовидный (иногда очень широкий) светлоокрашенный венчик или, наоборот,

мелкие, но собранные в плотные соцветия цветки. Представители, опыляемые двукрылыми или мелкими чешуекрылыми, обычно имеют ароматные цветки с длинными трубчатыми узкими венчиками. Классическими опылителями Polemoniaceae из отряда двукрылых являются мухи-жужжалки (Bombyliidae) и шаровки (Acroceridae). Некоторые виды, имеющие белые ароматные цветки с длинными трубчатыми венчиками (например, в роде *Cobaea*) опыляются бражниками (Sphingidae). Примечательно, что некоторые представители семейства (например, *Polemonium viscosum* Nutt.) имеют полиморфные цветки, чьи размеры и запахи одновременно привлекают шмелей, опыляющих эти растения, и отпугивают муравьев, ворующих нектар (Galen & Newport, 1988).

Многие представители Polemoniaceae демонстрируют орнитофилию или хироптерофилию. Так, по крайней мере в 8 родах наблюдалось опыление колибри (Trochilidae). Другие же (например, виды *Cobaea*) опыляются летучими мышами (Microchiroptera). Стоит отметить, что большая часть родов Polemoniaceae имеют несколько синдромов опыления одновременно. Так, виды вышеупомянутого рода *Cobaea* могут быть как хазмогамными, и будут демонстрировать выраженную энтомофилию и хироптерофилию, так и автогамными. Автогамия также встречается и у некоторых однолетних видов рода *Ipomopsis*, в то время как другие виды будут активно опыляться насекомыми, в частности бражниками (Sphingidae), пчелами-андренидами (Andrenidae), настоящими пчелами (Apidae) и пчелами-галиктидами (Halictidae), бабочками-толстоголовками (Hesperiidae), жуками-мелиридами (Melyridae) и птицами, в частности колибри (Trochilidae). Иногда различные синдромы встречаются даже на видовом уровне. Так, некоторые цветки *Gilia splendens* (Douglas ex H.Mason & A.D.Grant) L.A.Johnson демонстрируют выраженную орнитофилию и также опыляются колибри (Trochilidae), некоторыми двукрылыми (Diptera) или бывают автогамными (Wilken, 2004). Диссеминация представителей семейства Polemoniaceae изучена крайне слабо. Учитывая небольшие размеры семян, мы можем сделать выводы о преимущественно анемохорном распространении. Часть видов имеют плоды, вскрывающиеся очень активно, даже эксплозивно, что может быть косвенным доказательством балистохории у некоторых Polemoniaceae.

1.4. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Большой научный интерес представляет собой география всех трех анализируемых семейств (*Fouquieriaceae*, *Lecythidaceae s. l.* и *Polemoniaceae*). Описания ареалов сделаны на основе имеющихся литературных данных (Reiche, 1896; Prance & Mori, 1979; Ulloa & Jørgensen, 1993; Wu & Raven, 1995; Yatskievych, 2013; Prance & Jongkind, 2015; PoWO; GBIF). Представители семейства *Fouquieriaceae* обитают в областях Большого Бассейна, плато Колорадо, у подножья Береговых хребтов, в пределах жаркого пояса (тьерра кальенте) Мексиканских Кордильер, в частности, на западных склонах Западной Сьерра-Мадре, северных склонах Восточной Сьерра-Мадре и в засушливых межгорных котловинах Центральной Месы. Таким образом, их ареал связан с субтропическими полупустынями и пустынями (в частности, *Fouquieria* растет повсеместно в пустыне Мохаве), а также с тропическими редколесьями и полупустынями. Некоторые виды *Fouquieria* произрастают в засушливых местообитаниях, регионах с годовым количеством осадков от 50 до 350 мм в год. Мексиканские виды растут в чапарале и сообществах типа скрэба, с годовым количеством осадков в 400-700 мм в год. Однако стоит отметить, что сколь-нибудь заметных отличий в экологических предпочтениях между видами *Fouquieria* нет (Kubitzki, 2004).

Ареал представителей *Lecythidaceae s. l.* можно назвать пантропическим. Американские роды семейства обитают в Кордильерах Центральной Америки, на равнинах Льянос Ориноко, Гвианском плоскогорье, равнинах Амазонии, Бразильском плоскогорье, Внутренних равнинах, в предгорьях Северных и Центральных Анд, и в целом тяготеют к экваториальному, субэкваториальному и тропическому географическим поясам. Центральноамериканские представители семейства (виды *Couratari*, *Couroupita*, *Eschweilera*, *Grias*, *Gustavia* и *Lecythis*) произрастают при средних температурах в от 21°C до 27°C в разные периоды года, во влажных вечнозеленых лесах тропического пояса, в сезонно-влажных лесах субэкваториального пояса, сельвах и гилеях. Представители родов *Allantoma*, *Asteranthos*, *Bertholletia*, *Cariniana*, *Couratari*, *Couroupita*, *Eshweilera*, *Grias*, *Gustavia* и *Lecythis* произрастают на равнинах Льянос Ориноко, причем преимущественно тяготеют к низким льянос и растут, по-видимому, преимущественно в галерейных лесах. Те же самые роды встречаются и во всех остальных вышеперечисленных

физико-географических странах Южной Америки. В пределах Гвианского плоскогорья они часто встречаются в его восточной и западной частях во влажных вечнозеленых субэкваториальных лесах и гилеях, соответственно, а также в центральной части в сезонно-влажных субэкваториальных лесах, исключая редколесья и саванны, находящиеся на равнинах под дождевой тенью северо-восточного пассата. Южноамериканские представители Lecythidaceae встречаются по всей Амазонской равнине и в западной ее части повсеместно растут на не затопляемых междуречьях – терра фирма в плакорных лесах этэ и иногда заходят на высокие поймы (варзеа альтос), что связано с гидрохорным распространением некоторых представителей семейства (например, *Couroupita*). В Восточной Амазонии представители семейства обитают в листопадных лесах. В пределах Бразильского плоскогорья роды Lecythidaceae встречаются повсеместно, за исключением его северо-восточной части и памп южной части. На севере плоскогорья они произрастают в вечнозеленых экваториальных лесах с примесью листопадных пород, в западной и юго-западной частях они тяготеют к галерейным лесам и редко встречаются в пределах кампос-серрадос, а в восточной части представители семейства тяготеют к склоновым постоянно влажным тропическим лесам (Мата Атлантика). В пределах области Бени-Маморе виды Lecythidaceae встречаются на юго-востоке, куда заходят леса Мата Атлантика и иногда на терра фирма по всей области. В Пантанале они встречаются гораздо реже и растут в галерейных лесах, в частности, это относится к представителям с гидрохорным распространением семян. В пределах Гран-Чако они встречаются лишь в тропических редколесьях. В Аргентинском Междуречье они встречаются также нечасто, лишь в отдельных понижениях в северной его части. Lecythidaceae активно произрастают в предгорьях и до определенной высоты (около 3000-3500 м) на склонах Северных Анд, Карибских Анд (выше 1000 м), в гилеях наветренных склонов Северо-Западных Анд, в Андах Эквадора и в межгорных плоскогорьях Центральных Анд.

Африканские представители семейства Lecythidaceae *s. l.* распространены в пределах впадины Конго и ее краевых поднятиях, а также на плато, плоскогорьях и в предгорьях Гвинеи. Отдельные представители (например, *Foetidia*) произрастают на плоскогорье Ньяса и Масаи, в прибрежной Восточно-Африканской низменности

и на Мадагаскаре, в частности, в северной его части и вблизи побережий. Впадина Конго, занятая экваториальными вечнозелеными дождевыми лесами, является местом произрастания таких родов как *Brazzeia*, *Crateranthus*, *Napoleonaea*, *Oubanguia*, *Petersianthus*, *Rhaptopetalum* и *Scytopetalum*. Эти же роды встречаются и в пределах цокольных возвышенных равнин Южно-Гвинейской возвышенности, в горных гилеях поднятия Азанде и гор Адамава, но здесь к ним добавляется род *Pierrina*. *Napoleonaea*, *Oubanguia*, один вид *Petersianthus* (*P. macrocarpus* (P.Beauv.) Liben), *Rhaptopetalum* и *Scytopetalum* распространены также и в горах Гвинеи, расселившись вплоть до нагорья Фута-Джаллон, где они растут в галерейных лесах. Представители рода *Foetidia* встречаются в галерейных равнинных лесах и в вечнозеленых лесах прибрежной низменности Восточной Африки и на Коморских островах, однако оптимум их ареала приходится в постоянно влажных и сезонно-влажных лесах северной части Мадагаскара. Отдельного внимания заслуживает ареал *Barringtonia*. Представители рода распространены в мангровых лесах Восточной Африки, от южноафриканской прибрежной низменности до южной части полуострова Сомали, а также в пределах острова Мадагаскар. Виды *Barringtonia* также распространены и в Азии, о чем будет сказано ниже.

Азиатские представители семейства Lecythydaceae s. l. распространены в пределах Индо-Гангской равнины, в Индостане и на Цейлоне, в Индокитае и на Малайском архипелаге. Род *Careya* произрастает в вечнозеленых лесах нижней части наветренных склонов Западных Гхат и плато Шилонг, на всем побережье Индостана в дельтах рек, в полувечнозеленых лесах плато Чхота-Нагпур и в нижней части склонов Восточных Гхат, в вечнозеленых лесах Бенгальской низменности, где начинается ареал рода *Corythophora*, наветренных склонах Индокитайских хребтов и гор Малакки, где начинается ареал *Planchonia*, а также по всем островам Малайского архипелага, исключая восточную часть Явы. Один из двух видов рода *Petersianthus* (*P. quadrialatus* (Merr.) Merr.) произрастает в постоянно влажных лесах на южных островах Филиппин. Представители рода *Barringtonia* растут повсеместно вдоль побережья Индостана и Цейлона, на севере Индо-Гангской низменности – в области тераев, в мангровых зарослях Бенгальской низменности (в Сундарбане), в вечнозеленых лесах Индокитая и в пределах всего Малайского архипелага.

Два рода Lecythidaceae (*Barringtonia* и *Planchonia*) произрастают также в Австралии. Австралийский виды рода *Barringtonia* обитают в вечнозеленых лесах, иногда заходя на наветренные склоны гор Квинсленда. Виды рода *Planchonia* также распространены здесь почти повсеместно, но и встречаются в других ландшафтах Австралии. Два вида (*P. careya* и *P. rupestris*) произрастают в мангровых лесах вдоль побережья Северной Австралии и встречаются в эвкалиптовых лесах северо-восточной Австралии.

Ареал семейства Polemoniaceae достаточно обширный. Абсолютно все роды представлены в Америке, причем оптимум ареала семейства явно приходится на Северную Америку, поскольку здесь произрастают более 90% представителей семейства (Raven & Axelrod, 1978). Некоторые же виды отдельных родов (например, *Phlox* и *Polemonium*) распространены и в Старом свете – в Евразии. Примечательно, что подобный обширный ареал демонстрируют лишь некоторые роды. Их же отличает очень широкая амплитуда по целому набору физико-географических факторов среды. Например, температуры при которых могут расти представители семейства колеблются от -40°C (так, на территории почти всей Сибири распространены евразийские представители семейства) до, в среднем, $+25^{\circ}\text{C}$ (некоторые южноамериканские роды). То же самое касается и годовой суммы осадков, от 400-700 мм (роды западного побережья Северной Америки) до более, чем 3000 мм (южноамериканские роды).

Североамериканские представители семейства Polemoniaceae тяготеют в основном к западной части материка. Так, роды *Ipomopsis*, *Lathrocasis*, *Leptosiphon*, *Linanthus*, *Microgilia*, *Navarretia* распространяются от Кордильер Канады, где они растут в горах от пояса темнохвойных и светлохвойных лесов до альпийских лугов. Роды *Collomia*, *Microsteris*, *Phlox* и *Polemonium* и вовсе достигают лесотундровой зоны в стране Северных Кордильер. Вышеперечисленные роды также произрастают в Скалистых горах, Береговых хребтах, Сьерра-Неваде и других частях Кордильер США. Оптимумом ареала семейства, однако, можно назвать именно Береговые хребты, Сьерра-Неваду и их окрестности, где распространено подавляющее большинство всех родов Polemoniaceae (исключение составляют лишь *Cantua*, *Cobaea*, *Loeselia* и *Microgilia*). Здесь они встречаются и в редколесьях, и даже в пустынях (в последних, в частности, они встречаются рядом с видами

вышеупомянутого рода *Fouquieria*). Роды *Acanthogilia*, *Aliciella*, *Allophyllum*, *Bryantiella*, *Langloisia*, *Linanthus*, *Loeseliastrum*, *Navarretia* и *Saltugilia* встречаются и в Мексиканских Кордильерах, в частности в жарком поясе (тьерра кальенте), в саваннах, в умеренном поясе (тьерра темплада), и кое-где в холодном поясе (тьерра фриа) в хвойно-широколиственных лесах. Ряд родов, например, *Bonplandia*, *Cobaea*, *Dayia*, *Eriastrum*, *Gilia*, *Giliastrum*, *Ipomopsis*, *Leptosiphon*, *Loeselia* и *Microsteris* встречаются повсеместно или почти повсеместно в Мексике. Так они распространены на территориях Северной Месы, где встречаются в полупустынях, на западных и восточных склонах Западной Сьерра-Мадре, в редколесьях и в чапарале, на побережье Калифорнийского залива, в суккулентных пустынях, на северных склонах Восточной Сьерра-Мадре, в кустарниковых степях, а также кое-где в редколесьях Центральной Месы. Многие роды семейства встречаются также и на восточном побережье Северной Америки. Так, некоторые виды *Polemonium* и *Phlox* произрастают в пределах Лаврентийской возвышенности, другие, например *Navarretia*, *Collomia* и некоторые виды *Polemonium* и *Phlox* занимают леса Центральных равнин и Приозерье, растут почти повсеместно на Великих равнинах, а также (как некоторые виды *Ipomopsis*) в лесах Береговых низменностей. Помимо вышеперечисленных представителей, некоторые виды *Linanthus* и *Gilia* встречаются почти повсеместно в Аппалачах, доходя до пояса альпийских лугов. Некоторые роды (например, *Cobaea* и *Loeselia*) произрастают практически повсеместно в Центральных Кордильерах. Род *Cantua* произрастает в Эквадорских Андах, достигая границы с сообществами парамос, в Центральных Андах, в основном на подветренных редколесных склонах. Это единственный род Polemoniaceae, встречающийся исключительно в Южной Америке. Интересная дизъюнкция наблюдается у других южноамериканских родов семейства Polemoniaceae. Так, род *Cobaea* распространен в пределах Северных и Эквадорских Анд (во влажных лесах), на равнинах Льянос-Ориноко, куда доходят виды *Loeselia*, но избегает Центральных Кордильер, род *Dayia* встречается, помимо мексиканской Северной Месы, в редколесьях западных склонов Центральных Анд, единственный южноамериканский вид рода *Leptosiphon* (*L. pusillus* (Benth.) J.M.Porter & L.A.Johnson) растет в Субтропических Андах, в ксерофитных лесах эспиналес. Отдельно стоит рассмотреть ареалы родов *Phlox* и *Polemonium*, поскольку это

единственные представители Polemoniaceae, встречающиеся за пределами Нового Света. Более того, некоторые виды этих двух родов имеют достаточно узкие ареалы в пределах отдельных частей Евразии. Представители рода *Phlox* встречаются повсеместно в Северной Америке, включая Северные Кордильеры (*P. hoodii* Richardson) и тундры Канадского Арктического архипелага (*P. richardsonii* Hook.), однако *Phlox sibirica* L. имеет ареал, который охватывает территории тундры, лесотундры и тайги, распространяясь по Дальнему Востоку, Северо-Восточной Сибири, Средней Сибири и на Западно-Сибирской равнине, а также встречается в горах Южной Сибири. Виды рода *Polemonium* имеют широкое распространение в пределах Северного полушария и встречаются повсеместно в Северной Америке (большинство видов), в Евразии, например, таежные виды Средней и Северо-Восточной Сибири – *P. boreale* Adams, который распространен также по всему северу Европы и доходит до Гренландии, *P. schmidtii* Klokov, *P. villosum* Rudolph ex Georgi и *P. pulchellum* Bunge, распространенный почти во всей Северной Азии и по всей Европе *P. caeruleum* L., растущий в хвойных, широколиственных лесах и в лесостепи, *P. campanulatum* (Th. Fr.) Th. Fr. И *P. chinense* (Brand) Brand, встречающиеся на Дальнем Востоке, в Северо-Восточном Китае, Корее и на Японских островах и произрастающие в хвойных и широколиственных лесах, *P. caucasicum* N.Busch, распространенный на полуострове Малая Азия, на Кавказе и в Закавказье, Северо-Восточнокитайские виды *Polemonium hingganicum* (P.H.Huang & S.Y.Li) S.Y.Li & K.T.Adair, *P. sumuschanense* G.H.Liu & Y.Q.Ma и *P. kiushianum* Kitam., встречающийся также в Японии и Корее, произрастающие в хвойных лесах, *P. majus* Tolm., встречающийся на океанических лугах Камчатки, *P. pulcherrimum* Hook., произрастающий в северо-западной части Северной Америки, в Северных Кордильерах, на Дальнем Востоке и в Северо-Восточной Сибири, в хвойных лесах, сахалинский вид *P. sachalinense* Vorosch., *P. schizanthum* Klokov, обитающий на Дальнем Востоке, в хвойных лесах, а также в северной части Японских островов, *P. victoris* Klokov, произрастающий на севере Русской равнины и в Фенноскандии), а также в Субтропических Андах (в сообществах эспиналес), Патагонии (на полупустынном ступенчатом плато и в степной приандийской депрессии) и повсеместно в Пампинских Сьеррах (*P. micranthum* Benth.).

1.5. ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

Палеоботанических данных, которые позволили бы судить о происхождении всего семейства Lecythidaceae *s. l.* целиком или отдельных его таксонов, совсем немного. Так, одни из первых находок были описаны американским палеонтологом Эдвардом Берри. В статьях «A fossil flower from the Miocene of Trinidad» и «The Tertiary Flora of the Island of Trinidad» он описал растение *Lecythidoanthus kugleri* (Berry, 1924a; 1924b), чей цветок имеет черты представителей подсемейства Lecythidoideae. Возраст этой находки датируется миоценом. Позже, в 1935 году Ф. Миланез описал древесину растения *Lecythioxylon brasiliense* (Milanez, 1935), найденную на побережье реки Парнаиба в штате Пиауи и датированную мелом, структурно очень схожую с древесиной современных Lecythidaceae. В 1960 году был описан предполагаемый предок представителей подсемейства Barringtonioideae – *Barringtonioxylon deccanense* (Shallom, 1960), а также близкая ему *Barringtonioxylon eopterocarpum*, найденные в траппах плато Декан, вблизи города Нагпур и относящиеся к верхнему мелу (Prakash & Dayal, 1965). В 1969 году Г. Хуэртасом был описан ископаемый плод из Колумбии, который очень походит на плоды рода *Eschweilera*. Растение получило название *Lecythidopyxion girardonatum* (Huertas, 1969). Также известны находки пыльцы в Индии и на Борнео некоторых вымерших растений, по-видимому, из родов *Barringtonia* и *Chidenanthus*, датированные эоценом. Наконец, в Камеруне была найдена пыльца несколько иной структуры, которая близка к пыльце родов *Barringtonia* и *Planchonia* и также датируется эоценом (Tsou, 1994b). Данных об ископаемых остатках представителей семейства Polemoniaceae еще меньше. Известно об отдельных находках ископаемой пыльцы (Muller, 1981). Кроме того, в 1998 году в штате Юта был описан ископаемый вид *Gilisenium hueberi*, морфологически близкий к роду *Gilia* и датированный эоценом (Lott, Manchester & Dilcher, 1998), а также в 1961 году были описаны плоды из плейстоцена, схожие с плодами рода *Phlox* (Chaney & Mason, 1936). Достоверные данные об ископаемых представителях семейства Fouquieriaceae отсутствуют (см. приложение).

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. ОТБОР ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ИЗУЧАЕМОЙ ГРУППЫ И ПОДХОДЫ К ИХ АНАЛИЗУ

Для изучения истории расселения семейств Lecythidaceae s. l., Fouquieriaceae и Polemoniaceae, а также для последующего конструирования гипотетических треков их распространения, были отобраны виды, состоящие в разных родах, обладающие различной степенью морфологических и экологических сходств и отличий и произрастающие в разных частях ареалов анализируемых семейств. Таким образом, было выбрано 155 видов (19% от всех видов всей изучаемой группы), включая вид из внешней группы (outgroup): 4 представителя рода *Lecythis* (*L. ampla* Miers, *L. barnebyi*, *L. lurida* (Miers) O.M.Vargas & C.W.Dick, *L. minor* Jacq.), 5 представителей рода *Barringtonia* (*B. acutangula* (L.) Gaertn., *B. asiatica* (L.) Kurz, *B. edulis* Seem., *B. lanceolata* (Ridl.) Payens, *B. racemosa* (L.) Spreng.), 4 представителя рода *Gustavia* (*G. augusta* L., *G. monocalis* S.A.Mori, *G. dubia* (Kunth) O.Berg, *G. superba* (Kunth) O.Berg), 3 вида рода *Grias* (*G. cauliflora* L., *G. peruviana* Miers, *G. multinervia* Cuatrec.), 3 вида рода *Napoleonaea* (*N. imperialis* P.Beauv., *N. heudelotii* A.Juss., *N. gabonensis* Liben), по 2 вида из родов *Foetidia* (*F. obliqua* Blume, *F. mauritiana* Lam.), *Couratari* (*C. calycina* Sandwith, *C. guianensis* Aubl.) и *Couroupita* (*C. guianensis* Aubl., *C. nicaraguarensis* DC.), а также по 1 представителю из родов *Allantoma* (*A. lineata* (Mart. Ex O.Berg) Miers), *Corythophora* (*C. labriculata* (Eyma) S.A.Mori & Prance), *Bertholletia* (*B. excelsa* Bonpl.), *Asteranthos* (*A. brasiliensis*), *Rhaptopetalum* (*Rh. coriaceum* Oliv.), *Scytopetalum* (*S. klaineum* Pierre ex Engl.), *Petersianthus* (*P. macrocarpus*), *Brazzeia* (*B. soyauxii* (Oliv.) Tiegh.), *Careya* (*C. arborea* Roxb.), *Cariniana* (*C. estrellensis* (Raddi) Kuntze), *Eschweilera* (*E. integrifolia* (Ruiz & Pav. Ex Miers) R.Knuth), *Planchonia* (*P. careya* (F.Muell.) R.Knuth) и *Chydenanthus* (*C. excelsus* (Blume) Miers). Роды *Crateranthus*, *Oubanguia* и *Pierrina*, а также *Guaiania* не были проанализированы и исследованы по причине отсутствия генетического материала в доступных базах данных, роды *Chytroma* и *Pachylecythis* включены в список синонимов (табл. 1). Из рода *Fouquieria* было отобрано 3 вида (*F. splendens*, *F. columnaris*, *F. fasciculata* (Humb. Ex Roem. & Schult.) Nash). В семействе Polemoniaceae было отобрано 26 видов рода *Phlox* (*P. amoena* Sims, *P. alyssifolia* Greene, *P. subulata* L., *P. sibirica*, *P. richardsonii*, *P. pulvinata* (Wherry) Cronquist, *P. pilosa* L., *P. paniculata* L., *P. ovata* L., *P. nivalis* G.Lodd ex Sweet, *P. nana* Nutt., *P.*

maculata L., *P. longifolia* Nutt., *P. hoodii*, *P. glaberrima* L., *P. drummondii* Hook., *P. douglasii* Hook., *P. divaricata* L., *P. diffusa* Benth., *P. cuspidata* Scheele, *P. condensata* (A.Gray) E.E.Nelson, *P. carolina* L., *P. caespitosa* Nutt., *P. bifida* L.C.Beck, *P. austromontana* Coville, *P. amplifolia* Britton), 12 видов рода *Polemonium* (*P. viscosum*, *P. reptans* L., *P. pulcherrimum* Hook., *P. pauciflorum* S.Watson, *P. occidentale* Greene, *P. micranthum*, *P. foliosissimum* A.Gray, *P. chinense*, *P. caucasicum*, *P. californicum* Eastw., *P. caeruleum*, *P. boreale*), 9 представителей рода *Navarretia* (*N. leucocephala* Benth., *N. minima* Nutt., *N. saximontana* S.C.Spencer, *N. squarrosa* (Eschsch.) Hook. & Arn., *N. atractyloides* (Benth.) Hook. & Arn., *N. breweri* (A.Gray) Greene, *N. divaricata* Greene, *N. intertexta* (Benth.) Hook., *N. involucrata* Ruiz & Pav.), 5 видов рода *Gilia* (*G. angelensis* V.E.Grant, *G. lacinata* Ruiz & Pav., *G. cana* (M.E.Jones) A.Heller, *G. stellata* A.Heller, *G. inconspicua* (Sm.) Sweet), 4 вида рода *Giliastrum* (*G. purpusii* (Brandege) J.M.Porter, *G. rigidulum* (Benth.) Rydb., *G. foetidum* (Gillies ex Benth.) J.M.Porter, *G. castellanosi* J.M.Porter), 5 видов рода *Ipomopsis* (*I. tenuifolia* (A.Gray) V.E.Grant, *I. congesta*, *I. aggregata* (Pursh) V.E.Grant, *I. gossypifera* (Gillies ex Benth.) V.E.Grant, *I. rubra*), 5 видов *Eriastrum* (*E. signatum* D.Gowen, *E. wilcoxii* (A.Nelson) H.Mason, *E. harwoodii* (T.T.Craig) D.Gowen, *E. filifolium* (Nutt.) Wooton & Standl., *E. virgatum* (Benth.) H.Mason), 6 видов рода *Collomia* (*C. debilis* (S.Watson) Greene, *C. mazama* Coville, *C. rawsoniana* Greene, *C. grandiflora*, *C. biflora* (Ruiz & Pav.) Brand, *C. linearis* (Cav.) Phil.), 5 видов рода *Cobaea* (*C. penduliflora* (H.Karst.) Hook.f., *C. scandens* Cav., *C. lutea* D.Don, *C. minor* M.Martens & Galeotti, *C. pachysepala* Standl.), 5 видов рода *Cantua* (*C. volcanica* J.M.Porter & Prather, *C. quercifolia* Juss., *C. buxifolia* Juss. Ex Lam., *C. candelilla* Brand, *C. bicolor* Lem.), 4 вида рода *Aliciella* (*A. mcvickerae* (M.E.Jones) J.M.Porter, *A. tenuis* (F.J.Sm. & Neese) J.M.Porter, *A. subnuda* (Torr. Ex A.Gray) J.M.Porter, *A. triodon* (Eastw.) Brand), 5 видов рода *Loeselia* (*L. coerulea* (Cav.) G.Don, *L. ciliata* L., *L. glandulosa* (Cav.) G.Don, *L. grandiflora* Standl., *L. mexicana* (Lam.) Brand), 2 вида рода *Allophyllum* (*A. divaricatum* (Nutt.) A.D.Grant & V.E.Grant, *A. gilioides* (Benth.) A.D.Grant & V.E.Grant), 2 вида рода *Dayia* (*D. scabra* (Brandege) J.M.Porter, *D. grantii* J.M.Porter), 3 вида рода *Linanthus* (*L. bellus* (A.Gray) Greene, *L. bigelovii* (A.Gray) Greene, *L. dichotomus* Benth.), 3 вида рода *Loeseliastrum* (*L. depressum* (M.E.Jones ex A.Gray) J.M.Porter & L.A.Johnson, *L. matthewsii* (A.Gray) Timbrook, *L. schottii* (Torr.) Timbrook), 2 вида рода *Gymnosteris* (*G. nudicaulis*, *G.*

parvula), 2 вида рода *Saltugilia* (*S. australis* (H.Mason & A.D.Grant) L.A.Johnson, *S. caruifolia* (Abrams) L.A.Johnson) и по 1 виду из родов *Acanthogilia* (*A. gloriosa* (Brandege) A.Day & R.C.Moran), *Bonplandia* (*B. geminiflora* Cav.), *Bryantiella* (*B. palmeri* (S.Watson) J.M.Porter), *Langloisia* (*L. setosissima* (Torr.) Greene), *Lathrocasis* (*L. tenerrima* (A.Gray) L.A.Johnson), *Leptosiphon* (*L. nuttallii* (A.Gray) J.M.Porter & L.A.Johnson), *Microgilia* (*M. minutiflora* (Benth.) J.M.Porter & L.A.Johnson) и *Microsteris* (*M. gracilis* (Hook.) Greene). Единственный вид рода *Maculigilia* (*M. maculata* (Parish) V.E.Grant) не представлен в анализе по причине отсутствия достоверных данных о геноме этого растения. Литературные источники о некоторых представителях подобраны из открытых баз данных (Biodiversity Heritage Library, Real Jardín Botánico).

Стоит упомянуть, что многие виды признанных родов некоторыми учеными признаются в качестве самостоятельных. В нашей работе они будут рассматриваться как синонимы (табл. 1).

Таблица 1. Синонимы признанных родов семейств Lecythidaceae s. l., Fouquieriaceae и Polemoniaceae на основе базы данных Plants of the World Online

Синоним	Признанный род
Lecythidaceae s. l.	
<i>Agasta</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Amphoricarpus</i>	<i>Cariniana</i>
<i>Asteranthus</i>	<i>Asteranthos</i>
<i>Baranda</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Barthollesia</i>	<i>Bertholletia</i>
<i>Belvisia</i>	<i>Napoleonaea</i>
<i>Bergena</i>	<i>Lecythis</i>
<i>Bertholetia</i>	<i>Bertholletia</i>
<i>Botryoropsis</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Butonica</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Cercophora</i>	<i>Lecythis</i>
<i>Chytroma</i>	<i>Lecythis</i>
<i>Combretodendron</i>	<i>Petersianthus</i>

<i>Commerconia</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Couratori</i>	<i>Couratari</i>
<i>Cumbia</i>	<i>Careya</i>
<i>Curatari</i>	<i>Couratari</i>
<i>Doxomma</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Elscholtzia</i>	<i>Couroupita</i>
<i>Erytropyxis</i>	<i>Brazzeia</i>
<i>Goeldinia</i>	<i>Allantoma</i>
<i>Holopyxidium</i>	<i>Lecythis</i>
<i>Huttum</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Japarandiba</i>	<i>Gustavia</i>
<i>Jugastrum</i>	<i>Eschweilera</i>
<i>Lecythopsis</i>	<i>Couratari</i>
<i>Megadendron</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Menichea</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Meteorus</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Michelia</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Mitraria</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Napoleona</i>	<i>Napoleonaea</i>
<i>Neohuberia</i>	<i>Eschweilera</i>
<i>Noallia</i>	<i>Eschweilera</i>
<i>Pachylecythis</i>	<i>Lecythis</i>
<i>Pekea</i>	<i>Couroupita</i>
<i>Perigaria</i>	<i>Gustavia</i>
<i>Petersia</i>	<i>Petersianthus</i>
<i>Pirigara</i>	<i>Gustavia</i>
<i>Pontopidana</i>	<i>Couroupita</i>
<i>Pseudobrazzeia</i>	<i>Brazzeia</i>
<i>Sapucaya</i>	<i>Lecythis</i>
<i>Spallanzania</i>	<i>Gustavia</i>
<i>Strailia</i>	<i>Lecythis</i>

<i>Stravadia</i>	<i>Barringtonia</i>
<i>Stravadium</i>	<i>Barringtonia</i>
Fouquieriaceae	
<i>Bronnia</i>	<i>Fouquieria</i>
<i>Idria</i>	<i>Fouquieria</i>
<i>Philetaeria</i>	<i>Fouquieria</i>
Polemoniaceae	
<i>Aegochloa</i>	<i>Gilia</i>
<i>Armeria</i>	<i>Phlox</i>
<i>Batanthes</i>	<i>Ipomopsis</i>
<i>Brickellia</i>	<i>Gilia</i>
<i>Caldasia</i>	<i>Bonplandia</i>
<i>Callisteris</i>	<i>Ipomopsis</i>
<i>Collomiastrum</i>	<i>Collomia</i>
<i>Courtoisia</i>	<i>Collomia</i>
<i>Dactylophyllum</i>	<i>Leptosiphon</i>
<i>Fenzlia</i>	<i>Linanthus</i>
<i>Fonna</i>	<i>Phlox</i>
<i>Hoitzia</i>	<i>Loeselia</i>
<i>Hugelia</i>	<i>Eriastrum</i>
<i>Huthia</i>	<i>Cantua</i>
<i>Ipomeria</i>	<i>Ipomopsis</i>
<i>Leptodactylon</i>	<i>Linanthus</i>
<i>Linanthastrum</i>	<i>Leptosiphon</i>
<i>Lychnidea</i>	<i>Phlox</i>
<i>Myotoca</i>	<i>Microsteris</i>
<i>Periphragmos</i>	<i>Cantua</i>
<i>Phloxus</i>	<i>Phlox</i>
<i>Polemoniella</i>	<i>Polemonium</i>
<i>Rosenbergia</i>	<i>Cobaea</i>
<i>Rossmuesslera</i>	<i>Gilia</i>

<i>Siphonella</i>	<i>Leptosiphon</i>
<i>Tintinabulum</i>	<i>Linanthus</i>
<i>Tunaria</i>	<i>Cantua</i>
<i>Welwitschia</i>	<i>Eriastrum</i>

В нашем исследовании был использован кладистический метод (Henning, 1950). Этот важнейший, но неоднозначный в современном комплексе наук о жизни метод за время своего существования зарекомендовал себя с разных сторон. В традиционной кладистике филогенетические взаимоотношения анализировались на уровне конкретных морфолого-анатомических признаков. Так, каждый из них обладает своим определенным состоянием, таким образом у группы таксонов сравниваются комплексы признаков. Позже образовалась филогенетика, которая использовала несколько иной подход. Суть его заключается в сравнении не признаков, а замен нуклеотидных последовательностей в отдельных генах (а также комплексах генов или их частях) между собой среди всех исследуемых видов. Далее на основе подобных сравнений, полученных статистическим путем, строятся несколько кладограмм, на которых отражается количество замен нуклеотидных последовательностей одних видов по сравнению с другими. Исследуемые виды, использованные в работе гены и ареалы этих видов указаны ниже (табл. 2). Информация об ареалах была взята нами из литературных источников (Тахтаджян, 1978; Angiosperm Phylogeny Website; PoWO). Однако для реализации поставленных целей, в частности, получения адекватной «кладистической картины», в список исследуемых таксонов необходимо внести вид, не состоящий в близком родстве с исследуемыми (то есть не входящий в изучаемую группу), но «в общем плане» недалеко ушедший от семейства вид (как правило, более базальный), в качестве внешней группы (outgroup) (Абрамсон, 2013). В этой работе в качестве такой группы был использован *Impatiens balsamina* L. из семейства Balsaminaceae.

Таблица 2. Исследуемые виды с их ареалами в физико-географических странах и областях, а также наличие их нуклеотидных последовательностей (с кодами доступа) в базе данных GenBank.

Вид	Гены и спейсеры				Физико-географическая страны и области
	trnL-trnF	matK	ndhF	rbcL	

Вид-outgroup					
<i>Impatiens balsamina</i>	EF649982.1	MN317471.1		MK526011.1	
Lecythidaceae s. l.					
<i>Allantoma lineata</i>	DQ417929.1		JX164031.1	AF077657.1	Амазонская низменность, Гвианское плоскогорье
<i>Asteranthos brasiliensis</i>	AF077648.1			AF022133.1	Льянос Ориноко, Гвианское плоскогорье, Амазонская низменность
<i>Barringtonia acutangula</i>		JN183985.1		AB925810.1	Индо-Гангские равнины, Индостан, Шри-Ланка, Индокитай, Малайский архипелаг, Восточно-Австралийские горы
<i>Barringtonia asiatica</i>	DQ417930.1	DQ924095.1	DQ924203.1	EU980812.1	Индо-Гангские равнины, Индостан, Индокитай, Малайский архипелаг, Восточно-Австралийские горы, Восточная Африка, Мадагаскар
<i>Barringtonia edulis</i>	DQ417931.1		DQ388174.1		Меланезия
<i>Barringtonia lanceolata</i>				MG784924.1	Борнео
<i>Barringtonia racemosa</i>	DQ417932.1	KJ510928.1	DQ388175.1	MK529927.1	Индо-Гангские равнины, Индостан, Индокитай, Малайский архипелаг, Восточно-Австралийские горы, Восточная Африка, Мадагаскар
<i>Bertholletia excelsa</i>	DQ417933.1		DQ388181.1	Z80178.1	Льянос-Ориноко, Гвианское плоскогорье, Амазонская низменность, Северные Анды
<i>Brazzeia soyauxii</i>		MN370172.1		MN366488.1	Впадина Конго

<i>Careya arborea</i>	DQ924313.1	MG742305.1	DQ924204.1	AF077655.1	Индостан, Индокитай
<i>Cariniana estrellensis</i>	DQ417937.1	MG718928.1	DQ388187.1	MG833592.1	Амазонская низменность, Бразильское плато и Внутренние равнины
<i>Chydenanthus excelsus</i>	DQ417940.1		DQ388173.1		Индокитай, Малайский архипелаг
<i>Corythophora labriculata</i>	DQ417943.1		DQ388190.1		Гвианское плато
<i>Couratari calycina</i>	DQ417945.1		DQ388192.1	JQ626169.1	Гвианское плато
<i>Couratari guianensis</i>	DQ417946.1	JQ626563.1	DQ388193.1	JQ626273.1	Кордильеры Центральной Америки, Льянос Ориноко, Гвианское плато, Амазонская низменность, Северные Анды, Центральные Анды
<i>Couropita guianensis</i>	DQ417951.1		DQ388182.1	AF022134.1	Кордильеры Центральной Америки, Льянос Ориноко, Гвианское плато, Амазонская низменность, Северные Анды, Центральные Анды
<i>Couropita nicaraguarensis</i>	DQ417952.1		DQ388183.1		Кордильеры Центральной Америки, Льянос Ориноко, Северные Анды
<i>Eschweilera integrifolia</i>	DQ417965.1		DQ388234.1		Кордильеры Центральной Америки, Северные Анды
<i>Foetidia mauritiana</i>	DQ417996.1		DQ388177.1		Мадагаскар
<i>Foetidia obliqua</i>	DQ417995.1		DQ388176.1		Восточная Африка, Мадагаскар
<i>Grias cauliflora</i>	DQ417997.1		DQ388179.1	AF077652.1	Кордильеры Центральной Америки, Северные Анды

<i>Grias multinervia</i>	DQ417998.1		DQ388272.1		Кордильеры Центральной Америки, Северные Анды
<i>Grias peruviana</i>	DQ417999.1		DQ388178.1		Северные Анды
<i>Gustavia augusta</i>	DQ418002.1		DQ388207.1	MF786277.1	Льянос Ориноко, Гвианское плато, Амазонская низменность, Бразильское плато и Внутренние равнины, Северные Анды, Центральные Анды
<i>Gustavia dubia</i>	DQ418003.1		DQ388203.1		Льянос Ориноко, Северные Анды
<i>Gustavia monocaulis</i>	DQ418008.1		DQ388206.1		Кордильеры Центральной Америки, Льянос Ориноко, Северные Анды
<i>Gustavia superba</i>	DQ418010.1	GQ982005.1	DQ388199.1	GQ981755.1	Кордильеры Центральной Америки, Льянос Ориноко, Северные Анды
<i>Lecythis ampla</i>	DQ418012.1		JN607452.1		Кордильеры Центральной Америки, Льянос Ориноко
<i>Lecythis barnebyi</i>	JN221947.1		JN607453.1		Амазонская низменность
<i>Lecythis lurida</i>	JN221958.1		JN607460.1		Амазонская низменность, Бразильское плато и Внутренние равнины
<i>Lecythis minor</i>	DQ418022.1		DQ388216.1		Кордильеры Центральной Америки, Льянос Ориноко, Гвианское плато
<i>Napoleonaea gabonensis</i>		MN370170.1		MN366489. 1	Впадина Конго
<i>Napoleonaea heudelotii</i>				MN366490. 1	Нагорье Фута- Джалон
<i>Napoleonaea imperialis</i>	DQ418031.1		AJ236258.1		Северо- Гвинейская возвышенность

<i>Petersianthus macrocarpus</i>			DQ388172.1		Впадина Конго, Северо-Гвинейская возвышенность, нагорье Фута-Джалон
<i>Planchonia careya</i>		KM894763.1		KY661347.1	Малайский архипелаг, Западная Австралия, Центральная низменность, Восточно-Австралийские горы
<i>Rhaptopetalum coriaceum</i>	DQ418037.1				Впадина Конго, Северо-Гвинейская возвышенность
<i>Scytometalum klaineianum</i>	DQ418038.1	KC627646.1	DQ388166.1	KC628275.1	Впадина Конго
Fouquieriaceae					
<i>Fouquieria splendens</i>	EU628441.1	EU628509.1	AJ236249.1	OL537636.1	Береговые хребты, Кордильеры Мексики
<i>Fouquieria columnaris</i>	EU628440.1	EU628508.1	AY725873.1		Западная Сьерра-Мадре
<i>Fouquieria fasciculata</i>			AY725874.1	AY725862.1	Мексиканское нагорье
Polemoniaceae					
<i>Acanthogilia gloriosa</i>	EU348374.1	L48562.1	AY725875.1	AY725863.1	Западная Сьерра-Мадре
<i>Aliciella mcvickeriae</i>	EU628495.1	EU628537.1			Плато Колорадо
<i>Aliciella tenuis</i>	EU628494.1	EU628536.1			Плато Колорадо
<i>Aliciella subnuda</i>	EU628493.1				Плато Колорадо
<i>Aliciella triodon</i>	EU628492.1	EU628535.1			Береговые хребты
<i>Allophyllum divaricatum</i>	EU348381.1	EU628542.1	AF207965.1		Береговые хребты
<i>Allophyllum gilioides</i>	HQ117057.1	HQ116934.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Bonplandia geminiflora</i>	EU628442.1	L34179.1	GU905109.1		Кордильеры Мексики
<i>Bryantiella palmeri</i>	EU628481.1	EU628528.1			Западная Сьерра-Мадре
<i>Cantua volcanica</i>	EU628444.1	EU628510.1	GU905105.1		Центральные Анды
<i>Cantua quercifolia</i>	EU628446.1	L48567.1	GU905108.1		Эквадорские Анды, Центральные Анды
<i>Cantua buxifolia</i>	EU628443.1		AY725876.1	AY725864.1	Эквадорские Анды,

					Центральные Анды
<i>Cantua candelilla</i>	GU905120.1		GU905101.1		Центральные Анды
<i>Cantua bicolor</i>	GU905115.1		GU905096.1		Центральные Анды
<i>Cobaea penduliflora</i>	EU628447.1	EU628511.1			Северные Анды, Центральные Анды
<i>Cobaea scandens</i>	EU628448.1	OQ289404.1	ON962433.1	ON951131.1	Кордильеры Мексики
<i>Cobaea lutea</i>	KJ159467.1				Кордильеры Мексики, Кордильеры Центральной Америки, Северные Анды, Центральные Анды
<i>Cobaea minor</i>	GU905130.1		GU905111.1		Кордильеры Мексики, Кордильеры Центральной Америки
<i>Cobaea pachysepala</i>	GU905129.1		GU905110.1		Кордильеры Центральной Америки
<i>Collomia debilis</i>	EU628503.1	EU628544.1	MK800830.1		Скалистые горы
<i>Collomia mazama</i>	HQ117076.1	HQ116952.1			Южные Кордильеры
<i>Collomia rawsoniana</i>	HQ117077.1	HQ116953.1			Береговые хребты
<i>Collomia grandiflora</i>	HQ911975.1	HQ116942.1			Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Collomia biflora</i>	HQ911971.1	HQ116935.1			Центральные и Субтропические Анды
<i>Collomia linearis</i>	HQ911979.1	HQ116947.1		MK525581.1	Великие равнины, Центральные равнины, Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Dayia scabra</i>	AY997965.1	EU628526.1			Западная Сьерра-Мадре
<i>Dayia grantii</i>	EU628479.1				Западная Сьерра-Мадре
<i>Eriastrum signatum</i>	EU628477.1	EU628525.1			Южные Кордильеры
<i>Eriastrum wilcoxii</i>	EU628478.1	L48575.1			Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Eriastrum harwoodii</i>	KJ159472.1				Береговые хребты

<i>Eriastrum filifolium</i>	KJ159471.1				Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Eriastrum virgatum</i>	KJ159478.1				Береговые хребты
<i>Gilia angelensis</i>	EU628498.1	EU628541.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Gilia laciniata</i>	EU348392.1	EU628540.1			Прекордильеры и Пампинские Сьерры, Патагония, Центральные Анды, Субтропические Анды
<i>Gilia cana</i>	AY997966.1	L48577.1			Береговые хребты
<i>Gilia stellata</i>	AY997968.1	L34199.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Gilia inconspicua</i>	KJ159486.1	L34187.1			Южные Кордильеры
<i>Giliastrum purpusii</i>	EU628491.1	EU628534.1			Мексиканское нагорье
<i>Giliastrum rigidulum</i>	EU628490.1				Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре, Мексиканское нагорье
<i>Giliastrum foetidum</i>	MF615601.1				Центральные Анды
<i>Giliastrum castellanosii</i>	MF615602.1				Центральные Анды
<i>Gymnosteris nudicaulis</i>	EU628457.1	EU628516.1			Южные Кордильеры
<i>Gymnosteris parvula</i>	EU628458.1	L48583.1	AF207975.1		Скалистые горы, Южные Кордильеры
<i>Ipomopsis tenuifolia</i>	EU628474.1	EU628524.1	AF207978.1		Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Ipomopsis congesta</i>	EU628471.1				Великие равнины, Скалистые горы, Береговые хребты
<i>Ipomopsis aggregata</i>	EU628470.1	L34193.1	AF207977.1	MG223348.1	Южные Кордильеры
<i>Ipomopsis gossypifera</i>	EU348423.1				Центральные Анды, Субтропические Анды
<i>Ipomopsis rubra</i>	EU628473.1	EU628523.1		KJ773597.1	Береговые низменности

<i>Langloisia setosissima</i>	EU628488.1		AF207979.1		Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Lathrocasis tenerrima</i>	EU348390.1			MG222489.1	Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Leptosiphon nuttallii</i>	EU628465.1	EU628517.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Linanthus bellus</i>		AF014069.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Linanthus bigelovii</i>		AF120141.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Linanthus dichotomus</i>	EU628463.1	L48592.2			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Loeselia coerulea</i>	EU628484.1	EU628530.1		MH028844.1	Мексиканское нагорье, Восточная Сьерра-Мадре, Кордильеры Центральной Америки
<i>Loeselia ciliata</i>	KJ159519.1				Кордильеры Центральной Америки
<i>Loeselia glandulosa</i>	EU628482.1	L48594.1	AF207982.1		Южные Кордильеры, Кордильеры Мексики, Кордильеры Центральной Америки, Северные Анды
<i>Loeselia grandiflora</i>	KJ159520.1				Западная Сьерра-Мадре
<i>Loeselia mexicana</i>	KJ159522.1	OQ290443.1			Кордильеры Мексики
<i>Loeseliastrum depressum</i>	EU628485.1	EU628531.1			Южные Кордильеры
<i>Loeseliastrum matthewsii</i>	EU628487.1	EU628533.1	AF207983.1		Южные Кордильеры, Западная Сьерра-Мадре
<i>Loeseliastrum schottii</i>	EU628486.1	EU628532.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре

<i>Microgilia minutiflora</i>	EU628475.1	L48584.2		MG222294.1	Кордильеры Канады, Скалистые горы
<i>Microsteris gracilis</i>	EU628459.1		AF207984.1	MG223666.1	Кордильеры Аляски, Кордильеры Канады, Южные Кордильеры, Кордильеры Мексики, Центральные Анды, Субтропические Анды, Патагонские Анды
<i>Navarretia leucocephala</i>	HQ911891.1	HQ912021.1			Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Navarretia minima</i>	HQ911889.1	HQ912019.1			Центральные равнины, Скалистые горы
<i>Navarretia saximontana</i>	HQ911879.1	HQ912009.1			Кордильеры Канады, Южные Кордильеры, Скалистые горы
<i>Navarretia squarrosa</i>	HQ117093.1	HQ116969.1		MG223202.1	Кордильеры Канады, Южные Кордильеры, Аппалачи
<i>Navarretia atracyloides</i>	HQ117083.1	HQ116959.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Navarretia breweri</i>	HQ117084.1	HQ116960.1			Великие равнины, Береговые хребты
<i>Navarretia divaricata</i>	KX017954.1	L48596.1			Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Navarretia intertexta</i>	KC145235.1	HQ912016.1	AF207985.1	MG222591.1	Великие равнины, Центральные равнины, Южные Кордильеры, Аппалачи
<i>Navarretia involucrata</i>	HQ911876.1	HQ912006.1			Патагония, Патагонские Анды
<i>Phlox amoena</i>	KJ686551.1				Береговые низменности
<i>Phlox alyssifolia</i>	EF433278.1			MG223396.1	Великие равнины
<i>Phlox subulata</i>	EF433271.1	MK520414.1		MK526332.1	Лаврентийская возвышенность, Центральные равнины, Аппалачи

<i>Phlox sibirica</i>	KJ159546.1				Урал и Западно-Сибирская равнина, Средняя Сибирь, Прибайкалье, Забайкалье, Алтае-Саянская страна, Северная Монголия и Даурия, Северо-Притихоокеанская страна и Северо-Восточная Сибирь
<i>Phlox richardsonii</i>				MG222322.1	Лаврентийская возвышенность, Кордильеры Аляски, Северо-Притихоокеанская страна и Северо-Восточная Сибирь
<i>Phlox pulvinata</i>	KJ159544.1				Южные Кордильеры
<i>Phlox pilosa</i>	EF433280.1	MK520413.1	AF207986.1	KX397893.1	Лаврентийская возвышенность, Центральные равнины, Береговые низменности, Аппалачи
<i>Phlox paniculata</i>		MK520412.1		MK526330.1	Лаврентийская возвышенность, Центральные равнины, Южные Кордильеры, Аппалачи
<i>Phlox ovata</i>	EF433255.1				Аппалачи
<i>Phlox nivalis</i>	EF433272.1	MN552295.1		KY627471.1	Южные Кордильеры, Береговые низменности, Аппалачи
<i>Phlox nana</i>	EF433276.1				Великие равнины, Мексиканское нагорье
<i>Phlox maculata</i>				MG224213.1	Аппалачи
<i>Phlox longifolia</i>	EF433277.1			MG222066.1	Великие равнины, Кордильеры Канады, Южные Кордильеры

<i>Phlox hoodii</i>	EU628455.1	L34205.1		MG223000.1	Великие равнины, Кордильеры Аляски, Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Phlox glaberrima</i>	EU628454.1	EU628515.1		MK526329.1	Береговые низменности, Аппалачи
<i>Phlox drummondii</i>	EF433261.1	MH552059.1	AF130211.1	KY627232.1	Береговые низменности, Аппалачи
<i>Phlox douglasii</i>	KJ159538.1				Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Phlox divaricata</i>	EF433281.1	KY607306.1		KX397891.1	Лаврентийская возвышенность, Центральные равнины, Береговые низменности, Аппалачи
<i>Phlox diffusa</i>		MK800561.1	MK800921.1	KX678703.1	Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Phlox cuspidata</i>	EF433262.1				Береговые низменности
<i>Phlox condensata</i>	MK801070.1	MK800564.1	MK800924.1		Великие равнины, Береговые хребты
<i>Phlox carolina</i>	EF433265.1				Береговые низменности
<i>Phlox caespitosa</i>	KJ159532.1			MG223665.1	Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Phlox bifida</i>	EF433273.1	MK520409.1		MK526327.1	Центральные равнины
<i>Phlox austromontana</i>	KJ159531.1				Великие равнины, Южные Кордильеры
<i>Phlox amplifolia</i>	EF433268.1				Береговые низменности
<i>Polemonium viscosum</i>	EU628453.1	EU628514.1	MK800927.1	MK749376.1	Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Polemonium reptans</i>	KJ159559.1	MK520446.1		MK526383.1	Лаврентийская возвышенность, Центральные равнины, Береговые низменности, Аппалачи

<i>Polemonium pulcherrimum</i>	KJ159558.1	AJ429292.1		MG224458.1	Кордильеры Аляски, Кордильеры Канады, Южные Кордильеры, Северо-Притихоокеанская страна и Северо-Восточная Сибирь, Амуро-Сахалинская страна
<i>Polemonium pauciflorum</i>	EU628452.1	L48602.1	AF207988.1		Кордильеры Мексики
<i>Polemonium occidentale</i>	KJ159556.1	MK520445.1		MK526382.1	Кордильеры Канады, Южные Кордильеры
<i>Polemonium micranthum</i>	EU628451.1	EU628513.1		MG224553.1	Южные Кордильеры, Прекордильеры и Пампинские Сьерры, Патагония, Субтропические Анды, Патагонские Анды
<i>Polemonium foliosissimum</i>	KJ159554.1		AF207987.1		Великие равнины
<i>Polemonium chinense</i>		MN311762.1		MN204875.1	Амуро-Сахалинская страна, Северо-Восточный Китай и Корея, Восточный Китай, Японские острова
<i>Polemonium caucasicum</i>	KJ159551.1				Крымско-Кавказская горная страна, Переднеазиатские нагорья и Туранская равнина
<i>Polemonium californicum</i>	EU628449.1	L34204.2			Южные Кордильеры
<i>Polemonium caeruleum</i>	EU628450.1	EU628512.1	AF421070.1	MT931301.1	Физико-географические страны Европы (Фенноскандия, Восточно-Европейская равнина, Британские острова, Среднегорья Центральной Европы и

					Франции, Альпийско-Пиренейско-Карпатская горная страна), Крымско-Кавказская горная страна, Урал и Западно-Сибирская равнина, Средняя Сибирь, Гималаи Японские острова
<i>Polemonium boreale</i>		КС475430.1		MG224453.1	Лаврентийская возвышенность, Кордильеры Аляски, Урал и Западно-Сибирская равнина, Средняя Сибирь, Прибайкалье, Забайкалье, Алтае-Саянская страна, Северная Монголия и Даурия, Северо-Притихоокеанская страна и Северо-Восточная Сибирь, Физико-географические страны Европы (Фенноскандия, Восточно-Европейская равнина, Британские острова, Среднегорья Центральной Европы и Франции, Альпийско-Пиренейско-Карпатская горная страна), Гренландия
<i>Saltugilia australis</i>	EU628497.1	EU628539.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре
<i>Saltugilia caruifolia</i>	EU628496.1	EU628538.1			Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре

В процессе построения кладограмм, анализа сходств и отличий нуклеотидных последовательностей, в нашей работе был использован метод, отражающий суть

родственных отношений в пределах семейств *Lecythidaceae s. l.*, *Fouquieriaceae* и *Polemoniaceae* и между собой, а также метод установления гипотетического времени дивергенции, т. Е. «расхождения» определенных клад и, таким образом, калибровки кладограммы. Молекулярно-генетический метод основан на сравнении генетических характеристик, то есть последовательностей нуклеотидов отдельных фрагментов ДНК у разных таксонов. В ряде случаев при глубоком анализе используются целые геномы, однако подобные исследования, требующие очень больших материальных затрат, имеют целесообразность лишь в непосредственно генетических трудах. В данной работе использованы лишь отдельные фрагменты генома. Полученный результат – топология кладограммы – позволяет судить только о степени эволюционной близости как отдельных таксонов, так и целых клад друг с другом. В последующем полученная кладограмма калибруется и маркируется визуальным отображением ареалов видов. Калибровка производится только при наличии данных об ископаемых остатках, близких к анализируемым таксонам и стратиграфической привязке.

2.2. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД

Молекулярно-генетический метод анализа изучаемой группы имеет ряд особенностей, среди которых есть как очевидные преимущества, так и довольно серьезные недостатки, которые особенно сильно влияют на ход исследования, а также на восприятие результатов такого исследования. Так, плюсы этого метода исходят из относительной точности анализа, ведь охватываются обширные массивы данных. Поскольку количество признаков, зашифрованных в нуклеотидных последовательностях, и длины цепей не сопоставимы с таковыми, которые получаются при использовании морфологического метода, такой молекулярно-генетический способ считается более предпочтительным. Используя этот способ, мы отталкиваемся от наличия и количества различий в нуклеотидных последовательностях различных видов исследуемой группы. Эти различия представлены в виде идущих в разном порядке азотистых оснований (аденина, гуанина, цитозина и тимина), которые создают различные последовательности, что позволяет нам, сравнив и проанализировав эти отличия, говорить о степени близости тех или иных видов друг к другу. Однако у этого метода есть и серьезные минусы. В случае использования молекулярно-генетического метода, для наиболее точного

сравнения нам необходимо использовать целые геномы исследуемых видов. В этих целях нам необходимо секвенировать все исследуемые таксоны (а также проводить ряд операций, предшествующих секвенсу) и переводить результаты в нужный для обработки формат. В свободном же доступе имеются лишь некоторые обработанные другими исследователями фрагменты генома, которые приходится отбирать и сравнивать между собой отдельно. Эти гены имеют разное число секвенированных нуклеотидов, они требуют проведения различных процессов обработки, не всегда есть в свободном доступе, а зачастую даже выводят результаты из некоторого «адекватного» русла, что сильно осложняет проведение молекулярно-генетических исследований. Также подобный анализ сильно осложнен большим количеством пустых мест, которые встречаются в разных частях последовательностей у различных видов. Безусловно, к подобного рода исследованиям для получения наиболее точного результата, необходимо привлекать оригинальные генетические исследования. Большое количество готового материала, в виде секвенированных генов, спейсеров или даже целых геномов многих видов уже собрано и содержится в открытом доступе в базе данных GenBank. Хотя многие данные, содержащиеся там могут быть неполными или не очень достоверными, качество большей части материала не вызывает сомнений, а потому активно используется в исследованиях, связанных с молекулярно-генетическим анализом. Кумулятивное действие всех недостатков, включая наличие пустых участков или отсутствие у некоторых видов информации о гене, недостаток данных иногда приводит к тому, что статистические операции, проводящиеся при построении кладограмм, приводят ко множественным ошибкам, вследствие чего результат не оказывается достаточно достоверным. Однако нужно сказать, что выбор комплекса методов или одного из них целиком зависит от целеполагания. Стоит дополнительно подчеркнуть, что получение результата путем молекулярно-генетического анализа сильно отличается от такового, полученного при анализе исключительно морфологических особенностей организма, отраженных в фенотипе. Предположим, что при полной невозможности использования генетического материала в выявлении эволюционных взаимоотношений между таксонами, было принято решение использовать только материал морфологических исследований. В таком случае мы сталкиваемся с рядом серьезных проблем. Во-первых, анализу поддаваться будут лишь найденные нами

признаки, то есть выраженные в фенотипе, все остальные возможные отличия между таксонами будут для нас недоступны, кроме того, все эти признаки могут быть зашифрованы целыми комплексами генов. Во-вторых, не будут проанализированы спейсеры, то есть участки не кодирующей ДНК, нуклеотиды, в пределах которых у различных таксонов могут существенно отличаться (что повлияет, например, на результат молекулярно-генетического анализа). При сравнении морфологических отличий проявление описанных признаков у анализируемых видов обычно шифруется численным значением. Например, венчик белого цвета имел бы номер 1 в шифре, венчик красного – 2 и т.п. В таком случае, в конечном итоге для каждого таксона мы получим зашифрованный набор признаков, представляющий собой некое множество чисел. Эти множества сравниваются тем же способом, что и при анализе нуклеотидов. Но количество сравниваемых замен при рассмотрении различных нуклеотидных последовательностей оценивается в тысячи, а количество сравниваемых цифр в шифре едва ли достигает пары сотен. Таким образом, морфологическое сравнение таксонов ограничено всего лишь несколькими десятками признаков, что приводит к весьма неполному и иногда даже к сомнительному результату. Практически бессмысленным также является и построение комплексной кладограммы, которая совмещала бы в себе молекулярные данные и данные морфологических описаний. В этом случае результат почти (а иногда и вовсе) не отличается от результата, полученного только при анализе нуклеотидных последовательностей, ведь пара сотен (а иногда и меньше) морфологических признаков являются лишь погрешностью в сравнении несколькими тысячами нуклеотидами. Поэтому, в нашей работе мы использовали только метод молекулярно-генетического анализа, прикладывая морфологические признаки таксонов к уже готовымкладам на филогенетическом древе.

База данных GenBank – это международный архив последовательностей нуклеиновых кислот, основанный тремя международными организациями – Национальным центром биотехнологической информации (National Center for Biotechnology Information, USA), Библиотекой данных Европейского института биоинформатики (EMBL Data Library, UK) и Банком данных ДНК Японского национального института генетики (DNA Data Bank of Japan, National Institute of Genetics). В GenBank поступают данные о последовательностях ДНК и РНК,

полученные из проектов исследований геномов, научных публикаций и заявок на патенты (Benson *et al.*, 2013; GenBank).

В нашей работе из GenBank была взята информация о 155 видах с учетом outgroup, данные о которых зашифрованы в 4 типах последовательностей (пластидный ген матуразы K (matK), пластидный ген рибулозы бифосфат-карбоксидазы (rbcL), пластидный ген НАДН-дегидрогеназного комплекса (ndhF), а также спейсер trnL-trnF). Эти гены были проанализированы не для каждого из видов, поскольку информации о некоторых из них в GenBank нет. Кроме того, поскольку секвенс каждого из видов был проведен по разным алгоритмам и для разных целей, количество азотистых оснований, а также место начала и конца секвенса не совпадают. Поэтому для проведения дальнейших исследований и построения кладограммы необходима процедура выравнивания нуклеотидных последовательностей. Эти выравнивания предполагают построение нуклеотидных последовательностей определенным способом, а именно путем сравнения тех или иных порядков соединения азотистых оснований между исследуемыми видами с помощью алгоритма Clustal W (Larkin *et al.*, 2007). Этот способ используется в исследованиях для множественного выравнивания нуклеотидных последовательностей (Chenna *et al.*, 2003). Он позволяет выровнять последовательности нуклеотидов, используя эвристический алгоритм, постепенно производя множественные выравнивания на основе комплекса попарных выравниваний. В сущности, это является совмещением метода UPGMA (Unweighted pair-group method using arithmetic averages) (Sneath & Sokal, 1973) для попарного выравнивания и метода Neighbor-joining (Saitou & Nei, 1987) для присоединения соседних пар и создания матриц расстояний, на основе которых производится комплексное выравнивание. Таким образом, результат, полученный путем действия данного алгоритма, получается довольно точным, в отличие от альтернативного – MUSCLE (Multiple Sequence Comparison by Log-Expectation) (Edgar, 2004), который, впрочем, быстрее. Для проведения выравнивания наборы нуклеотидных последовательностей были сохранены в текстовом редакторе «Блокнот». Стоит отметить, что подобный выбор был продиктован сочетанием простоты и лабильности этой программы. Затем последовательности были переведены в формат FASTA (*fst, *fas). Дальнейшие этапы проводились в программе MEGA11 (ver.

11.0.9) (Kumar et al., 1993). Пустые участки без азотистых оснований были обозначены символом «-», а участки с неизвестным набором азотистых оснований – символом «?». Значение gap opening penalty, которое регулирует образование пустых участков, образовавшихся в ходе выравнивания, было выставлено на оптимально предложенное программой значение – 15, значение gap extension penalty, регулирующее расширение участков с пробелами (кроме терминальных пустых участков), было выставлено на 6. Такие значения были выставлены и для попарного, и для множественного выравниваний. Также необходимо было выставить определенные матричные значения: так, параметр Delay Divergent Cutoff (%), который откладывает выравнивание отдаленных участков последовательности, пока не будут выравнены более близкие, был выставлен на 30%, что означает необходимость достижения 30% сходства анализируемого фрагмента со сравнимым для того, чтобы приступить к дальнейшему выравниванию; параметр Keep Predefined Gaps, игнорирующий любую часть последовательности, где есть пустые участки, выставлен не был, поскольку зачастую, после подобного изъятия таких участков из анализа, последовательности оказываются слишком коротки. В целом, эти значения оказались оптимальными для нашего исследования. Учитывая специфику эвристического алгоритма, некоторые отдельные погрешности, возникшие в ходе процесса выравнивания, мы выравнивали вручную. Фрагменты некоторых нуклеотидных последовательностей (в частности, терминальные), однако, оказались совершенно не информативны, поскольку содержали много пустых участков (для более 50% исследуемых таксонов), поэтому они были «вырезаны», то есть, изъяты из общей последовательности и не были проанализированы в дальнейшей обработке. Процесс подобного выравнивания и изъятия может быть произведен также в свободном программном обеспечении, созданном для биоинформационных исследований, UGENE (Okonechnikov et al., 2012).

Наконец, выравненные и наиболее информативные участки нуклеотидных последовательностей были сведены в комплексный файл в текстовом редакторе «Блокнот» и вновь переведены в формат FASTA (*fst, *fas), а далее в программе MEGA 11 была построена кладограмма изученных видов с помощью метода максимальной парсимонии (maximal parsimony), основанном на установлении

близости, путем минимизации количества трансформации каждого признака (т. Е., минимизации числа замен нуклеотида) (Lemey, Salemi & Vandamme, 2009) с дополнительным статистическим анализом методом bootstrap (Efron, 1979). Этот метод подразумевает обработку и сравнение имеющихся нуклеотидных последовательностей, путем их изменения и прогнозирования возможных результатов (многократная генерация методом Монте-Карла). Число bootstrap указывает на то, сколько операций будет проведено с имеющейся последовательностью. Чем больше число bootstrap, тем более вероятны будут результаты, показанные на результирующей кладограмме. В данных исследованиях количество статистических операций, проведенных с данным набором равно 5000. Стоит отметить, что в процессе построения кладограммы возможно полное или частичное изъятие из анализа пустых участков, но в нашем исследовании они были задействованы. В качестве оптимальной модели построения дерева была выбрана модель Subtree-Pruning-Regrafting, которая также использует эвристический алгоритм для выполнения сложной (даже невозможной) задачи по поиску всех возможных топологий филогенетического дерева. В первой итерации топологического анализа, от лучшего дерева из всех построенных, отбирается и «обрезается» клада, наилучшим образом отражающая результаты вычислений. Далее эта клада «прививается» на другую ветвь этого дерева таким образом, что образуется новая топологическая картина, после чего вычисляется ее вероятность. Этот процесс повторяется для каждой клады этого дерева до тех пор, пока вероятность новой топологии не будет выше, чем вероятность изначального варианта этого дерева. Если вероятность дерева новой топологии выше, оно становится новым лучшим деревом. Такие процессы «перепрививки» продолжаются до тех пор, пока не будет получена наиболее высокое из всех значений вероятности. Также необходимо выбрать число случайных деревьев, с которых начнется вычислительный процесс, нами выбрано число 10, что удовлетворяет целям нашего исследования, а число удерживаемых одинаково парсимоничных деревьев – 100. В результате мы получаем готовую молекулярно-генетическую кладограмму. Число, указанное на каждой из ветвей этой кладограммы, указывает на процентную вероятность степени родства тех или иных видов. Достаточной считается такая

вероятность, при которой это число больше 70 (Hillis & Bull, 1993; Wiley & Lieberman, 2011).

2.3. МЕТОД КАЛИБРОВАННОЙ КЛАДОГРАММЫ

Следующий этап – калибровка полученной молекулярно-генетической кладограммы. Такая калибровка, как было сказано ранее, позволяет определить примерное время дивергенции отдельных клад друг от друга. Первый шаг для получения результатов – перевод выровненных нуклеотидных оснований методом Clustal W в формат NEXUS (.nexus). Программа MEGA11 позволяет экспортировать сессию выравнивания в подобный формат. Далее необходимо использовать данные об ископаемых остатках. В этих целях мы использовали программное обеспечение BEAUti (Bayesian Evolutionary Analysis Utility) и BEAST (Bayesian Evolutionary Analysis by Sampling Trees), которые строят филогенетическое древо путем байесовской интерпретации вероятностей на основе Марковской цепи Монте-Карло (Drummond et al., 2012). Для этого в программном обеспечении BEAUti ver. 2 Standart мы задали точки дивергенции определенных клад, основываясь на палеоботанических материалах, взятых из литературных источников. В точках бифуркаций мы указали время, соответствующее тому геологическому периоду, когда эти клады дивергировали, а также дали имя этим точкам, исходя из названия ископаемых таксонов Lecythidaceae *s. l.* и Polemoniaceae (достоверных данных об ископаемых находках представителей семейства Fouquieriaceae нет). Для того, чтобы верно считать данные о заданных дивергенциях, мы поместили таксоны, находящиеся по обе стороны от места бифуркации в командное поле. В качестве модели времени эволюции была использована модель «строгих часов» (Strict Clock). Она предполагает, что каждая ветвь филогенетического древа развивается в соответствии с одной и той же скоростью эволюции, таким образом, эта модель учитывает лишь один параметр корреляции скорости эволюции и длины ветвей филогенетического древа (Ferreira & Suchard, 2008). В качестве замещающей модели использовалась модель JC69 (Jukes & Cantor, 1969), которая сравнивает скорость появления и замещения мутаций. Для распределения вероятности временных промежутков мы использовали модель Юла (Yule model), которая заключается в дискретном распределении вероятностей (Yule, 1924; Simon, 1955; Rose & Smith, 2002). Программа позволяет также выбрать отдельную функцию для распределения

вероятности. Наиболее оптимальной для нас была принята логнормальная функция. После проведенных операций файл был сохранен в формате XML (.xml). Следующий необходимый шаг – собственно калибровка. Для этого использовались программы BEAST ver. 2.6.6. и MEGA11. Открытие получившегося ранее файла (.xml) или файла с расширением «.mtsx» в этих программах необходимо для запуска процесса калибровки. Суть ее заключается в построении большого числа вероятных филогенетических деревьев на основе имеющихся последовательностей нуклеотидных оснований и палеоботанических данных. Число таких деревьев можно задавать вручную. Так, нами было выбрано число в 500000 моделей через шаг в 1000. Такой шаг означает, что в каждой тысяче построенных моделей, программа «выбирает» наиболее вероятную. На выходе получается несколько файлов с данными. Для последующего анализа необходим документ с расширением TREES (.trees), стоит отметить, что в MEGA11 не нужно создавать отдельные файлы и сохранять промежуточные результаты, поскольку весь комплекс калибровки выполняется в этой программе. Получившиеся в программе BEAST ver. 2.6.6. документы (деревья) необходимо свести в одну «среднюю», консенсусную кладограмму. Это было сделано с помощью программы TreeAnnotator ver. 2.6.6. В этом приложении был задан процент обрезания крайних вероятностных деревьев для последующего сведения (у нас он был равен 20%). В результате проведенных операций получился файл с расширением TREE (.tree), содержащий единое консенсусное филогенетическое древо. Наконец, визуализация результата и стилизация кладограммы проходила в программах FigTree ver. 1.4.4. и MEGA11. В результате у нас получилась откалиброванная по времени кладограмма, на которую также нанесены палеоботанические находки с вероятным временем дивергенции отдельных клад друг от друга. Вероятность эта отображена длиной линий в точках бифуркаций. Так, чем короче линия, тем меньше временной интервал вероятной дивергенции конкретных клад. Наиболее короткие линии, следовательно, расположены в тех точках, приблизительный возраст дивергенции которых нам известен. Наиболее же длинные, которые, в частности, характерны для базальных дивергенций, расположены в точках, где вероятность дивергенций охватывает достаточно большой промежуток времени.

2.4. МАРКИРОВКА КАЛИБРОВАННОЙ КЛАДОГРАММЫ. ПОДХОДЫ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ГИПОТЕТИЧЕСКОГО РЕГИОНА ВОЗНИКНОВЕНИЯ И ТРЕКОВ РАССЕЛЕНИЯ

Готовая калиброванная кладограмма должна быть маркирована. Процесс такой маркировки представляет собой нанесение в графическом редакторе на кладограмму специальных меток, каждая из которых, в нашем случае, обозначает физико-географическую область, страну или группу стран, в которой распространен вид, напротив названия которого ставятся метки. В настоящем исследовании было использовано именно физико-географическое районирование, основанное на нескольких источниках (Сводная схема физико-географических стран и областей суши земного шара, 1964; Карта физико-географического районирования Северной Америки, 1964; Мильков, Гвоздецкий, 1976; Гвоздецкий, Михайлов, 1978; Романова, Алексеева и Аршинова, 2014; Кондратьева, Алексеев и Климанова, 2014). Выбор использования единиц регионального ландшафтного районирования обусловлен несколькими причинами. Региональная геосистема обладает территориальной целостностью и внутренним единством (Исаченко, 1991), а значит более устойчива. Так, к основным критериям выделения физико-географических стран относится наличие крупной морфоструктуры и сходных по макроклиматическим показателям, а к критериям выделения областей – общность литогенного строения, особенностей местного климата, а также характер стока. В отличие от региональных ландшафтных группировок, флористические группировки и фитохорионы, основным критерием выделения которых является общность флор, характеризуются меньшей устойчивостью и динамичным изменением границ. Кроме того, масштабы региональных комплексов лучшим образом подходят для рассмотрения как современных ареалов, так и процессов расселения представителей исследуемых групп. После маркирования видов на кладограмме соответствующими областями и странами, в которых они обитают, была создана легенда. Стоит отметить, что с точки зрения физико-географического районирования, легенда не является иерархичной, а ее элементы представляются не соразмерными друг другу. Это связано с тем, что ориентиром для выбора именно таких элементов является разнообразие ареалов исследуемых групп. Так, например, многие виде произрастают в области Западной Сьерра-Мадре, в то время, как в целом ряду физико-географических стран Европы

обитает лишь один из исследуемых видов, поэтому и одна область и целая группа стран представляют собой равные элементы в легенде маркированной кладограммы.

При построении треков в качестве гипотетического региона возникновения всей исследуемой группы мы взяли современный ареал наиболее базального представителя. Такой подход соответствует правилу прогрессии Хеннига, которое гласит, что при рассмотрении группы родственных таксонов наиболее базальные (или примитивные) виды обитают в регионе, который является центром происхождения всей группы (Hennig, 1966; Briggs, 1987; Lomolino, Riddle & Whittaker, 2017). При дальнейшем построении треков мы использовали калиброванную модель. Определив гипотетический регион возникновения и зная положение таксона на калиброванной кладограмме, а также, учитывая характер распространения диаспор, современный ареал исследуемых видов и место ископаемых находок, мы выстроили предполагаемые траектории их расселения. Для структуризации анализа гипотетических треков все исследуемые представители были объединены в клады, в соответствии с их положением на калиброванной кладограмме.

2.5. КАРТОГРАФИРОВАНИЕ СОВРЕМЕННЫХ АРЕАЛОВ И ТРЕКОВ РАССЕЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАННЫХ ТАКСОНОВ

Для наглядности и наиболее полного понимания топологии современных ареалов и процессов расселения включенных в анализ представителей таксонов разного ранга внутри семейств *Lecythidaceae s. l.*, *Fouquieriaceae* и *Polemoniaceae* был использован картографический метод (см. приложение). Карты строились в программе QuantumGIS ver. 3.34.12. Основой для карты послужили несколько слоев, созданных в нескольких системах координат, в частности, были использованы псевдоцилиндрическая проекция Робинсона и система координат EPSG: 4326, слои наносились поочередно. Элементы основы были взяты из базы данных векторных основ (Natural Earth). Среди них слои береговой линии, суши, Мирового океана, рек, озер и водохранилищ, слой ESRI Physical, загруженный с помощью модуля Quick Map Services, а также слой параллелей и меридианов, проведенных через каждые 30 градусов. Слои для основы представляли собой шэйпфайлы и имели соответствующее расширение (.shp). Далее, путем создания новых слоев, были построены ареалы каждого рода на основе литературных данных (GBIF, PoWO,

MOVOT), в частности, были подгружены достоверные точки находок из GBIF с помощью модуля GBIF Occurrences. Такие слои имели геометрию полигонов. Слои, показывающие гипотетические треки распространения таксонов имели геометрию линий, а слои, указывающие гипотетические регионы возникновения отдельных таксонов – геометрию точек. Линии границ физико-географических областей и зон были сверены с имеющимся картографическим материалом с помощью растровой привязки. Построение палеогеографических карт было выполнено с помощью программы Gplates 2.5.0, в которой был получен внешний облик земной поверхности в разные геологические периоды, основанный на реконструкции тектонических процессов (Muller et al., 2019). Результаты реконструкции были переведены в формат .shp и импортированы в программное обеспечение QGIS. Таким образом были построены карты расселения таксонов в различное время. Им также соответствуют карты расселения, построенные на основе современной конфигурации материков с указанием ареалов исследованных таксонов. Физико-географические страны и области, в которых встречаются представители исследуемой группы на карте были зашифрованы в аббревиатуры, представленные в таблице (табл. 3). Кроме того, некоторые физико-географические области были объединены на картах для удобства отображения современных ареалов исследованных таксонов.

Таблица 3. Аббревиатуры физико-географических стран и областей на карте с их расшифровкой.

Аббревиатура	Физико-географическая страна или область
Южная Америка	
ЛО	Льянос Ориноко
ГП	Гвианское плоскогорье
АН	Амазонская низменность
БП	Бразильское плоскогорье
ВнР	Внутренние равнины
ППС	Прекардильеры и Пампинские Сьерры
Пат	Патагония
Ас	Северные Анды
Аэ	Эквадорские Анды

Ац	Центральные Анды
Аст	Субтропические Анды
Ап	Патагонские Анды
Африка	
ВК	Впадина Конго
СГ	Северо-Гвинеяская возвышенность
ФД	Нагорье Фута-Джаллон
ВА	Восточная Африка
Мад	Мадагаскар
ЮА	Южная Африка
Австралия и Океания	
ВАГ	Восточно-Австралийские горы
ЦН	Центральная низменность
ЗА	Западная Австралия
Северная Америка	
КЦА	Кордильеры Центральной Америки
КМ	Мексиканские Кордильеры
ЗСМ	Западная Сьерра-Мадре
ВСМ	Восточная Сьерра-Мадре
МН	Мексиканское нагорье
КЮ	Южные Кордильеры
БХ	Береговые хребты
КК	Кордильеры Канады
КА	Кордильеры Аляски
ЦР	Центральные равнины
ВР	Великие равнины
ЛВ	Лаврентийская возвышенность
Апп	Аппалачи
БН	Береговые низменности
Грен	Гренландия
Евразия	

МА	Малайский Архипелаг
ИК	Индокитай
ШЛ	Шри-Ланка
ИС	Индостан
Игр	Индо-Гангские равнины
Яо	Японские острова
Вкит	Восточный Китай
СВКК	Северо-Восточный Китай и Корея
Гим	Гималаи
ПН	Переднеазиатские нагорья
ТР	Туранская равнина
КК	Крымско-Кавказская горная страна
АС	Амуру-Сахалинская страна
СП	Северо-Притихоокеанская страна
СВС	Северо-Восточная Сибирь
ПЗ	Прибайкалье и Забайкалье
АлС	Алтае-Саянская страна
СМ	Северная Монголия
Ссиб	Средняя Сибирь
Ур	Урал
Зсиб	Западно-Сибирская равнина
Вер	Восточно-Европейская равнина
Фенн	Фенноскандия
Бо	Британские острова
Ер	Европейская равнина
ЦЕФ	Среднегорья Центральной Европы и Франции
АПК	Альпийско-Пиренейско-Карпатская горная страна
ЮЕП	Южно-Европейская полуостровная страна

Подобный набор методов представляет собой лишь один из множества вариантов, которые могут проводиться с филогенетическими деревьями. Так, могут

меняться методы построения филогенетических кладограмм, их модели, способы множественного выравнивания и т.д., что, конечно, должно согласовываться с целями исследований. При возможности извлечь и расшифровать геномы анализируемых таксонов, используя различные способы построения (например, метод максимального правдоподобия), меняя модели и заданные параметры как в процессе построения деревьев, так и в процессе калибровке, возможно прийти и к другим результатам, несколько отличающимся от наших, однако подобные исследования требуют серьезных затрат, в том числе больших вычислительных мощностей, а потому сопряжены с серьезными трудностями. Будущие исследования в области филогенетики, биоинформатики и биостатистики позволят получать более точные данные и, конечно, конкретизировать результаты и подобных биогеографических изысканий.

2.6. КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ТЕРМИНОВ

Нижеприведенные определения некоторых встречающихся в работе терминов были сформулированы с использованием ряда литературных источников (Абрамсон, 2013; Hennig, 1950; Lemey, Salemi & Vandamme, 2009).

Филогенетика – раздел современной систематики, направленный на выявление характера эволюционных взаимоотношений между представителями изучаемой группы.

Кладистика – одно из направлений систематики, использующее методы анализа конкретных признаков и выявления предковой группы.

Кладограмма – дендрографическая схема, отражающая эволюционные взаимоотношения между представителями исследуемой группы.

Сестринская группа – таксон или группа таксонов, занимающая равнозначное положение на кладограмме к другому таксону или группе таксонов.

Клада – безразмерная часть кладограммы, группа таксонов, имеющая общего предка

Базальный таксон – таксон, расположенный ближе к основанию кладограммы.

Терминальный таксон – таксон, расположенный ближе к «верхушке» кладограммы.

Аутгруппа (Outgroup) – таксон, не состоящий в близком родстве с исследуемыми (то есть не входящий в изучаемую группу), но занимающий по сравнению с ними более базальное положение и включенный в кладистический анализ.

Спейсер – участки ДНК, не кодирующей какие-либо последовательности белков.

Парсимония (в кладистике) – принцип построения моделей эволюционных взаимоотношений, основанный на установлении близости, путем минимизации количества трансформации каждого признака (т. е., минимизации числа замен нуклеотида).

Калибровка (кладограммы) – комплекс подходов, позволяющих с использованием палеонтологических и палеоботанических данных определить приблизительное время дивергенции клад на кладограмме.

Каулифлория – явление образования и развития соцветий, цветков и плодов непосредственно на стволе растений, имеющих древесную жизненную форму.

Филаменты – тычиночные нити.

Анемофильное опыление (анемофилия) – опыление растений, производящееся с помощью ветра.

Зоофильное опыление (зоофилия) – опыление растений, производящееся посредством животных.

Энтомофильное опыление (энтомофилия) – опыление растений, производящееся посредством насекомых.

Орнитофильное опыление (орнитофилия) – опыление растений, производящееся посредством птиц

Хиropтepoфильное опыление (хироптepoфилия) – опыление растений, производящееся посредством рукокрылых

Автогамия – фактически синоним самоопыления.

Хазмогамия – способность к перекрестному опылению у цветков с полностью раскрывшимся периантом.

Анемохория – процесс диссеминации, осуществляющийся с помощью ветра.

Зоохория – процесс диссеминации, осуществляющийся с помощью животных.

Энтомохория – процесс диссеминации, осуществляющийся с помощью насекомых.

Ихтиохория – процесс диссеминации, осуществляющийся с помощью рыб.

Орнитохория – процесс диссеминации, осуществляющийся с помощью птиц.

Маммалиохория – процесс диссеминации, осуществляющийся с помощью млекопитающих.

Хируптерохория – процесс диссеминации, осуществляющийся с помощью рукокрылых.

Гидрохория – процесс диссеминации, осуществляющийся с помощью течений в водных объектах.

Баллистохория – процесс самостоятельной диссеминации, связанный с взрывообразным (взрывообразным) характером вскрывания плодов.

3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИССЛЕДОВАННЫХ ТАКСОНОВ

3.1. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ

Молекулярно-генетическая модель, как было описано ранее, основывается на сравнении отличий в последовательностях нуклеотидов у анализируемых таксонов для дальнейшего построения кладограммы. Иными словами, результатом такой модели будет древо, основанное исключительно на сравнении молекулярно-генетических признаков. Анализируя полученную этим методом кладограмму, мы можем сделать ряд выводов о родственных взаимоотношениях между семействами *Lecythidaceae s. l.*, *Fouquieriaceae* и *Polemoniaceae* в целом, а также между различными представителями семейств (родами и видами), в частности, и на их основе сформулировать гипотезы о регионе возникновения и вероятных треках их расселения. Необходимо добавить, что для «укоренения» кладограммы используется представитель «внешней группы» (outgroup). Таким образом, полученное древо приобретает топологию, строящуюся на том основании, что первой дивергенцией будет та, которая разделяет представителя outgroup и все остальные анализируемые таксоны. Несмотря на то, что конечный анализ и реконструкция процессов расселения основаны на рассмотрении уже калиброванной кладограммы, на данном этапе мы имеем возможность выявить суть филогенетических связей, структуру клад и характер дивергенций, которые будут подвергнуты калибровке. Филогенетические взаимоотношения исследованных таксонов *Lecythidaceae s. l.*, *Fouquieriaceae* и *Polemoniaceae* представлены на рисунке (рис. 1).

Рис. 1. Филогенетические взаимоотношения исследованных таксонов Lecythidaceae s. l., Fouquieriaceae и Polemoniaceae (на основе анализа генов rbcL, matK, ndhF и спейсера trnL-trnF)

Конфигурация древа, построенного молекулярно-генетическим методом, позволяет нам разделить его на несколько клад. Так, представители семейства Polemoniaceae и семейств Fouquieriaceae и Lecythidaceae s. l. сформировали две большие клады: Fouquieriaceae–Lecythidaceae s. l. и Polemoniaceae, которые названы нами суперкладами. Подобный результат говорит о «родственном» положении семейств Fouquieriaceae и Lecythidaceae s. l., что расходится с мнением многих систематиков, которые, наоборот, сближают первых с Polemoniaceae.

Суперклада Fouquieriaceae – Lecythidaceae s. l.

Клада *Fouquieria*

Базальное (basalmost) положение на модели, полученной в ходе молекулярно-генетического анализа, занимает клада, включающая в себя всех исследованных представителей монотипного семейства Fouquieriaceae (рис. 2). Эта клада является сестринской по отношению к семейству Lecythidaceae s. l. Она состоит из трех видов. В основании рассматриваемой клады расположена *Fouquieria splendens*, представляющая собой кустарник высотой 2-6 м с множеством побегов, на концах которых образуются соцветия, состоящие из цветков с ярко-красными лепестками. Два других вида *Fouquieria* (*F. columnaris* и *F. fasciculata*) находятся, по-видимому, в более близком родстве друг с другом. *F. columnaris* гораздо выше, чем *F. splendens*, и достигает иногда 20 м, но имеет меньшее количество побегов и цветки желтоватого или бледно-бежевого цвета. *F. fasciculata* габитуально больше походит на *F. columnaris*, но гораздо меньше и образует белые цветки.

Клада *Napoleonaea*

Все оставшиеся представители суперклады семейств Fouquieriaceae–Lecythidaceae s. l. являются представителями последнего семейства, рассматриваемого в широком смысле. Среди них базальное положение занимает клада, включающая в себя три вида рода *Napoleonaea*, причем, судя

по ее структуре, *N. heudelotii* и *N. gabonensis* находятся в более близкой связи, чем *N. imperialis* P. Beauv., которая занимает наиболее базальное положение среди всех рассматриваемых представителей рода (рис. 2). Все три вида морфологически очень схожи, и одним из немногих заметных отличий является цвет венчика. Так, красные цветки *N. imperialis* заметно ярче и светлее, чем цветки оставшихся двух видов, в цвете которых преобладают темно-красные и бордовые тона.

Клада *Scytopetaloidae*

Эта клада включает в себя три африканских рода *Lecythidaceae s. l.*, представленные в нашем исследовании *Rhaptopetalum coriaceum*, *Scytopetalum klaineum* и *Brazzeia soyauxii*, а также один южноамериканский вид – *Asteranthos brasiliensis* (рис. 2). *Rh. coriaceum* занимает базальное положение в пределах этой клады. Этот вид представляет собой дерево с небольшими каулифлорными белыми цветками. Оставшиеся представители разделяются на две сестринские ветви. В первую включен *S. klaineum*, который морфологически похож на *R. coriaceum*, но образует длинные каулифлорные белые соцветия. Вторая клада включает *B. soyauxii* и *A. brasiliensis*. Первая также является деревом, на котором образуются каулифлорные цветки с ярко-розовыми лепестками. *A. brasiliensis* же имеет крупные цветки с ярко-желтыми срастающимся в воронковидный венчик лепестками.

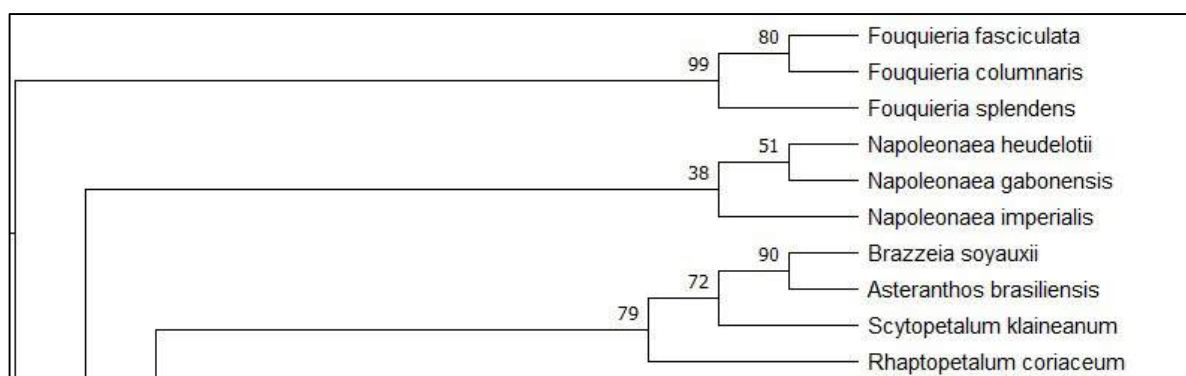


Рис. 2. Топология клад *Fouquieriaceae*, *Napoleonaea* и *Scytopetaloidae* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Barringtonioideae*

Клада *Barringtonioideae* дивергирует на две более маленьких клады (рис. 3). Первая включает в себя все проанализированные нами виды рода *Barringtonia*. Она политомична, базальное положение имеет вид *B. lanceolata*, представляющая собой

дерево с цветками, имеющими белые лепестки и крупные длинные, ярко окрашенные тычиночные нити. Более терминальное положение занимает вид *B. acutangula*, являющаяся деревом и кустарников с крупными висячими соцветиями, состоящими из ярко окрашенных (обычно, кораллового цветка) цветков. Следующее положение в ряду политомии занимает вид *B. racemosa*, отличающаяся от вышеописанного вида ярко белыми цветками. Наконец, терминальное положение занимают виды *B. edulis* и *B. asiatica*, являющиеся сестринскими. Первая представляет собой крупные высокие деревья со свисающими плотными белыми соцветиями, вторая же имеет более крупные цветки с белыми лепестками и ярко-красными филаментами.

Вторая клада имеет объединяет 4 вида подсемейства *Barringtonioideae*. Базальное положение среди них занимает *Planchonia careya*, представляющая собой небольшое дерево с цветками, имеющими невзрачный околоцветник, но длинные и белые тычинки. Далее клада дивергирует на две сестринские ветви. Первую занимает вид *Careya arborea*, также являющаяся деревом, но с более крупными цветками, имеющими мясистые ярко-белые лепестки и длинные красно-белые филаменты. Во второй ветви находятся *Chydenanthus excelsus* и *Petersianthus macrocarpus*, что говорит о близости этих родов между собой, и, таким образом, мы можем считать их сестринскими. Морфологически же они также похожи друг на друга. Оба вида являются деревьями и образуют каулифлорные цветки с ярким белым венчиком.

Клада *Foetidioideae*

Эта клада, довольно близкая к кладе *Barringtonioideae* (рис. 3), включает в себя род *Foetidia*, представляющий отдельное подсемейство африканских *Lecythidaceae s. l.* – *Foetidioideae*. Два проанализированных вида, *F. mauritiana* и *F. obliqua* являются сестринскими друг другу. Морфологически эти древесные виды также очень близки, однако *F. obliqua* образует небольшие цветки с бледными лепестками и ярко-желтыми длинными филаментами, другая же, *F. mauritiana*, имеет цветки с белыми филаментами.

На основании топологии молекулярно-генетического древа мы можем считать, что клады *Barringtonioideae* и *Foetidioideae* являются сестринскими друг другу.

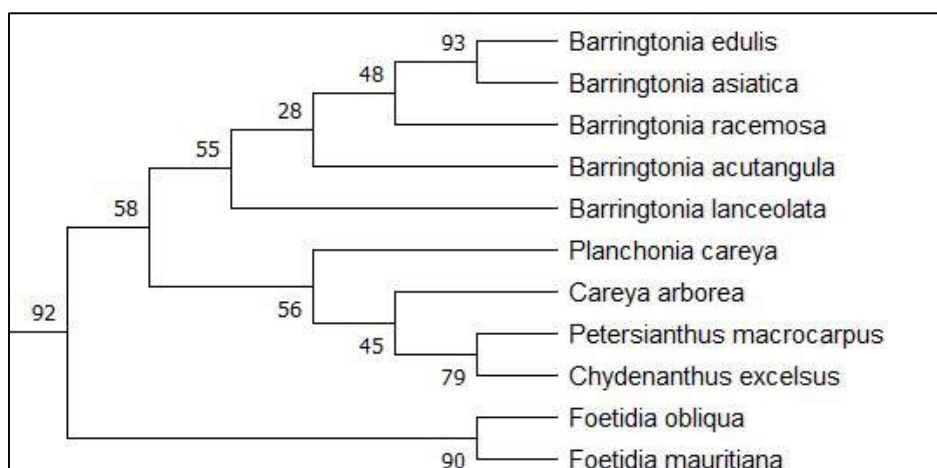


Рис. 3. Топология клад Barringtonioideae и Foetidioideae на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Gustavia*—*Grias*

Следующая клада в составе семейства Lecythidaceae *s. l.* дивергирует еще на две клады, включающих в себя представителей двух крупных неотропических родов – *Gustavia* и *Grias* (рис. 4). Близость этих родов также подтверждается некоторыми молекулярно-генетическими исследованиями (Mori et al., 2015). Базальное положение занимает вид *G. augusta* (Kunth) O.Berg – крупноцветковое дерево с желтыми лепестками, произрастающее на севере Южной Америки. Следом дивергирует вид *G. augusta* L., морфологически схожая с вышеописанным видом, но имеющая белые цветки. *G. monocalis* S. A. Mori и *G. superba* (Knuth) O. Berg являются сестринскими и также морфологически походят друг на друга, отличаясь лишь отдельными деталями.

Другую часть этой клады занимает древесный род *Grias*. Топологически сестринское положение в ней занимают белоцветковый *G. cauliflora* L. и желтоцветковый *G. multinervia* Cuatrec., габитуально похожие друг на друга, а *G. peruviana* Miers, морфологически также близкий к двум другим видам, имеет базальное положение. Подобная конфигурация клад подтверждает близость этих двух родов друг с другом.

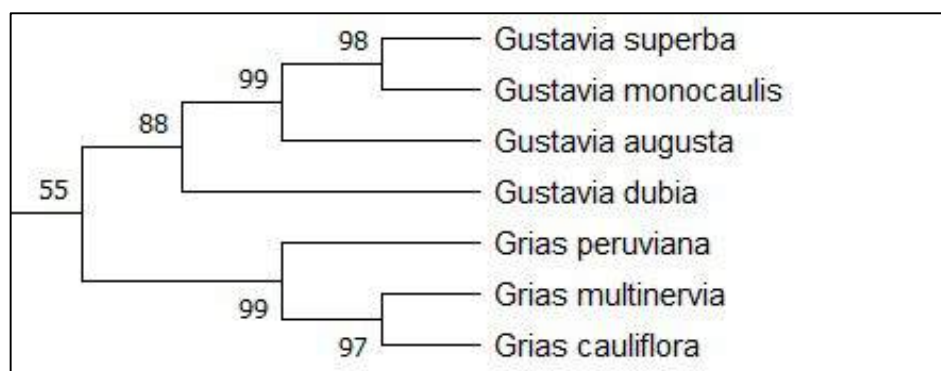


Рис. 4. Топология клады *Gustavia*—*Grias* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Couropita*

Описываемая клада включает в себя два исследуемых вида рода *Couropita*, (*C. nicaraguarensis* и *C. guianensis*), имеющих сестринское положение друг к другу и морфологически очень схожих (рис. 5). Стоит отметить, что подобная конфигурация дополняет логику кладограммы, выделяя этот род среди остальных южноамериканских представителей семейства.

Клада *Couratari*—*Cariniana*—*Allantoma*

Структура следующей клады довольно интересна. Она образует бифуркацию между двумя родами вида *Couratari* и двумя видами из двух родов, *Cariniana* и *Allantoma* (рис. 5). В первой ветви сестринское положение имеют виды *Couratari* (*C. calycina* и *C. guianensis*), что вполне логично, учитывая также и морфологические особенности рода (заметное отличие между видами состоит в небольшом количестве признаков, среди которых, например, цвет лепестков – ярко-фиолетовые у первого и сизовато-белые у второго). Вторая часть этой клады представлена сестринскими видами *Allantoma lineata* (Mart. ex O. Berg) Miers и *Cariniana estrellensis*, которые, несмотря на близость, довольно заметно отличимы друг от друга морфологически. Подобная конфигурация клады говорит о высокой степени близости между тремя вышеописанными родами.



Рис. 5. Топология клад *Couroupita* и *Couratari*—*Cariniana*—*Allantoma* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Eschweilera*—*Corythophora*—*Bertholletia*—*Lecythis*

Наконец, последняя и наиболее терминальная клада представителей *Lecythidaceae s. l.* объединяет в себе несколько неотропических видов, которые образуют 3 политомичных группы (рис. 6). Первая группа представлена только видом *Eschweilera integrifolia*, который при данной топологии занимает базальное положение во всей кладе. Вторая группа представлена видами *Bertholletia excelsa* и *Corythophora labriculata*, занимающих здесь сестринское положение, что говорит о высокой степени близости этих родов. Третья группа состоит из проанализированных видов рода *Lecythis* и также является политомичной. Базальное положение в пределах этой группы занимает *L. ampla* Miers, который занимает сестринское положение по отношению ко всем остальным видам рода. Более терминальное место на древе занимает *L. minor* Vell., а наиболее терминальное – два сестринских вида – *L. lurida* (Miers) S. A. Mori и *L. barnebyi* S.A.Mori, что безусловно говорит нам о близости этих видов между собой. Морфологически все 4 рода также очень похожи. Принципиальное отличие заключается лишь в размерах и цвете цветков и плодов, а также в наличии каулифлории. Так, например, *E. integrifolia* и *C. labriculata* образуют каулифлорные цветки, в отличие от видов *Lecythis* и *B. excelsa*. Последняя имеет плоды гораздо крупнее, чем у остальных представителей клады. Также отдельные незначительные различия присутствуют и в строении вегетативных органов описываемых видов. Подобное терминальное положение родов *Lecythis*, *Bertholletia*, *Corythophora* и *Eschweilera* говорит об их очень высокой степени родства.

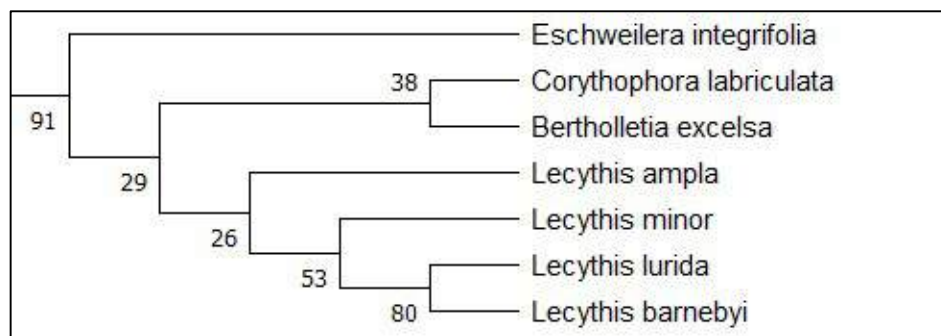


Рис. 6. Топология клады *Eschweilera—Corythophora—Bertholletia—Lecythis* на молекулярно-генетическом древе.

Суперклада Polemoniaceae

Исследованные представители семейства Polemoniaceae образуют единую суперкладу, сестринскую по отношению к суперкладе Fouquieriaceae-Lecythidaceae *s. l.*, и также состоит из нескольких более мелких клад, которые будут рассмотрены далее.

Сестринские клады: *Acanthogilia—Bonplandia—Cantua* и *Cobaea*

Представители родов *Acanthogilia*, *Bonplandia*, *Cantua* и *Cobaea* образуют одну большую кладу, являющуюся базальной в системе клад суперклады Polemoniaceae. Для наиболее точного описания ее топологии рассмотрим ее как систему, состоящую из двух сестринских клад. Первая кладка включает в себя представителей родов *Acanthogilia*, *Bonplandia* и *Cantua* (рис. 7). Наиболее базальное положение здесь занимает *Acanthogilia gloriosa* – единственный вид рода. Далее кладка разбивается на две сестринские ветви, одну из которых занимает *Bonplandia geminiflora*, другую же – представители рода *Cantua*, что согласуется с логикой, учитывая большую степень внутривидового сходства по сравнению с межродовым. Стоит отметить, что и *Acanthogilia*, и *Bonplandia* габитуально отличаются от всех представителей рода *Cantua*. Кладка *Cantua* в свою очередь образует сестринские ветви. Одна из них состоит из двух видов: *C. volcanica* J.M.Porter & Prather и *C. quercifolia* Juss. морфологически, однако, довольно сильно отличающихся друг от друга. Так, представители первого вида имеют более узкие листья, а также ярко-фиолетовые лепестки, в то время как *C. quercifolia* является более крупнолистным видом и обладает белым и более крупным венчиком. Другая ветвь включает в себя три вида, базальное положение среди которых занимает

Cantua buxifolia Juss. ex Lam. Два других вида – *C. candelilla* Brand и *C. bicolor* Lem. образуют терминальные ветви в пределах рассматриваемой клады. Примечательно, что в отличие от сестринской группы видов *Cantua*, представители данной клады гораздо более морфологически схожи друг с другом.

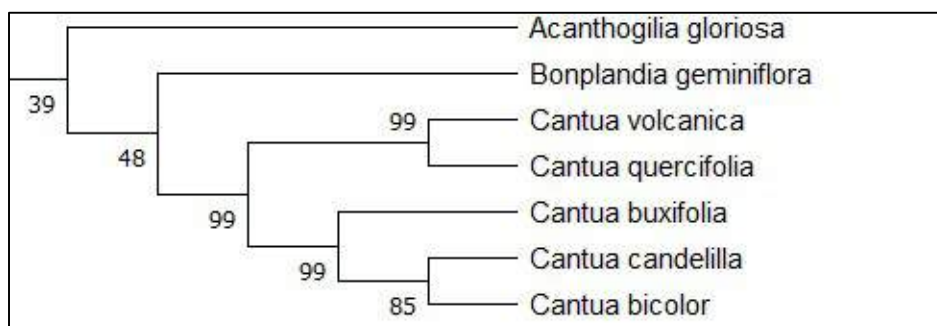


Рис. 7. Топология клады *Acanthogilia—Bonplandia—Cantua* на молекулярно-генетическом древе.

Вторая клада среди описываемой системы представлена исключительно видами рода *Cobaea* (рис. 8). Эта клада политомична, базальное положение занимает *C. minor*, все остальные виды представляют кладу, сестринскую ему. Следующим видом в политомичном ряду является *C. scandens*, а следом расположен *C. pachysepala*. Терминальное положение в этой кладе занимают *C. penduliflora* и *C. lutea*. Все 5 проанализированных видов *Cobaea* морфологически очень близки друг другу и отличаются лишь деталями морфологического строения (так, венчики *C. pachysepala* и *C. lutea* имеют желтые или бледно-кремовые оттенки, в отличие от остальных, в венчике которых доминируют фиолетовые и синие тона). Подобная топология молекулярно-генетической модели говорит о близком (и, по-видимому, рано сформировавшемся) родстве между 4 вышеуказанными родами.

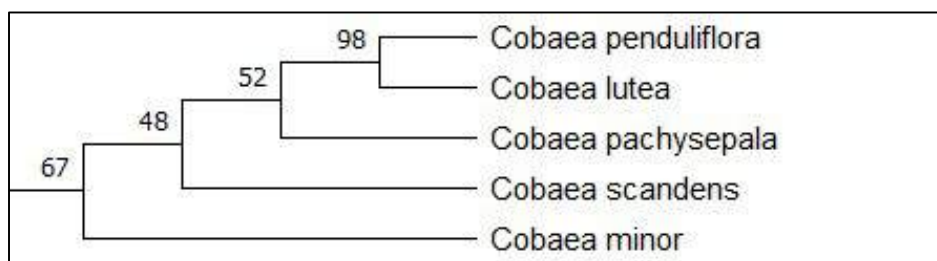


Рис. 8. Топология клады *Cobaea* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Giliastrum*

Следующая клада образована исключительно представителями рода *Giliastrum* и является сестринской двум другим (кладе *Aliciella* и системе клад из некоторых других представителей Polemoniaceae) (рис. 9). В пределах рода также наблюдается политомия. Базальное положение занимает вид *G. foetidum*, сестринский всем остальным видам *Giliastrum*. Терминальная часть этой клады имеет две ветви. В одной из них расположен вид *G. rigidulum*, в другой – два сестринских вида – *G. purpusii* и *G. castellanosii*. Стоит заметить, что обособленность рода при данной молекулярно-генетической топологии подтверждает законность рода и логически дополняет кладограмму. Морфологически эти виды также обладают очень высокой степенью сходства, почти не отличаясь друг от друга.

Клада *Aliciella*

Как и прочие «внутриродовые» клады, клада *Aliciella* демонстрирует политомию (рис. 9). Базальным видом является *A. mcvickerae*, занимающий сестринское положение к трем другим представителям рода. Оставшиеся представители дивергировали таким образом, что базальное положение стал занимать вид *A. triodon*. *A. tenuis* и *A. subnuda* занимают сестринское положение. Хотя представители рода демонстрируют межвидовые морфологические отличия, большие, чем, например, в роде *Giliastrum*, они все равно остаются в значительной мере схожи. Не очень значительные (хотя и заметные) отличия наблюдаются в строении вегетативных органов, а также в цвете венчика (так, они бывают сиреневыми, белыми или ярко красными). При рассмотрении этой группы также стоит отметить логичность выделения представителей рода *Aliciella* в отдельную кладу.

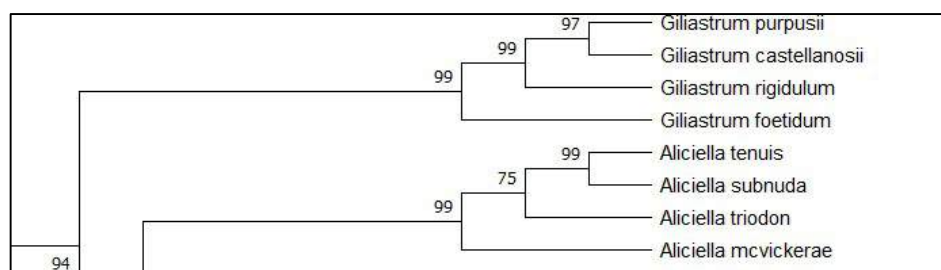


Рис. 9. Топология клад *Giliastrum* и *Aliciella* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Loeselia—Dayia*

Клада *Loeselia–Dayia* состоит из двух родов, занимающих сестринское положение (рис. 10). Первая часть клады представлена эволюционно близкими друг другу видами рода *Dayia* (*D. scabra* и *D. grantii*), морфологически также очень похожими. Вторая часть клады состоит из 5 проанализированных видов рода *Loeselia* и демонстрирует политомию. В базальной части этой клады оказался вид *L. grandiflora*, занимающий сестринское положение ко всем остальным представителям рода. Политомичный ряд продолжает вид *L. glandulosa*, а далее – *L. coerulea*. В терминальной части клады расположены сестринские друг другу *L. mexicana* и *L. ciliata*. Морфологически исследованные виды рода *Loeselia* также демонстрируют сходство друг с другом, отличаясь лишь отдельными особенностями развития вегетативных частей (например, формой и размером листьев), а также цветом венчика. Таким образом, подобная топология этой клады говорит о близком родстве родов *Dayia* и *Loeselia*.

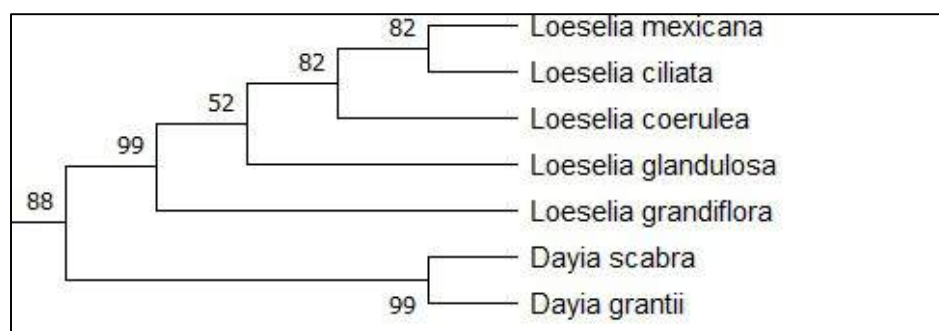


Рис. 10. Топология клады *Loeselia–Dayia* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Ipomopsis—Bryantiella*

Следующая клада представляет собой набор исследованных видов рода *Ipomopsis* и единственный проанализированный вид *Bryantiella* (рис. 11). *Bryantiella palmeri* занимает базальное положение в пределах всей клады и является сестринской всем представителям *Ipomopsis*. В отличие от других «внутриродовых» клад, *Ipomopsis* не демонстрирует однозначную политомию, а разбивается на две сестринских клады. Первая из них связывает два вида – *I. gossypifera* и *I. congesta*. Морфологически они также очень близки и отличаются лишь размером цветков. Вторая клада рода *Ipomopsis* состоит из трех видов. Базальное положение занимает *I. tenuifolia*, являющийся сестринским к двум другим близким видам – *I. rubra* и *I. aggregata*. В этой кладе базальный вид габитуально довольно сильно отличается от

сестринских представителей терминальной части клады (в частности, отличается внешний вид вегетативных органов и цвет венчиков – у последних они имеют характерную пятнистость, в то время как венчики *I. tenuifolia* однотонно красные). Стоит также отметить сильное морфологическое отличие *B. palmeri* от всех исследованных видов *Ipomopsis*. Несмотря на это, конфигурация клад демонстрирует эволюционную близость вышеуказанных родов.

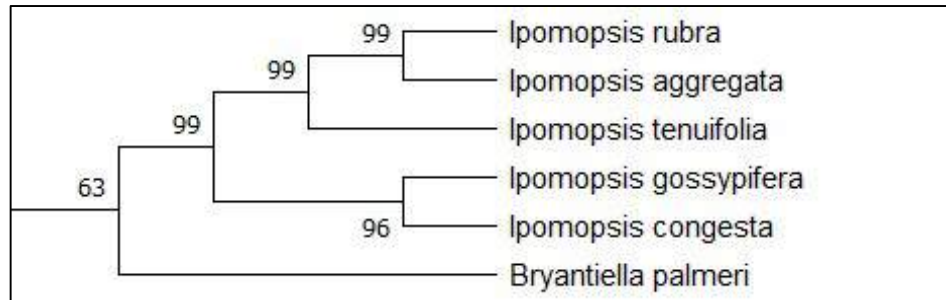


Рис. 11. Топология клады *Ipomopsis—Bryantiella* на молекулярно-генетическом древе.

Сестринские клады: *Loeseliastrum—Langloisia—Microgilia* и *Eriastrum*

Наконец, терминальную часть рассматриваемой крупной системы клад занимают две сестринские клады. Первая включает в себя представителей трех родов: *Microgilia*, *Langloisia* и *Loeseliastrum* (рис. 12). Базальное положение занимает вид *Microgilia minutiflora*, сестринский кладе с включенными в нее родами *Langloisia* и *Loeseliastrum*. Первый (*Langloisia setosissima*) оказывается наиболее базальным среди всех оставшихся (видов *Loeseliastrum*). Среди же представителей рода *Loeseliastrum* базальным оказался вид *L. depressum*, остальные – *L. matthewsii* и *L. schottii* образовали сестринскую пару. Стоит подчеркнуть, что несмотря на хорошо заметные морфологические отличия между этими пятью видами (отличия наблюдаются и в размерах, и в характере вегетативных органов, и во внешнем виде цветков), все равно габитуально они достаточно близки. Таким образом, топология иллюстрирует эволюционную близость этих трех родов друг с другом, а также с родом *Eriastrum*, хотя в последнем случае, она не так сильна.

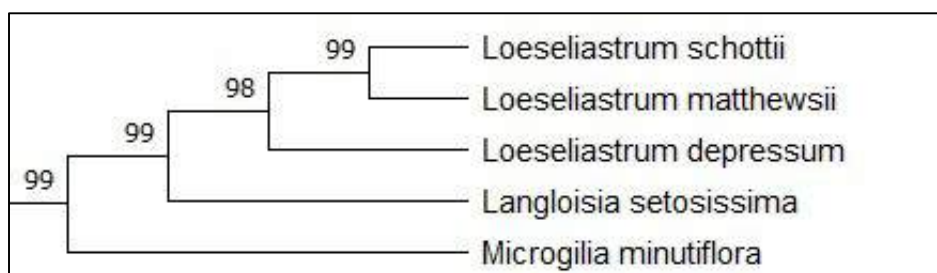


Рис. 12. Топология клады *Loeseliastrum—Langloisia—Microgilia* на молекулярно-генетическом древе.

Вторая клада занята исключительно представителями рода *Eriastrum* и не демонстрирует политомию (рис. 13). Она разбивается на две сестринских клады. Первая состоит из родственных видов *E. wilcoxii* и *E. signatum*, которые морфологически также чрезвычайно сильно схожи друг с другом. Другая же часть этой клады состоит из трех видов *Eriastrum*, базальным из которых оказывается вид *E. harwoodii*, другие же образуют сестринские ветви – *E. virgatum* и *E. filifolium*. Примечательно, что если в первой кладе между видами наблюдалось сильное габитуальное сходство, то во второй они, несмотря на общее сходство, заметно отличаются (в частности, размерами и окраской цветков). Подобное положение представителей *Eriastrum* оправдывает их выделение в собственный род.

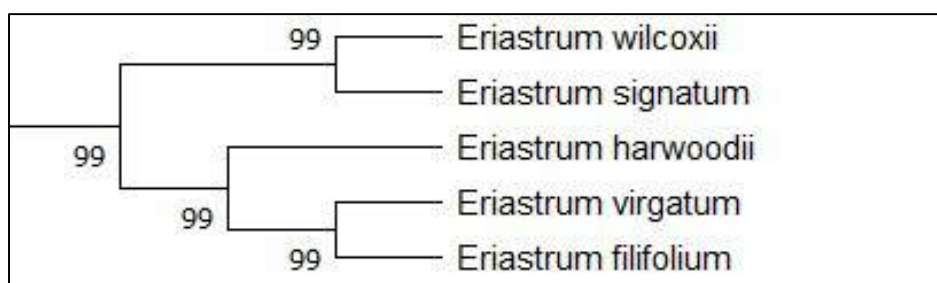


Рис. 13. Топология клады *Eriastrum* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Saltugilia*

Следующая клада представляет два сестринских вида рода *Saltugilia* (*S. caruifolia* и *S. australis*), выделяющихся среди остальных и, таким образом, дополняющих логику кладограммы (рис. 14). Оба вида фенотипически очень близки и отличаются лишь особенностями строения вегетативных органов, а также размером и окраской цветков.

Клада *Lathrocasis—Gilia*

Данная клада демонстрирует эволюционную близость между представителями рода *Gilia* и *Lathrocasis* (рис. 14). Единственный исследованный представитель рода *Lathrocasis* – *L. tenerrima* занимает базальную часть этой клады. Таким образом, мы имеем право считать эти роды сестринскими. Другая часть состоит исключительно и представителей рода *Gilia*, которые дивергируют еще на две сестринские клады. Первую часть составляют два вида – *G. cana* и *G. inconspicua*, морфологически чрезвычайно близкие друг другу. Другая же часть клады состоит из трех видов *Gilia*. Базальное положение здесь занимает вид *G. stellata*, а сестринскими ему и друг другу являются *G. laciniata* и *G. angelensis*. Все три вида также очень схожи внешне, отличаясь лишь оттенками венчика. Стоит отметить, что и *L. tenerrima* не сильно отличается от представителей рода *Gilia*, что также оправдывает сестринское положение этих родов.

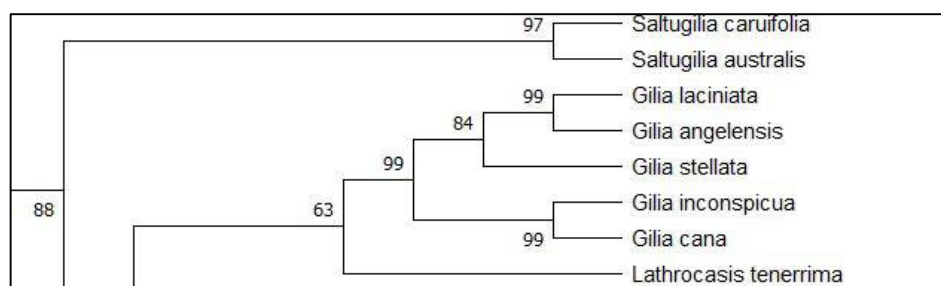


Рис. 14. Топология клады *Saltugilia* и *Lathrocasis—Gilia* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Allophyllum*

Следующая клада объединяет два вида рода *Allophyllum*, образующих друг с другом сестринские ветви (рис. 15). Их дивергенция от остальных представителей Polemoniaceae также дополняет логику кладограммы и оправдывает существование рода. Фенотипически исследованные нами виды – *A. gilioides* и *A. divaricatum* – также очень схожи и отличаются лишь формой и размерами листьев, а также цветов венчика.

Клада *Navarretia—Collomia*

Представители клады *Navarretia—Collomia* дивергировали достаточно интересным образом (рис. 15). Базальную часть занимают четыре представителя *Navarretia*, образовав политомию. В основании ее находится *N. squarrosa*, являющаяся сестринской трем другим видам. Несколько более

терминальное положение занимает *N. breweri*, а у «вершины» расположены два сестринских друг другу вида – *N. divaricata* и *N. atractyloides*. Морфологически отличаются друг от друга *N. squarrosa* и *N. breweri*. Так, первая гораздо крупнее и образует голубые цветки, в то время как вторая – желтоцветковая и имеет гораздо меньшие размеры. *N. divaricata* и *N. atractyloides* же гораздо более схожи и отличаются в основном только цветом венчика.

Другая часть клады состоит из представителей родов *Navarretia* и *Collomia*, образующих друг с другом сестринское положение. Из представителей первого рода базальное положение занимает *N. involucrata* Ruiz & Pav. Остальные виды образуют попарно сестринские ветви. Первую из них заняли *N. saximontana* и *N. intertexta*. Вторую образуют *N. minima* и *N. leucocephala*. Стоит отметить, что представители этой клады *Navarretia* демонстрируют гораздо большую морфологическую схожесть между собой, чем представители предыдущей клады, состоящей из представителей этого же рода.

Наконец, сестринское положение ко второй кладе *Navarretia* занимают представители рода *Collomia*. Базальное положение занимают два сестринских вида – *C. rawsoniana* и *C. debilis*, габитуально похожие друг на друга и отличающиеся лишь размерами и оттенками цветков. Остальные же виды образуют попарно сестринские клады. Одну из них формируют *C. mazama* и *C. linearis*, демонстрирующие, несмотря ни на что, довольно заметные фенотипические отличия. Вторую составляют *C. grandiflora* и *C. biflora*, в целом, немного более схожие между собой, чем ранее описанные виды, но все равно хорошо различимые. Большой интерес составляет то, что при подобной топологии кладограммы род *Collomia*, находящийся в терминальной ее части, должен быть включен в состав рода *Navarretia* и не обособляется в рамках рассматриваемой модели.

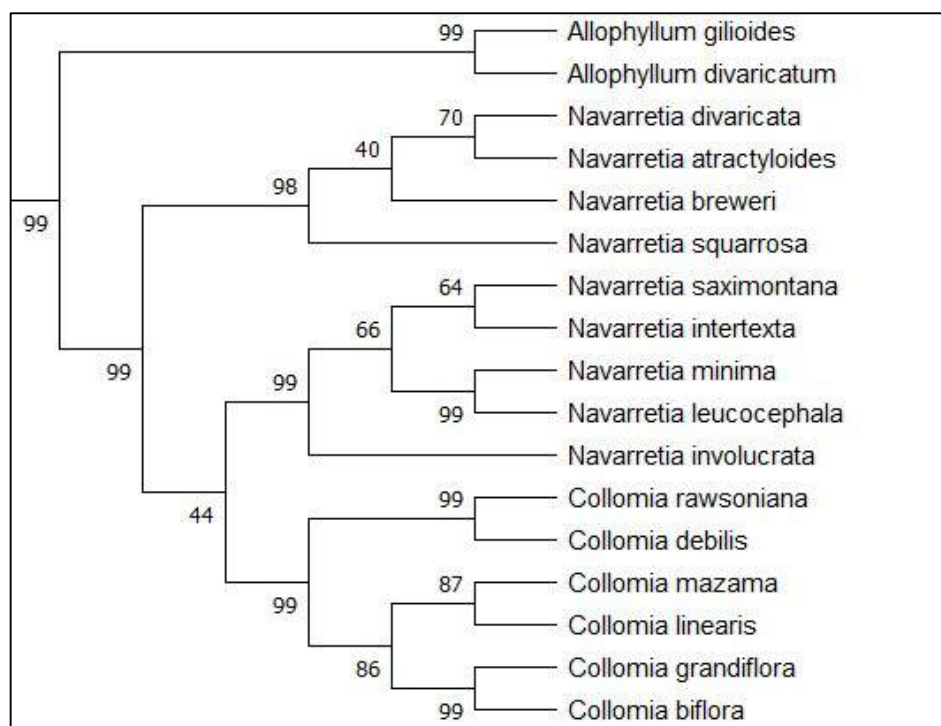


Рис. 15. Топология клад *Allophyllum* и *Navarretia–Collomia* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Polemonium*

Клада, формирующаяся из представителей типового рода семейства – рода *Polemonium* – политомична (рис. 16), а потому логично рассматривать ее как серию видов, каждый последующий из которых будет находиться ближе к терминальной части клады. Наиболее базальное положение занимает вид *P. micranthum* Benth., являющийся, таким образом, сестринским всем остальным представителям рода. Следующее положение в серии занимают *P. reptans* и *P. pulcherrimum*. Перечисленные виды демонстрируют заметные морфологические отличия друг от друга, что также соответствует логике кладограммы. Серию политомии продолжают два сестринских вида – *P. pauciflorum* и *P. californicum*, сильно отличающиеся как между собой, так и от вышеописанных представителей рода. Ряд продолжают виды *P. foliosissimum* и *P. chinense*, довольно схожие друг с другом морфологически. Еще более терминальное положение в этой кладе занимают *P. caucasicum* и *P. caeruleum*, также очень схожие друг с другом. Наконец, терминальную часть клады занимают сестринские друг другу *P. viscosum* и *P. boreale*. Морфологически

эти виды также очень близки друг другу. Подобное положение рода *Polemonium* на кладограмме полностью соответствует логике его выделения.

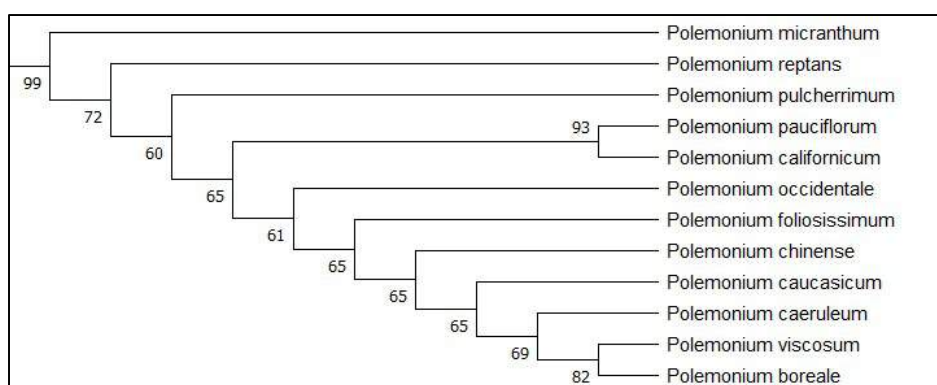


Рис. 16. Топология клады *Polemonium* на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Linanthus*

Следующая клада состоит целиком из представителей рода *Linanthus* (рис. 17). Она включает в себя все три исследованных вида. Базальным является вид *L. bigelovii*, а терминальную часть клады образуют *L. dichotomus* и *L. bellus*. Примечательно, что базальный *L. bigelovii* и *L. dichotomus* демонстрируют гораздо большее морфологическое сходство между собой (основным отличием является размер цветка), чем между сестринскими видами. Положение *Linanthus* на кладограмме согласуется с логикой его выделения в собственный род.

Клада *Gymnosteris*

Два исследованных представителя рода *Gymnosteris* – *G. parvula* A.Heller и *G. nudicaulis* (Hook. & Arn.) Greene образуют на молекулярно-генетическом древе собственную кладу, что отражает степень логической достоверности рода, и формируют сестринские ветви (рис. 17). Нужно отметить, что фенотипически виды заметно отличаются.



Рис. 17. Топология клад *Linanthus* и *Gymnosteris* на молекулярно-генетическом древе.

Положение ветвей *Leptosiphon* и *Microsteris*

Последние рассматриваемая нами клада будут включать представителей только одного рода – *Phlox*, но стоит отдельно упомянуть о положении на молекулярно-генетической модели представителей родов *Leptosiphon* и *Microsteris* (рис. 18). Представитель первого рода – *L. nuttallii* занимает собственную и наиболее базальную ветвь, а вид *Microsteris gracilis* находится немного терминальнее, вплотную приближаясь к кладе *Phlox*. Расположение обоих видов согласуется с логикой их выделения в собственный род. Морфологически эти виды также сильно отличаются друг от друга, что также дополняет логику молекулярно-генетической модели.

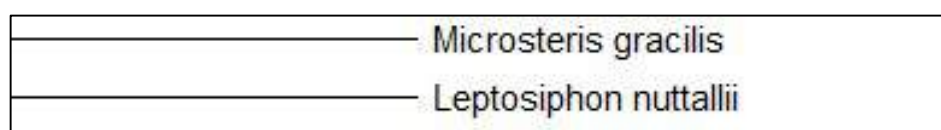


Рис. 18. Ветви *Leptosiphon* и *Microsteris* на молекулярно-генетическом древе.

Все исследованные нами представители клады *Phlox* дивергировали на две довольно крупных клады, которые названы нами клада *Phlox*—1 и клада *Phlox*—2.

Клада *Phlox*—1

Клада *Phlox*—1 включает в себя 12 представителей рода (рис. 19). Базальное положение в ней занимают два сестринских вида – *P. drummondii* и *P. cuspidata*. Оба вида морфологически схожи друг с другом, отличаясь в основном цветом венчика (в первом случае он розовато-сиреневый, во втором – фиолетовый). Другие представители *Phlox* разбились на две сестринские политомичные клады. Первая из них объединяет четыре вида, а наиболее базальное положение из них достигает *P. paniculata*. Ряд политомии продолжает *P. ovata*. В терминальной части этой клады расположены сестринские виды *P. sibirica* и *P. maculata*. Стоит отметить, что морфологически все четыре вида также схожи. Базальное положение в другой политомичной кладе, состоящей из шести видов, занимает вид *P. glaberrima*. Дальнейший ряд продолжается другими видами – *P. divaricata*, *P. carolina* и *P. amplifolia*. Терминальную часть занимают сестринские друг другу *P. pilosa*

и *P. amoena*. Представители этой клады тоже демонстрируют фенотипическую схожесть, при этом отличаясь от видов другой политомичной клады (в основном, размерами цветков).

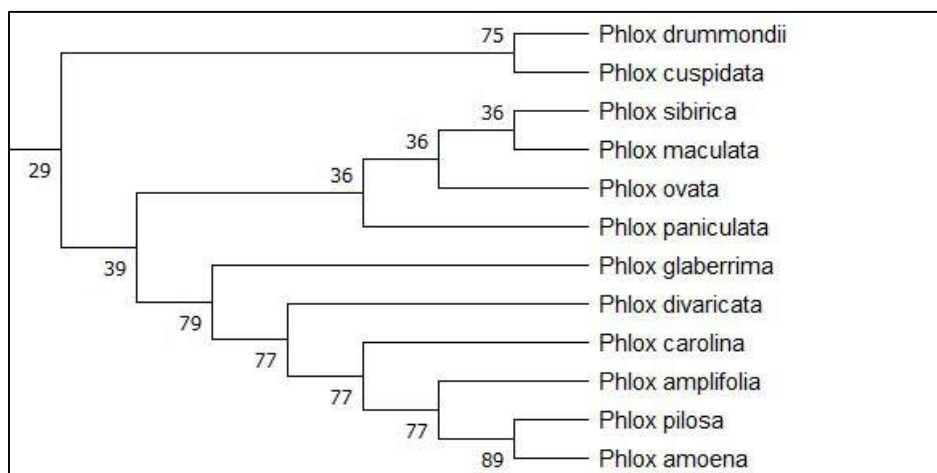


Рис. 19. Топология клады *Phlox*—1 на молекулярно-генетическом древе.

Клада *Phlox*—2

Другая клада *Phlox* демонстрирует значительно меньшее количество политомий и большее число сестринских групп (рис. 20). Так, она сразу образует бифуркацию. В первой части расположено пять видов, разбитых еще на две группы. Первую группу занимают сестринские друг другу виды *P. hoodii* и *P. douglassii*, схожие вегетативно, но отличающиеся внешним видом цветков (в первом случае цветки белые и более мелкие, а во втором – значительно крупнее и имеют сиреневую окраску). Вторую группу образуют три вида, базальным из которых является *P. diffusa*, а в ее терминальной части расположены *P. richardsonii* и *P. condensata*. Стоит отметить, большую схожесть базального вида с *P. condensata* и чуть большее (хотя и не очень значительное) морфологическое отличие *P. richardsonii* от сестринского вида.

Вторая часть клады *Phlox*—2 занята девятью видами *Phlox* и также разделяется, в целом, на две группы. Первая группа политомична и образована четырьмя представителями. Базальное положение занимает вид *P. caespitosa*, а ряд политомии продолжает *P. longifolia*. В терминальной части группы расположены *P. pulvinata* и *P. alyssifolia*. В целом, виды морфологически схожи и отличаются, в основном, формой, размерами и цветом цветков. Наконец, вторая группа образована пятью видами. Два из них, *P. nivalis* и *P. austromontana*, образуют между собой

сестринские ветви и расположены в основании (являются базальными) всей группы. Несколько ближе к «вершине» дерева локализован *P. nana*. В самой терминальной части находятся *P. bifida* и *P. subulata*. Примечательно, что морфологически эти виды отличаются друг от друга больше, чем представители другой группы, причем отличия эти состоят как в размерах, строении и форме вегетативных органов, так и в цвете, размерах цветков. Обособленное положение всего рода *Phlox*, безусловно, дополняет логику всего молекулярно-генетического дерева.

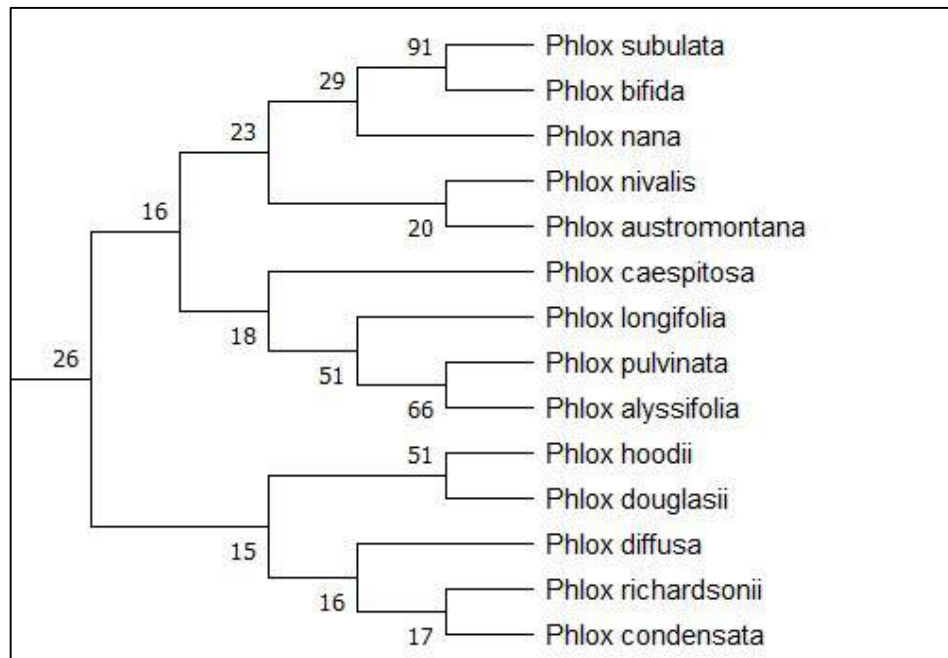


Рис. 20. Топология клады *Phlox*—2 на молекулярно-генетическом древе.

3.2. КАЛИБРОВАННАЯ МОДЕЛЬ

После калибровки молекулярно-генетической кладограммы мы получили древо с наложенными в точки бифуркаций числами, которые указывают на время, в пределах которого происходили дивергенции конкретных клад. Эта модель была получена с использованием палеоботанических материалов. Возраст находок и их морфологическая близость к различным таксонам, описанная в литературных источниках, позволили нам выбрать конкретные точки бифуркации и задать возраст этих дивергенций.

Полученная модель (рис. 21) позволяет нам построить гипотетические треки расселения представителей семейств *Lecythidaceae s. l.*, *Fouquieriaceae* и *Polemoniaceae*, а также время распространения растений по этим трекам. Указанные нами геологические периоды соответствуют подразделениям Международной стратиграфической шкале и границам, ратифицированным МСГН (Международным союзом геологических наук) по состоянию на март 2008 года (Ogg, Ogg & Gradstein, 2008).

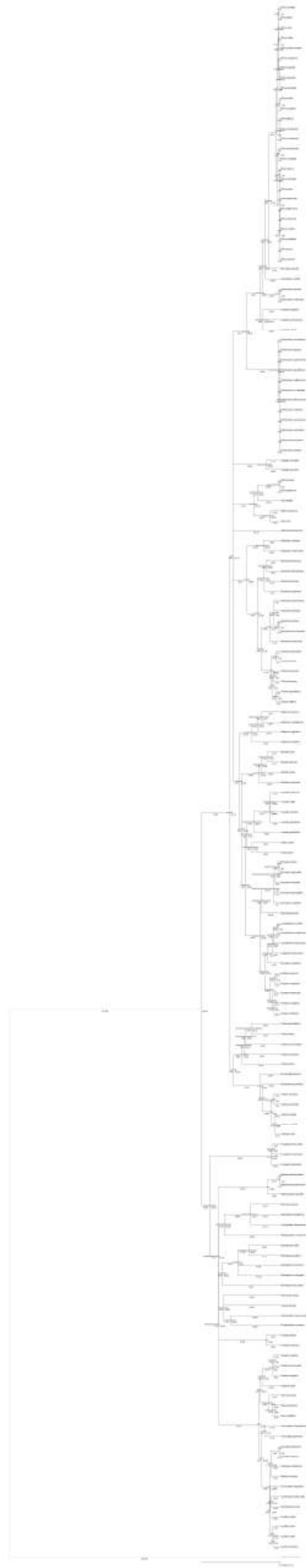


Рис. 21. Калиброванная кладограмма семейств Lecythidaceae s. l., Fouquieriaceae и Polemoniaceae (топология: гены rbcL, matK, ndhF и спейсер trnL-trnF). Длины серых линий в точках бифуркаций указывают на временной диапазон возможной дивергенции клады.

Исходя из результатов калибровки, мы можем датировать время дивергенции суперклад Fouquieriaceae—Lecythidaceae s. l. и Polemoniaceae приблизительно в 88,7 млн лет назад, то есть в коньякском ярусе верхнего мела, что согласуется с более ранними результатами наших исследований, при построении калиброванной кладограммы представителей семейства Lecythidaceae s. l. В дальнейшем описании мы будем рассматривать дивергенции внутри суперклад, в том числе и те, которые были датированы на основании литературных палеоботанических данных.

Суперклада Fouquieriaceae—Lecythidaceae s. l.

Клада *Fouquieria*

Обособление представителей семейства Fouquieriaceae от Lecythidaceae s. l., по-видимому, произошло раньше дифференциации Lecythidaceae, что позволяет считать род *Fouquieria* монотипным родом собственного семейства. Эта дивергенция датирована 79 млн лет и произошла в кампанском ярусе верхнего мела (тогда, как древнейшие Lecythidaceae s. l., использованные нами для калибровки найдены в отложениях маастрихтского яруса). Дифференциация рода *Fouquieria* происходила гораздо позже (рис. 22). Базальный вид *F. splendens*, растущий в области Береговых хребтов и на севере Кордильер Мексики, датирован 10 млн лет (соответствует тортонскому ярусу миоцена), дифференциация же остальных исследованных видов – *F. columnaris*, растущей в пределах Западной Сьерра-Мадре, и *F. fasciculata*, распространенной в Мексиканском нагорье, – произошла приблизительно 8-9 млн лет назад – в конце тортонского яруса.

Клада *Napoleonaea*

Среди всех Lecythidaceae s. l. клада *Napoleonaea* представленная видами одноименного рода занимает наиболее базальное положение. Ее дивергенция произошла приблизительно 70 млн лет назад (что соответствует маастрихтскому ярусу верхнего мела), в дальнейшем представители клады развивались обособленно. Вероятно, в самом конце лангского яруса, в миоцене (около 13,8 млн лет назад) образовался базальный вид клады – растущий в области впадины Конго *N. imperialis*

(рис. 22). Примечательно, что дивергенция двух других исследованных видов – *N. heudelotii*, растущего в области нагорья Фута-Джалон и конголезского вида *N. gabonensis* произошла гораздо позже – в конце тибанийского яруса плейстоцена (140 тыс. лет назад), а значит долгое время они развивались как единый вид.

Клада *Scytopetaloidae*

Как и представители *Napoleonaea*, виды клады *Scytopetaloidae* дивергировали в маастрихтском ярусе верхнего мела, но несколько позже – порядка 68,7 млн лет назад. По-видимому, довольно рано произошло обособление обитающего в области впадины Конго и в пределах Северо-Гвинейской возвышенности *Rhaptetalum coriaceum* – 62,9 млн лет назад, что соответствует датскому ярусу палеоцена. Остальные представители клады дивергировали сильно позже – три рода – конголезские *Scytopetalum klaineum* и *Brazzeia soyauxii*, а также амазонский *Asteranthos brasiliensis* образовались, судя по результатам калибровке 33,1 млн лет назад – в начале рюпельского яруса олигоцена (рис. 22).

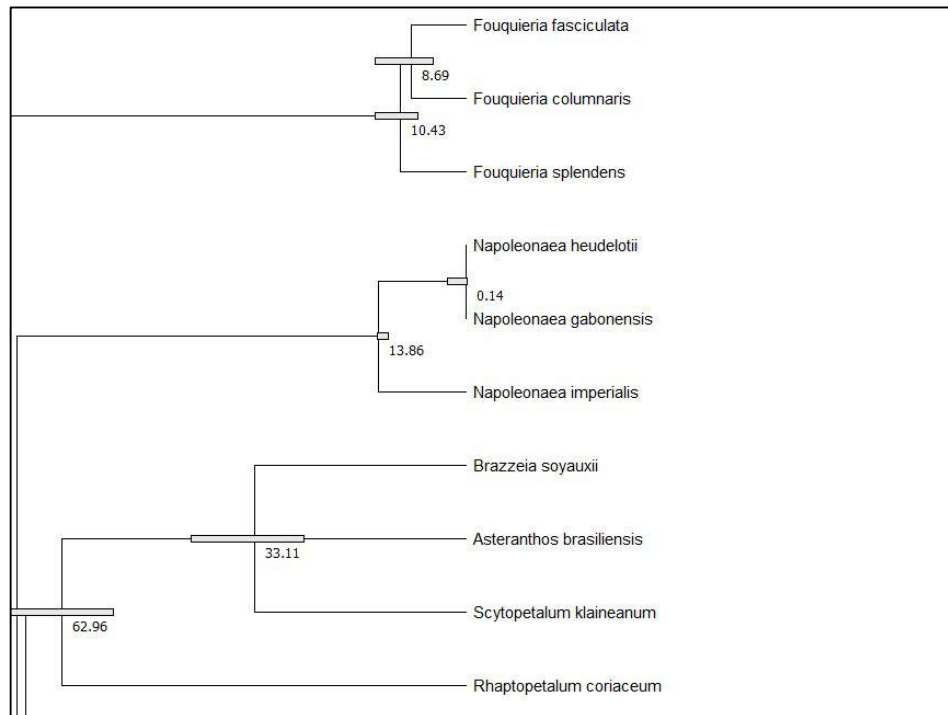


Рис. 22. Дивергенции представителей клад *Fouquieriaceae*, *Napoleonaea* и *Scytopetaloidae*.

Клада *Barringtonioideae*

Дивергенция подсемейства *Barringtonioideae* вероятнее всего происходила с обособлением *Scytopetaloidae*. Так, основываясь на палеоботанических данных, мы считаем, что дивергенция всего подсемейства происходила в маастрихтском ярусе, в конце верхнего мела, поскольку именно этим временем (в нашей модели порядка 68,7 млн лет) датирована находка ископаемой древесины *Barringtonioxylon deccanense* и *B. eopterocarpum*. Наиболее базальный вид из рода *Barringtonia* – обитающая сейчас на острове Борнео *B. lanceolata* дивергировала в датском ярусе палеоцена (около 64,8 млн лет). Широко распространенный в Восточной Африке и на Мадагаскаре, в Южной и Юго-Восточной Азии вид *B. racemosa*, а также *B. acutangula*, также обитающая в Южной и Юго-Восточной Азии, а также в Австралии дивергировали несколько позже – 47,8 млн лет назад, что соответствует самому концу ипрского яруса эоцена. Обособление двух других видов – *B. asiatica*, обладающего ареалом, схожим с *B. racemosa* и меланезийского *B. edulis* происходило, по-видимому, 35,2 млн лет назад, в приабонском ярусе эоцена (рис. 23).

Базальные виды другой части клады – широко распространенный на Малайском архипелаге и в Австралии *Planchonia careya* и южный, юго-восточноазиатский *Careya arborea* дивергировали около 63,6 млн лет назад, также в датском ярусе. Два других вида – *Chydenanthus excelsus*, произрастающий в Индокитае и на Малайском архипелаге и *Petersianthus macrocarpus*, обитающий в пределах всей Центральной Африки, обособились приблизительно в 55,9 млн лет – в ипрском ярусе (рис. 23).

Клада Foetidioideae

Представители клады *Foetidioideae* обособились, по-видимому, сильно позже. Так, дивергенция мадагаскарского вида *Foetidia mauritiana* и *F. obliqua*, обитающего, помимо Мадагаскара, почти повсеместно в Восточной Африке, произошла около 15,5 млн лет назад – в лангском ярусе. Следующие клады, расположенные, в целом, в терминальных участках суперклады *Fouquieriaceae*—*Lecythidaceae s. l.* возникли гораздо позже (рис. 23).

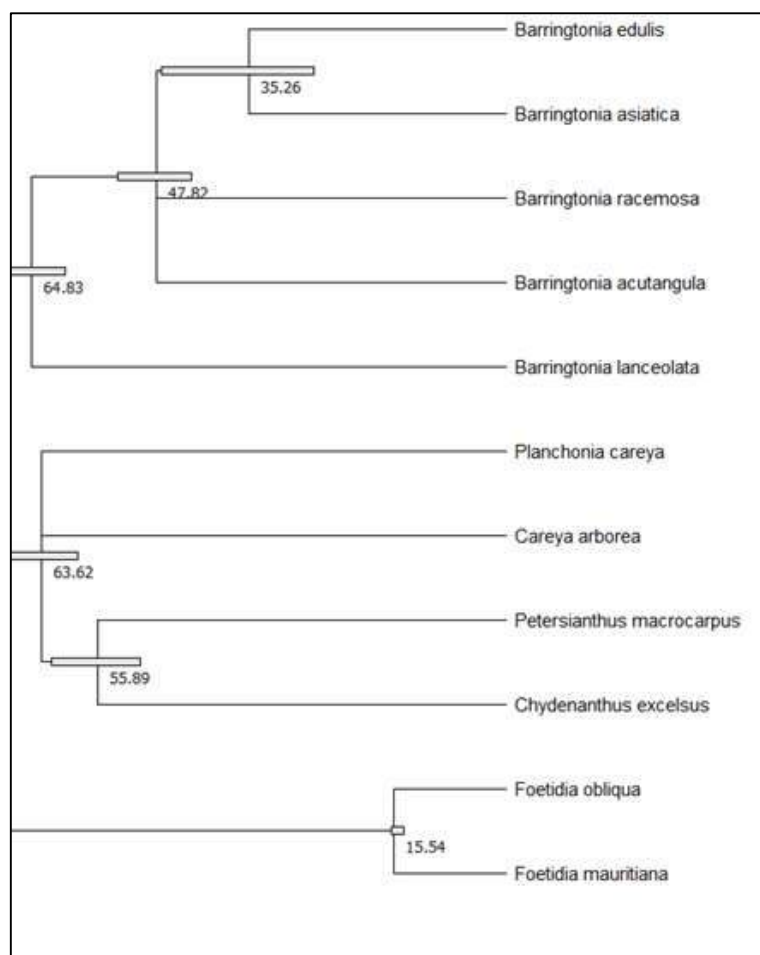


Рис. 23. Дивергенции представителей клад Barringtonioideae и Foetidioideae.

Клада *Gustavia*—*Grias*

Исходя из результатов калиброванной модели, мы можем определить приблизительное время дивергенции этой клады в 23,5 млн лет, что соответствует хаттскому ярусу олигоцена. Обособление же самих родов в пределах клады произошло уже в миоцене – в аквитанском ярусе, 22,5 млн лет назад. Базальный вид *Gustavia* – *G. dubia*, произрастающий на севере Южной Америки дивергировал около 19,9 млн лет – в бурдигальском ярусе миоцена. Другие виды обособились гораздо позже, так, датировка амазонского вида *G. augusta* соответствует 8,8 млн лет (тортонский ярус), а сестринские центральноамериканские виды – *G. superba* и *G. monocalis* дифференцировались около 7,5 млн лет назад (в конце тортонского яруса) (рис. 24).

Базальный вид рода *Grias* – *G. peruviana*, обитающий в Северных Андах, дивергировал приблизительно 12 млн лет назад, в серравальском ярусе

миоцена, а бифуркация между сестринскими *G. multinervia*, растущим в Северных Андах и Кордильерах Центральной Америки и также центральноамериканским *G. cauliflora* произошла примерно 8 млн лет назад – в тортонском ярусе (рис. 24).

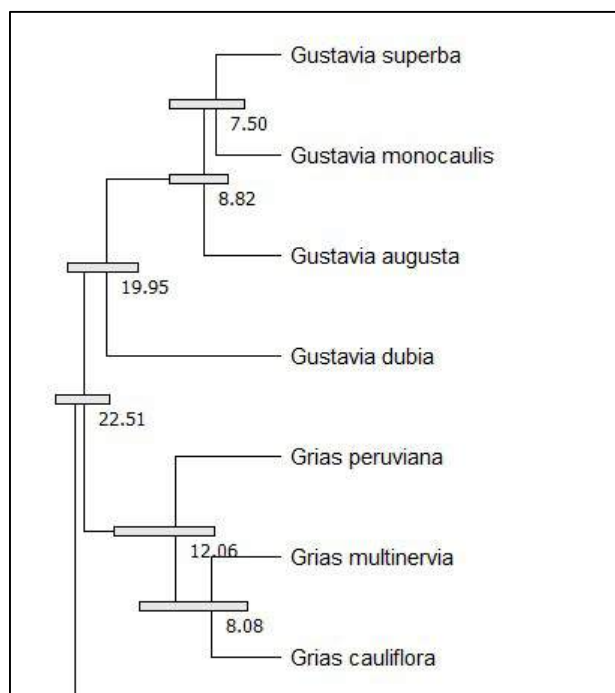


Рис. 24. Дивергенции представителей клады *Gustavia—Grias*.

Клада *Couropita*

Дивергенция клады *Couropita* произошла 20,8 млн лет назад – в аквитанском ярусе. Основываясь на палеонтологических данных, мы считаем время обособления видов *Couropita* (в нашем исследовании *C. guianensis*, произрастающей повсеместно на севере Южной Америки и центральноамериканской *C. nicaraguarensis*) соответствует 17,4 млн лет (бурдигальский ярус миоцена), что согласуется с ископаемыми находками *Couropita santanderiensis* (рис. 25).

Клада *Couratari—Cariniana—Allantoma*

Обособление клады, объединяющей представителей родов *Couratari*, *Cariniana* и *Allantoma*, обитающих на севере Южной Америки, произошло, вероятно, 11,7 млн лет назад, в сerratальском ярусе, причем, судя по полученной нами модели, дивергенция всех трех родов происходила, более-менее, одновременно. Стоит добавить, что, по-видимому, исследованные нами виды *Couratari* (*C. calycina* и *C. guianensis*) довольно молоды, и их обособление происходило всего 760 тыс. лет назад, в самом конце калабрийского яруса плейстоцена (рис. 25).

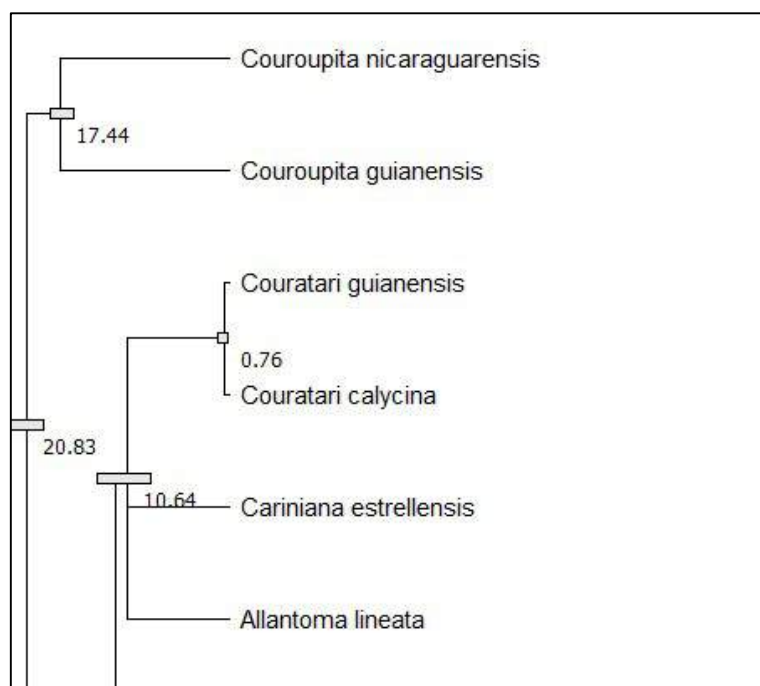


Рис. 25. Дивергенции представителей клад *Couroupita* и *Couratari—Cariniana—Allantoma*.

Клада *Eschweilera—Corythophora—Bertholletia—Lecythis*

Наконец, дивергенция обитающих на севере Южной Америки и наиболее терминальной группы видов семейства Lecythidaceae *s. l.* (в нашем исследовании – центральноамериканский и североандийский *Eschweilera integrifolia*, занимающий в пределах клады базальное положение, гвианский *Corythophora labriculata* и амазонский *Bertholletia excelsa*) произошла около 10,9 млн лет назад, в тортонском ярусе. Причем, исходя из результатов кладограммы, все 4 рода также обособлялись более-менее независимо. Дивергенция терминальных видов *Lecythis* происходила 8,3 млн лет назад – в тортонском ярусе. Расположенные в самой «верхней» части кладограммы виды – амазонские и бразильские *L. lurida* и *L. barnebyi*, образующие сестринские ветви, дивергировали 7,8 млн лет назад – в самом конце тортонского яруса (рис. 26).

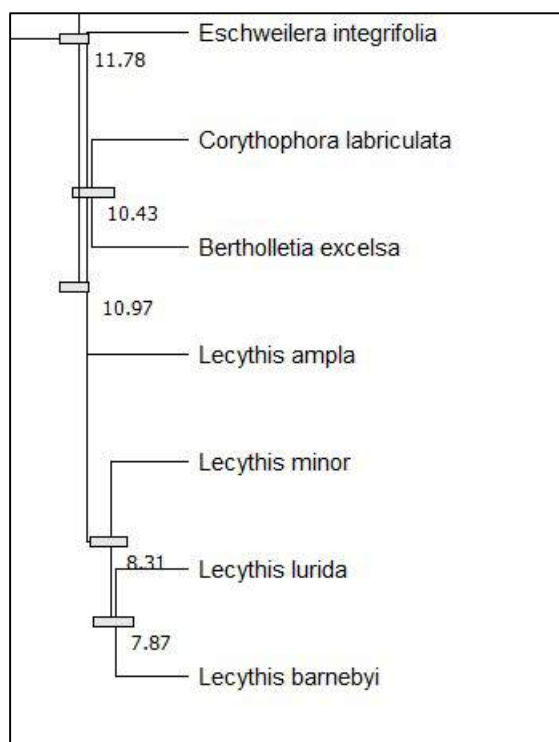


Рис. 26. Дивергенции представителей клады *Eschweilera—Corythophora—Bertholletia—Lecythis*.

Суперклада Polemoniaceae

Сестринские клады: *Acanthogilia—Bonplandia—Cantua* и *Cobaea*

Среди всех представителей семейства Polemoniaceae наиболее рано дивергировавшей группой, по-видимому, являлись роды *Acanthogilia*, *Bonplandia* и *Cantua*, а также род *Cobaea*, который занимает сестринское положение по отношению к первым трем родам. Их обособление происходило около 56,7 млн лет назад, в танетском ярусе палеоцена. Дивергенция же этих сестринских клад между собой, вероятно, произошла уже в ипрском ярусе, около 52,2 млн лет назад. Наиболее базальный исследованный вид первой клады – *Acanthogilia gloriosa*, произрастающая в пределах Западной Сьерра-Мадре, обособился 21,9 млн лет назад, в аквитанском ярусе. Другой вид, также находящийся довольно близко к основанию клады – *Bonplandia geminiflora*, растущий в Кордильерах Мексики, – дивергировал 19,9 млн лет назад (в бурдигальском ярусе). Дивергенция же видов рода *Cantua* происходила сильно позже. Сестринские виды *C. volcanica* и *C. quercifolia*, растущие в Центральном и Эквадорских Андах, обособлялись 9,3 млн лет назад, в тортонском ярусе, а их дивергенция соответствует 7 млн лет (мессинский ярус миоцена). Другие

виды *Cantua* – центрально-андийские *C. buxifolia*, *C. candelilla* и *C. bicolor* дивергировали 5,2 млн лет назад, в занкльском ярусе плиоцена (рис. 27).

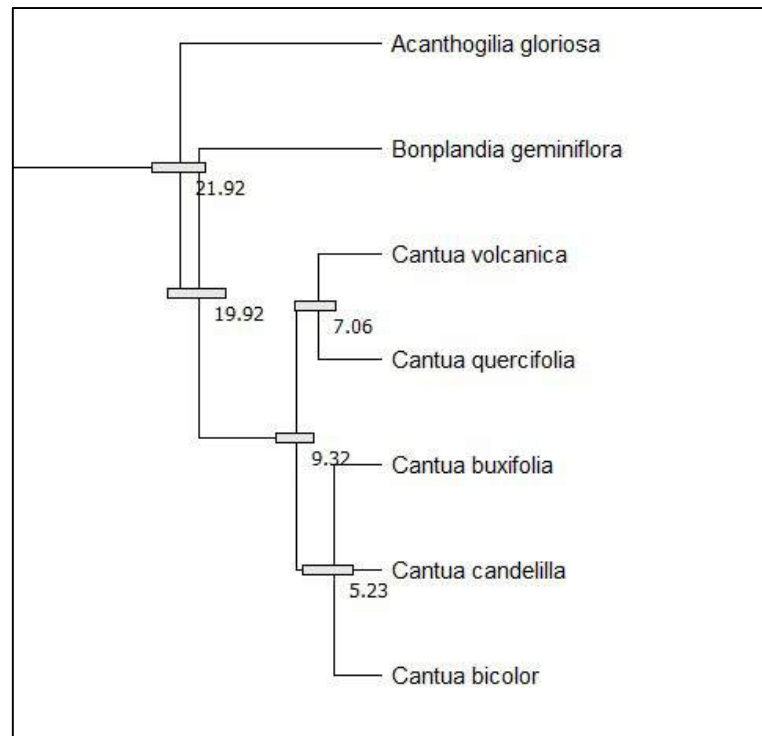


Рис. 27. Дивергенции представителей клады *Acanthogilia*—*Bonplandia*—*Cantua*.

Представители рода *Cobaea* обособлялись постепенно: 42,4 млн лет – центральноамериканский и мексиканский вид *C. minor* (лютетский ярус эоцена), 40,6 млн лет – *C. scandens*, растущий в Кордильерах Мексики (бартонский ярус эоцена), 38,6 млн лет – *C. pachysepala*, обитающий в Кордильерах Центральной Америки (также бартонский ярус эоцена). Дивергенция терминальных сестринских видов (*C. penduliflora*, растущего в области Льянос-Ориноко, и *C. lutea*, распространенного широко в Центральной Америке и на севере Южной Америки) соответствует возрасту в 32,6 млн лет (рюпельский ярус олигоцена) (рис. 28).

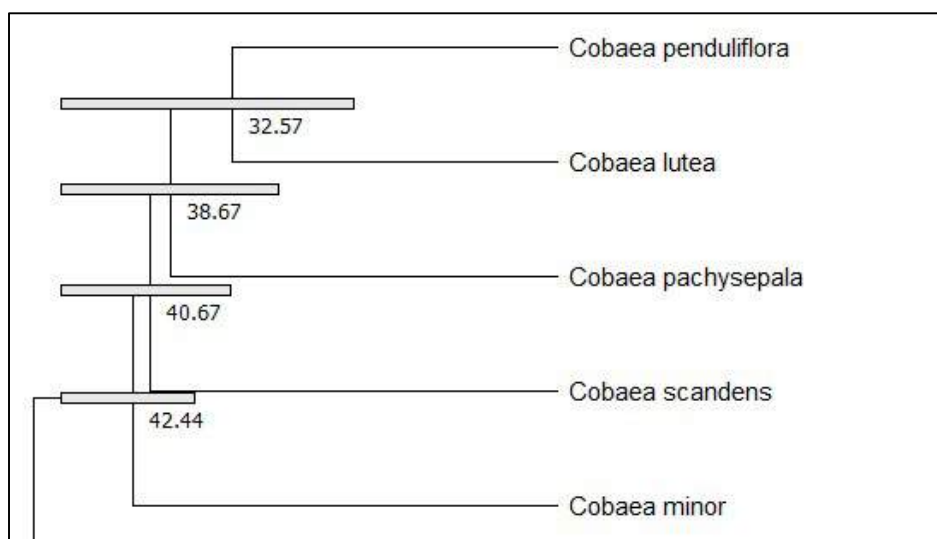


Рис. 28. Дивергенции представителей клады *Cobaea*.

Клада *Giliastrum*

Дивергенция клады, содержащей виды рода *Giliastrum* произошла, вероятно, 45,6 млн лет назад, в лютетском ярусе эоцена. Клада политомична, а потому дивергенция видов, судя по полученной модели, происходила постепенно. Ранние представители *Giliastrum*, в частности, базальный *G. foetidum*, растущий в области прекордильеров и пампинских съерр, дивергировали 32,2 млн лет назад (в рюпельском ярусе). Другой близкий к основанию клады вид *G. rigidulum*, обитающий в области Береговых хребтов, Западной Сьерра-Мадре и Мексиканском нагорье, обособился 25,4 млн лет назад, в хаттском ярусе олигоцена. Бифуркация между терминальными сестринскими видами – мексиканским *G. purpusii* и *G. castellanosii*, ареал которого, в целом, совпадает с базальным видом клады, соответствует возрасту в 21,5 млн лет (аквитанский ярус) (рис. 29).

Клада *Aliciella*

Клада *Aliciella* дивергировала несколько позже – предположительно, около 43 млн лет назад, также в лютетском ярусе. Обособление же базального вида – колорадского *A. mcvickeriae* проходило 23,5 млн лет назад (в хаттском ярусе), а калифорнийского *A. triodon* – немного позже и датировано 21,7 млн лет (аквитанский ярус). Дифференциация же двух сестринских терминальных видов – колорадских *A. tenuis* и *A. subnuda* соответствует возрасту в 13,7 млн лет (серравальский ярус) (рис. 29).

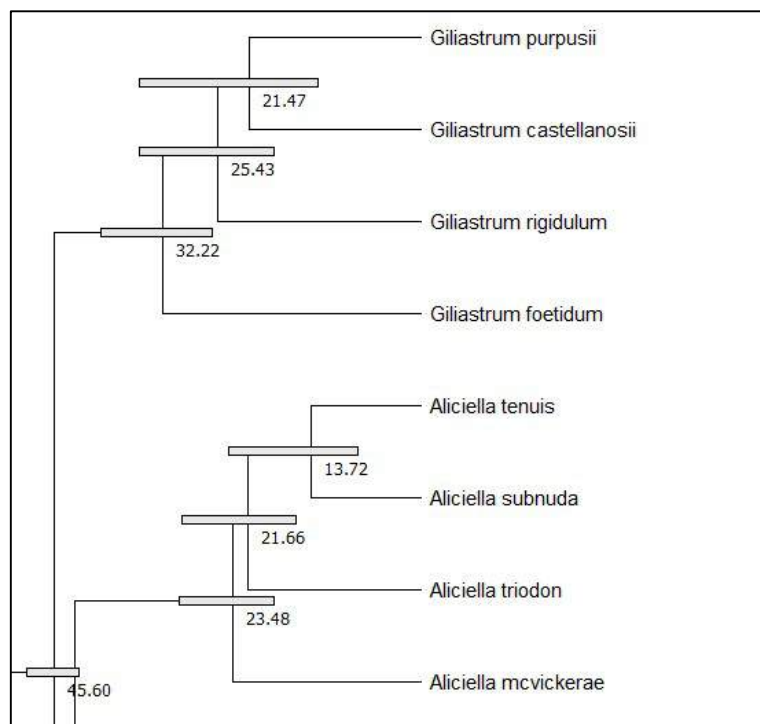


Рис. 29. Дивергенции представителей клад *Giliastrum* и *Aliciella*.

Клада *Loeselia—Dayia*

Дивергенция клады *Loeselia—Dayia* проходила, по-видимому, около 39 млн лет назад, что соответствует бартонскому ярусу. Дифференциация же самих родов, исходя из результатов калибровки, датирована 37,8 млн лет (то есть произошла тоже в бартонском ярусе). Обособление базального вида *Loeselia* – *L. grandiflora*, произрастающего в Западной Сьерра-Мадре соответствуют отметке 29,6 млн лет (рюпельский ярус). Дифференциация же всех остальных исследованных видов (*L. mexicana*, обитающего в Кордильерах Мексики, *L. ciliata*, растущего в Кордильерах Центральной Америки, широко распространенного в Мексике и в Центральной Америке *L. coerulea* и распространенного от Южных Кордильер до севера Южной Америки вида *L. glandulosa*) происходила, вероятно, сильно позже – 11,3 млн лет назад, в тортонском ярусе. Представители же рода *Dayia* (растущие в Западной Сьерра-Мадре *D. scabra* и *D. grantii*) дивергировали приблизительно 32 млн лет назад, в рюпельском ярусе (рис. 30).

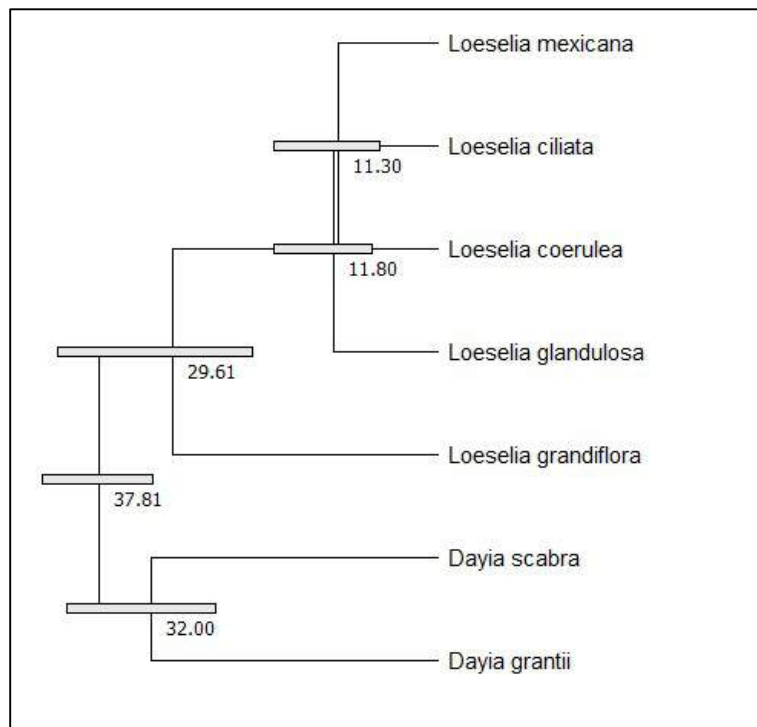


Рис. 30. Дивергенции представителей клады *Loeselia—Dayia*.

Клада *Ipomopsis—Bryantiella*

Клада *Ipomopsis—Bryantiella* дивергировала, исходя из топологии полученной кладограммы, приблизительно, 22,8 млн лет (в аквитанском ярусе). Базальный вид всей клады – *B. palmeri*, растущий в Западной Сьерра-Мадре, обособился 20,9 млн лет назад, что соответствует концу аквитанского яруса, представители же рода *Ipomopsis* дифференцировались позже. Обособление базальных представителей рода – *I. congesta*, чей ареал охватывает Великие равнины и Южные Кордильеры и андийского *I. gossypifera* происходило около 7,3-7,4 млн лет назад, в конце тортонского яруса. Обитающий в Южных Кордильерах вид *I. tenuifolia* дивергировал несколько позднее, приблизительно, 5,9-6 млн лет назад, уже в мессинском ярусе, в конце миоцена. Наконец, калифорнийский вид *I. aggregata* и *I. rubra*, растущий в Береговых низменностях, на юго-востоке современных США, образовали бифуркацию около 1,9 млн лет назад, уже в гелазском ярусе плейстоцена (рис. 31).

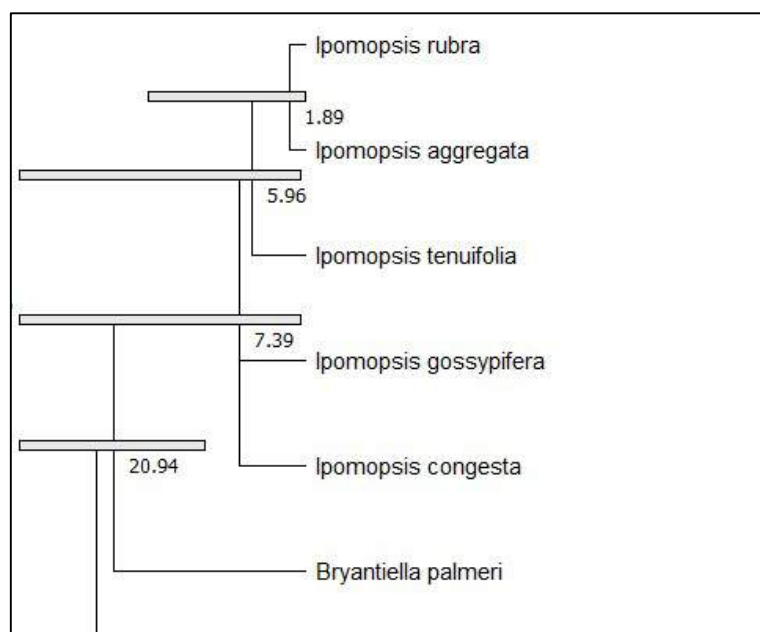


Рис. 31. Дивергенции представителей клады *Ipomopsis—Bryantiella*.

Сестринские клады: *Loeseliastrum—Langloisia—Microgilia* и *Eriastrum*

В аквитанском ярусе, 22,8 млн лет назад образовались представители двух сестринских клад: *Loeseliastrum—Langloisia—Microgilia* и *Eriastrum*. Дифференциация же самих клад произошла гораздо позже – приблизительно 17,2 млн лет назад, в бурдигальском ярусе. Наиболее базальным представителем первой клады является обитающий в Кордильерах Канады и в Скалистых горах вид *Microgilia minutiflora*, дивергировавший примерно 13,7 млн лет назад, в серравальском ярусе. Другим, довольно близким к основанию кладограммы видом является произрастающий в области Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре вид *Langloisia setosissima*, дивергенция которого соответствует возрасту в 8,6 млн лет (тортонский ярус). Среди представителей рода *Loeseliastrum* наиболее базальным оказывается растущий в Южных Кордильерах *L. depressum*, обособившийся в конце тортонского яруса (7,8 млн лет назад). Сестринские же виды – *L. matthewsii* и *L. schottii*, растущие в Береговых хребтах и Западной Сьерра-Мадре, дифференцировались около 3 млн лет назад, в пьаченцском ярусе плиоцена (рис. 32).

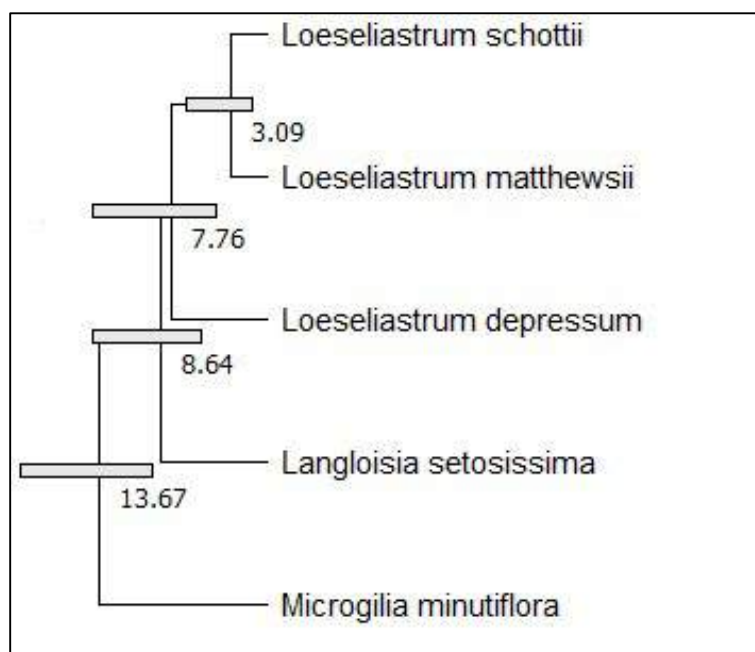


Рис. 32. Дивергенции представителей клады *Loeseliastrum—Langloisia—Microgilia*.

Вторая клада, представленная исключительно представителями рода *Eriastrum* образует бифуркацию. Два сестринских вида, *E. wilcoxii*, обитающий в Кордильерах Канады и *E. signatum*, растущий в Южных Кордильерах, дивергировали 11,4 млн лет назад (в лангском ярусе миоцена), а друг от друга обособились сильно позже, около 5,8 млн лет назад, в мессинском ярусе. Базальный вид другой клады, калифорнийский *E. harwoodii* обособился около 8 млн лет назад, в тортонском ярусе. Дивергенция же сестринских обитающих в пределах Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре *E. virgatum* и *E. filifolium* происходила приблизительно 6,7 млн лет назад, в мессинском ярусе (рис. 33).

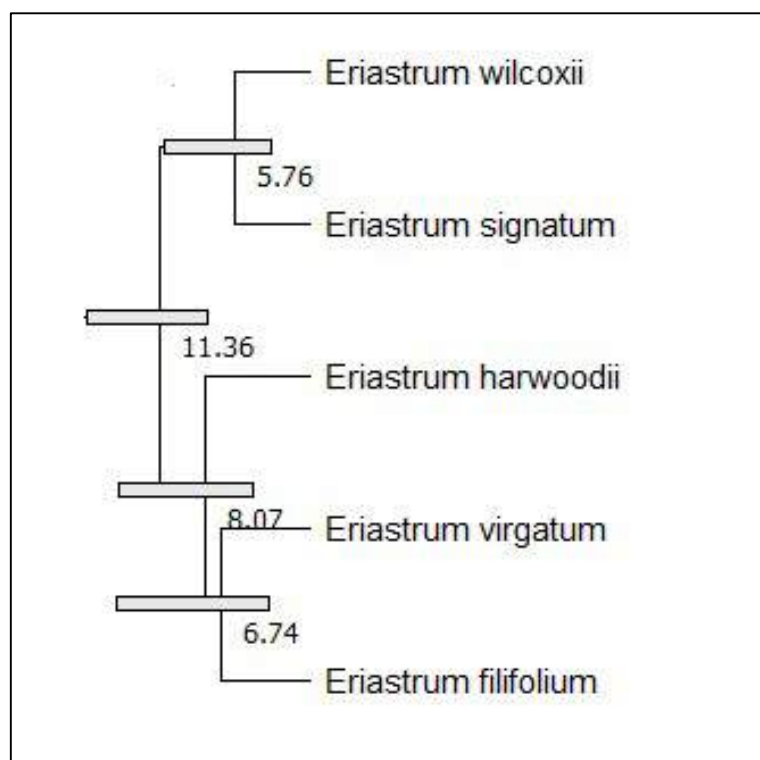


Рис. 33. Дивергенции представителей клады *Eriastrum*.

Клада *Saltugilia*

Дивергенция рода *Saltugilia*, в соответствии с калиброванной моделью, произошла 37,9 млн лет назад, в конце бартонского яруса, дифференциация же исследованных видов, обитающих в области Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре *S. caruifolia* и *S. australis*, соответствует лангскому ярусу миоцена (15,3 млн лет назад) (рис. 34).

Клада *Lathrocasis—Gilia*

В ходе калибровки молекулярно-генетической кладограммы, представители клады *Lathrocasis—Gilia* разбились на две части. Судя по результатам, род *Lathrocasis*, представленный в исследовании видом *L. tenerrima*, обитающим в Южных Кордильерах и Кордильерах Канады, дивергировал около 53,1 млн лет назад – в ипрском ярусе. Данные о времени дивергенции видов рода *Gilia* основаны на палеоботанических данных. Так, находки ископаемого вида *Gilisenium hueberi* датированы эоценом. В нашем же исследовании дивергенция рода *Gilia* соответствует рюпельскому ярусу (29,8 млн лет). Первая часть клады, два вида – *G. inconspicua* и *G. sana*, растущие в Южных Кордильерах, дифференцировались приблизительно 11,5

млн лет назад, в начале тортонского яруса. Базальный вид другой части клады – *G. stellata*, растущий в Южных Кордильерах дивергировал около 25,6 млн лет назад, в хаттском ярусе. Сестринские виды *G. angelensis* (Береговые хребты, Западная Сьерра-Мадре) и *G. laciniata* (юг Южной Америки) дифференцировались, по-видимому, совсем недавно, 750 тыс. лет назад (тибанийский ярус плейстоцена) (рис. 34).

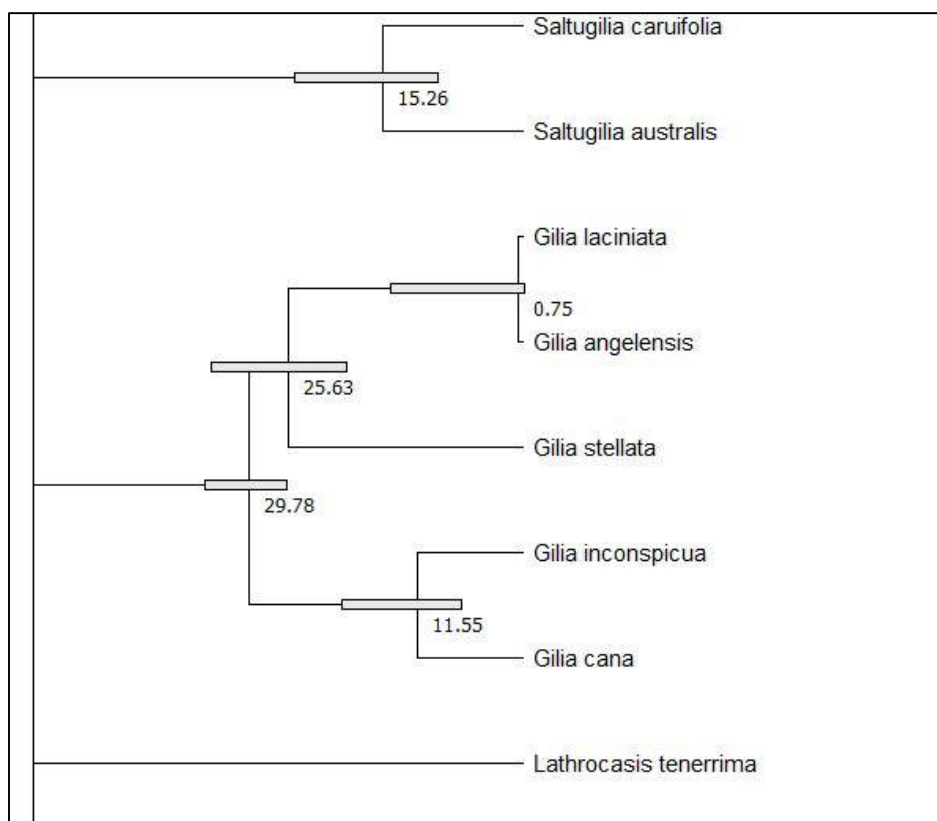


Рис. 34. Дивергенции представителей клады *Saltugilia* и *Lathrocasis—Gilia*.

Клада *Allophyllum*

Дифференциация клады, состоящей из исследованных представителей рода *Allophyllum* соответствует приабонскому ярусу эоцена. Два вида – *A. gilioides* и *A. divaricatum*, растущие в пределах Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре, дивергировали, вероятно, около 18,6 млн лет назад (бурдигальский ярус) (рис. 35).

Клада *Navarretia—Collomia*

Клада *Navarretia—Collomia*, являющаяся сестринской кладе *Allophyllum*, дивергировала также около 36,9 млн лет назад (в приабонском ярусе). Первая часть клады, включающая четырех представителей рода *Navarretia*, обособилась, судя по топологии кладограммы, около 25,6 млн лет назад, что соответствует хаттскому

ярусу. Базальные представители клады, вид, растущий в Кордильерах Канады, Южных Кордильерах и Аппалачах, *N. squarrosa* и *N. breweri*, чей ареал охватывает область Береговых хребтов, а также Великие равнины, обособились приблизительно 17,6 млн лет назад, то есть в бурдигальском ярусе. Два терминальных представителя этой части клады – растущие в Южных Кордильерах и Западной Сьерра-Мадре *N. divaricata* и *N. atractyloides* дифференцировались, по-видимому, около 15,9 млн лет назад, в самом начале лангского яруса.

Другая часть клады состоит из представителей родов *Navarretia* и *Collomia*. Дивергенция первых соответствует 21,4 млн лет (аквитанский ярус). Базальный патагонский вид – *Navarretia involucrata* обособилась около 11,6 млн лет назад, в начале тортонского яруса, два других вида, близких к основанию этой клады – *N. saximontana*, произрастающий в Кордильерах Канады и Скалистых горах и *N. intertexta*, обитающий повсеместно в Южных Кордильерах, Великих и Центральных равнинах, а также в Аппалачах, дивергировали около 6,9-7 млн лет назад, в мессинском ярусе. Сестринские же виды, кордильерский *N. leucocephala* и обитающий в Скалистых горах и на Центральных равнинах *N. minima* дифференцировались 1,9 млн лет назад, в конце гелазского яруса.

Представители клады, объединяющей виды рода *Collomia*, образовали бифуркацию 9,4 млн лет назад, в тортонском ярусе. Два базальных сестринских вида – калифорнийский *C. rawsoniana* и растущий в Скалистых горах *C. debilis* дифференцировались приблизительно 3,7 млн лет назад, ближе к концу занкского яруса. Два других вида, кордильерский *C. mazama* и растущий в Южных и Канадских Кордильерах, а также на Великих и Центральных равнинах *C. linearis* обособились друг от друга раньше – 7,3 млн лет назад – в конце тортонского яруса. Два наиболее терминальных вида клады – кордильерский *C. grandiflora* и андский *C. biflora* – около 3,8-3,9 млн лет назад, что соответствует занкскому ярусу (рис. 35).

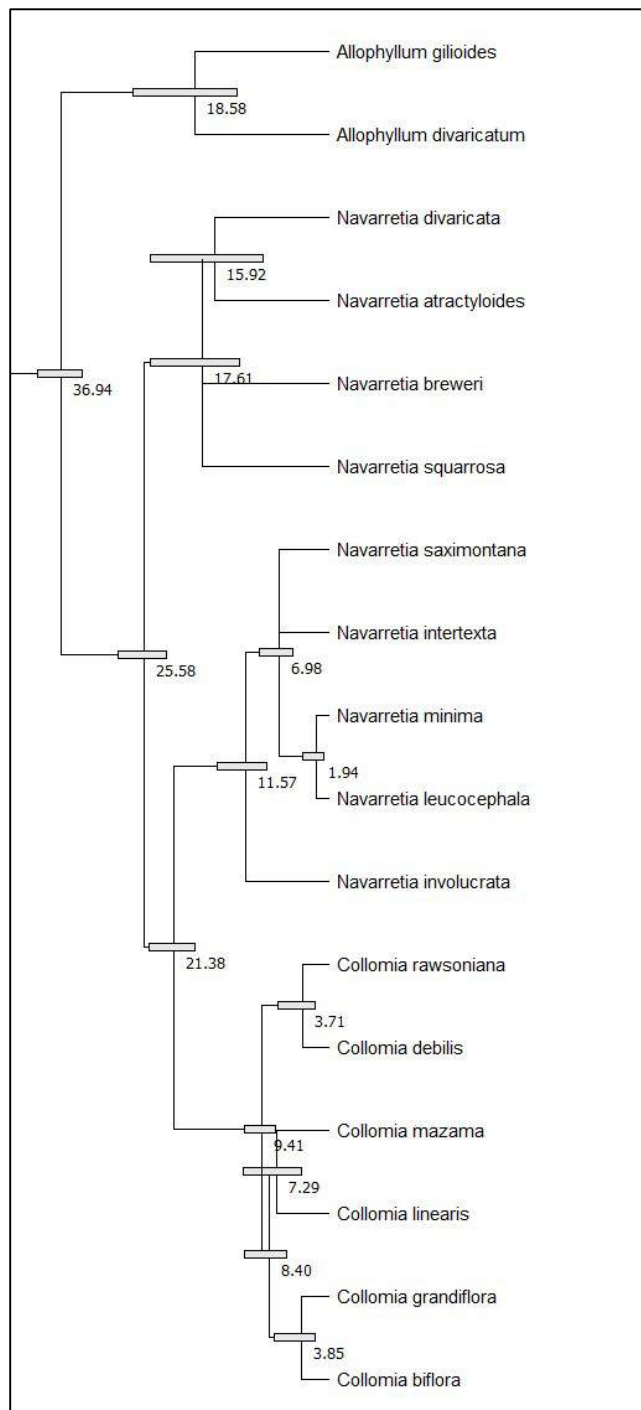


Рис. 35. Дивергенции представителей клад *Allophyllum* и *Navarretia*—*Collomia*.

Клада *Polemonium*

По-видимому, представители клады *Polemonium* обособлялись поздно и развивались более-менее независимо. Дивергенция всей клады соответствует 38 млн лет, то есть концу бартонского яруса. Исходя из результатов калиброванной модели, мы можем датировать время дивергенции базального вида – *P. micranthum*, широко распространенного в южной части Южной Америки, а также в Южных Кордильерах

вида 1,18 млн лет, то есть калабрийским ярусом. Остальные же исследованные нами виды рода *Polemonium*, по-видимому, развивались независимо и дифференцировались всего около 80 тыс. лет назад, в верхнем плейстоцене (рис. 36).

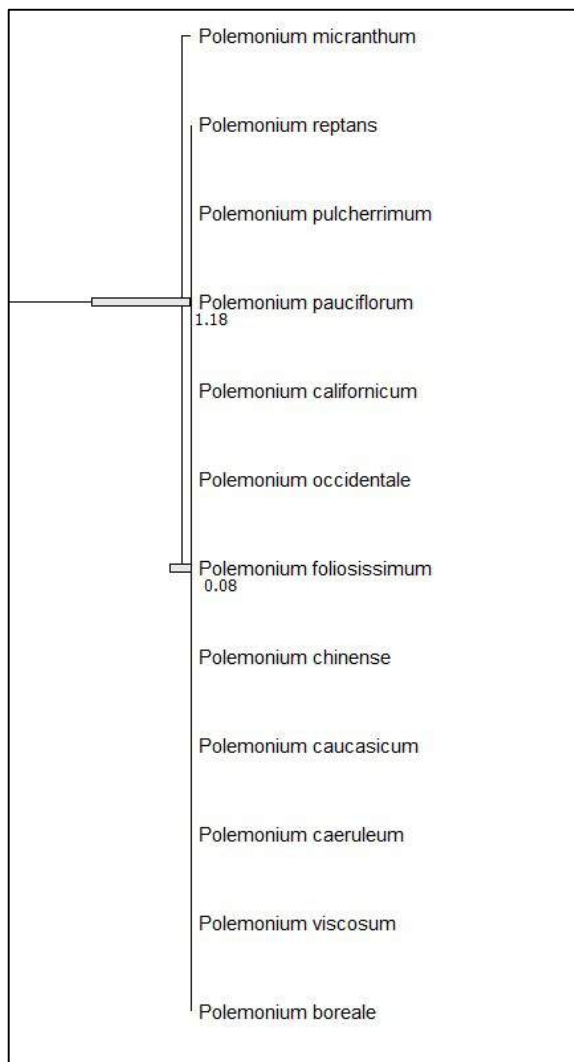


Рис. 36. Дивергенции представителей клады *Polemonium*.

Клада *Linanthus*

Дивергенция клады *Linanthus* приходится приблизительно на 22,2 млн лет назад, что соответствует аквитанскому ярусу. Исследованные нами виды – произрастающие в Южных Кордильерах и Западной Сьерра-Мадре *L. bigelovii*, *L. dichotomus* и *L. bellus* дифференцировались около 19,6 млн лет назад, в бурдигальском ярусе (рис. 37).

Клада *Gymnosteris*

Основываясь на результатах калиброванной модели, мы можем сделать вывод о вероятной дивергенции представителей клады *Gymnosteris* в 18,9 млн лет, что соответствует бурдигальскому ярусу. Дифференциация же исследованных нами видов – кордильерского *G. nudicaulis* и растущего в Южных Кордильерах, а также в Скалистых горах *G. parvula* происходила около 380 тыс. лет назад, в тибанийском ярусе плейстоцена (рис. 37).

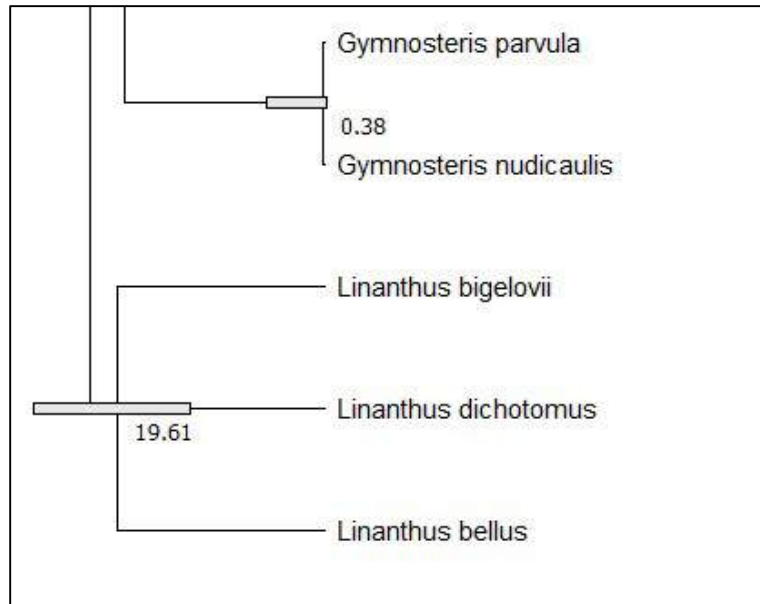


Рис. 37. Дивергенции представителей клад *Linanthus* и *Gymnosteris*.

Дивергенция ветвей *Leptosiphon* и *Microsteris*

Базальное положение в кладе, объединяющей представителей родов *Phlox*, *Microsteris* и *Leptosiphon*, занимает произрастающий в пределах Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре вид *Leptosiphon nuttallii*, дивергировавший, судя по топологии кладограммы около 16,4 млн лет назад, в бурдигальском ярусе. Другой представитель, эволюционно более близкий к роду *Phlox*, *Microsteris gracilis*, чей ареал имеет дизъюнкцию и охватывает достаточно обширные пространства в Кордильерах, в пределах Великих и Центральных равнин, а также в Андах, дивергировал около 12,4 млн лет назад, что соответствует серравальскому ярусу.

Клада *Phlox*—1

В серравальском ярусе, около 12,4 млн лет назад, вероятно, произошла дивергенция рода *Phlox*. Гораздо позже, по-видимому, около 4,4 млн лет назад, уже в занкльском ярусе произошел первый этап их дифференциации. Виды, расположенные в пределах клады *Phlox*—1 дифференцировались же гораздо позже.

Так, обособление базальных видов *P. drummondii*, растущего в Аппалачах и Береговых низменностях Северной Америки и *P. cuspidata*, обитающего также в Береговых низменностях, происходило около 1,9-2 млн лет назад, в гелазском ярусе, а их дифференциация между собой – около 1 млн лет, в калабрийском. Приблизительно 1,4-1,5 млн лет назад, также в калабрийском ярусе дифференцировалось еще несколько представителей – группа, состоящая из *P. sibirica*, очень широко распространенному в Средней и Северо-Восточной Сибири, а также в Северо-Притихоокеанской физико-географической стране, аппалачских *P. maculata* и *P. ovata*, а также произрастающего в пределах Лаврентийской возвышенности, Центральных равнин, Южных Кордильер и Аппалачах *P. paniculata*. Первые два дифференцировались между собой около 430 тыс. лет назад, в тибанийском ярусе, а последние два – в калабрийском (870 тыс. лет и 920 тыс. лет назад соответственно). Часть клады, состоящая из оставшихся исследованных представителей рода *Phlox* дивергировала тоже в калабрийском ярусе, но дифференциация самих видов происходила уже в верхнем плейстоцене, около 20-30 тыс. лет назад (рис. 38).

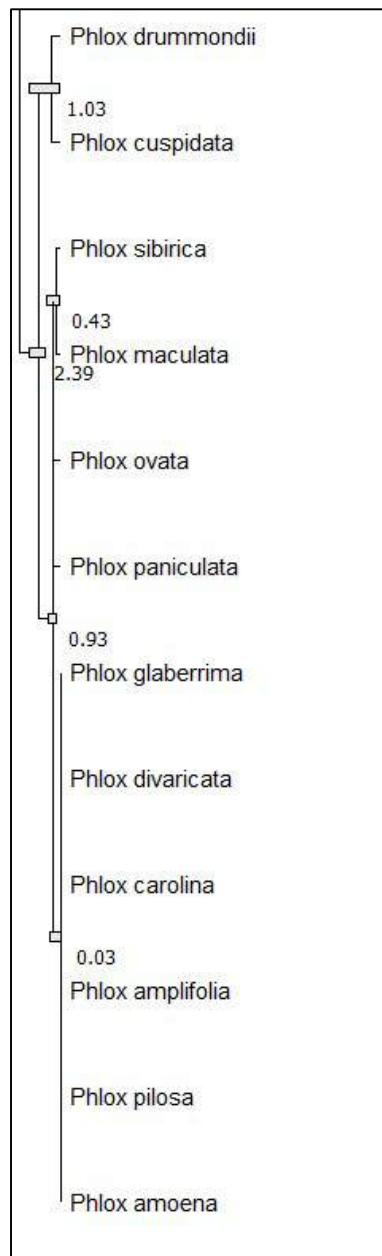


Рис. 38. Дивергенции представителей клады *Phlox*—1.

Клада *Phlox*—2

Первая бифуркация второй клады, объединяющей представителей рода *Phlox*, соответствует 1,4 млн лет, то есть калабрийскому ярусу. Представители первой части клады, занимающие базальное положение, в число которых входят *P. diffusa*, распространенный в Южных и Канадских Кордильерах, *P. richardsonii*, обитающий в пределах Лаврентийской возвышенности, Кордильер Аляски и Северо-Притихоокеанской страны, а также *P. condensata*, растущий на Великих равнинах и в области Береговых хребтов, дифференцировались около 760 тыс. лет назад, в начале тибанийского яруса. Два других вида рассматриваемой части клады,

кордильерские *P. hoodii* и *P. douglasii*, по-видимому, являются очень молодыми и образовались уже в начале голоцена. Бифуркация другой части этой клады соответствует также калабрийскому ярусу (около 1,4 млн лет). В относительно небольшой период времени, также в калабрийском ярусе, попарно дифференцировались несколько видов. Сестринские виды – обитающий в пределах Центральных равнин, Лаврентийской возвышенности и Аппалачей *P. subulata* и широко распространенный на Центральных равнинах *P. bifida* дифференцировались около 1,2 млн лет назад, несколько раньше, около 1,5 млн лет назад, растущий на Великих равнинах и Мексиканском нагорье *P. nana*, а два сестринских вида – растущий в Аппалачах и на Береговых низменностях, а также в Южных Кордильерах *P. nivalis* и обитающий на Великих равнинах и в Южных Кордильерах *P. austromontana* – около 1,1 млн лет назад. Примерно в этот же период дифференцировался базальный представитель другой клады – кордильерский *P. caespitosa*. Наконец, уже верхней плейстоцене, около 100 тыс. лет назад обособились растущие на Великих равнинах и в Южных Кордильерах виды – *P. longifolia*, *P. pulvinata* и *P. alyssifolia* (рис. 39).

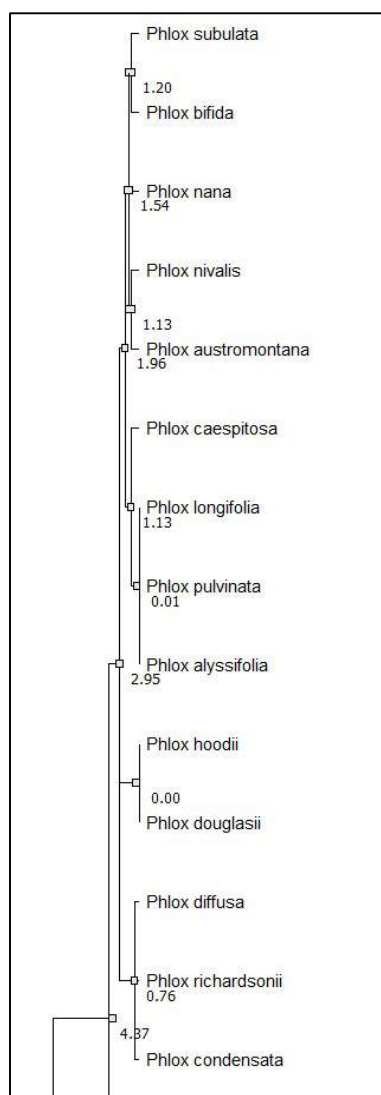
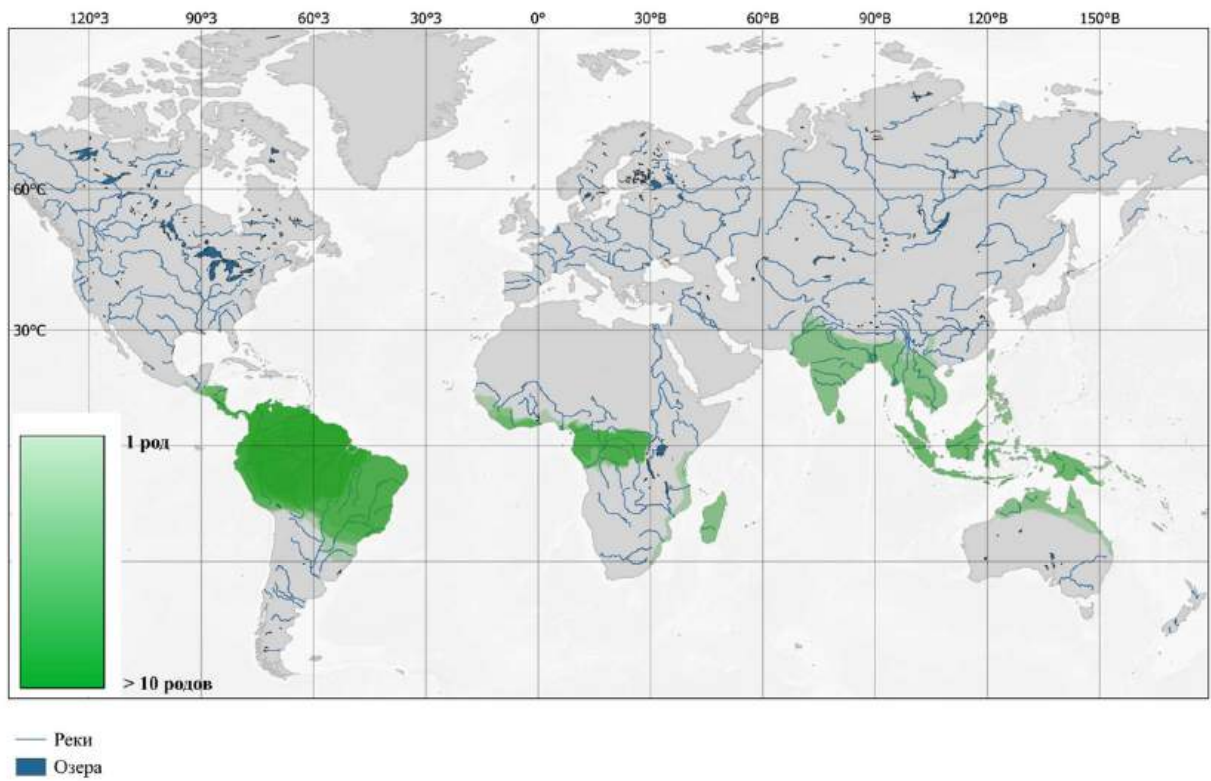


Рис. 39. Дивергенции представителей клады *Phlox*—2.

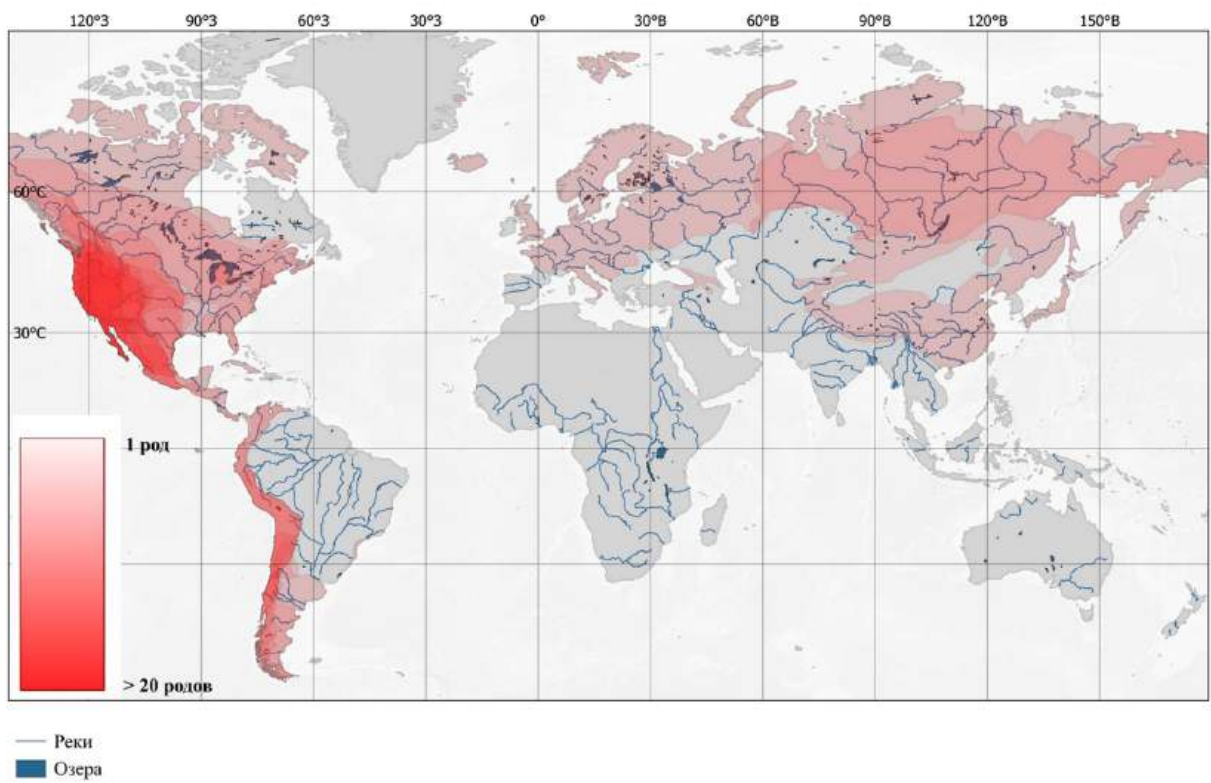
4. АНАЛИЗ ГИПОТЕТИЧЕСКИХ ПУТЕЙ РАССЕЛЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ POLEMONIACEAE, FOUQUIERIACEAE И LECYTHIDACEAE S. L.

Определение гипотетического региона возникновения и анализ треков расселения представителей исследуемых семейств *Lecythidaceae s. l.*, *Fouquieriaceae* и *Polemoniaceae* – строился на основе нескольких факторов. Безусловно, важнейшими исходными данными для реконструкции являются современные ареалы. Их структура, а также определение центра таксономического разнообразия (Толмачев, 1962) позволяет конструировать возможные пути распространения таксонов. Так, оригинальные карты таксономического разнообразия семейств *Lecythidaceae s. l.* (рис. 40) и *Polemoniaceae* (рис. 41) служили фундаментом для определения направлений гипотетических треков.



M 1:125000000

Рис. 40. Центры таксономического разнообразия семейства Lecythidaceae s. l.



M 1:125000000

Рис. 41. Центры таксономического разнообразия семейства Polemoniaceae

Еще одним важным фактором являются экологические условия произрастания современных видов. В случае с растениями, особенности опыления и диссеминации – важнейшие составляющие подобных реконструкций, ведь именно они позволяют определить характер расселения. Морфологические сходства и отличия дают возможность понять степень эволюционной близости отдельных таксонов, воспроизвести некоторые гипотетические процессы, которые происходили с их вегетативными и репродуктивными органами. Значительную роль также играют палеогеографические и палеонтологические сведения, которые позволяют нам уточнять подобные ареалы с учетом возраста, определенного в ходе работы с фоссилиями и установленного в дальнейшем в точках бифуркаций на кладограммах в процессе калибровки. Но в современной систематике и географии фундаментом для реконструкции возможных путей расселения является молекулярно-генетическая кладограмма, подвергнутая калибровке. Именно на основе филогенетических связей мы можем определить базальную (наиболее близкую к основанию) группу, выявить возможный регион образования таксона и дальнейшую историю распространения.

На оригинальной калиброванной молекулярно-генетической модели каждый вид получил одно или несколько цветовых обозначений. Эти обозначения соответствуют тем физико-географическим странам (или, в ряде случаев, комплексам стран), в которых произрастает указанный вид. В данной работе мы использовали физико-географическое районирование как основу, в том числе, потому что анализ ареалов исследованных родов, представленный выше, невозможен без учета абиотических компонентов ландшафта. Так, анализ гипотетических путей расселения семейств *Lecythidaceae s. l.*, *Fouquieriaceae* и *Rolemoniaceae* строился на основании данной калиброванной кладограммы, маркированной физико-географическими странами и областями распространения исследованных видов (рис. 42).

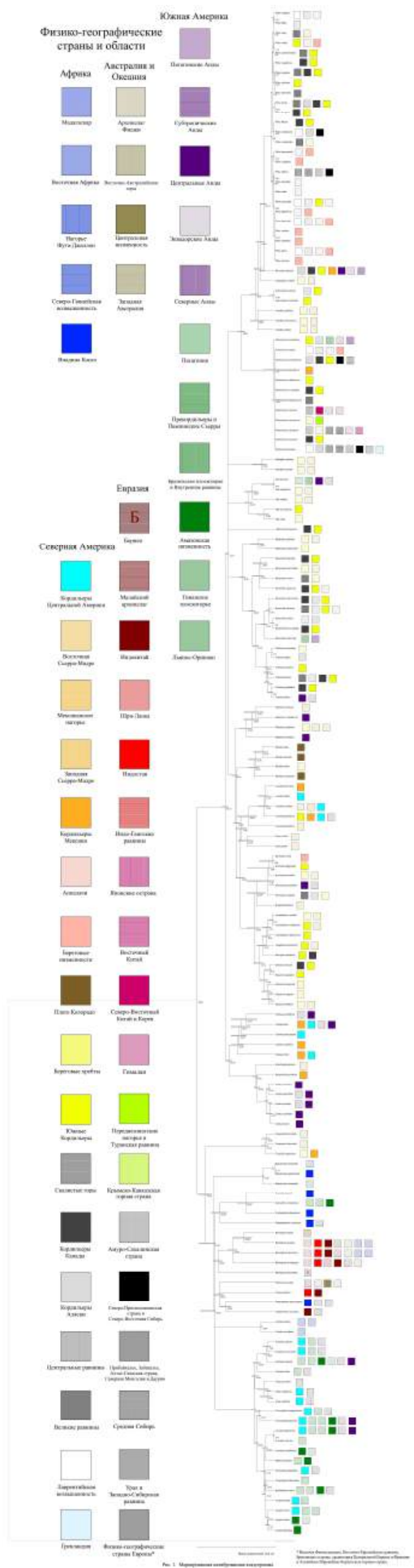


Рис. 1. Матрица географических объектов

Рис. 42. Филогенез исследованных таксонов Lecythidaceae s. l., Fouquieriaceae и Polemoniaceae (на основе анализа генов *rbcL*, *matK*, *ndhF* и спейсера *trnL-trnF*), калибровка ископаемыми остатками, с указанием нанесенными физико-географических стран

Исходя из результатов анализа калиброванной молекулярно-генетической модели взаимоотношений исследованных таксонов Lecythidaceae s. l., Fouquieriaceae и Polemoniaceae, мы предполагаем, что все три семейства представляют монофилетическую группу.

Суперклада Fouquieriaceae – Lecythidaceae s. l.

Клада *Fouquieria*

Представители семейства Fouquieriaceae (рода *Fouquieria*), как уже было упомянуто ранее, занимают базальное положение среди представителей всех исследованных таксонов. Таким образом, мы можем считать гипотетическим регионом возникновения трех исследованных семейств территорию нынешней Северной Америки. Представители клады – исследованные нами виды *F. fasciculata*, *F. columnaris* и *F. splendens* – распространены в Мексиканских Кордильерах и в области Береговых хребтов. Их ареал не имеет дизъюнкций, а значит все время существования семейства Fouquieriaceae (а именно, с конца верхнего мела), его представители, по-видимому, не покидали этот регион и распространялись в его пределах, видоизменяясь и адаптируясь к изменяющимся абиотическим условиям. Распространение диаспор представителей клады, вероятно, носило анемохорный характер (Kubitzki, 2004).

Клада *Napoleonaea*

Результаты анализа молекулярно-генетической модели взаимоотношений таксонов Lecythidaceae s. l. подтверждают, что базальным таксоном является род *Napoleonaea*, произрастающий в границах Гвинео-Конголезской флористической области. Таким образом, ареал именно подсемейства Napoleonoideae, вероятно, является регионом возникновения всего семейства Lecythidaceae s. l. По-видимому, в конце кампанского яруса или в маастрихтском ярусе (70-78 млн лет назад) предки Napoleonoideae, вероятно, посредством дальнего транспорта проникли в Южную Америку, а оттуда таким же способом – в Африку, при этом не сохранившись (рис. 43.1, 43.2). Учитывая палеоботанические находки древесины *Barringtonioxylon*,

датированные поздним мелом и очень похожие на древесину всех представителей семейства, мы полагаем, что именно позднемеловой период является точкой отсчета для дальнейших процессов распространения таксонов *Lecythidaceae s. l.* Ареал представителей рода не имеет дизъюнкций, поэтому, скорее всего, они расселялись по территории, близкой к региону возникновения всего семейства. Предположения о характере расселения представителей клады строить сложно ввиду того, что процессы их диссеминации не изучены.

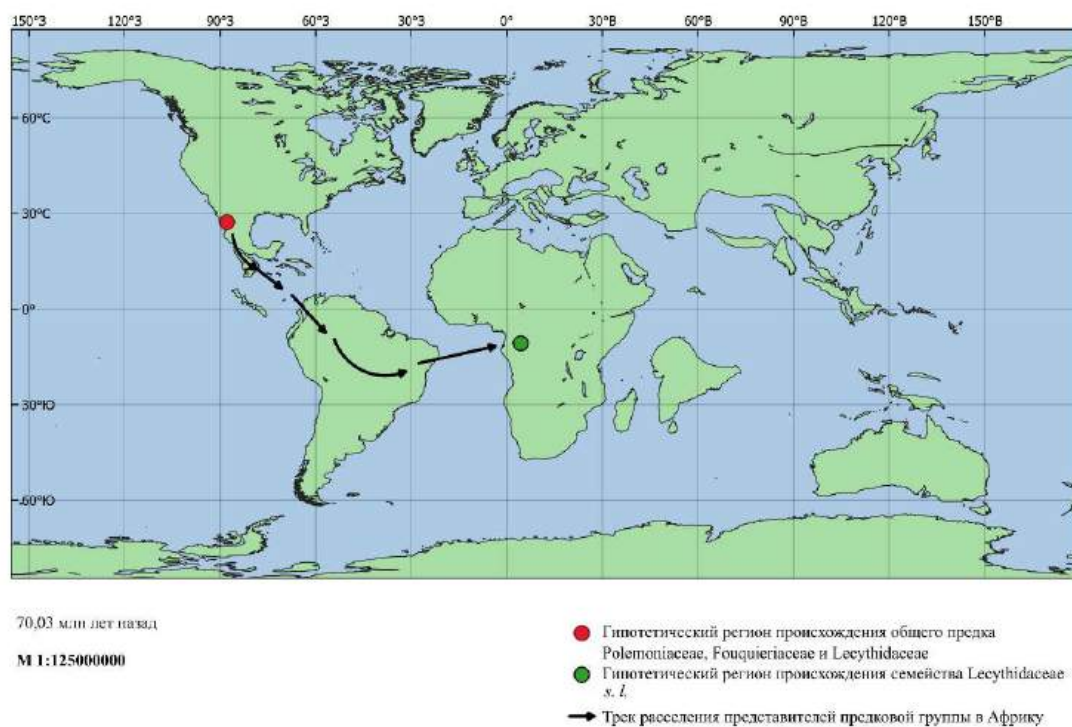


Рис. 43.1 Карта гипотетических треков расселения представителей предковой группы *Narleopaea* в Африку.

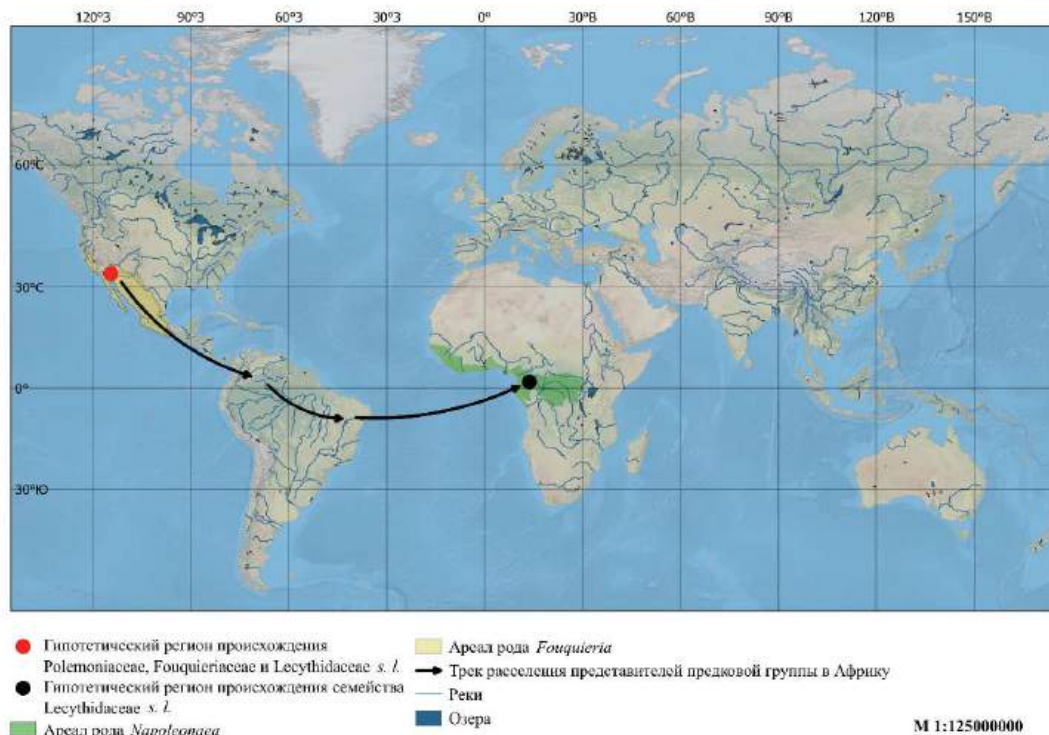


Рис. 43.2 Карта гипотетических треков расселения представителей предковой группы *Naproleonoaea* в Африку.

Клада *Scytopetaloidae*

Наиболее близким к *Naproleonoideae* подсемейством, следуя оригинальной кладограмме, мы можем считать *Scytopetaloidae*. Все его представители, за исключением *Asteranthos brasiliensis*, но включая также неисследованные нами роды (*Oubanguia* и *Pierrina*) произрастают также во впадине Конго и вдоль побережья Гвинейского залива. Так, *Rhaptopetalum coriaceum* встречается в области Северо-Гвинейской возвышенности и, преимущественно, в западной части впадины Конго. Весь род *Rhaptopetalum* образует небольшую дизъюнкцию в междуречье Вольты и Нигера. Видимо, его ареал изначально был сплошным, после чего род пропал на этой территории. *Scytopetalum klaineinum* распространен лишь на западе впадины Конго, хотя ареал всего рода совпадет с ареалом *Rhaptopetalum*. *Brazzeia soyauxii* распространена широко в Центральной Африке, занимая почти всю впадину Конго. *Asteranthos brasiliensis* же является единственным из подсемейства *Scytopetaloidae* видом, который проник в Южную Америку, в область Амазонской низменности, а также распространившись на Гвинейском плоскогорье и в Льянос-Ориноко (рис. 44.1, 44.2). Основываясь на данных калибровки, произошло это около 33,1 миллионов лет назад, в рюпельском ярусе олигоцена. Расселение, судя по всему,

происходило дальним транспортом, поскольку плоды *Asteranthos* являются амфисарками (Kirkbride, Gunn & Dallwitz, 2006), и, вероятно, семена могли распространяться эндозоохорно, однако данные о диссеминации вида отсутствуют. Так произошло первое заселение представителями Lecythidaceae s. l. Южной Америки.

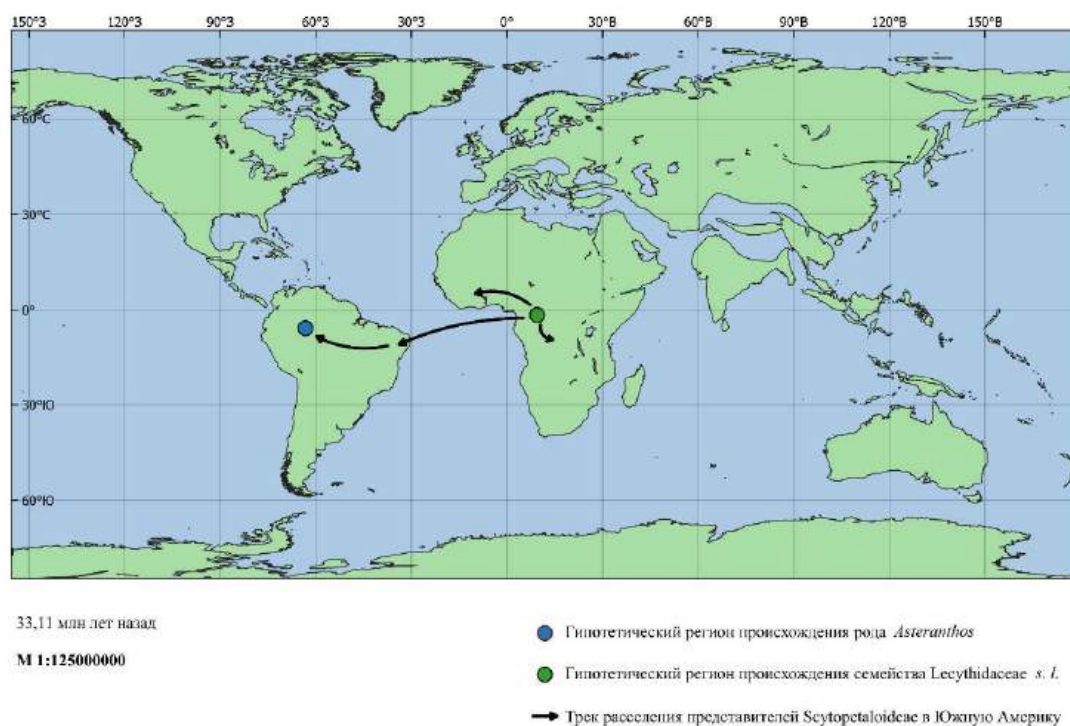


Рис. 44.1 Карта гипотетических треков расселения представителей подсемейства Scytopetaloidae.

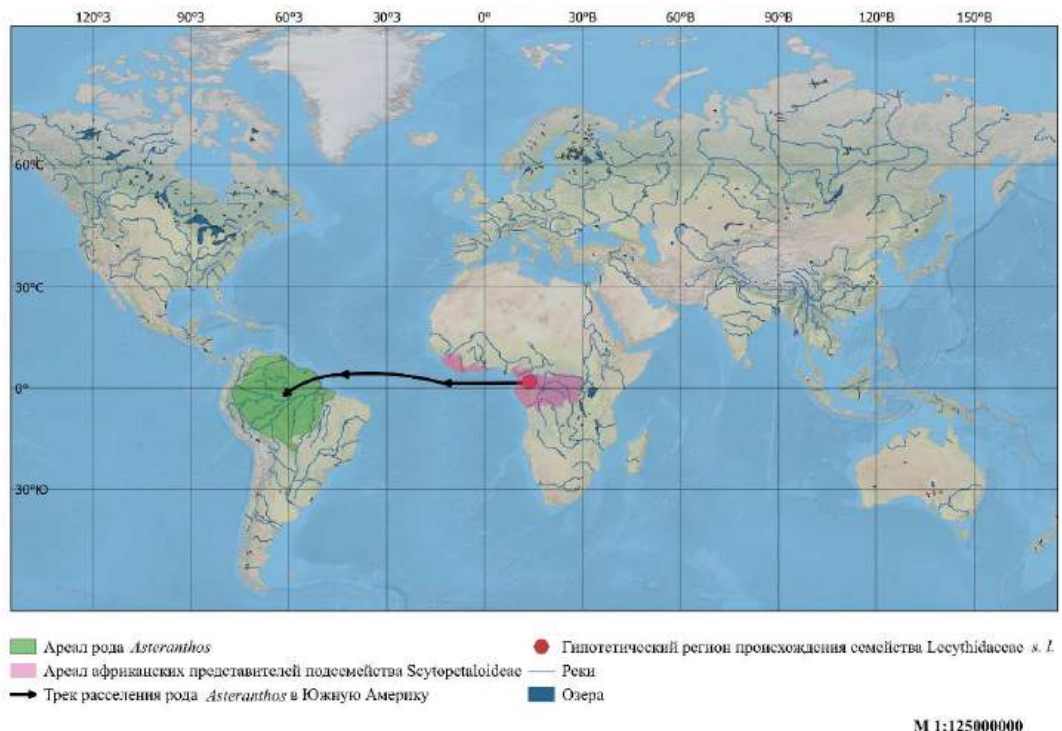


Рис. 44.2 Карта гипотетических треков расселения представителей подсемейства Scytopetaloidae (на современной основе).

Клада *Barringtonioideae*

Процесс распространения представителей Lecythidaceae s. l. на восток, по-видимому, проходил довольно сложно. Исходя из результатов анализа калиброванной кладограммы, этот процесс начался не позже 68,7 миллионов лет назад. Он связан с расселением представителей подсемейства Barringtonioideae на территорию современной Азии (рис. 45.1, 45.2). Первая из двух субклад этого подсемейства представлена исключительно родом *Barringtonia*. Он начал распространяться на восток, заселив обширные пространства на восточном побережье Африки. Так, ареал *Barringtonia racemosa* охватывает территорию восточноафриканского побережья от Восточно-Африканского плоскогорья до Драконовых гор, а *Barringtonia asiatica* расселилась на востоке Восточно-Африканского плоскогорья, откуда, видимо, попала на Коморские острова, Мадагаскар и Маскаренские острова. Далее, через Индостан, виды рода *Barringtonia* проникли в Азию, где расселились чрезвычайно широко. С севера их ареал ограничен Гималаями, поэтому их дальнейший путь шел на восток. Таким образом, они достигли Индокитая и Малазии. Помимо двух вышеупомянутых видов, здесь также произрастают *Barringtonia acutangula* и *Barringtonia lanceolata*. Далее

представители рода заселяли Северную Австралию, распространившись по ее побережью и заняв полуострова Кейп-Йорк и Арнем-Ленд, где сейчас также произрастают *B. racemosa*, *B. asiatica* и *B. acutangula*. Наконец, впоследствии род *Barringtonia* достиг Меланезии (*B. edulis*). Поскольку диаспоры представителей *Barringtonioideae* переносятся водой (Prance & Mori, 2004), можно сделать вывод о викарном характере их распространения по побережьям Африки, Азии и Австралии.

Представители другой субклады подсемейства *Barringtonioideae*, судя по всему, дивергировали довольно рано, но еще в Африке, около 17 миллионов лет назад. Так, ареал базального в этой кладе рода *Petersianthus* характеризуется дизъюнкцией. *Petersianthus macrocarpus*, судя по всему, отделившись от основных треков *Barringtonioideae* на ранней стадии, вернулся в Гвинео-Конголезскую область и расселился там. Другой же вид, *P. quadrialatus* вместе с остальными представителями проник в Азию и дальше распространился на Филиппинских островах. Оставшиеся таксоны подсемейства следовали главным трекам. Так, представители рода *Careya* (в частности, *C. arborea*) расселились по всему Индостану и Индокитаю. Похожий ареал имеет род *Chydenanthus* за тем лишь исключением, что он отсутствует на Индостане, но широко распространен в Малазии (в частности, исследованный нами *Chydenanthus excelsus*). Род *Planchonia* же расселился по всей Малазии, а также попал, как и некоторые виды *Barringtonia*, в Северную Австралию. По-видимому, распространение этих представителей подсемейства носило викарный характер.

Клада *Foetidioideae*

Представители подсемейства *Foetidioideae* отделились от *Barringtonioideae*, по-видимому, в то время, пока вторые еще не покинули Африку, около 53 миллионов лет назад. Они так и остались на восточноафриканском побережье, достигнув также Мадагаскара и Маскаренских островов. *Foetidia obliqua* занимает небольшую территорию побережья Танзании, а также распространена на Мадагаскаре. *Foetidia mauritiana* же распространена исключительно на Маскаренских островах. Сделать предположение о характере расселения рода *Foetidia* сложно, так как процессы диссеминации изучены плохо, однако основываясь на том, что плод является невскрывающейся костянкой (Prance & Mori, 2004), можно сделать вывод о том, что диаспоры распространялись эндозоохорно.

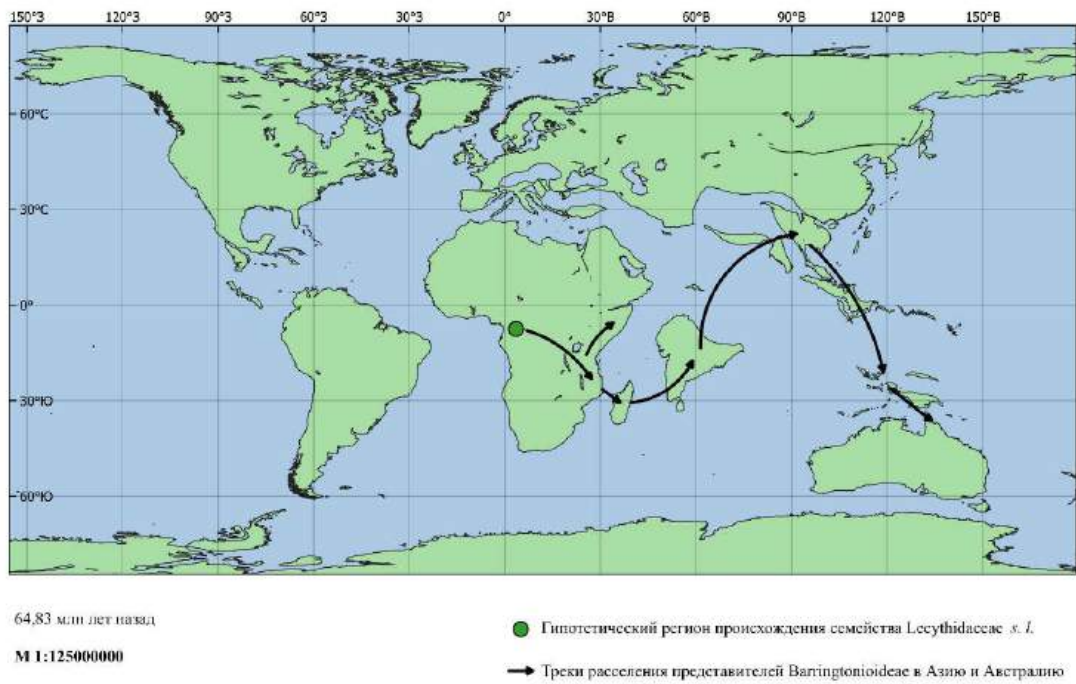


Рис. 45.1. Карта гипотетических треков расселения представителей подсемейства Barringtonioideae.

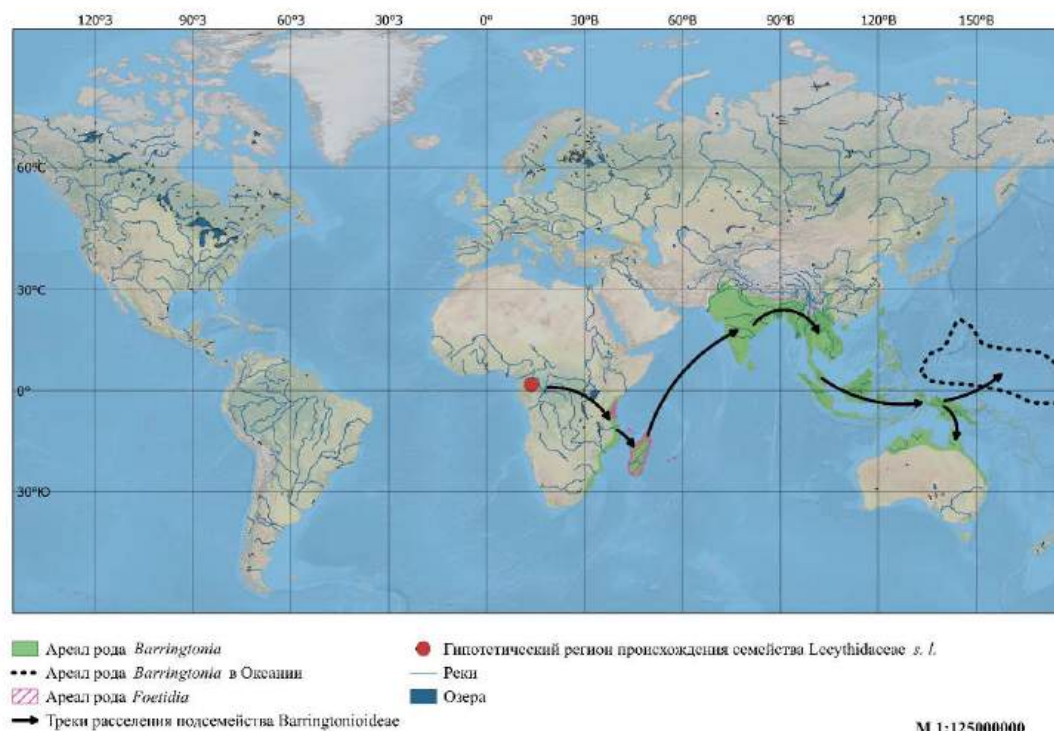


Рис. 45.2. Карта гипотетических треков расселения представителей подсемейства Barringtonioideae (на современной основе).

**Клады *Gustavia—Grias, Couroupita, Couratari—Cariniana—Allantoma*
и *Eschweilera—Corythophora—Bertholletia—Lecythis***

Наконец, еще один этап расселения представителей Lecythidaceae s. l. связан с их повторным проникновением в Южную Америку (рис. 46.1, 46.2). Судя по результатам анализа калиброванной кладограммы, он проходил приблизительно в то же время, когда расселялись представители подсемейства Barringtonioideae, и начался около 50 миллионов лет назад. Дифференциация же самих представителей клад происходила уже гораздо позже, в Южной Америке. Роды *Grias* и *Gustavia*, по-видимому, обособились друг от друга около 22,5 млн лет назад, в аквитанском ярусе миоцена, проникнув на территории современного Бразильского плоскогорья и двинувшись дальше, на запад. Причем, виды *Grias* расселились преимущественно в предгорных районах Северных Анд (*Grias peruviana*), а также в Центральной Америке (*Grias multinervia*, *Grias cauliflora*). Представители же рода *Gustavia* распространились чрезвычайно широко, как на севере Южной Америки, в областях Льянос-Ориноко и Гвианского нагорья (*Gustavia monocaulis*, *Gustavia superba*, *Gustavia dubia*) и в Амазонской низменности, Бразильском плоскогорье, так и в предгорьях Северных и Центральных Анд (*Gustavia augusta*). Поскольку семена *Grias* и *Gustavia* распространяются эндозоохорно (Prance & Mori, 2004), можно сделать вывод об их расселении путем дальнего транспорта.

Представители рода *Couropita* начали распространяться около 20,8 млн лет назад. Они занимают как горные, так и равнинные районы. В частности, *Couropita nicaraguarensis* обитает в Кордильерах Центральной Америки и проникает в Северные Анды, распространившись также в Льянос-Ориноко. А *Couropita guianensis* имеет чрезвычайно широкий ареал, охватывающий территории всего севера Южной Америки, а также предгорья Северных и Центральных Анд. Расселение *Couropita* также, по-видимому, носило характер дальнего транспорта, что связано с эндозоохорным распространением их семян (Prance & Mori, 2004).

Роды, входящие в кладу *Couratari—Cariniana—Allantoma* расселялись около 11,7-11,8 млн лет назад. Они распространились в области Гвианского плоскогорья (*Couratari calycina*), а некоторые расселялись южнее, в районы Амазонской низменности (*Allantoma lineata*, *Couratari guianensis*), а также в предгорья Северных и Центральных Анд (*C. guianensis*). Другие же (*Cariniana estrellensis*) заняли также

районы Бразильского плоскогорья и стали одними из немногих, кто со временем освоил ландшафты серрадо. Несмотря на анемохорный характер распространения диаспор представителей этой клады (Prance & Mori, 2004), скорее всего, дальний транспорт не был характерным для них способом расселения, поскольку их ареалы сплошные, а ископаемых находок вдали от современной области их распространения найдено не было.

Наконец, представители клады *Eschweilera—Corythophora—Bertholletia—Lecythis* адаптировались сразу к нескольким экологическим условиям. Некоторые виды освоили предгорные территории Центральной Америки (*Lecythis ampla*, *L. minor*), северной части Южной Америки (*Lecythis minor*, *Allantoma lineata* и *Bertholletia excelsa*) и подножия Северных Анд (*Eschweilera integrifolia*, *Bertholletia excelsa*). Другие широко распространились в гилеях Амазонской низменности (*Lecythis lurida*, *L. barnebyi*). Третьи же освоили, в том числе, пространства серрадо в Бразильском плоскогорье (*Lecythis lurida*). Расширение ареалов представителей клады, по-видимому, происходило путем дальнего транспорта, поскольку их диаспоры распространяются эндозоохорно (Prance & Mori, 2004).

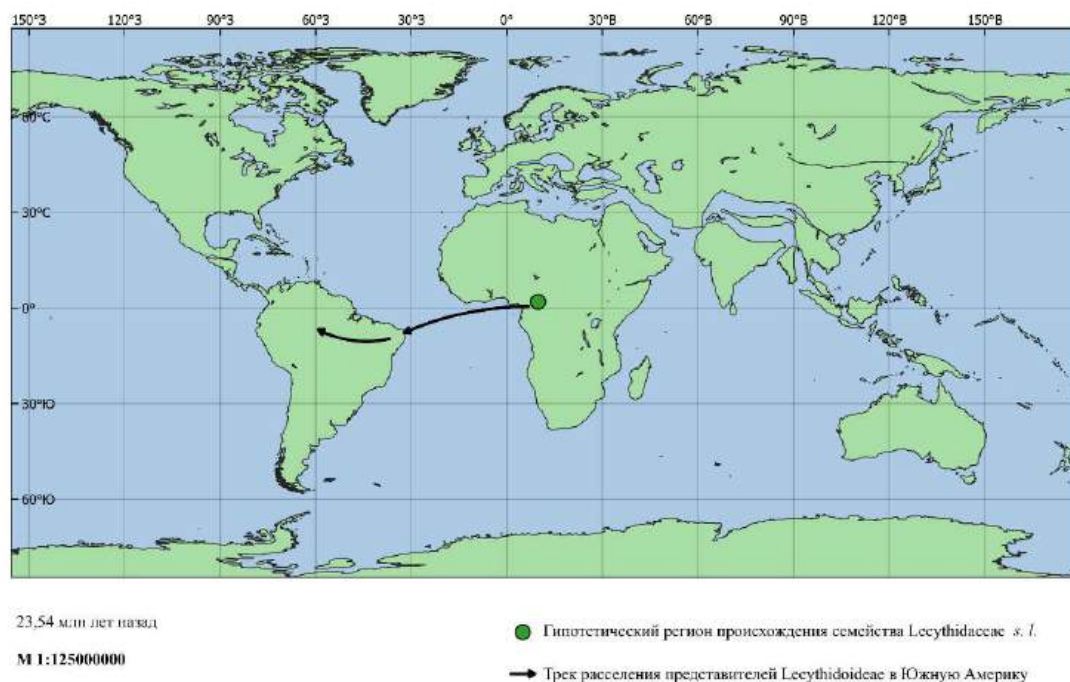


Рис. 46.1. Карта «Расселение лецитисовых в Новый Свет: образование подсемейства Lecythisoideae».



Рис. 46.2. Карта «Расселение лецитисовых в Новый Свет: образование подсемейства Lecythidoideae» (на современной основе).

Суперклада *Polemoniaceae*

Диссеминация представителей семейства *Polemoniaceae* изучена недостаточно. Известно, что в большинстве случаев распространение семян носит анемохорный характер, а также существуют косвенные сведения о баллистохории (*Phlox*) (Wilken, 2004). Строить предположения о способе расселения представителей суперклады тяжело, однако, учитывая топологию ареалов, мы предполагаем, что оно носило, в целом, викарный характер, а дальний транспорт был совершен лишь в отдельных случаях, когда ареалы представителей исследуемых клад имеют большие дизъюнкции.

Сестринские клады: *Acanthogilia*—*Bonplandia*—*Cantua* и *Cobaea*

Представители первой клады, предположительно, возникли на территории современной Северной Америки, в районах современных Мексиканских Кордильер, откуда расселялись, в основном, на юг. Так, наиболее базальные представители – *Acanthogilia gloriosa* и *Bonplandia geminiflora* – распространены в пределах Западной Сьерра-Мадре и Мексиканского нагорья и, соответственно, не распространялись далеко от гипотетического региона возникновения. В то же время виды сестринской

клады – *Cobaea* – постепенно двигались на юг, расселяясь в Кордильерах Центральной Америки (*C. lutea*, *C. pachysepala*, *C. minor*), в Северных и Центральных Андах (*C. lutea*, *C. penduliflora*), при этом оставаясь и в регионе гипотетического возникновения. Так, *C. lutea*, *C. scandens* и *C. minor* произрастают и в пределах Мексиканского нагорья. Интересно, что, по-видимому, представители обеих сестринских клад двигались на юг приблизительно одновременно, но, если представители *Cobaea* практически не образуют дизъюнкций (они очень небольшие и, скорее всего, достаточно молодые), то виды *Cantua*, рода, сестринского *Acanthogilia* и *Bonplandia* и расположенные в терминальной части калиброванной модели, а соответственно, позже дифференцировавшиеся, распространены исключительно в Центральных Андах и, отчасти, в Эквадорских. Это означает, что, предположительно, предки *Cantua* переселялись из Северной Америки в то время, как сам род возник уже в Южной (рис. 47.1, 47.3).

Клада *Giliastrum*

Представители рода *Giliastrum*, представляющие наиболее базальную из группы клад Polemoniaceae, в которую входят роды *Aliciella*, *Loeselia*—*Dayia*, *Ipomopsis*—*Bryantiella*, а также сестринские *Loeseliastrum*—*Langloisia*—*Microgilia* и *Eriastrum*, распространены в области Береговых хребтов (*G. rigidulum*), в Западной Сьерра-Мадре и на Мексиканском нагорье (*G. rigidulum*, *G. purpusii*), что подтверждает североамериканское происхождение всего семейства. Другие же представители рода (*G. castellanosii* и *G. foetidum*) распространились южнее, расселившись в Центральных Андах и образовав дизъюнкцию. Можно предположить, что до этого их ареал был сплошным, так как андийские представители помещаются и в базальную, и в терминальную часть клад, а сама дизъюнкция возникла уже после дифференциации исследованных видов. Предположительно, это был второй этап расселения представителей семейства в Южную Америку (рис. 47.2, 47.3).

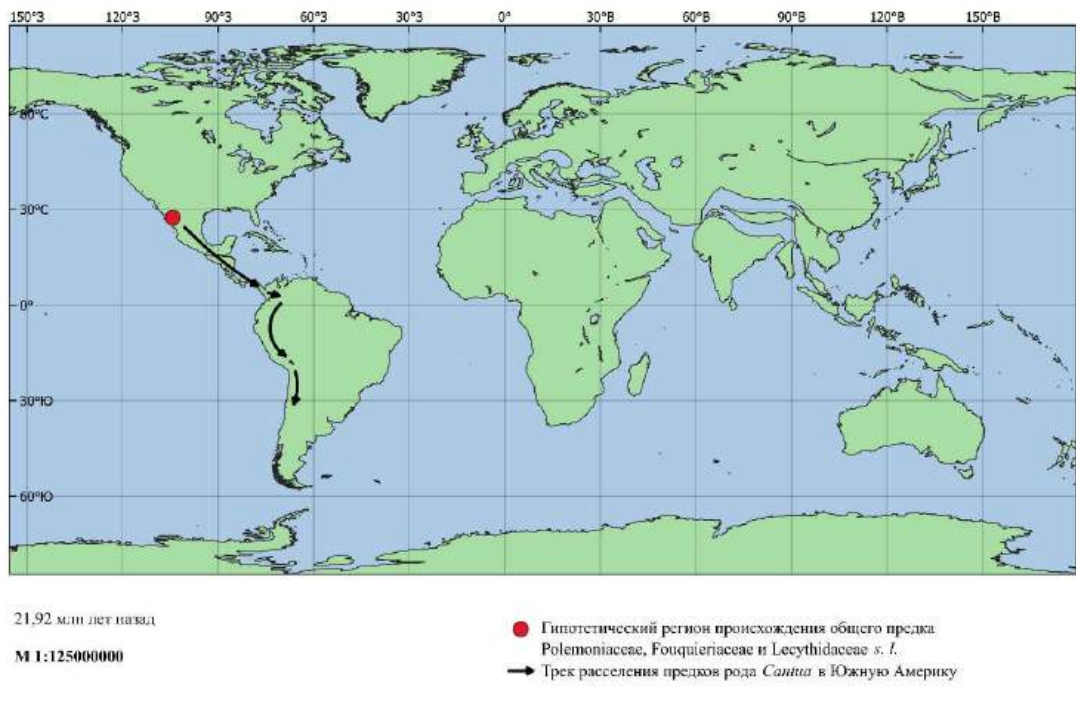


Рис. 47.1. Карта «Расселение предков *Santia* в Новый Свет».

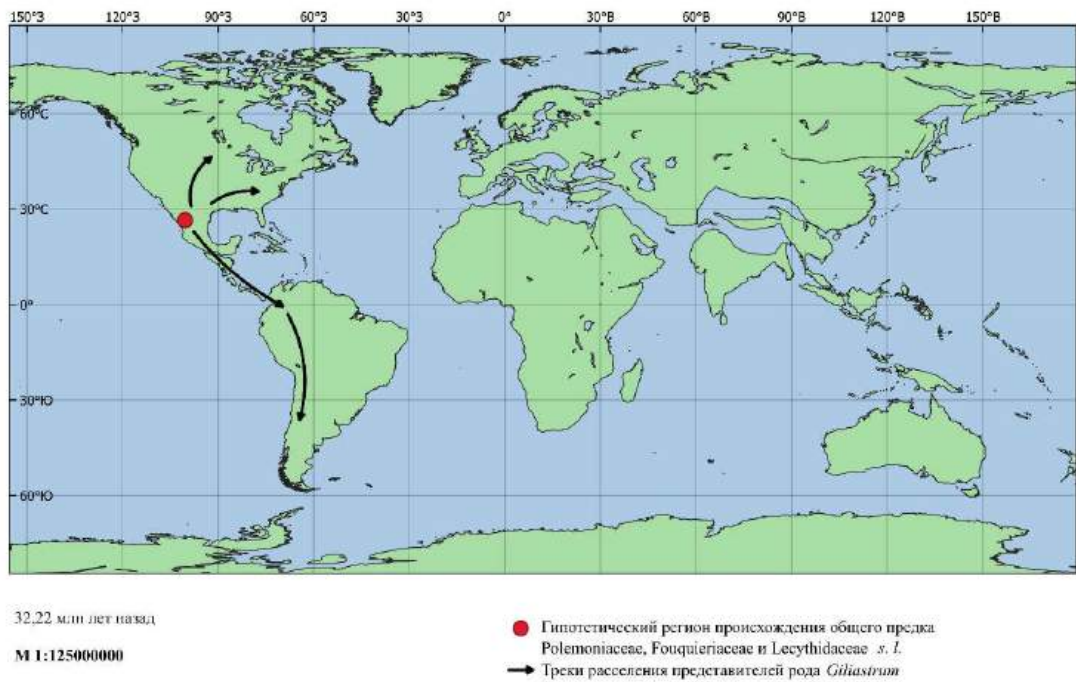


Рис. 47.2. Карта «Расселение предков *Giliastrum* в Новый Свет».

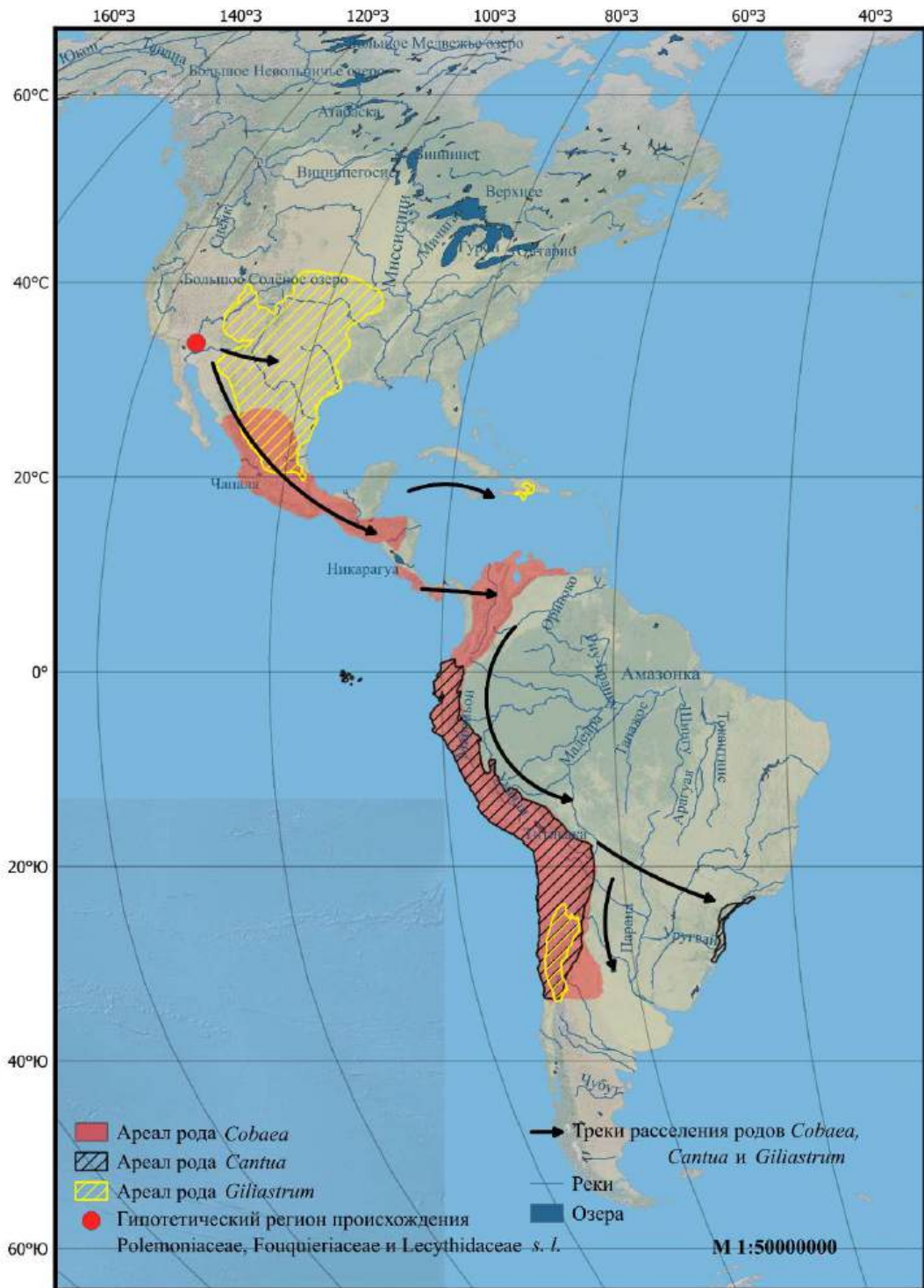


Рис. 47.3. Карта «Расселение представителей родов *Cobaea* и *Cantua*, а также клады *Giliastrum* в Новый Свет» (на современной основе).

Клада *Aliciella*

Представители рода *Aliciella* имеют сплошной ареал и, по-видимому, расселялись из юго-западных регионов Северной Америки на восток и север, оставшись недалеко от гипотетического региона возникновения всего семейства.

Так, один вид – *A. triodon* – распространен в области Береговых хребтов, а другие – *A. tenuis*, *A. subnuda* и *A. mcvickerae* – на плато Колорадо.

Клада *Loeselia*—*Dayia*

Представители этой клады – виды *Loeselia* и *Dayia* – также расселялись из юго-запада Северной Америки на юг, на север Южной Америки. Нами исследованы лишь североамериканские представители *Dayia* (*D. scabra*, *D. grantii*), однако некоторые виды распространены в Центральном Андах. Ареал этого рода дизъюнктивен, но, по-видимому, эта дизъюнкция образовалась относительно недавно. Это подтверждает сплошной ареал сестринского рода – *Loeselia*, который начал распространяться, предположительно, в одно время с родом *Dayia*, но дифференцировался позже и также расселялся из областей Мексиканских Кордильер (*L. grandiflora*, *L. mexicana*) и Кордильер Центральной Америки (*L. coerulea*, *L. ciliata*) до Льянос-Ориноко, Гвианского плоскогорья и Северных Анд (*L. glandulosa*) (рис. 48.1, 48.3).

Клада *Ipomopsis*—*Bryantiella*

Представители *Bryantiella* (*B. palmeri*) расселились недалеко от региона гипотетического возникновения – в область Западной Сьерра-Мадре. Виды же *Ipomopsis* расселялись на гораздо большие расстояния. Во время дифференциации видов этого рода, исходя из анализа результатов калиброванной кладограммы, его ареал охватывал горные станы Северной и Южной Америки. Так, он, предположительно, был распространен широко в пределах Южных (*I. aggregata*, *I. congesta*, *I. tenuifolia*) и Мексиканских Кордильер (*I. tenuifolia*), Кордильер Центральной Америки и в Андах (*I. gossypifera*). Кроме того, представители рода заняли область Скалистых гор и расселились на Великих равнинах (*I. congesta*). Однако после ареал перестал быть сплошным, и представители исчезли в областях Кордильер Центральной Америки. По-видимому, несколько позже виды *Ipomopsis* расселялись на восток Северной Америки, заняв Береговые низменности (*I. rubra*) и склоны Аппалачей, позже образовав еще несколько дизъюнкций (рис. 48.2, 48.3). Другая точка зрения связана с распространением видов *Ipomopsis* путем дальнего транспорта, который мог иметь место в третичный период (Raven, 1963).

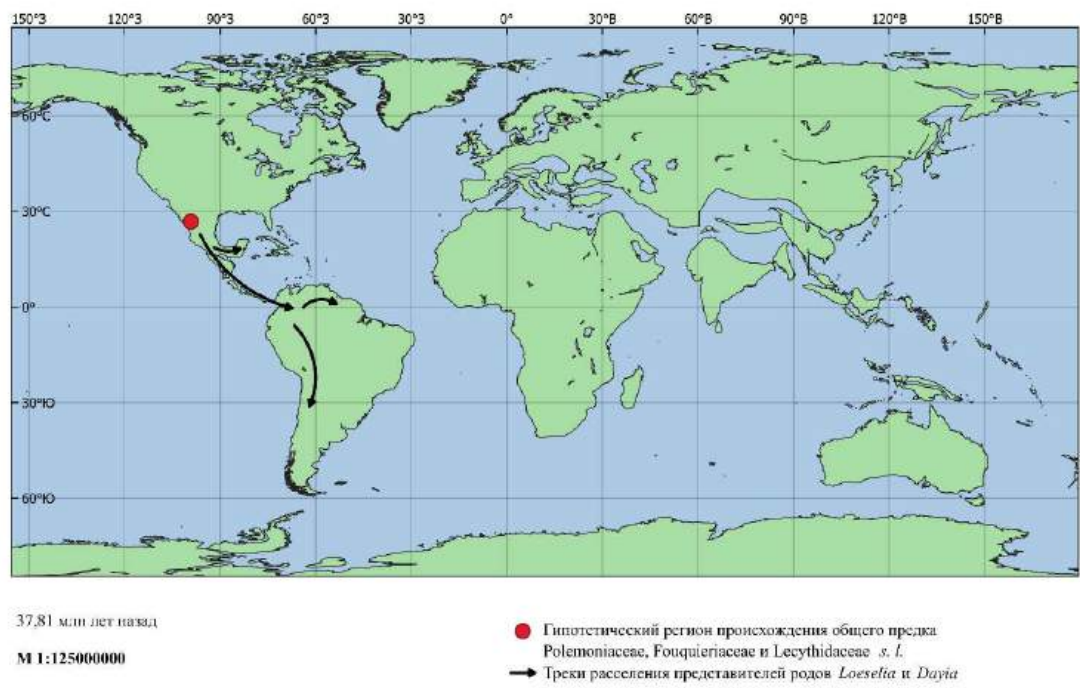


Рис. 48.1. Карта «Расселение представителей клады *Loeselia–Dayia* в Новый Свет».

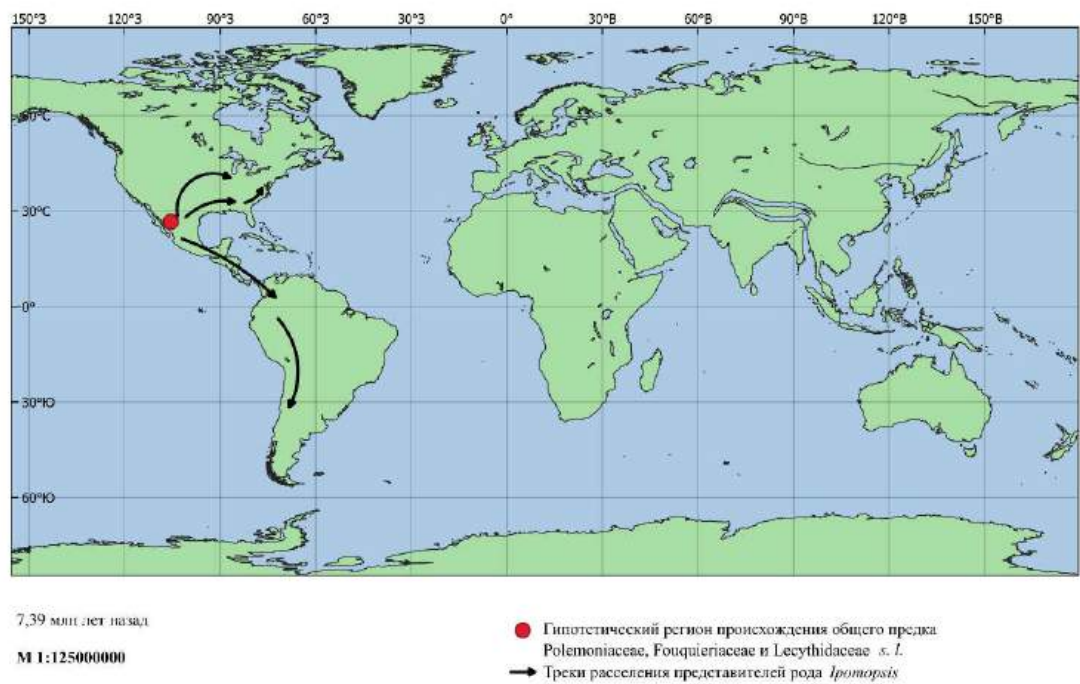


Рис. 48.2. Карта «Расселение представителей рода *Iromopsis* в Новый Свет».

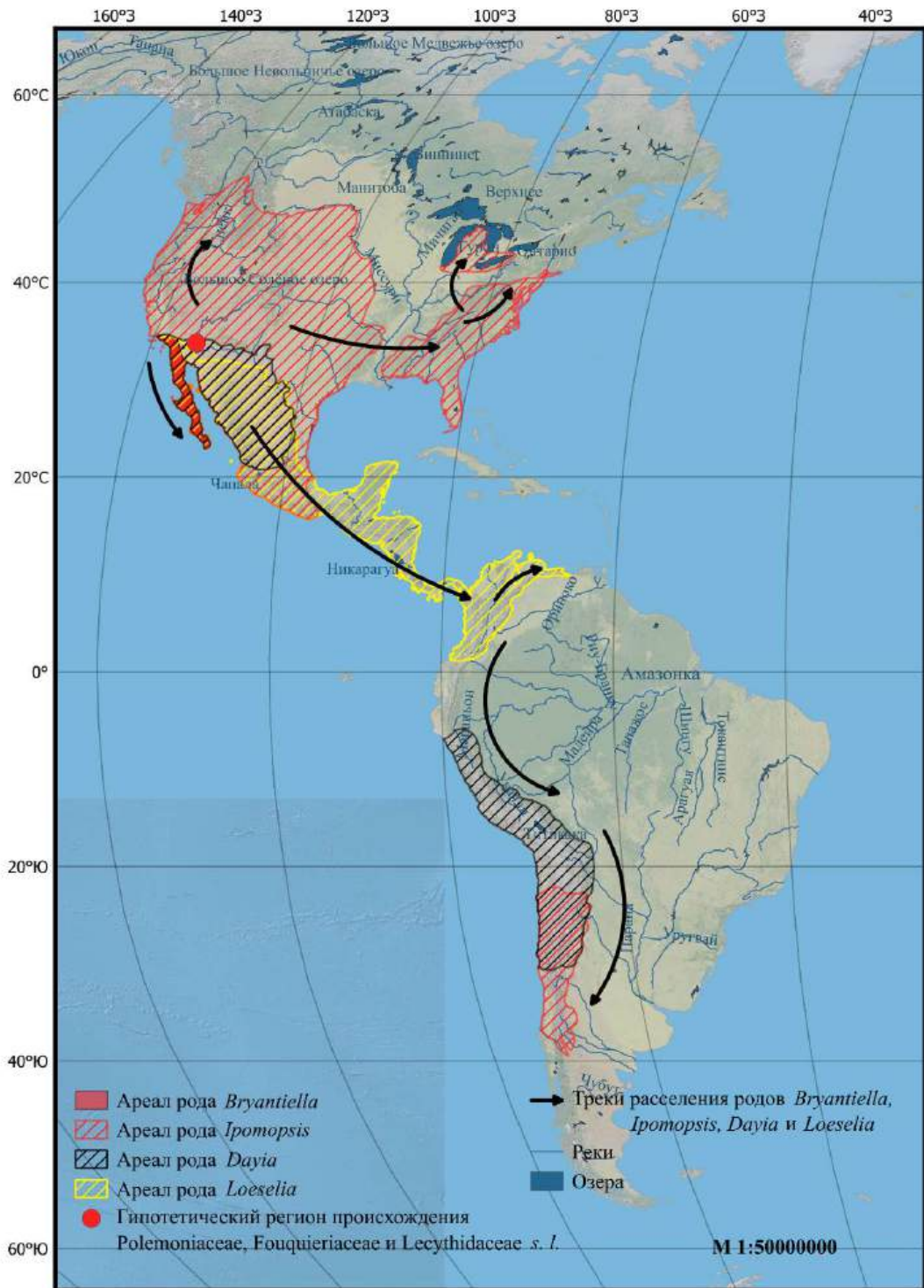


Рис. 48.3. Карта «Расселение представителей клад *Loeselia—Daya* и *Ipomopsis—Bryantiella* в Новый Свет» (на современной основе).

Сестринские клады: *Loeseliastrum—Langloisia—Microgilia* и *Eriastrum*

Представители клады *Loeseliastrum—Langloisia—Microgilia* также распространялись вблизи гипотетического региона возникновения всей

исследуемой группы – юго-запада Северной Америки. Так, *Loeseliastrum schottii* распространен исключительно на западном побережье Северной Америки – в областях Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре, *L. matthewsii* – несколько шире в пределах Южных Кордильер и тоже в Западной Сьерра-Мадре, а *L. depressum* – повсеместно в Южных Кордильерах. Исследованный нами вид *Langloisia setosissima* имеет ареал, схожий с таковым у *Loeseliastrum schottii*, лишь один представитель клады – *Microgilia minutiflora* – проник дальше и занял горные территории, расселившись в Кордильерах Канады и Скалистых горах. Представители же клады *Eriastrum* также распространялись вблизи к региону гипотетического возникновения. Сестринские виды *E. harwoodii*, *E. virgatum* и *E. filifolium*, по-видимому, двигались вместе на юг, заняв территории в пределах Береговых хребтов и (в случае с последним) Западной Сьерра-Мадре. Другие же сестринские виды – *E. signatum* и *E. wilcoxii* – распространившись более широко, заняли большие пространства в пределах всей физико-географической страны Южных Кордильер и, в случае с *E. wilcoxii*, Кордильер Канады.

Клада *Saltugilia*

Представители клады *Saltugilia* также расселялись недалеко от гипотетического региона возникновения. Так, оба исследованных вида – *S. caruifolia* и *S. australis* распространялись в пределах Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре, где и находится их современный ареал.

Клада *Lathrocasis—Gilia*

Расселение представителей клады *Lathrocasis—Gilia* происходило поэтапно. Исследованный нами вид *L. tenerrima* распространился достаточно широко и занял территории Южных и Канадских Кордильер, таким образом, продвинувшись недалеко от региона возникновения. Ареал же рода *Gilia* имеет несколько дизъюнкций. Среди исследованных нами видов почти все распространены также вблизи к региону возникновения. Здесь же, в непосредственной близости имеются и ископаемые находки близкого к *Gilia* вида – *Gilisenium hueberi*. Так, *G. cana* распространилась на область Береговых хребтов, а сестринский вид – *G. inconspicua* занял более обширные пространства в пределах Южных Кордильер. Другой вид – *G. stellata* – имеет ареал, схожий с *G. cana*, но достигает еще и области Западной Сьерра-Мадре. Однако особый интерес представляет ареал *G. angelensis* и *G.*

lacinata. Первый вид распространен там же, где и *G. stellata*, но сестринский вид *G. lacinata* распространен исключительно в Южной Америке, образуя дизъюнкцию со всеми остальными видами. Причем исходя из очень небольшого возраста дивергенции этих сестринских видов, дизъюнкция эта образовалась совсем недавно около 750 тыс. – 1 млн лет назад, возможно, в этом случае имел место дальний транспорт (Raven, 1963). Учитывая конфигурацию современного ареала этого вида и топологию калиброванной кладограммы, мы также можем говорить о том, что представители рода *Gilia* расселились в Южную Америку, предположительно через Кордильеры Центральной Америки и Северные Анды. Современный ареал *G. lacinata* охватывает Центральные и Субтропические Анды, а также Патагонию, Прекордильеры и Пампинские Сьерры, в перечисленных же ранее странах виды рода *Gilia* исчезли. Кроме того, часть представителей рода распространены в приозерных штатах США и узко на восточном побережье, однако виды, произрастающие там, не включены в наш анализ (рис. 49).



Рис. 49. Карта «Расселение представителей рода *Gilia*» (на современной основе).

Клада *Allophyllum*

Расселение представителей клады *Allophyllum*, по-видимому, практически совпадает с расселением представителей *Saltugilia*. Два исследованных нами вида распространены неподалеку от гипотетического региона возникновения и имеют

пересекающиеся ареалы. *A. divaricatum* занимает область Береговых хребтов, в то время, как *A. gilioides* распространился несколько шире, заняв еще и область Западной Сьерра-Мадре.

Клада *Navarretia—Collomia*

Расселение представителей клады *Navarretia—Collomia* было, по-видимому, сложным и происходило в несколько этапов. Представители базальной части клады – виды рода *Navarretia* – расселялись в горных районах Северной Америки. Так, *N. atractyloides* заняла области Береговых хребтов в Южных Кордильерах и Западной Сьерра-Мадре – в Кордильерах Мексики. Сестринский вид – *N. divaricata* распространился более широко, расселившись в Южных Кордильерах и Кордильерах Канады. Другие представители этой части клады также распространялись в Северной Америке. *N. breweri* расселилась на Береговых хребтах и широко в пределах Великих равнин, а сестринский вид *N. squarrosa* также распространился в Южных Кордильерах и далеко на север – до границы Канадских Кордильер, а также встречается в Аппалачах, образуя дизъюнкцию в своем ареале. Это говорит о возможном более широком распространении вида в прошлом. Так, возможно он присутствовал и в районах Великих и Центральных равнин, где позже исчез. Доказательством тому служит ареал некоторых более поздно появившихся видов, например, *N. intertexta*.

Особый интерес представляет гипотетическое расселение представителей другой, терминальной клады *Navarretia*. Базальный вид – *N. involucrata* – распространен на юге Южной Америке и встречается в Патагонии и Патагонских Андах, образуя таким образом еще одну дизъюнкцию в ареале рода. Интерпретируя подобную топологию кладограммы, мы можем предположить, что ареал всего рода был более широким и охватывал почти целиком пространства Северной и Южной Америки (или, по крайней мере, их горные территории), но в дальнейшем в южноамериканской части ареала образовались лакуны, что стало следствием исчезновения рода в Северной Америке и на большей части территории Южной Америки. Виды *Navarretia*, занимающие более терминальное положение в пределах рассматриваемой клады, распространены только в

пределах Северной Америки. *N. saximontana* расселялась недалеко от гипотетического региона возникновения исследуемых представителей и распространена в Южных и Канадских Кордильерах, а также в Скалистых горах, *N. intertexta* в меньшей степени заняла горные пространства и, за исключением Южных Кордильер и Аппалачей, расселялась в пределах Великих и Центральные равнин. Занимающие терминальное положение представители рода также расселились вблизи региона возникновения. *N. leucocephala* занимает пространства Южных и Канадских Кордильер, а сестринский вид (*N. minima*) распространен в Скалистых горах и на Центральные равнинах.

Определенный интерес также представляет и расселение представителей рода *Collomia*. Базальные виды, как в случае и с большинством видов *Navarretia*, расселялись в Северной Америке – *C. rawsoniana* заняла пространства Береговых хребтов, а *C. debilis* – Скалистых гор. Сестринские виды *C. mazama* и *C. linearis* также распространились недалеко от гипотетического региона возникновения. Первый вид расселился широко в Южных Кордильерах, второй также занял еще и территории Кордильер Канады, Великие и Центральные равнины. Однако весьма примечателен ареал терминальной группы рода *Collomia*. Один вид – *C. grandiflora* – так же, как и многие другие, расселился в Южных и Канадских Кордильерах, но сестринский – *C. biflora* – распространен в Субтропических Андах. Как и в случае с *Navarretia involucrata*, это может свидетельствовать о более широком ареале представителей всей клады в относительно недавнем прошлом (дивергенция этих терминальных видов *Collomia* произошла вероятно около 3,8 млн лет назад). Учитывая особенности ареала рода *Collomia*, можно предположить, что представители клады могли заселить Южную Америку повторно путем дальнего транспорта (Raven, 1963), либо, что дизъюнкция эта образовалась совсем недавно, и на этапах расселения терминальных видов и рода *Navarretia*, и рода *Collomia*, ареал все еще был сплошным (рис. 50.1, 50.2).

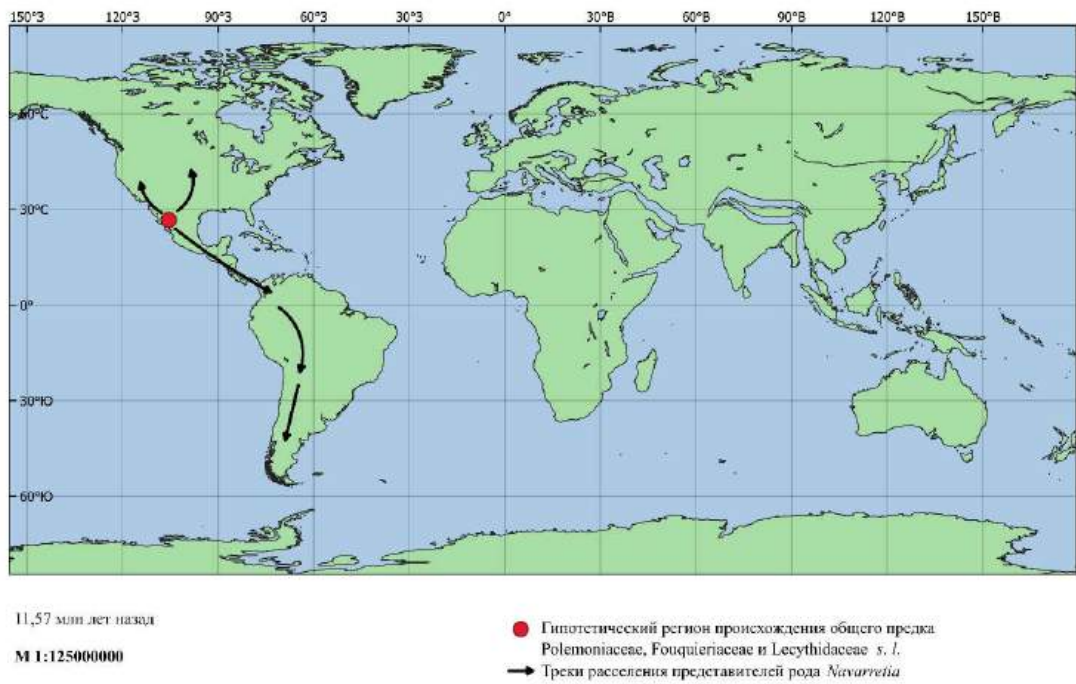


Рис. 50.1. Карта «Расселение представителей рода *Navarretia*».

расселения шли постепенно и одновременно в несколько направлений. Так, базальным видом в модели является *P. micranthum*, который расселялся на юг от гипотетического региона возникновения всех исследованных представителей, на юго-западе Северной Америки, распространяясь также и вблизи него, в пределах Южных Кордильер. Позже вид распространился на территориях Южной Америки, в Прекордильерах и Пампинских Сьеррах, Патагонии, Субтропических и Патагонских Андах. Подобная внутривидовая дизъюнкция говорит о более широком ареале всего рода в прошлом. Так, по-видимому, представители *Polemonium* были распространены повсеместно в Южной Америке, но позже их ареал сократился, образовав дизъюнкцию, они также отсутствуют в Кордильерах Центральной Америки. Оставшиеся представители рода распространялись в целом на север, либо вблизи гипотетического региона возникновения, как, например, обитающий в Южных Кордильерах *P. californicum*, произрастающий в Мексиканских Кордильерах *P. pauciflorum* или расселившиеся несколько севернее – в Канадские Кордильеры, *P. occidentale* и *P. viscosum*. Стоит отметить, что некоторые из исследованных нами представителей рода расселялись в центральные части и на восток Северной Америки – в область Великих равнин, как, например, *P. foliosissimum*, и в районы Лаврентийской возвышенности, Центральных равнин, Аппалачей и Береговых низменностей в случае *P. reptans*. Основным же треком являлся путь из региона гипотетического возникновения на север, в сторону Берингии. Поскольку ареалы нескольких видов *Polemonium* совпадают, можно предположить, что распространение на север имело групповой характер – сразу несколько видов следовали данному треку, по-видимому, одновременно. Так, *P. pulcherrimum*, распространенный в Южных и Канадских Кордильерах, расселился также в Кордильерах Аляски и попал в Восточную Евразию, заняв территории Северо-Притихоокеанской и Амуро-Сахалинской физико-географических стран. Похожий, но гораздо более длинный путь преодолел другой вид – *P. boreale*. Распространяясь от районов Лаврентийской возвышенности, он расселялся на северо-восток континента, занимая территории Кордильер Аляски, а далее проник в Евразию, очень широко расселяясь в пределах

Северо-Притихоокеанской, Амуру-Сахалинской стран, в Северо-Восточной и Средней Сибири, далее он двигался еще западнее, распространяясь на территории Западной Сибири и Урала. Продолжая движение на запад, *P. boreale* занял пространства северной территории Русской равнины и Фенноскандию, добравшись до восточных участков Гренландии и, таким образом, сделав почти полный циркумбореальный круг. В целом, этот трек представляет особый интерес, поскольку, по-видимому, именно он является основной траекторией, вдоль которой с некоторыми отклонениями распространялись и другие представители рода. По-видимому, несколько позже, на этапе расселения *P. boreale*, произошло образование ареала *P. caeruleum*, который расселялся в пределах Западной Сибири и Урала, двигаясь на запад, в сторону Русской равнины и Фенноскандии, а также занимая всю Европу, включая Среднегорья Центральной Европы и Франции, Альпийско-Пиренейско-Карпатскую и Кавказскую горные страны, а также Британские острова. Интересно, что этот вид также имеет дизъюнкции, что может означать, что он имел еще один трек – в сторону Южной и Восточной Азии. Так, он распространен в Гималаях, в горах Восточного Китая и на Японских островах. Таким образом, можно предположить, что изначально ареал вида был сплошным. Косвенным доказательством тому служит ареал *P. chinense*, который после преодоления Берингии расселялся в Северо-Притихоокеанской и Амуру-Сахалинской странах, образовав дизъюнкцию между Камчатским полуостровом и основной частью материка, а также распространялся в Восточном, Северо-Восточном Китае и в Корее, откуда, по-видимому, попал на Японские острова. Преодолев Урал, некоторые представители *Polemonium*, по-видимому, двинулись на юг Русской равнины, заселив Кавказ, а также переднеазиатские нагорья и Туранскую равнину (*P. caucasicum*). Таким образом, виды рода *Polemonium* стали самыми распространенными из представителей семейства Polemoniaceae (рис. 51.1, 51.2).

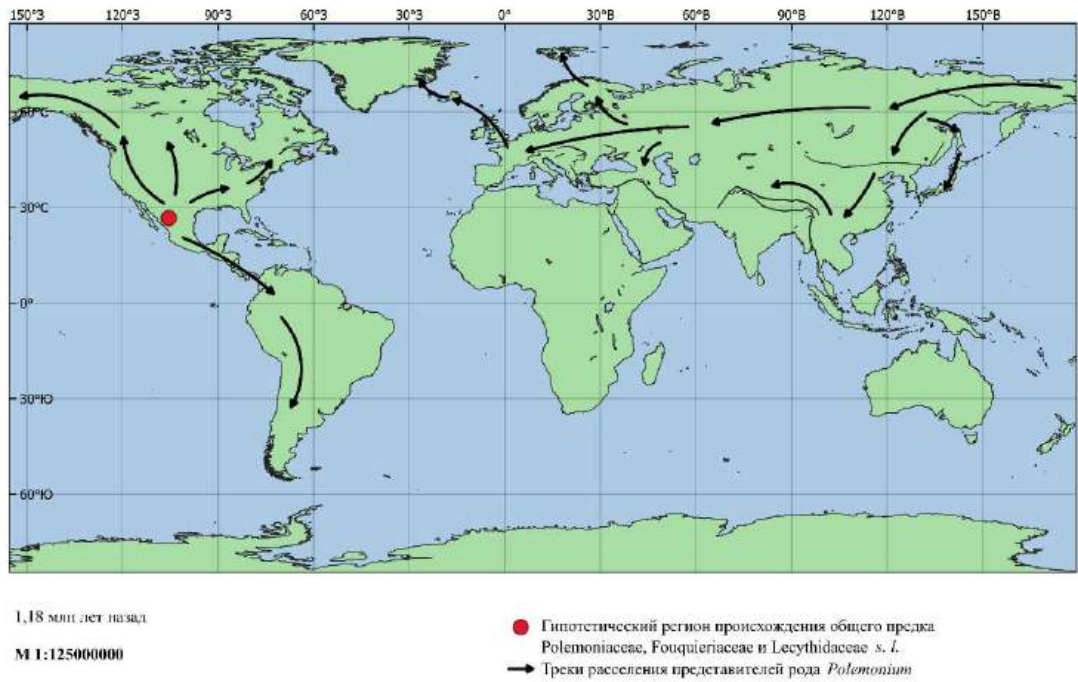


Рис. 51.1. Карта «Расселение представителей *Polemonium*».

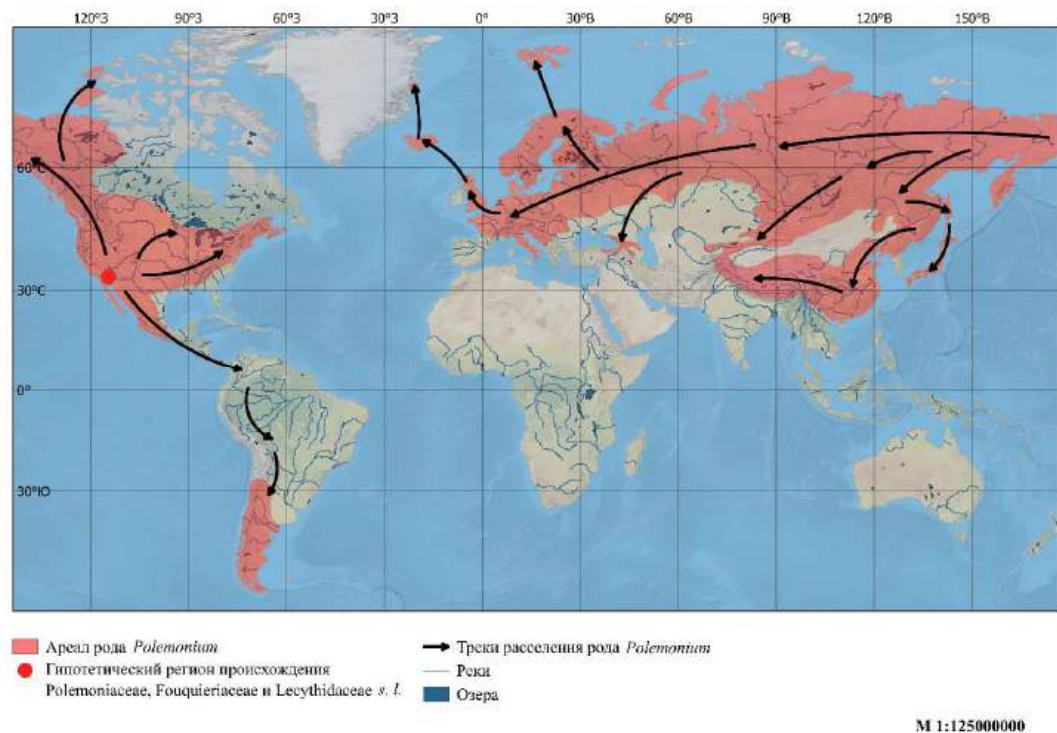


Рис. 51.2. Карта «Расселение представителей *Polemonium*» (на современной основе).

Клады *Linanthus*, *Gymnosteris* и *Leptosiphon*

Все исследованные представители клады *Linanthus* – *L. bellus*, *L. dichotomus* и *L. bigelovii* – распространялись вблизи гипотетического региона возникновения всей анализируемой группы, в районах Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре, их ареал сплошной, дизъюнкций нет. Приблизительно то же самое можно сказать и о видах рода *Gymnosteris*. Один вид – *G. nudicaulis* распространялся исключительно в областях Южных Кордильер, другой – *G. parvula* – также занял территории Скалистых гор. Наконец, похожего тренда расселения придерживался и представитель другой ветви – *Leptosiphon nuttallii*, который, также, как и виды *Linanthus*, распространен в области Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре.

Клада *Microsteris*

Расселение единственного вида рода *Microsteris* – *M. gracilis* – по-видимому, продолжалось довольно долго и было связано с очередным проникновением представителей исследуемой группы в Южную Америку. Данный вид, предположительно, активно распространялся в горных областях Северной Америки и на данный момент расселился от Кордильер Аляски на севере, до Мексиканских Кордильер на юге. Однако другая часть ареала вида занимает андийский юг. Так, *Microsteris* распространен в Субтропических и Патагонских Андах, отсутствуя при этом на севере Южной Америки и в Кордильерах Центральной Америки. Можно предположить, что при движении далеко на юг от гипотетического региона возникновения, ареал был сплошным, после чего образовал дизъюнкцию (рис. 52.1, 52.2). Хотя время образования дизъюнкции неизвестно, можно связать ее появление с появлением таковой в ареалах иных исследованных нами клад, например, *Navarretia*—*Collomia*, *Gilia* и других. Таким образом, можно сделать вывод о вероятной общей молодости дизъюнкций в ареалах многих исследованных нами клад и о возможной связи их появления с общим событием. Подобная гипотеза, однако, нуждается в палеонтологических подтверждениях, которые на данный момент отсутствуют.

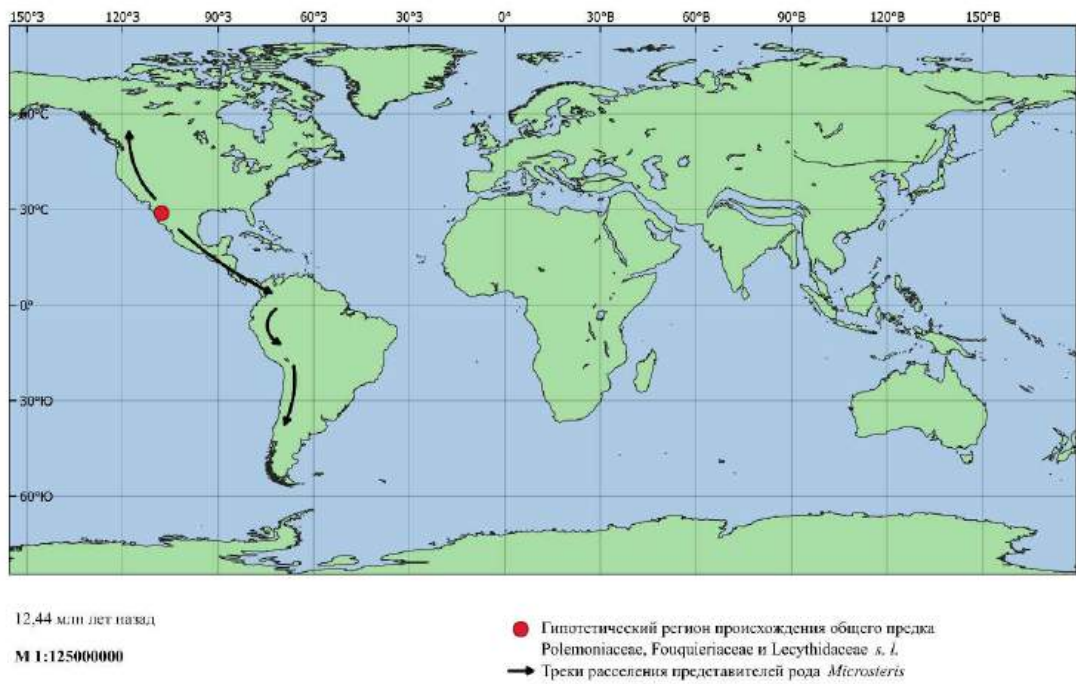


Рис. 52.1. Карта «Расселение рода *Microsteris*».



Рис. 52.2. Карта «Расселение рода *Microsteris*» (на современной основе).

Клада *Phlox*

Гипотетические треки расселения представителей рода *Phlox*, который на кладограмме в нашем исследовании был поделен на две клады – *Phlox*—1 и *Phlox*—2, в настоящей главе будут рассмотрены в рамках целого рода и, соответственно, в рамках единой клады. Исходя из полученной нами конфигурации калиброванного

молекулярно-генетического древа, мы предполагаем, что виды *Phlox* могли частично повторять примерные треки расселения представителей рода *Polemonium*. Опираясь на ареалы базальных видов *Phlox*, мы предполагаем, что изначально они расселялись так же неподалеку от гипотетического региона возникновения всех исследованных групп – в Кордильерах Северной Америки. Так, *P. douglasii* расселился в Южных и Канадских Кордильерах, *P. hoodii* распространился несколько шире, заняв также территории Великих равнин и Кордильер Аляски. По-видимому, позже *Phlox* начал расселяться на север. Представители сестринской клады также распространены в Североамериканских Кордильерах, например, *P. diffusa* – также в Канадских и Южных Кордильерах, *P. condensata* – в области Береговых хребтов и на Великих равнинах, однако один вид из этой группы – *P. richardsonii* перебрался в Евразию и распространялся из областей Лаврентийской возвышенности и Аляскинских Кордильер в Евразию, заняв области Северо-Притихоокеанской страны. Возможно, это было первый этап проникновения представителей рода в Старый Свет. Прочие представители этой клады *Phlox* расселялись в основном в горах западного побережья Северной Америки или недалеко от них. Так, *P. pulvinata* занял пространства Южных Кордильер, *P. alyssifolia* – территории Великих равнин, а сестринский предыдущим двум вид, *P. longifolia* – еще и Канадские Кордильеры. Похожим ареалом, за исключением Великих равнин, обладает *P. caespitosa*, а *P. austromontana* расселялся также в Южных Кордильерах и на Великих равнинах. Часть представителей этой клады двигались в восточные части североамериканского континента. Так, *P. nivalis* распространился не только в областях Южных Кордильер, но занял еще Аппалачи и области Береговых низменностей. *P. subulata* расселялся в районах Лаврентийской возвышенности и Центральных равнин, и, по-видимому двигался несколько восточнее, заселив Аппалачи. *P. bifida* распространен только на Центральных равнинах, а *P. nana* расселялся на юг, из области Великих равнин, заселив в итоге территории Мексиканского нагорья (рис. 53).

Основным треком другой клады представителей рода *Phlox* был, по-видимому, путь из региона гипотетического возникновения исследуемых семейств на восточное и юго-восточное побережье Северной Америки. Так, один из базальных видов, *P. paniculata* расселялся в областях Южных Кордильер, но проник

и в районы Лаврентийской возвышенности, а, по-видимому, позже – в Центральные равнины и Аппалачи. Похожий трек имели *P. pilosa* и *P. divaricata*, с той лишь разницей, что они отсутствуют в Южных Кордильерах, но распространены в Береговых низменностях. Остальные исследованные виды этой клады, *P. amoena*, *P. amplifolia*, *P. carolina* и *P. cuspidata* распространены в Береговых низменностях, *P. maculata* и *P. ovata* – исключительно в Аппалачах, а *P. glaberrima* и *P. drummondii* – и в Аппалачах, и в Береговых низменностях. Однако в терминальной части этой клады расположен *P. sibirica*, который, по-видимому, повторил трек вида из другой клады *Phlox* – *P. richardsonii*. Представители *P. sibirica* расселялись на северо-запад, достигнув территорий Евразии и исчезнув в Северной Америке. Другое предположение связано с тем, что сам вид возник уже в Азии, где и распространялся после попадания сюда из Северной Америки его гипотетических предков. Продолжая движение на запад, этот вид распространился в Северо-Притихоокеанской стране, Северо-Восточной и Средней Сибири. Учитывая относительно молодой возраст клад *Phlox*, можно предположить, что Евразия была заселена с востока трижды – один раз представителями группы видов рода *Polemonium*, второй раз – видом *P. richardsonii* и третий раз – видом *P. sibirica* (рис. 53). Подобные гипотезы также нуждаются в палеонтологических данных, однако кроме ископаемых находок *Phlox* на Аляске, в пределах современного ареала рода, такие данные пока отсутствуют.

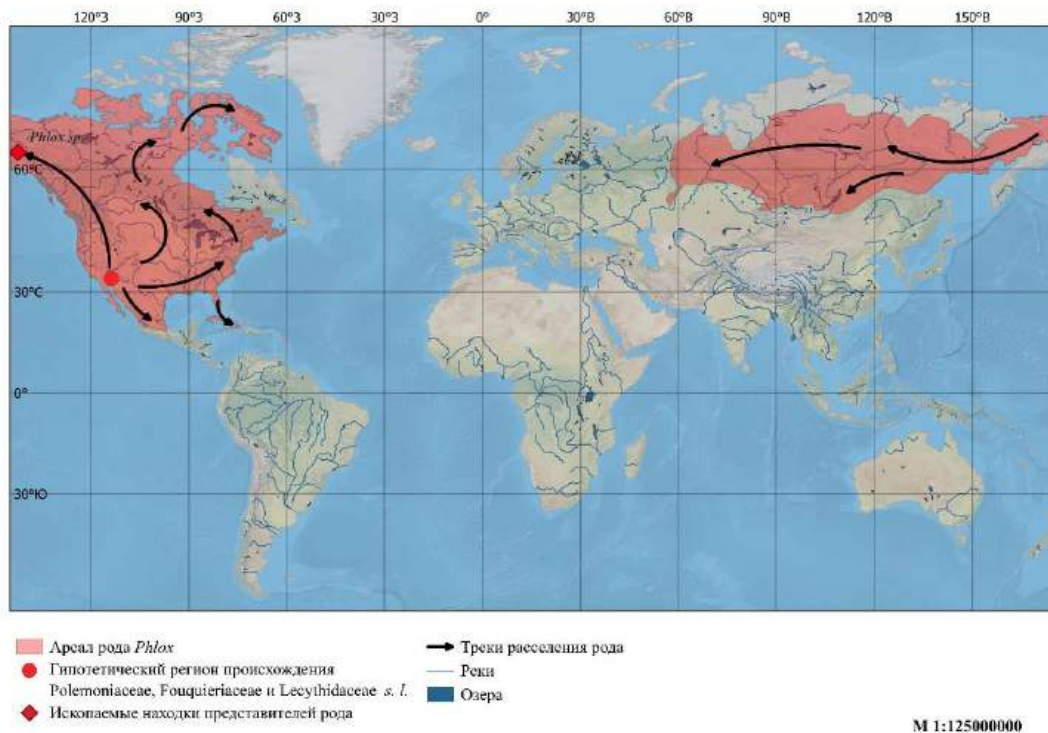


Рис. 53. Карта «Расселение представителей клады *Phlox*» (на современной основе).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги исследования, мы можем сделать следующие **выводы**.

1. В результате анализа молекулярно-генетических данных представителей семейств Polemoniaceae, Fouquieriaceae и Lecythisaceae s. l. мы можем констатировать, что клада Fouquieriaceae занимает базальное положение среди исследованных таксонов и дивергировала раньше всех, около 79 миллионов лет назад.

2. Общий таксон—предок всех представителей трех семейств образовался в пределах современной Северной Америки, откуда начались миграции его потомков. Все виды Fouquieriaceae и часть видов Polemoniaceae, весьма вероятно, никогда не покидали регион возникновения, другие же таксоны Polemoniaceae расселялись по территориям современных Южной Америки и Евразии.

3. Представители семейства Lecythisaceae s. l. возникли, по-видимому, в Африке, куда из нынешней Северной Америки мигрировал их предок. В дальнейшем они дважды проникали в Южную Америку, а также расселились в Азию.

4. Учитывая специфику диаспор и современную топологию ареалов представителей изучаемой группы, мы можем сделать вывод о том, что в большинстве случаев расселение происходило путем дальнего транспорта у представителей *Lecythidaceae s. l.*, однако у ряда таксонов расселение могло носить викарный характер (например, у *Barringtonioideae*). Представители *Fouquieriaceae* и *Polemoniaceae* же, наоборот, предположительно расселялись викарно, а дальний транспорт имел место лишь в отдельных случаях (например, у южноамериканских представителей).

5. Представленная реконструкция истории расселения согласуется с палеоботаническими данными, так как ископаемые остатки представителей исследуемой группы обнаружены в регионах, лежащих, в основном, в пределах современных ареалов, либо вдоль реконструированных треков расселения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамсон Н. И. 2013. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2. С. 219—229.
2. Вышенская Т. Д. 1992. Семейство LECYTHIDACEAE. В: Тахтаджян А. Л. (ред.) Сравнительная Анатомия Семян. Т. IV. Санкт—Петербург: Наука. С. 12—20.
3. Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И. 1978. Физическая география СССР. Азиатская часть. Изд. 3-е. Учебник для студентов геогр. фак. ун-тов. Москва. Мысль. 512 с.
4. Исаченко А.Г. 1991. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. Москва. Высшая школа. 366 с.
5. Карта физико-географического районирования Северной Америки. Игнатъев Г.М., Лукашова Е.Н. (ред.). 1964. М—б. 1:30000000. Москва. ГУГК ГГК СССР
6. Кондратьева Т.И., Алексеев Б.А., Климанова О.А. В: Романова Э.П. (ред.). 2014. Физическая география материков и океанов: в 2 т. Т.1. Физическая география материков: в 2 кн. Кн. 2: Северная Америка. Южная Америка. Африка. Австралия и Океания. Антарктида: учебник для студентов учреждений высшего образования. Москва: Издательский центр «Академия». 400 с.
7. Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. 1976. Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ. Изд. 4-е. Учебник для студентов геогр. фак. ун-тов. Москва. Мысль. 448 с.

8. Романова Э.П., Алексеева Н.Н., Аршинова М.А. В: Романова Э.П. (ред.). 2014. Физическая география материков и океанов: в 2 т. Т.1. Физическая география материков: в 2 кн. Кн. 1: Дифференциация и развитие ландшафтов суши Земли. Европа. Азия.: учебник для студентов учреждений высшего образования. Москва: Издательский центр «Академия». 464 с.
9. Сводная схема физико-географических стран и областей суши земного шара. 1964. М-б. 1:80000000. Москва. ГУГК ГГК СССР
10. Тахтаджян А. Л. 1978. Флористические области Земли. Ленинград. Наука. 247 с.
11. Тахтаджян А. Л. 1987. Система магнолиофитов. Ленинград. Наука. 439 с.
12. Толмачев А.И. 1962. Основы учения об ареалах. Ленинград. Издательство Ленинградского университета. 100 с.
13. Albach D.C., Soltis P.S., Soltis D.E., Olmstead R.G. 2001. Phylogenetic Analysis of Asterids Based on Sequences of Four Genes // *Annals of the Missouri Botanical Garden* Vol. 88(2). P. 163—212.
14. Anderberg A. A. Rydin C., Källersjö M. 2002. Phylogenetic relationships in the order Ericales s. l.: analysis of molecular data from five genes from the plastid and mitochondrial genomes // *American Journal of Botany*. Vol. 89. P. 677—687.
15. Angiosperm Phylogeny Website [Электронный ресурс]: База данных систематики и географии порядков и семейств растений // URL: <http://www.mobot.org/MOBOT/Research/APweb/welcome.html/> (дата обращения: 29.05.2023).
16. Appel O. 1996. Morphology and systematics of the Scytopetalaceae // *Botanical Journal of the Linnean Society*. Vol. 121. P. 207—227.
17. Appel O. 2004. Scytopetalaceae. In: Kubitzki K. (ed.) *Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. VI. Springer. Berlin. P. 426—430.
18. Aublet J—B—C., F. 1775. *Histoire des plantes de la Guiane Française*. Chez Pierre—Francois Didot Jeune. Paris. 621 p.
19. Baillon H. E. 1886. Présidence de M. Baillon // *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Paris*. Vol. 1. P. 609—616.
20. Baillon H. E. 1890. Présidence de M. Baillon // *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Paris*. Vol. 2. P. 865—872.

21. Baker E. G., Moore S. L. M., Rendle A. B., Wernham H. F. 1913. Catalogue of the plants collected by Mr. & Mrs. P.A. Talbot in the Oban district, South Nigeria. Printed by order of the Trustees. London. 157 p.
22. Bate—Smith E.S. 1964. Chemistry and taxonomy of *Fouquieria splendens* Engelm: A new member of the asperuloside group // *Phytochemistry*. Vol. 3. P. 623—625.
23. Benson D. A. Cavanaugh M. Clark K. Karsch—Mizrachi I. Lipman D. J. Ostell J. Sayers E. W. 2013. *Nucleic Acid Research* // NCBI. 7 p.
24. Bentham G. 1833. *Leptosiphon* // *Edward's Botanical Register*. Vol. 19. P. 1622.
25. Bentham G. 1833. *Linanthus* // *Edward's Botanical Register*. Vol. 19. P. 1622.
26. Berry E. W. 1924a. A fossil flower from the Miocene of Trinidad // *American Journal of Science*. Vol. 7(38). P. 103—108.
27. Berry E. W. 1924b. The Tertiary Flora of the Island of Trinidad // *John Hopkins Studies in Geology*. Vol. 6. P. 120—123.
28. Bessey S.E. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Vol. 2. 109—164.
29. Biodiversity Heritage Library [Электронный ресурс]: цифровой архив литературы по биоразнообразию // URL: <https://www.biodiversitylibrary.org/> (дата обращения: 20.06.2023).
30. Blume C. L. 1851. Notice sur quelques *Barringtoniées* de l'Archipel des Indes. In: Van Houtte L. (ed.). *Flore des serres et des jardins de l'Europe*. Vol. 7. Éditeur de la Maison Bustique et du Bon Jardinier. Paris. P. 21—25.
31. Brand A. 1905. *Aliciella triodon* Brand // *Helios. Abhandlungen und monatliche Mittheilungen aus dem Gesamtgebiete der Naturwissenschaften*. Vol. 22:77. P. 11.
32. Briggs J.C. 1987. *Biogeography and plate tectonics*. Elsevier. Amsterdam. 203 p.
33. Casaretto G. 1842. *Novarum stirpium: brasiliensium decades*. Typis J. Ferrandi. Genuae. 96 p.
34. Cavanilles A.J. 1791. *Icones et descriptiones plantarum, quae aut sponte in Hispania crescunt, aut in hortis hospitantur*. Vol. 1. 284 s.
35. Cavanilles A.J. 1800. *Bonplandia*. In: *Annales de Historia Natural*. Vol. 2. P. 131.
36. Chaney R.W., Mason H.L. 1936. A Pleistocene flora from Fairbanks, Alaska // *American Museum Novitates*. P. 887.

37. Chenna R., Sugawara H., Koike T., Lopez R., Gibson T.J., Higgins D.J., Thompson J.D. 2003. Multiple sequence alignment with the Clustal series of programs // *Nucleic Acids Research*. Vol. 31. P. 3497—3500.
38. Corner E. J. H. 1976. *The Seeds of Dicotyledons*. Vol. 1—2. Cambridge University Press. Cambridge. 878 p.
39. Cronquist A. 1981. *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press. New York. NY. 1262 p.
40. Day A.G., Moran R. 1986. *Acanthogilia*, a new genus of Polemoniaceae from Baja California, Mexico // *Proceedings of the California Academy of Sciences*. Vol. 44. P. 111—126.
41. De Beauvois A. M. F. J. P. 1807. *Flore d'Oware et de Benin, en Afrique*. Imprimerie de Fain jeune et compagnie. Paris. 95 p.
42. De Candolle A. P., 1828. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis, sive, Enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc usque cognitarium, juxta methodi naturalis, normas digesta*. Vol. 3. Sumptibus Sociorum Treuttel et Würtz. Parisii. 494 p.
43. Desfontaines R. L. 1820. *Asteranthos* // *Mémoires du Muséum d'histoire naturelle*. Vol. 6. P. 9—11.
44. Downie S.R., Palmer J.D. 1992. Use of chloroplast DNA rearrangements in reconstructing plant phylogeny // *Molecular systematics of plants*. P. 14—35.
45. Drummond A.J., Suchard M.A., Xie D., Rambaut A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 // *Molecular Biology and Evolution*. Vol. 29(8). 1969—1973.
46. Edgar R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput // *Nucleic Acids Research*. Vol. 32. P. 1792—1797.
47. Efron B. 1979. Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife // *The Annals of Statistics*. Vol. 7(1). P. 1—26.
48. Engler A., Gilg E. 1924. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Gebrüder Borntraeger Verlag. Berlin. 420 p.
49. Engler H. G. A. 1897. Scytopetalaceae. In: Engler H. G. A. & Prantl K. (eds.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Nachtr. 1. Engelmann. Leipzig. P. 242—245.
50. Engler H. G. A. 1909. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. Engelmann. Leipzig. 40 p.

51. Farris J.S. 1982. Outgroups and Parsimony // *Systematic Zoology*. Vol. 31. P. 328—334.
52. Ferreira M. A. R., Suchard M. A. 2008. Bayesian analysis of elapsed times in continuous—time Markov chains // *Canadian Journal of Statistics*. Vol. 36. P. 355—368.
53. Forster J. R., Forster G. 1776. *Characteres Generum Plantarum, quas in itinere ad insulas maris Australis, collegerunt, descripserunt, delinearunt, annis 1772–1775 Joannes Reinoldus Forster et Georgius Forster*. Prostant apud B. White, T. Cadell, & P. Elmsly. Londini. 247 p.
54. Galen C., Newport M.E.A. 1988. Pollination quality, seed set, and flower traits in *Polemonium viscosum*: complementary effects of variation in flower scent and size // *American Journal of Botany*. Vol. 75. P. 900—905.
55. GenBank [Электронный ресурс]: База данных общедоступных последовательностей ДНК // URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (дата обращения: 25.09.2023).
56. Global Biodiversity Information Facility [Электронный ресурс]: международная база данных о находках живых организмов // URL: <https://www.gbif.org/> (дата обращения: 20.08.2023)
57. Grant V.E. 1959. *Natural history of the phlox family*. Martinus Nijhoff. The Hague. 280 p.
58. Grant V.E. 1999. Classification of the genus *Gilia* (Polemoniaceae) // *Phytologia*. Vol. 84(2). P. 69—86.
59. Grant V.E., Grant A. 1955. The Genus *Allophyllum* (Polemoniaceae) // *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*. Vol. 3. P. 93—110.
60. Grant V.E., Grant K. 1965. *Flower pollination in the phlox family*. Columbia University Press. New York. NY. 180 p.
61. Greene E.L. 1896. *Pittonia: a series of papers relating to botany and botanists*. Vol. 3. Doxey & Co. Berkeley. CA. 349 p.
62. Greene E.L. 1898. *Pittonia: a series of papers relating to botany and botanists*. Vol. 3. Doxey & Co. Berkeley. CA. 349 p.
63. Hennig W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag. Springer. Berlin. 370 p.
64. Hennig W. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. Il. 263 p.

65. Henrickson J. 1967. Pollen Morphology of the Fouquieriaceae // *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*. Vol. 6. P. 137—160.
66. Henrickson J. 1969. Anatomy of Periderm and Cortex of Fouquieriaceae // *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*. Vol. 7. P. 97—126.
67. Henrickson J. 1972. A Taxonomic Revision of the Fouquieriaceae // *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*. Vol. 7. P. 439—537.
68. Hillis D. M., Bull J. J. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method of assessing confidence of phylogenetic analysis // *Systematic Biology*. Vol. 42. P. 182—192.
69. Huang Y., Mori S. A., Kelly L. M. 2015. Toward a phylogenetic—based Generic Classification of Neotropical Lecythidaceae – I. Status of *Bertholletia*, *Corythophora*, *Eschweilera* and *Lecythis* // *Phytotaxa*. Vol. 203. P. 85—121.
70. Huertas G. G. 1969. Un nuevo genero y especie fosiles de las lecitidaceas // *Caldasia*. Vol. 10. P. 365—369.
71. Humboldt F. W. H. A., Bonpland A. J—A. 1808. *Plantes équinoxiales*. Tubingue. Paris. 234 p.
72. Humphrey R.R. 1931. Thorn formation in *Fouquieria splendens* and *Idria columnaris* // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. Vol. 58. P. 263—264.
73. Hutchinson J. 1926. *The families of flowering plants, arranged according to a new system based on their probable phylogeny*. Vol.1: Dicotyledonae. Macmillan. London. 235 p.
74. Johnson L.A., Schultz J.L., Soltis D.E., Soltis P.S. 1996. Monophyly and Generic Relationships of Polemoniaceae Based on matK Sequences // *American Journal of Botany*. Vol. 83(9). P. 1207—1224.
75. Johnson L.A., Soltis D.E., Soltis P.S. 1999. Phylogenetic relationships of Polemoniaceae inferred from 18s ribosomal DNA sequences // *Plant Systematics and Evolution*. Vol. 214. P. 65—89.
76. Jukes T. H., Cantor C. R. 1969. Evolution of Protein Molecules. In: Munro H. N. (ed.). *Mammalian Protein Metabolism*. Academic Press. New York. NY. P. 21—132.
77. Jussieu A.L. 1789. *Genera Plantarum secundum Ordines Naturales Disposita*. Herrisant. Parisiis. 595 p.
78. Kirkbride Jr. J.H., Gunn C.R., Dallwitz M.J. 2006. Family guide for fruits and seeds. [Электронный ресурс]: база данных о плодах и семенах растений // URL:

<http://nt.ars-grin.gov/sbmlweb/OnlineResources/frsdfam/Index.cfm> (дата обращения: 10.06.2023)

79. Knudsen J., Mori S. A. 1996. Floral scents and pollination in Lecythidaceae // *Biotropica*. Vol. 28. P. 42—60.
80. Knuth R. 1939. *Corythophora alta*. In: Engler H. G. A. (ed.) *Das Pflanzenreich*. Vol. IV. Engelmann. Leipzig. P. 50—51.
81. Kubitzki K. 2004. Fouquieriaceae. In: Kubitzki K. (ed.) *Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. VI. Berlin. Springer. P. 195—198.
82. Kumar S., Tamura K., Nei M. 1993. MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis. Pennsylvania State University. University Park. PA. 566 p.
83. Kunth C.S. 1823. *Bronnia* Kunth. In: von Humboldt F.W.H., Bonpland A.J.A., Kunth C.S. *Nova genera et species plantarum*. T. 6. Ex officina Christophori Plantini. Antverpiae. 422 p.
84. Lamarck J—B. P. A. M. 1785. *Encyclopédie méthodique. Botanique*. Vol. 1. Liege, Panckoucke. Plomteux. Paris. 820 p.
85. Lamarck J—B. P. A. M. 1786. *Encyclopédie méthodique. Botanique*. Vol. 2. Liege. Panckoucke. Plomteux. Paris. 774 p.
86. Larkin M. A., Blackshields G., Brown N. P., Chenna R., McGettigan P. A., McWilliam H., Valentin F., Wallace I. M., Wilm A., Lopez R., Thompson J. D., Gibson T. J., Higgins D. G. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. // *Bioinformatics*. Vol. 23. P. 2947—2948.
87. Lemey P. Salemi M. Vandamme A. 2009. *The Phylogenetic Handbook. A Practical Approach to Phylogenetic Analysis and Hypothesis Testing* 2nd ed. Cambridge University Press. Cambridge. 709 p.
88. Linnaei C. 1759. *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10 ed. Vol. 2. Typis Academicis. Conimbricæ. 824 p.
89. Linnaeus C. 1753. *Species plantarum exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Vol.1 *Salvias*. Holmiae. 560 s.
90. Linné C., Alm J. 1775. *D.D. Plantæ Surinamenses, quas, venia experient. facult. medicæ, in Reg. Acad. Upsaliensi, praeside viro nobiliss. atque generoso D:no Doct. Carolo Linné. Typis Edmannianis. Typis Edmannianis. Upsaliae*. 18 p.

91. Löfling P. 1758. *Iter Hispanicum, eller resa Til spanska länderna uti Europa och America, förrätad ifrån År 1751 til År 1756, med beskrifningar och rön öfver de märkvärdigaste växter*, utgifven Efter dess Frånfälle af Carl Linnaeus. Ttryckt på Direct. Lars Salvii Kostnad. Stockholm. 316 p.
92. Lomolino M.V., Riddle B.R., Whittaker R.J. 2017. *Biogeography*. 5th Edition. Sinauer Associates. Sunderland. MA. 759 p.
93. Lott T.A., Manchester S.R., Dilcher D.L. 1998. A unique and complete polemoniaceous plant from the middle Eocene of Utah, USA // *Review Paleobotany and Palynology*. Vol. 104. P. 39—49.
94. Luteyn J.L. 2020. Fouquieriaceae. In: *Encyclopaedia Britannica [Электронный ресурс]: универсальная энциклопедия* // URL: <https://www.britannica.com/plant/Fouquieriaceae> (дата обращения: 15.09.2023)
95. Maddison W.P., Donoghue M.J., Maddison D.R. 1984. Outgroup Analysis and Parsimony // *Systematic Zoology*. Vol. 33(1). P. 83—103.
96. Merrill E. D. 1916. New plants from Samar // *The Philippine journal of science*. Vol. 11. P. 175—206.
97. Michaux A. 1803. *Flora Boreali—Americana. Parisiis et Argentorati. Parisiis*. 683 s.
98. Miers J. 1874. On the Lecythidaceae // *Transactions of the Linnean Society of London*. Vol. 30. P. 157—318.
99. Miers J. 1875. On the Lecythidaceae // *Transactions of the Linnean Society of London. Botany*. Vol. 1. P. 47—118.
100. Milanez F. R. 1935. Estudo de um Dicotyledoneo fossil do cretáceo // *Rodriguesia*. Vol. 1. P. 83—89.
101. Mori S. A. 1989. Diversity of Lecythidaceae in the Guianas. In: Holm—Nielsen L. B., Nielcen I. C., Balslev H. (eds.). *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*. Academic Press. New York. NY. P. 319—331.
102. Mori S. A. 1992. The Brazil nut industry – past, present and future. In: Plotkin M., Famolare L. (eds.). *Sustainable harvest and marketing of rain forest products*. Island Press. Washington. DC. P. 241—251.
103. Mori S. A., Black D., de Zeeuw C. H. 1987. Habit and bark. In: Mori S. A. // *Memoires of the New York Botanical Garden*. Vol. 44. P. 86—99.

104. Mori S. A., Boeke J. D. 1987. Pollination. In: Mori S.A. (ed.) The Lecythidaceae of a lowland neotropical forest: La Fumee Mountain, French Guiana // Memoirs of the New York Botanical Garden. Vol. 44. P.137—155.
105. Mori S. A., Prance G. T. 1990. Taxonomy, ecology and economic botany of the Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae) // Advances in Economic Botany. Vol. 8. P. 130—150.
106. Mori S. A., Prance G. T., de Zeeuw C. H. 1990. Flora Neotropica. Lecythidaceae – Part II. The Zygomorphic—flowered New World Genera (*Couroupita*, *Corythophora*, *Bertholletia*, *Couratari*, *Eschweilera* & *Lecythis*). The New York Botanical Garden. New York. NY. 373 p.
107. Mori S. A., Smith N. P., Huang Y., Prance G. T., Kelly L. M., Matos C. C. 2015. Toward a phylogenetic—based Generic Classification of Neotropical Lecythidaceae – II. Status of *Allantoma*, *Carinaria*, *Couratari*, *Couroupita*, *Grias* and *Gustavia* // Phytotaxa. Vol. 203. P. 122—137.
108. Mori S. A., Tsou C., Wu C., Cronholm B., Anderberg A. A. 2007. Evolution of Lecythidaceae with an emphasis on the circumscription of neotropical genera: information from combined ndhF and trnL—F sequence data // American Journal of Botany. Vol. 94. P. 289—301.
109. Mori S.A., Prance G.T., Bolten A.B. 1978. Additional notes on the floral biology of neotropical Lecythidaceae // Brittonia. Vol. 30. P.113—130.
110. Morton C. M., Mori S. A., Prance G. T., Karol K. G., Chase M. W. 1997. Phylogenetic relationships of Lecythidaceae: a cladistics analysis using rbcL sequence and morphological data // American Journal of Botany. Vol. 84. P. 530—540.
111. Muller J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperms // The Botanical Review. Vol. 47. P. 1—142.
112. Müller R.D., Zahirovic S., Williams S.E., Cannon J., Seton M., Bower D.J., Tetley M.G., Heine C., Le Breton E., Liu S., Russell S.H.J., Yang T., Leonard J., Gurnis M. 2019. A global plate model including lithospheric deformation along major rifts and orogens since the Triassic // Tectonics. Vol. 38.(Fifty Years of Plate Tectonics: Then, Now, and Beyond.).
113. Natural Earth [Электронный ресурс]: База картографических данных // URL: <https://www.naturearthdata.com/> (дата обращения: 15.12.2024).

114. Nuttall T. 1818. The genera of North American plants, and a catalogue of the species, to the year 1817. By Thomas Nuttall. Vol. 1. D. Heartt. Philadelphia. ML. 312 p.
115. Ogg J. G., Ogg G., Gradstein F. M. 2008. The Concise Geologic Time scale. Cambridge University Press. Cambridge. New York. Melbourne. 150 p.
116. Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M. 2012. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit // *Bioinformatics*. Vol. 28(8). P. 1166—1167.
117. Oliver D. 1865. On four New Genera of Plants of Western Tropical Africa, belonging to the Natural Orders *Annonaceae*, *Olacineae*, *Loganiaceae*, and *Thymeliaceae*; and on a New Species of *Paropsia* // *The Journal of the Linnean Society. Botany*. Vol. 8. P. 158—162.
118. Olmstead R., Bremer B., Scott K., Palmer J. 1993. A parsimony analysis of the Asteridae sensu lato based on rbcL sequences // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Vol. 80. P. 700—722.
119. Plitmann U., Levin D.A. 1990. Breeding systems in the Polemoniaceae // *Plant Systematics and Evolution*. Vol. 170. P. 205—214.
120. Porter J.M. 1997. Phylogeny of Polemoniaceae based on nuclear ribosomal internal transcribed spacer DNA sequences // *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*. Vol. 15. P. 57—77.
121. Porter J.M., Johnson L.A. 2000. A Phylogenetic Classification of Polemoniaceae // *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*. Vol. 19. P. 55—91.
122. Porter J.M., Johnson L.A. 1998. Phylogenetic relationships of Polemoniaceae: inferences from mitochondrial nad1B intron sequences // *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*. Vol. 17. P. 157—188.
123. Prakash V., Dayal R. 1965. *Barryngtonioxylon eopterocarpum* sp. nov. A fossil wood of Lecythidaceae from Deccan intertrappean beds of Mahurzari // *Paleobotanist*. Vol. 13. P. 25—29.
124. Prance G. T. 2004. *Napoleonaceae*. In: Kubitzki K. (ed.) *Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. VI. Springer. Berlin. P. 282—284.
125. Prance G. T. Mori S. A. 1979. *Flora Neotropica. Lecythidaceae – Part I. The Actinomorphic—flowered New World Lecythidaceae (Asteranthos, Gustavia, Grias, Allantoma, Carinaria)*. The New York Botanical Garden. New York. NY. 270 p.
126. Prance G. T., Mori S. A. 1978. Observation on the fruits and seeds of neotropical Lecythidaceae // *Brittonia*. Vol. 30. P. 21—33.

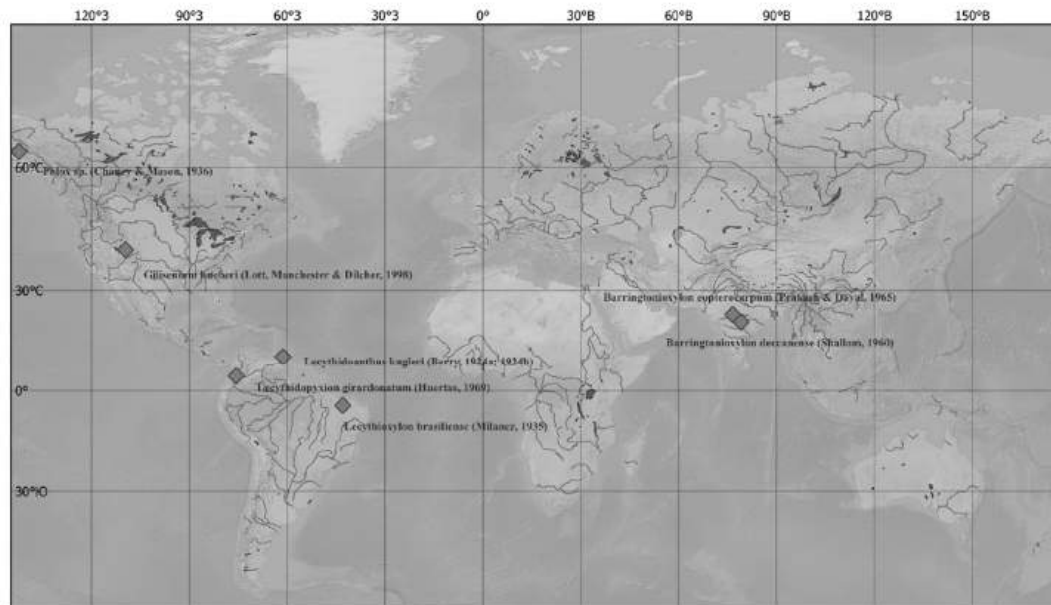
127. Prance G. T., Mori S. A. 2004. Lecythidaceae. In: Kubitzki K. (ed.) Families and Genera of Vascular Plants. Vol. VI. Springer. Berlin. P. 221—232.
128. Prance G.T., Jongkind C.C.H. 2015. A revision of African Lecythidaceae // Kew Bulletin. Vol. 70(6). P. 1—68.
129. Raven P. 1963. Amphitropical relations in the flora of North and South America // The Quarterly Review of Biology. Vol. 29. P. 151—171.
130. Raven P.H., Axelrod D.I. 1978. Origin and relationships of the California flora // University of California publications in Botany. Vol. 72. P. 1—134.
131. Real Jardín Botánico [Электронный ресурс]: цифровой архив ботанической литературы // URL <https://bibdigital.rjb.csic.es/> (дата обращения: 20.06.2023).
132. Reiche K.F. 1910. Flora de Chile. Vol. 5. Impr. Cervantes. Santiago de Chile. 463 p.
133. Richard A. 1826. LECYTHIDÉES. In: Bory S—V. M. (ed.). Dictionnaire classique d'histoire naturelle. Rey et Gravier. Paris. P. 259—260.
134. Rose C., Smith M. D. 2002. Mathematical Statistics with Mathematica // Compstat. P. 437—442.
135. Roxburgh W. 1832. Flora Indica, or, Description of Indian plants. Vol. 2. Printed for W. Thacker. Serampore. 741 p.
136. Rudall J. P. 2007. Anatomy of Flowering Plants. An Introduction to Structure and Development. Cambridge University Press. New York. NY. 145 p.
137. Ruiz H., Pavon J. 1794. Florae Peruvianae et Chilensis prodromus, sive, Novorum generum plantarum Peruvianarum et Chilensium descriptiones, et icones. Paleariniano. Romae. 187 s.
138. Rydberg P.A. 1917. Flora of the Rocky Mountains and adjacent plains, Colorado, Utah, Wyoming, Idaho, Montana, Saskatchewan, Alberta, and neighboring parts of Nebraska, South Dakota, and British Columbia. The author. New York. NY. 1147 p.
139. Saitou N. Nei M. 1987. The Neighbor—Joining Method: A New Method for Reconstructing Phylogenetic Trees // Molecular Biology and Evolution. Vol. 4. P. 406—425.
140. Shallom L. J. 1960. Fossil dicotyledonous wood of Lecythidaceae from the Deccan Intertrappean beds of Mahurzari // Journal of the Indian Botanical Society. Vol. 39. P. 198—203.

141. Simon H. A. 1955. On a class of skew distribution functions // *Biometrika*. Vol. 42. P. 425—440.
142. Sneath P.H.A., Sokal R.R. 1973. *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. 1st Edition. W.H. Freeman. San Francisco. CA. 573 p.
143. Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W., Mort M.E., Albach D.C., Zanis M., Savolainen V., Hahn W.H., Hoot S.B., Fay M.F., Axtell M., Swensen S.M., Prince L.M., Kress W.J., Nixon K.C., Farris J.S. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences // *Botanical Journal of the Linnean Society*. Vol. 133. P. 381—461.
144. Takhtajan A. L. 2009. *Flowering Plants* 2nd ed. Springer Netherlands. Amsterdam. 871 p.
145. The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // *Botanical Journal of the Linnean Society*. Vol. 181(1). P. 1—20.
146. The Plants of the World Online [Электронный ресурс]: База данных всех известных таксонов растений // URL: <https://powo.science.kew.org/> (дата обращения: 11.04.2023).
147. Thorne R. F. 1968. Synopsis of a Putatively Phylogenetic Classification of the Flowering Plants // *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*. Vol. 6. P. 57—66.
148. Timbrook S. 1986. A new subspecies of perennial *Linanthus* (Polemoniaceae) from Klamath Mountains, California // *Madroño*. Vol. 33(170). P. 102—105.
149. Tsou C.-H. Mori S. A. 2007. Floral organogenesis and floral evolution of the Lecythidoideae (Lecythidaceae) // *American Journal of Botany*. Vol 94. P. 716—736.
150. Tsou C.-H. 1994a. The embryology, reproductive morphology and systematics of Lecythidaceae // *Memoirs of the New York Botanical Garden*. Vol. 71. P. 1—110.
151. Tsou C.-H. 1994b. The classification and evolution of pollen types of Planchonioideae (Lecythidaceae) // *Plant Systematics and Evolution*. Vol. 189. P. 15—27.
152. Ulloa C.U., Jørgensen P.M., 1993. *Árboles y arbustos de los Andes del Ecuador*. Aarhus University Press. Aarhus. 264 p.
153. Weberling F. 1998. *Die Infloreszenzen*. Vol. 2. G. Fischer. Jena. 483 p.
154. Whitmore T. C. 1974. *Abdulmajidia*, a New Genus of Lecythidaceae from Malaysia // *Kew Bulltin*. P. 207—211.

155. Wiley E. O., Lieberman B. S. 2011. *Phylogenetics. Theory and Practice of Phylogenetic Systematics* 2nd Ed. Wiley—Blackwell. New Jersey. NJ. 415 p.
156. Wilken D.H. 2004. Polemoniaceae. In: Kubitzki K. (ed.) *Families and Genera of Vascular Plants*. Vol. VI. Berlin. Springer. P. 300—312.
157. Wootton E.M., Standley P.S. 1913. *New Plants from New Mexico // Contributions from the United States National Herbarium*. Vol. 16. P. 159—196.
158. Wu Z.Y., Raven P.H. 1995. *Flora of China*. Vol. 16. Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press. St. Louis. MO. 479 p.
159. Yatskievych G. 2013. *Steyermark's Flora of Missouri*. Vol. 3. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis. MO. 1382 p.
160. Yule G. U. 1924. *A Mathematical Theory of Evolution, based on the Conclusions of Dr. J. C. Willis, F. R. S // Philosophical Transactions of Royal Society B*. Vol. 213. P. 21—87.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. КАРТА ИСКОПАЕМЫХ НАХОДОК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ POLEMONIACEAE И LECYTHIDACEAE S. L.



- ◆ Ископаемые находки представителей Polemoniaceae и Lecythidaceae s. l.
- Реки
- Озера

М 1:125000000

Рис. 54. Ископаемые находки представителей Polemoniaceae и Lecythidaceae s. l.

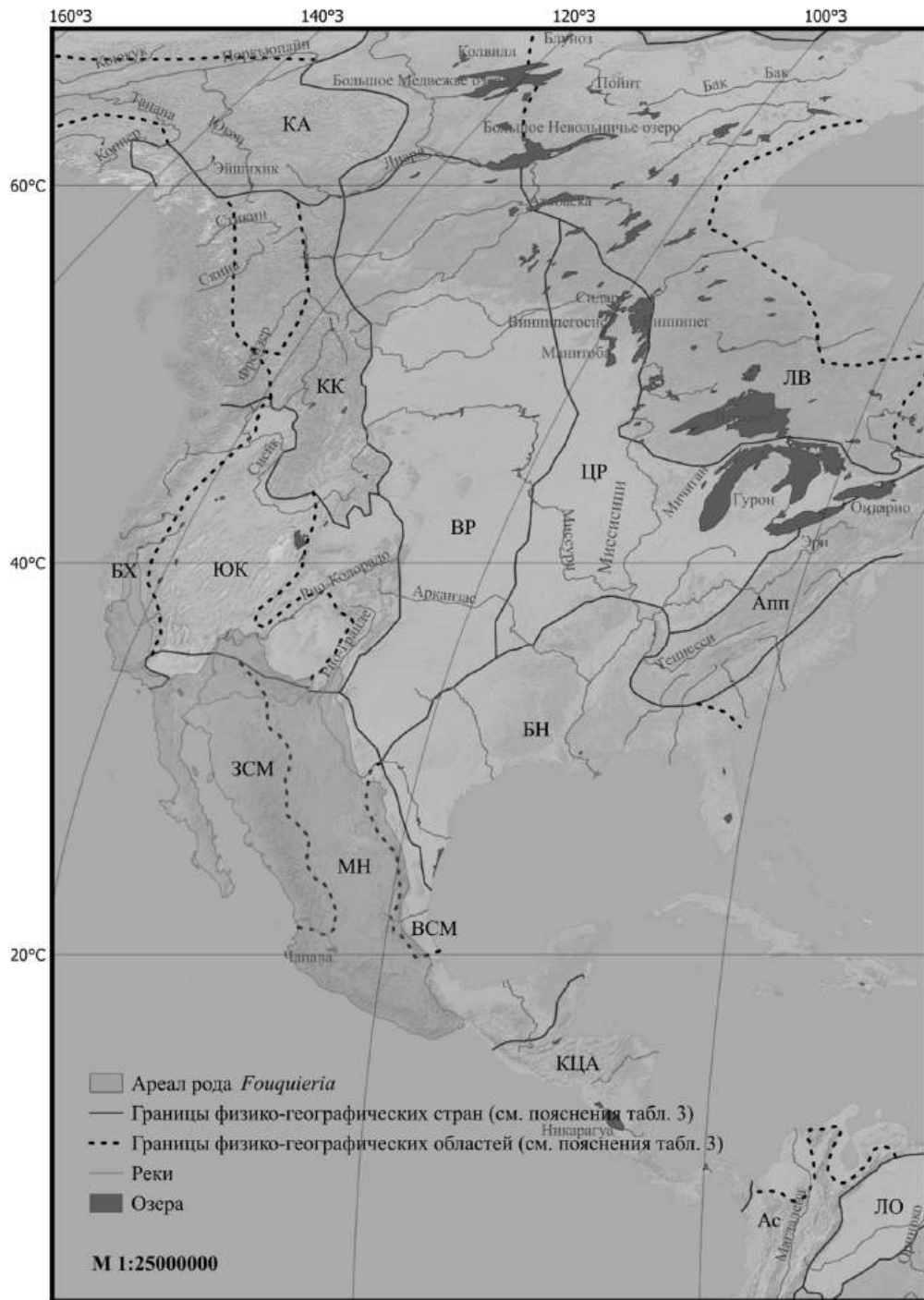


Рис. 56. Ареал рода *Fouquieria*

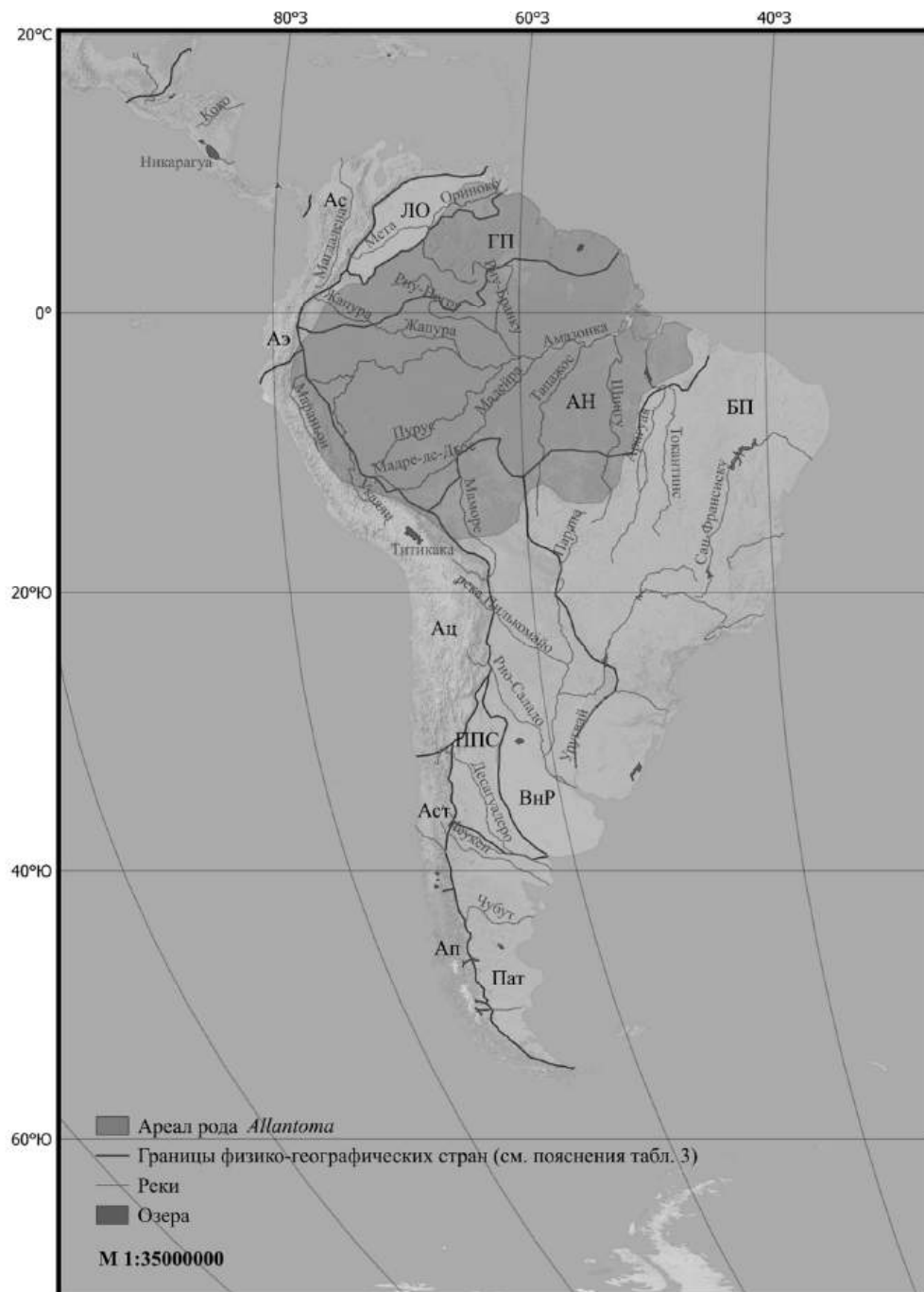


Рис. 58. Арел рода *Allantoma*

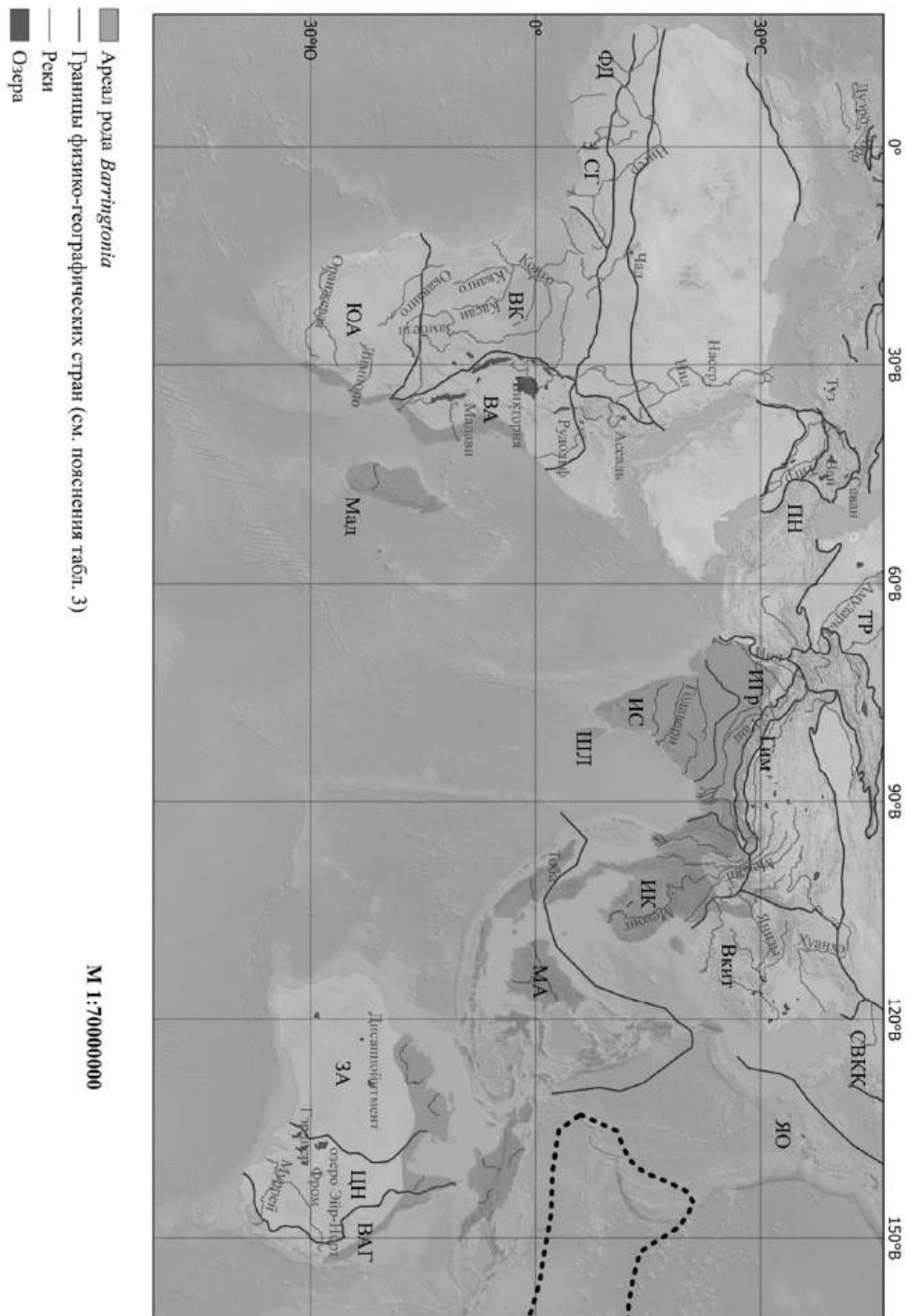


Рис. 60. Арсал рода *Barringtonia*

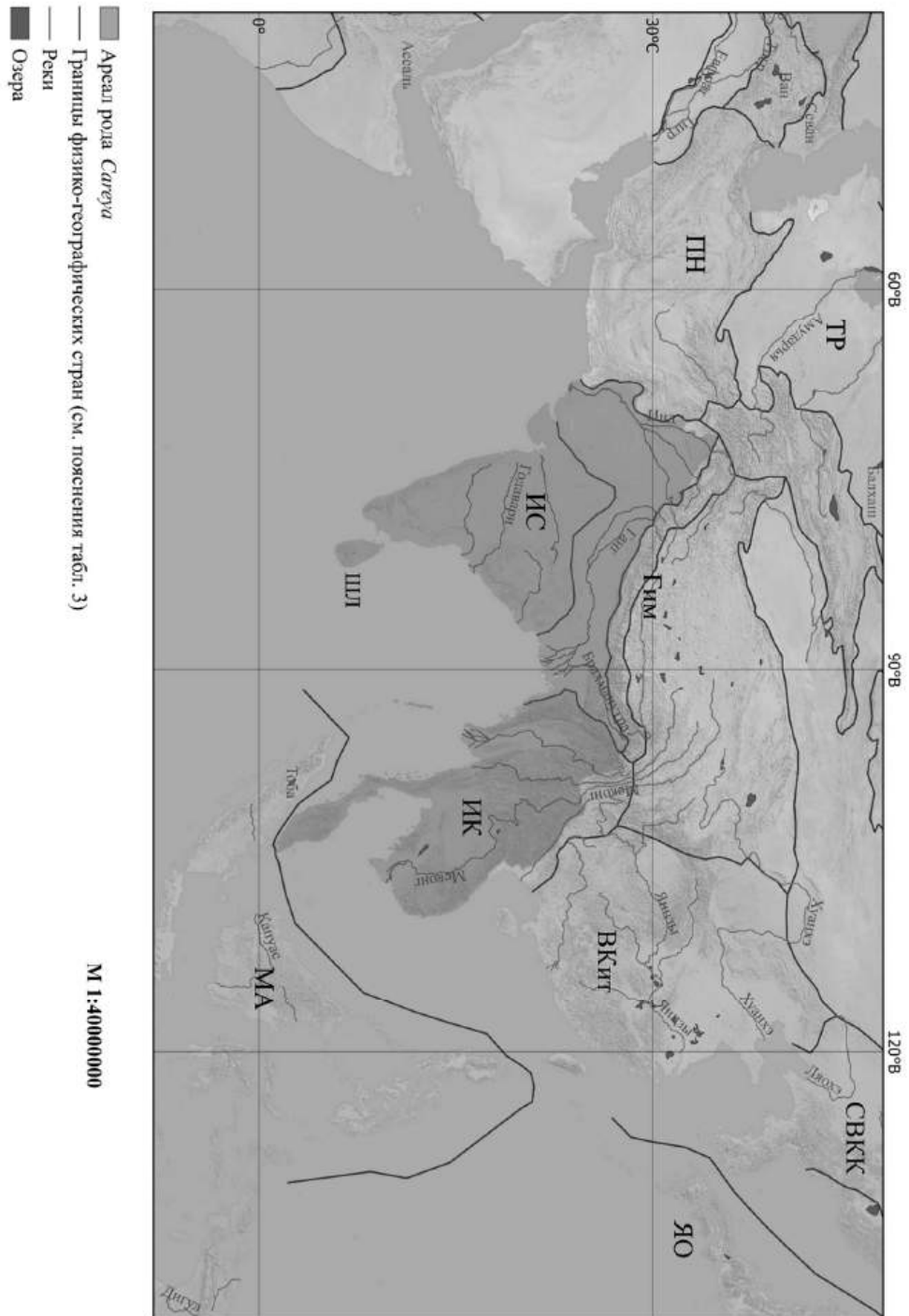


Рис. 63. Арелл рода *Careya*

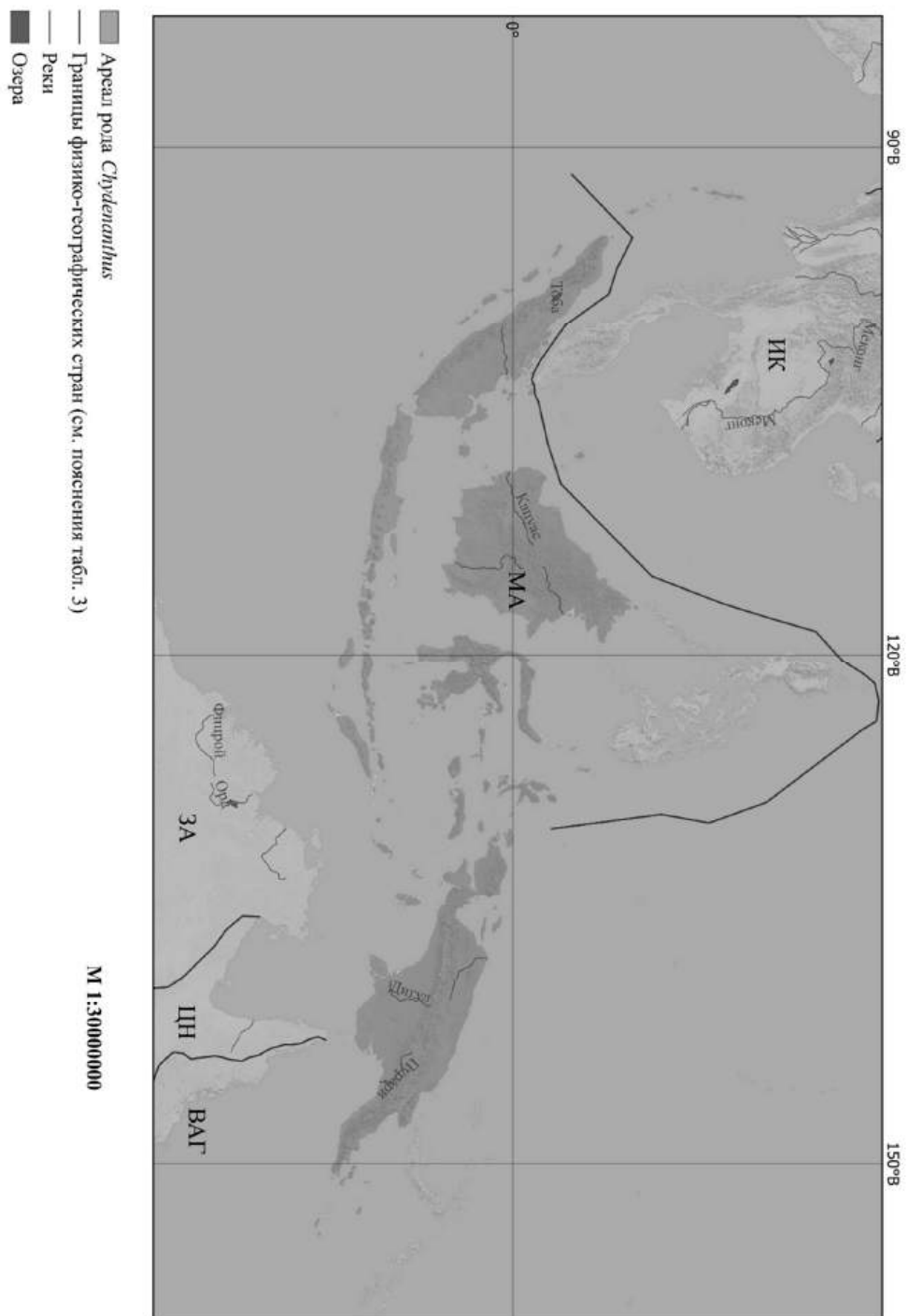


Рис. 65. Ареал рода *Chydenanthus*

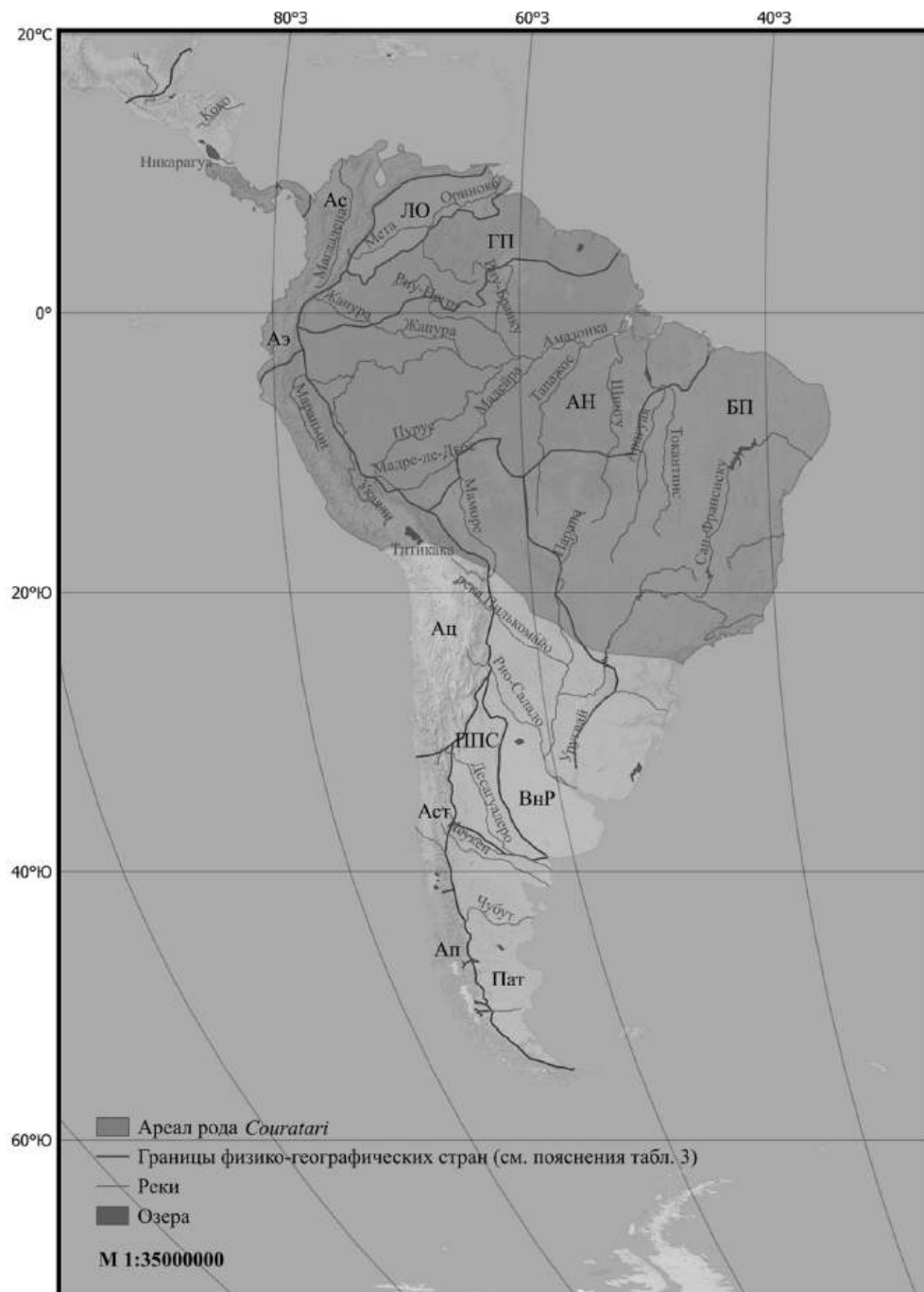


Рис. 67. Арелал рода *Couratari*

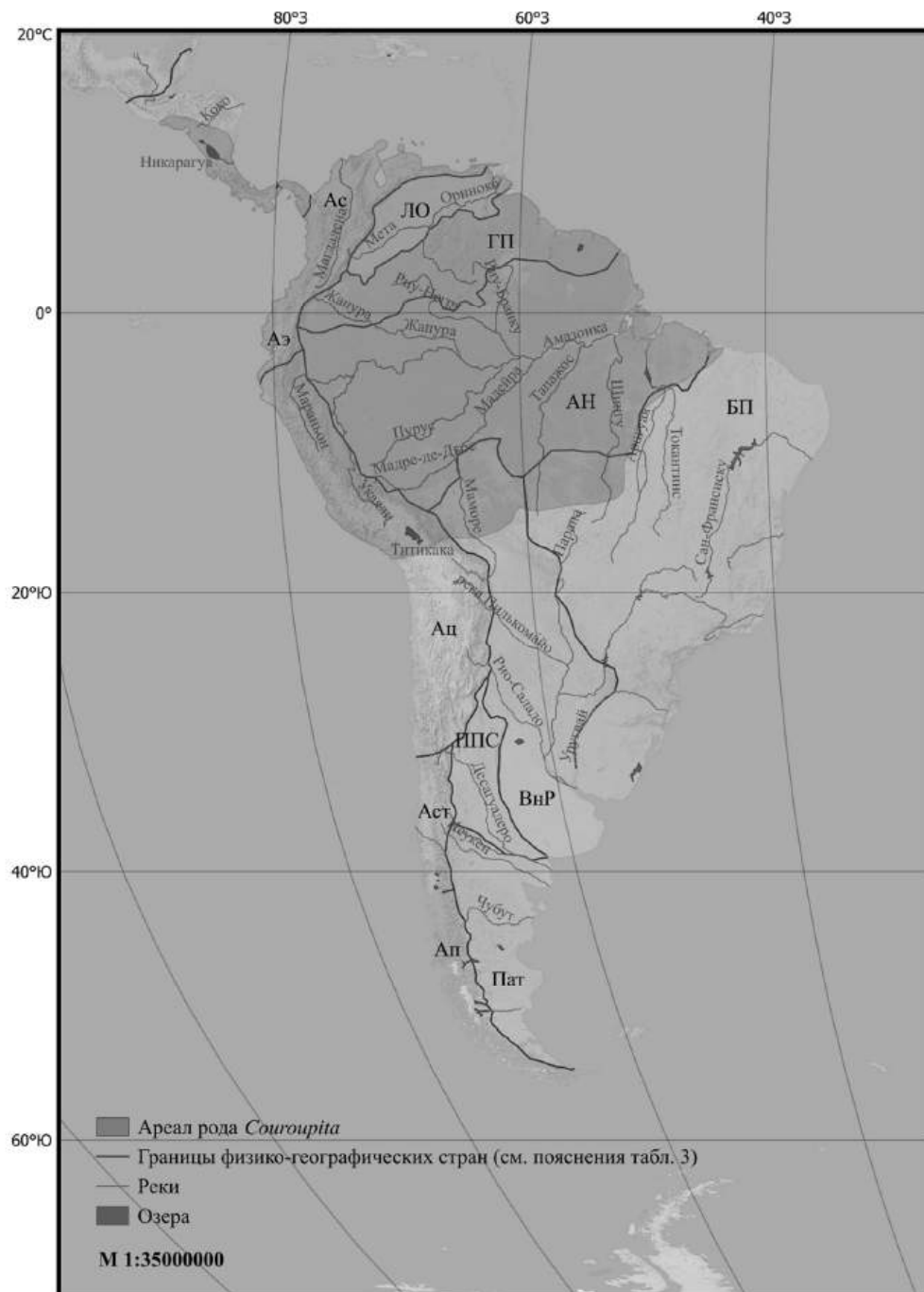


Рис. 68. Ареал рода *Couropita*

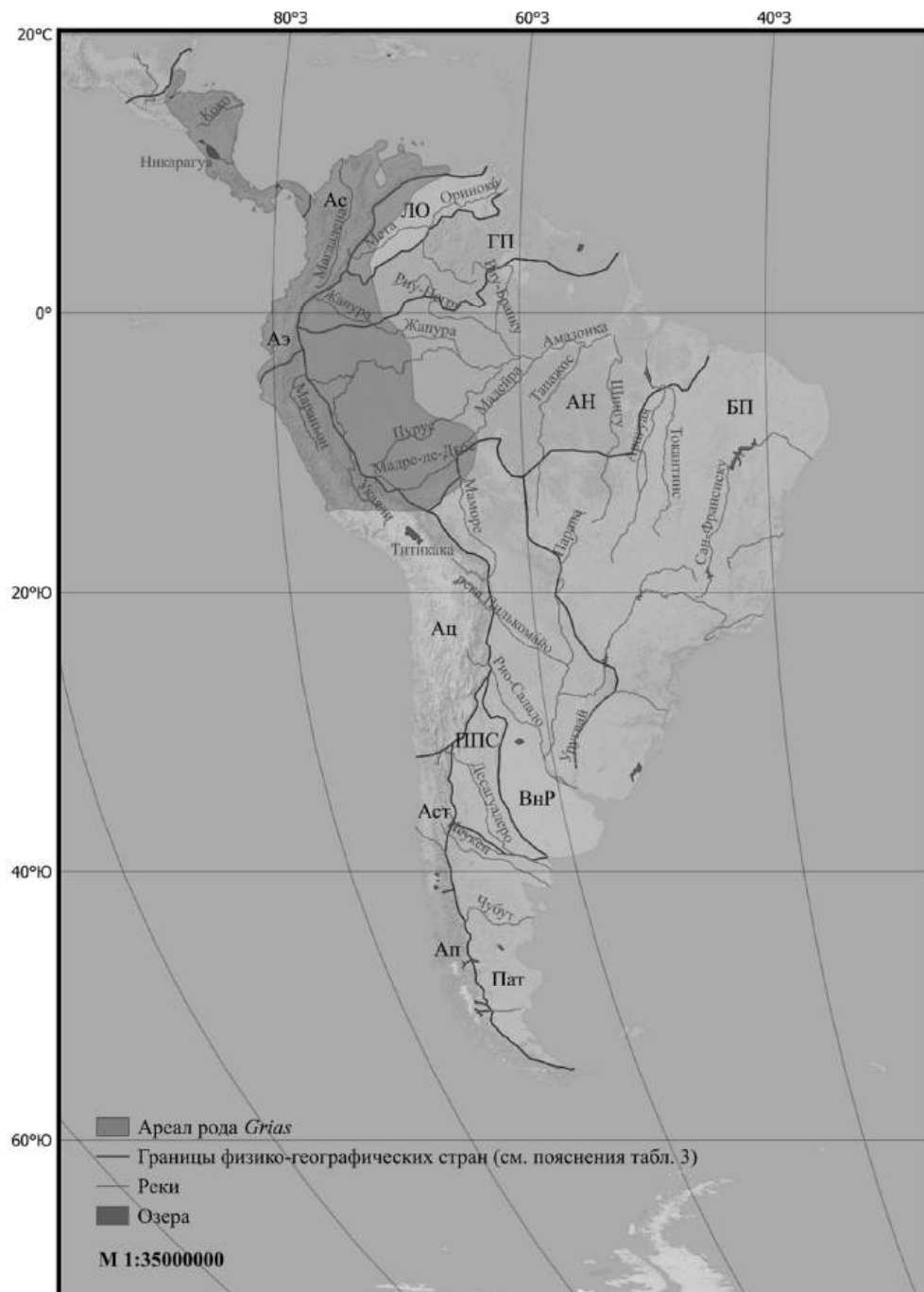


Рис. 71. Арел роду *Grias*

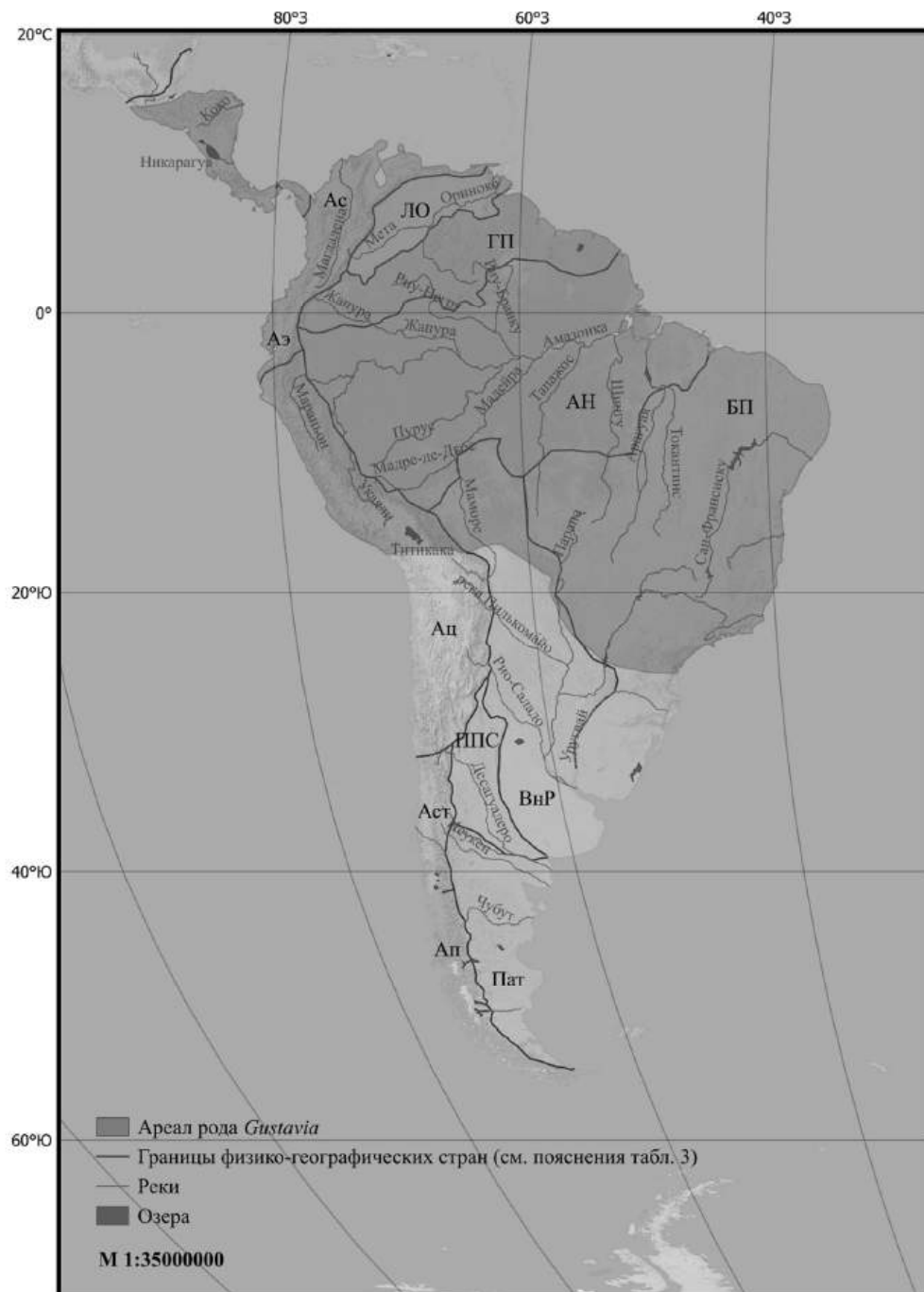


Рис. 72. Ареал рода *Gustavia*

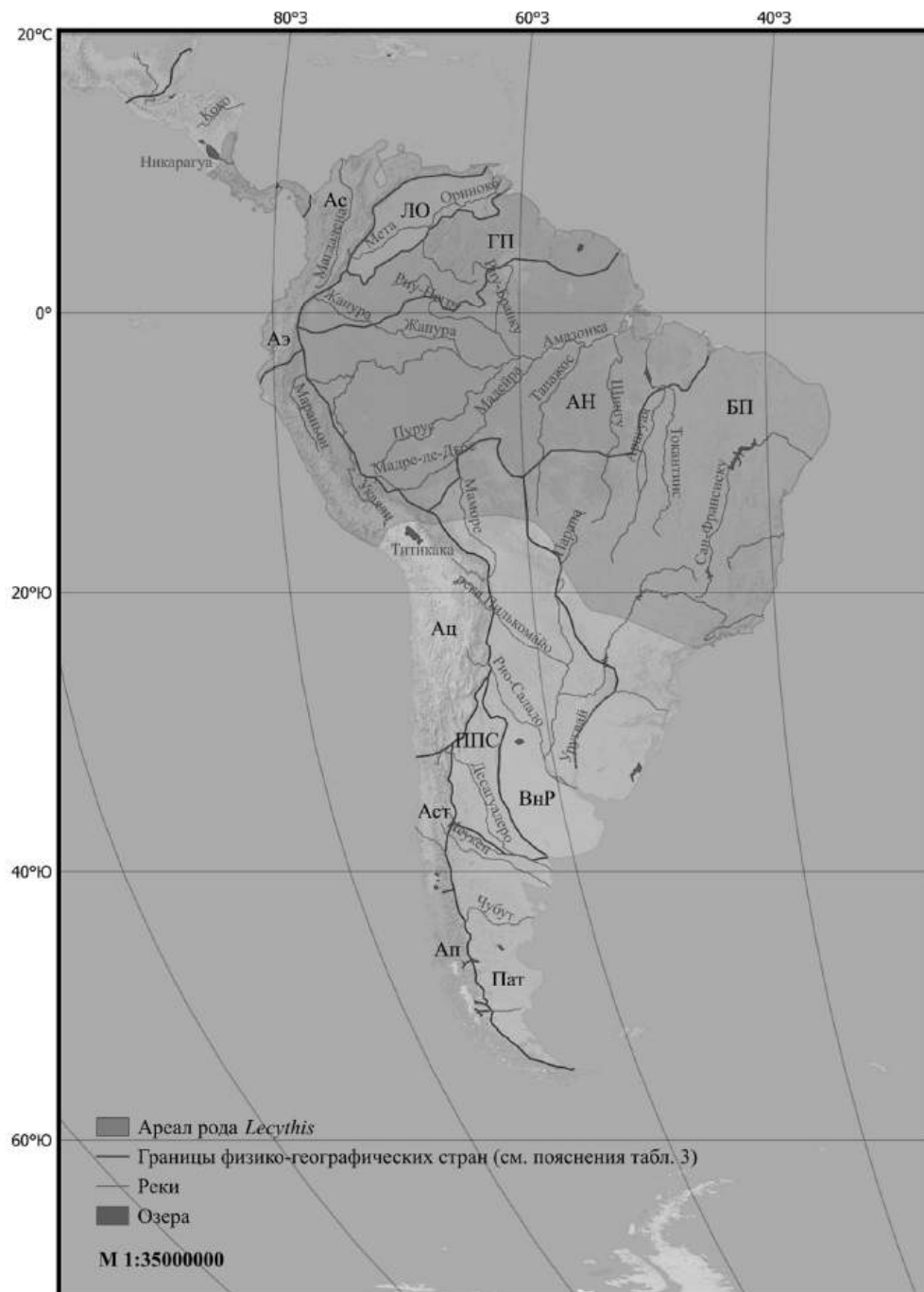
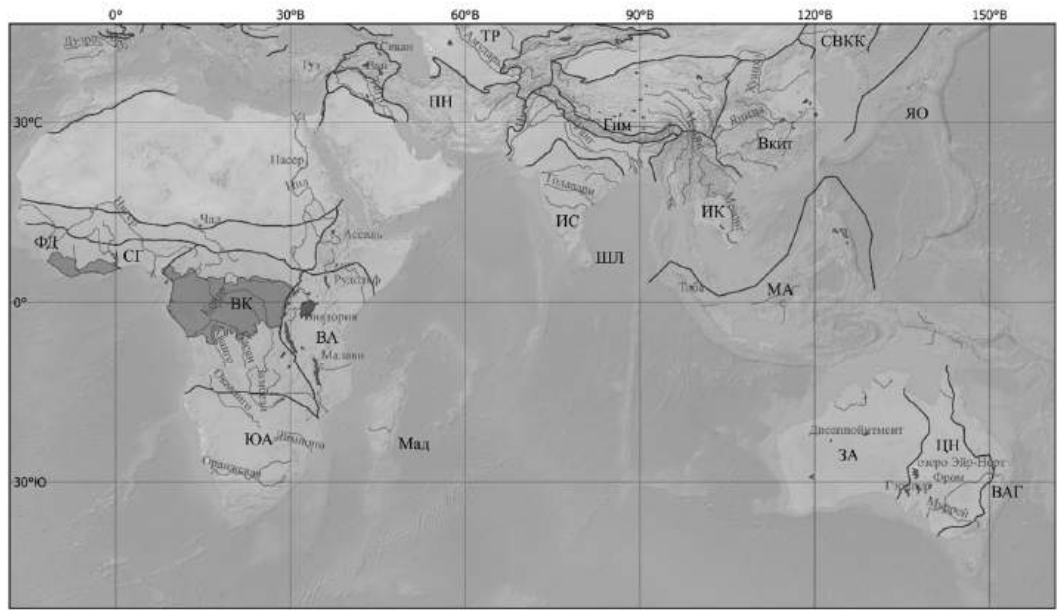


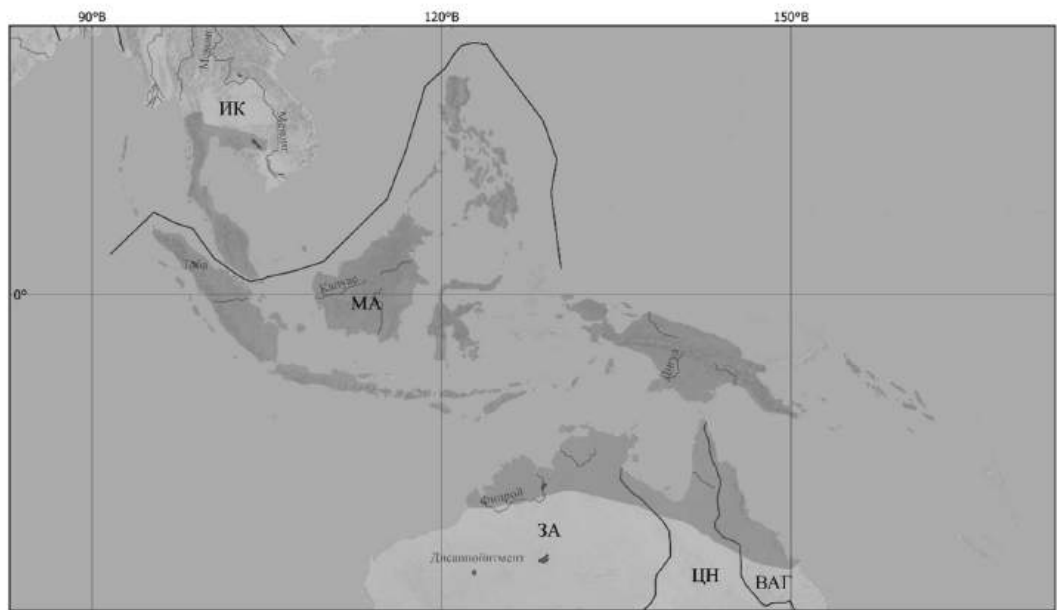
Рис. 73. Ареал рода *Lecythis*



- Арал рода *Petersianthus*
- Границы физико-географических стран (см. пояснения табл. 3)
- Реки
- Озера

М 1:7000000

Рис. 75. Арал рода *Petersianthus*



- Арал рода *Planchonia*
- Границы физико-географических стран (см. пояснения табл. 3)
- Реки
- Озера

М 1:3500000

Рис. 76. Арал рода *Planchonia*

ПРИЛОЖЕНИЕ 4. СОВРЕМЕННЫЕ АРЕАЛЫ СЕМЕЙСТВА POLEMONIACEAE И ЕГО ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

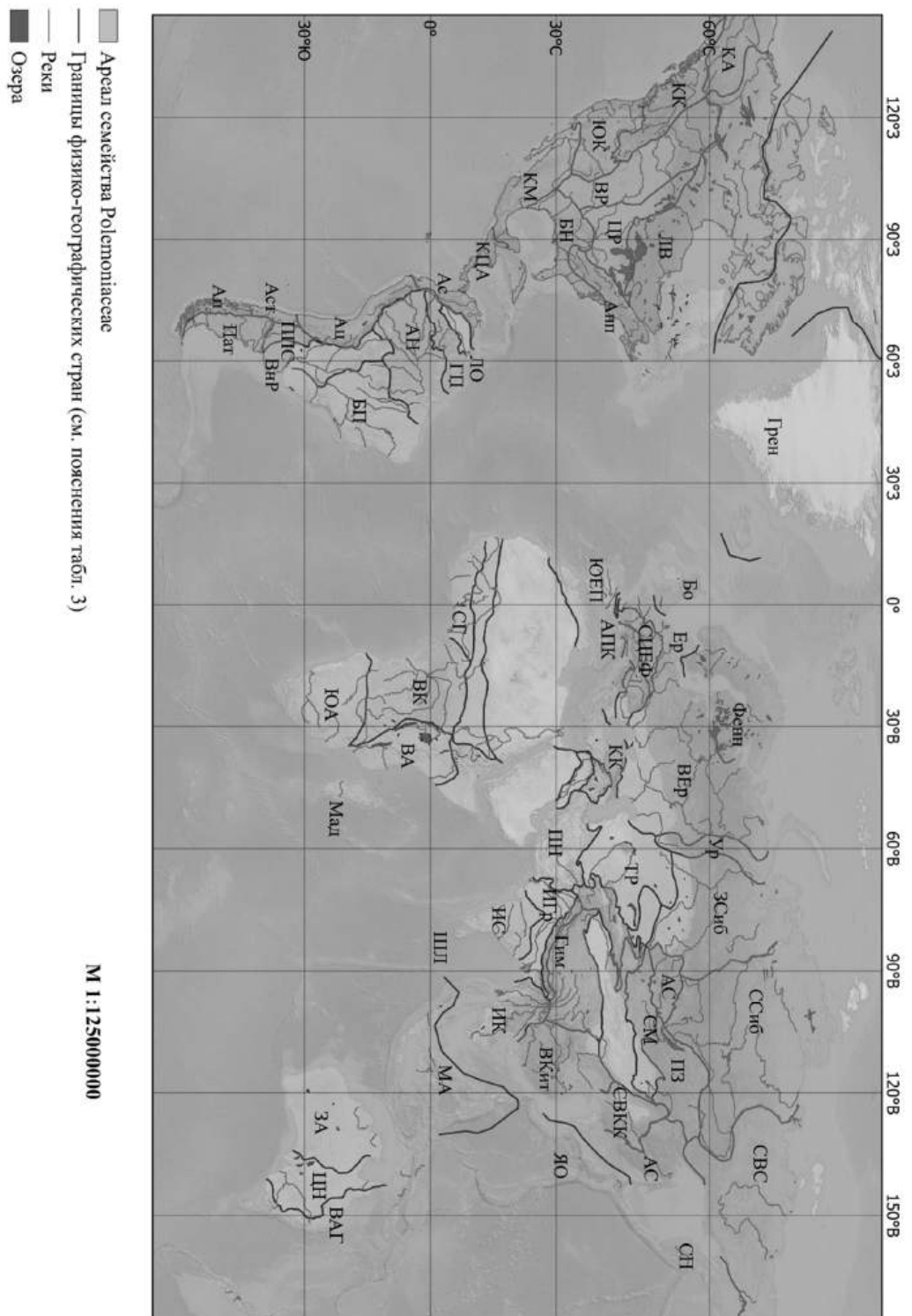


Рис. 79. Ареал семейства Polemoniaceae

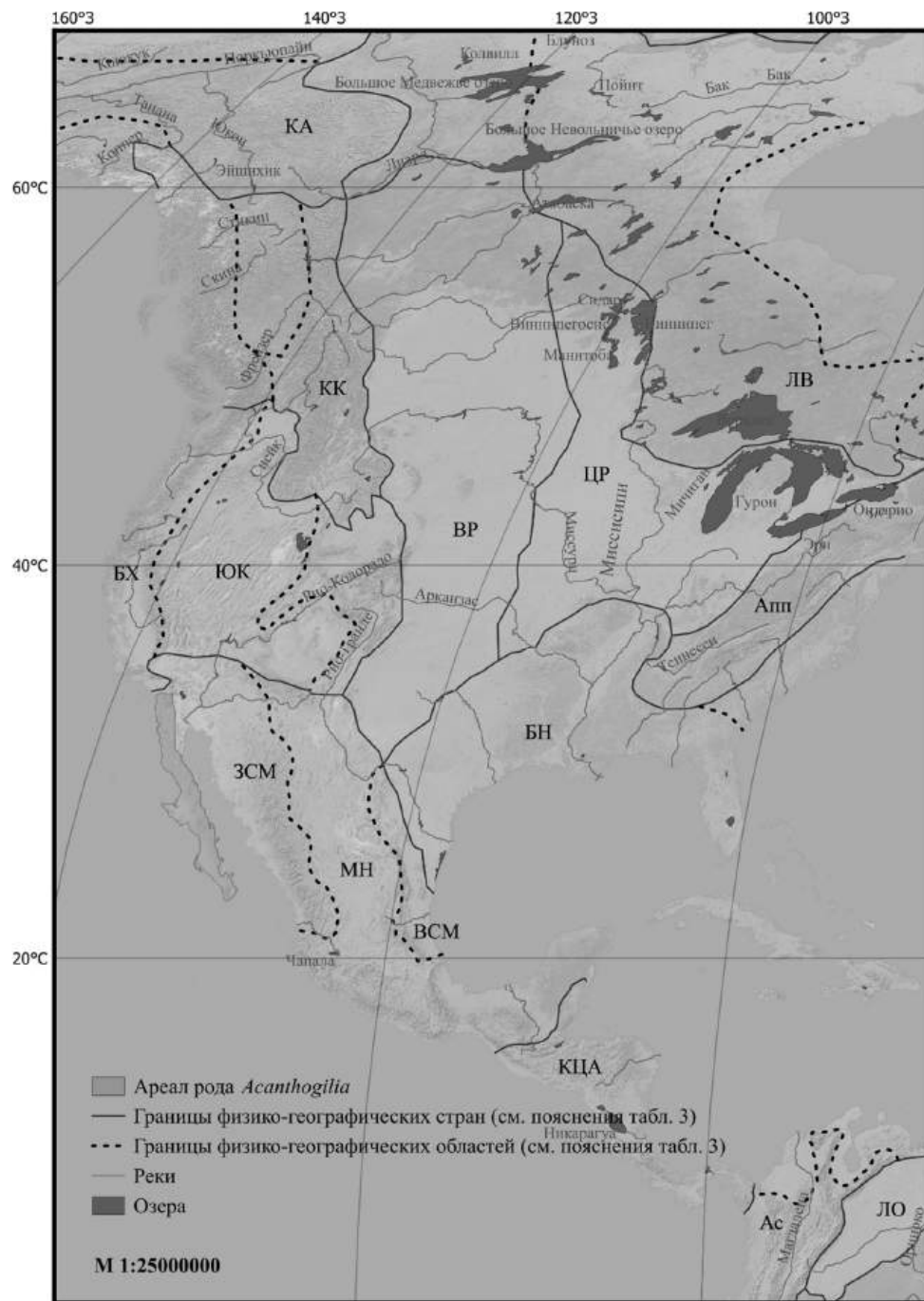


Рис. 80. Ареал рода *Acanthogilia*

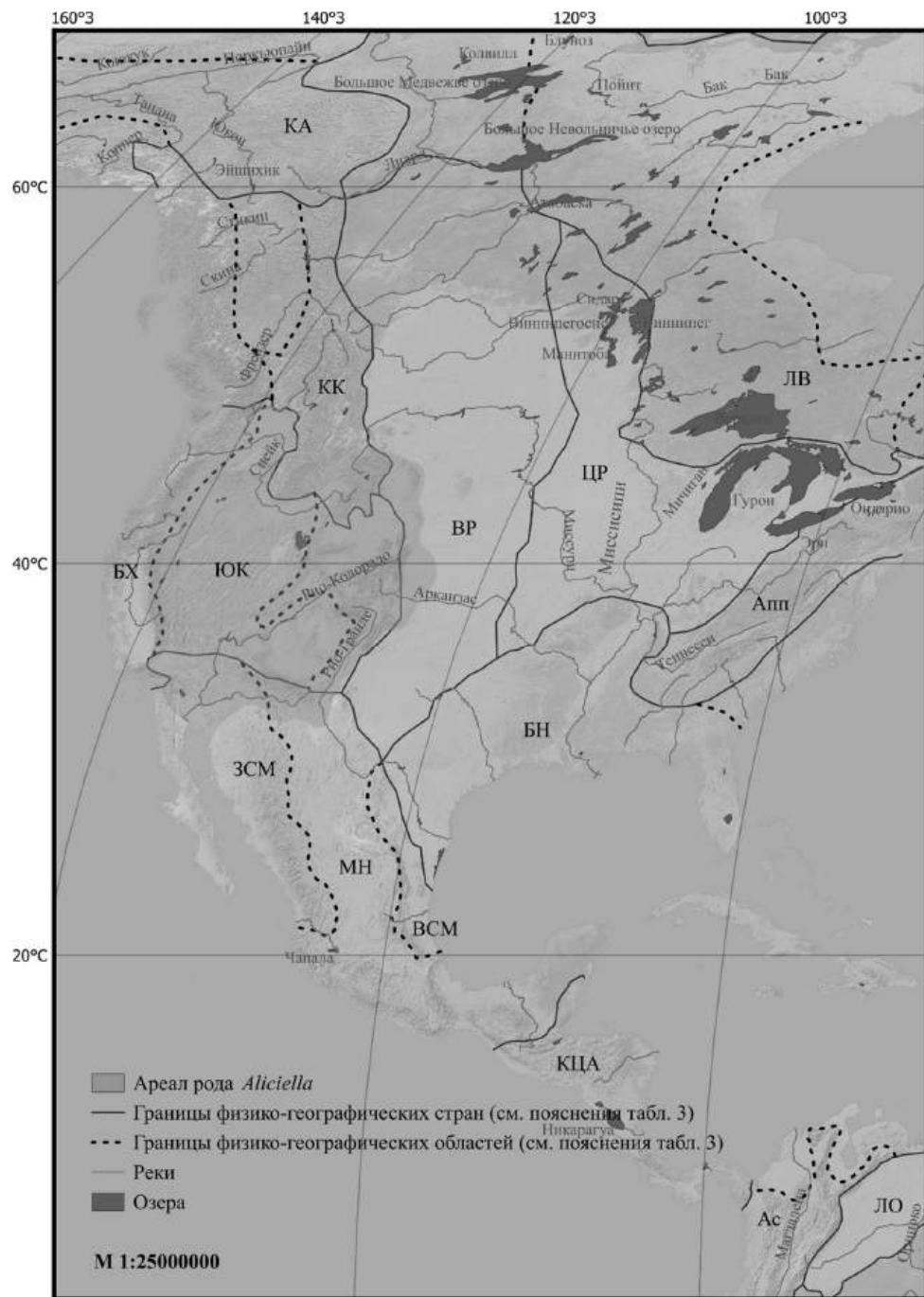


Рис. 81. Ареал рода *Aliciella*

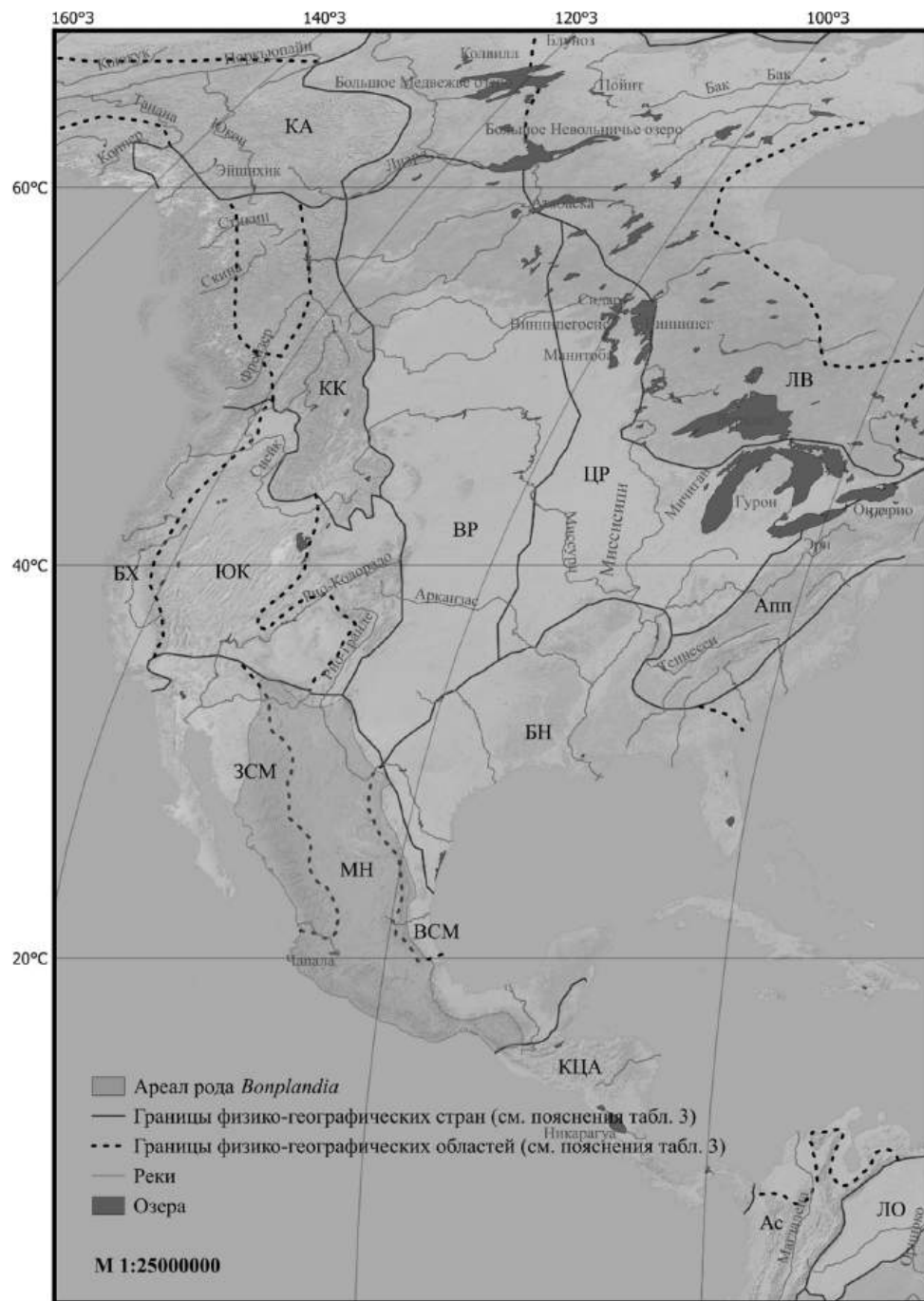


Рис. 83. Арелал рода *Bonplandia*

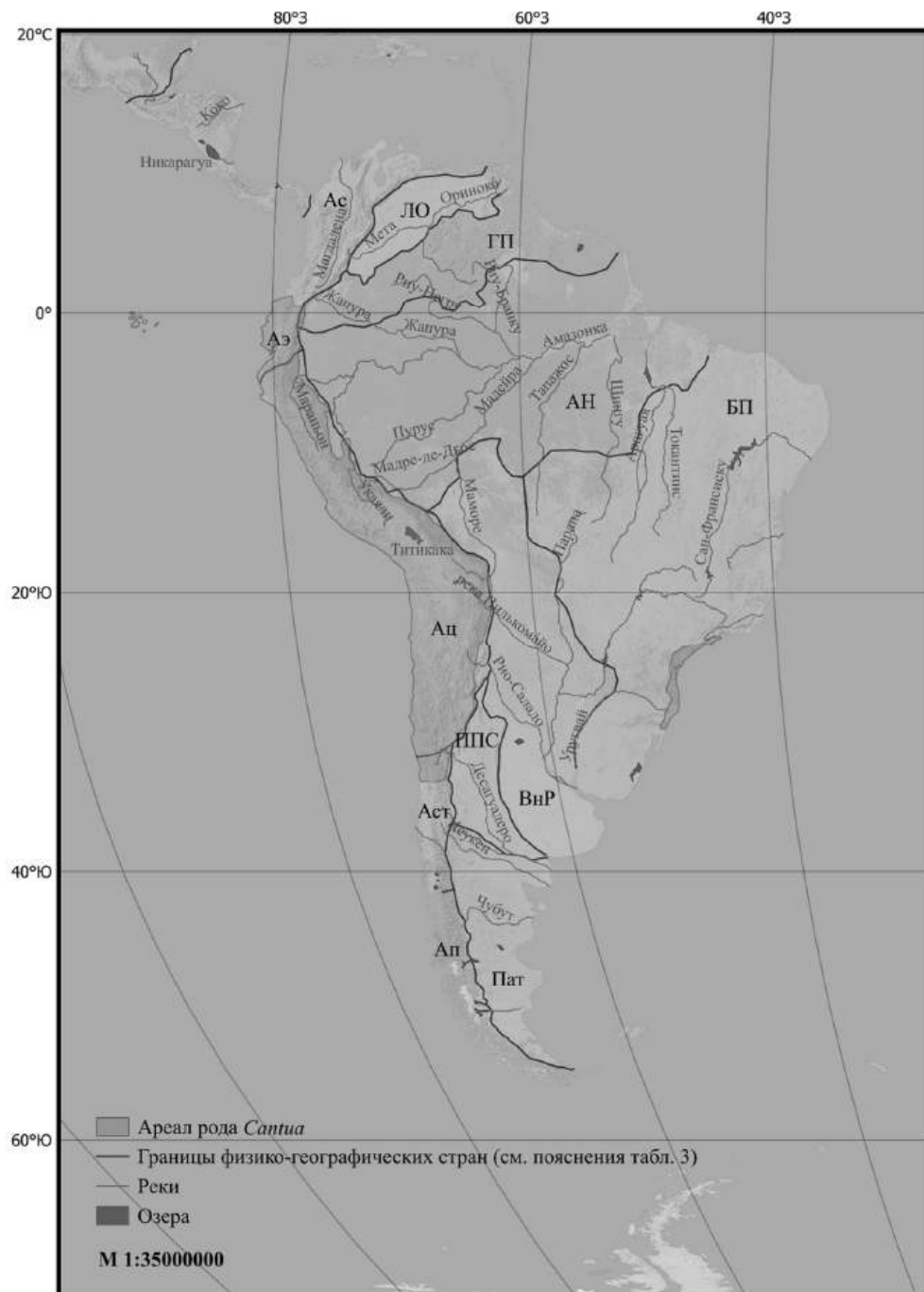


Рис. 85. Ареал рода *Cantua*

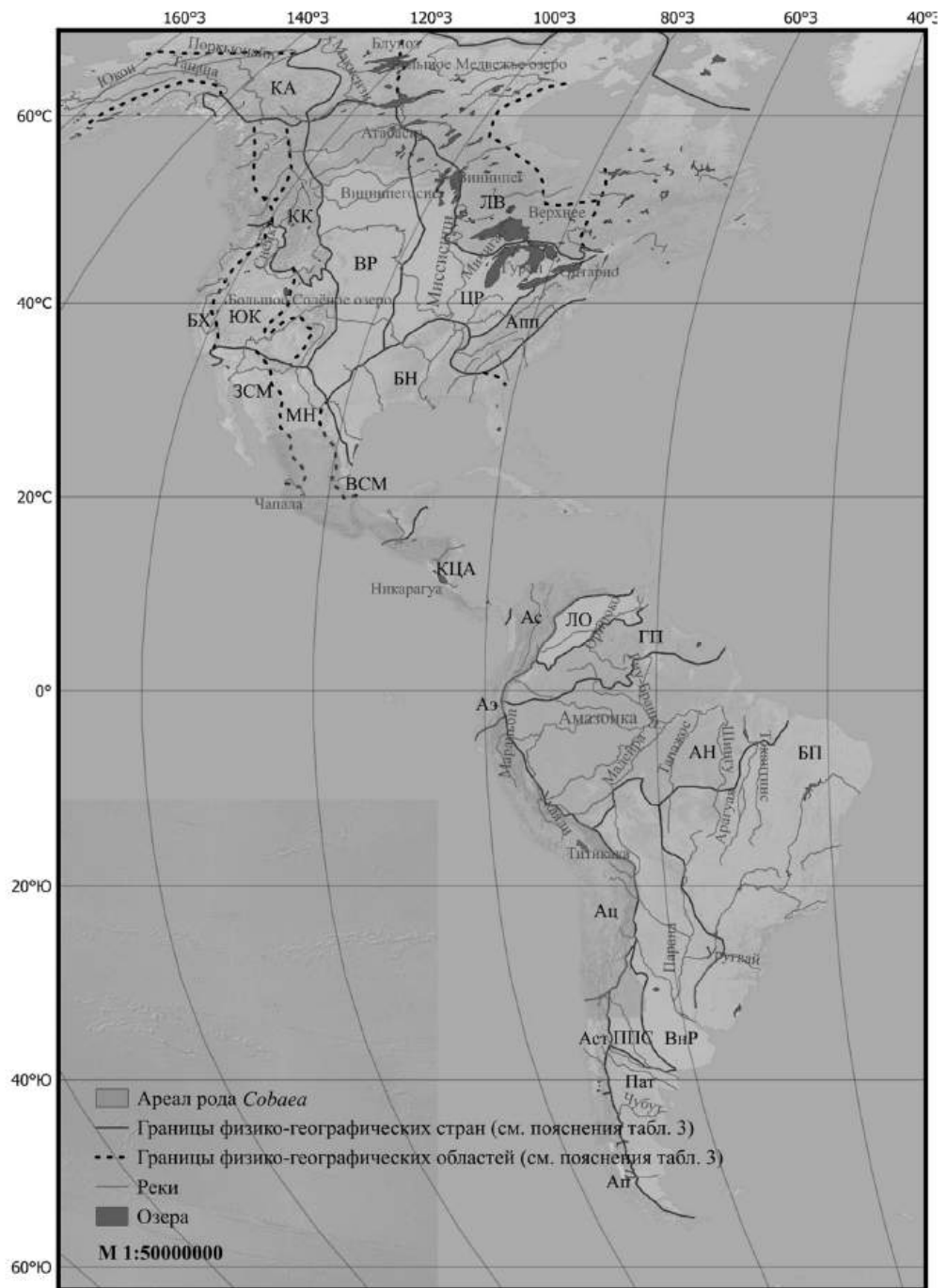


Рис. 86. Ареал рода *Acanthogilia*

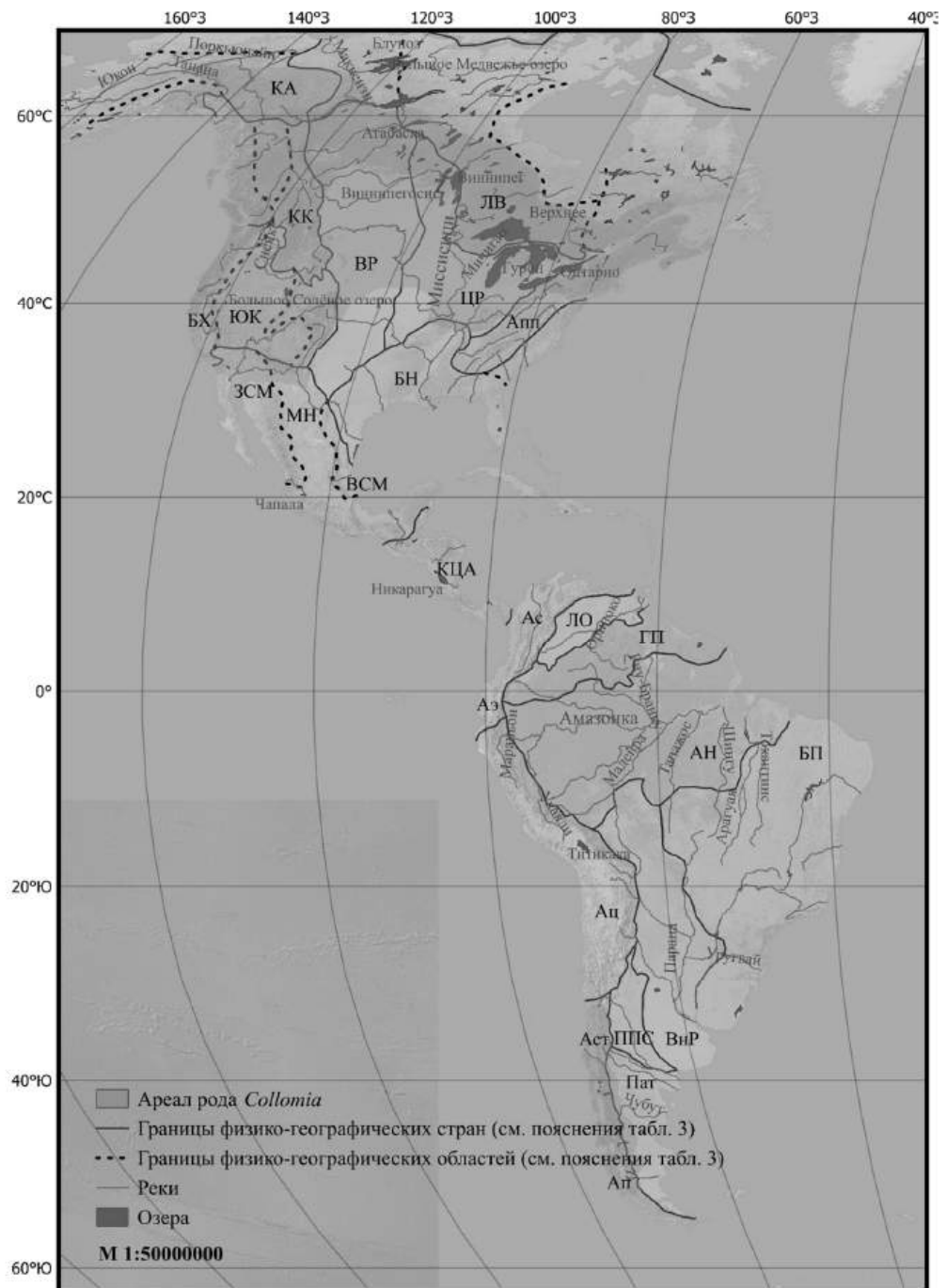


Рис. 87. Ареал рода *Collomia*

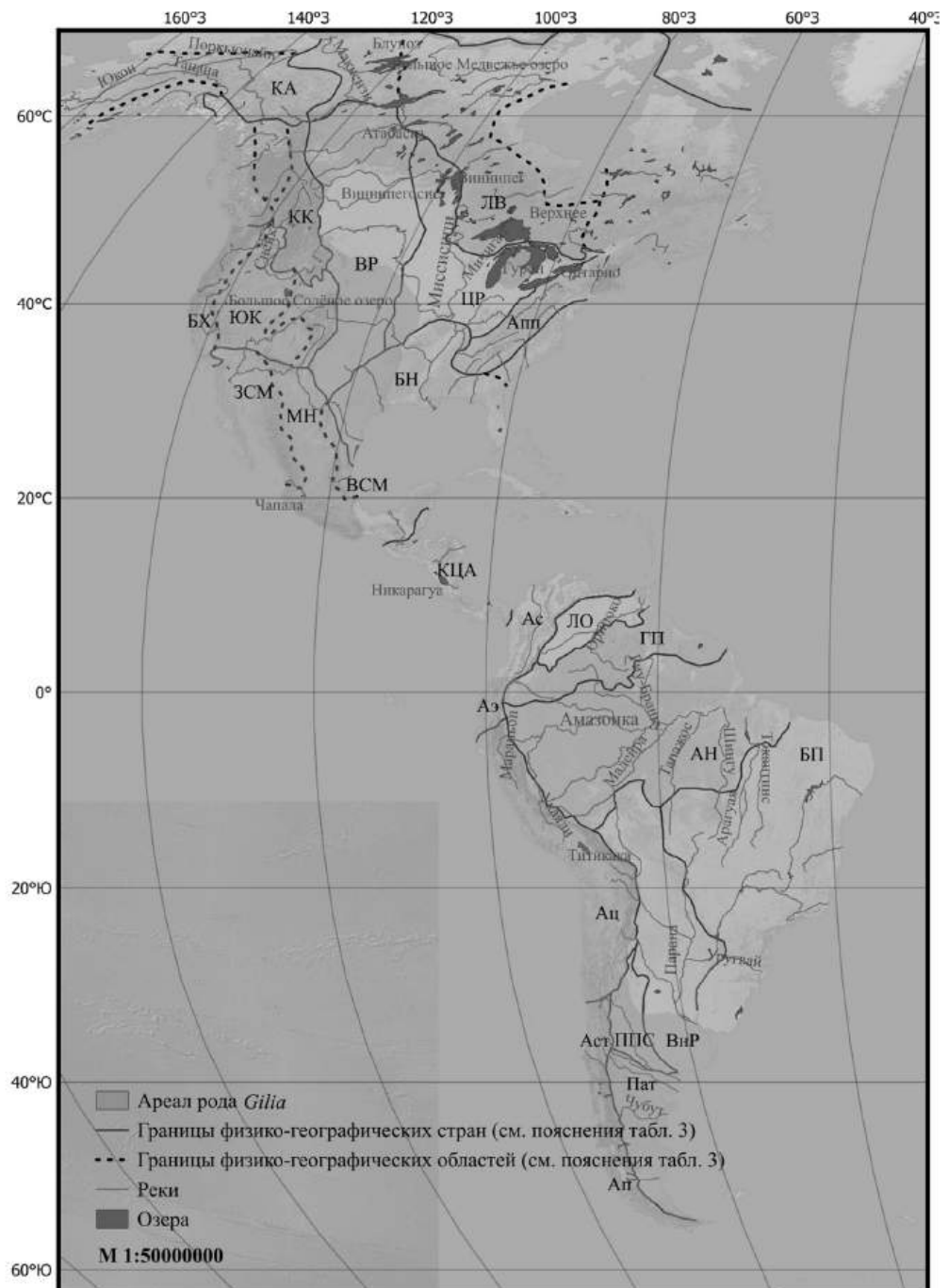


Рис. 90. Ареал рода *Gilia*

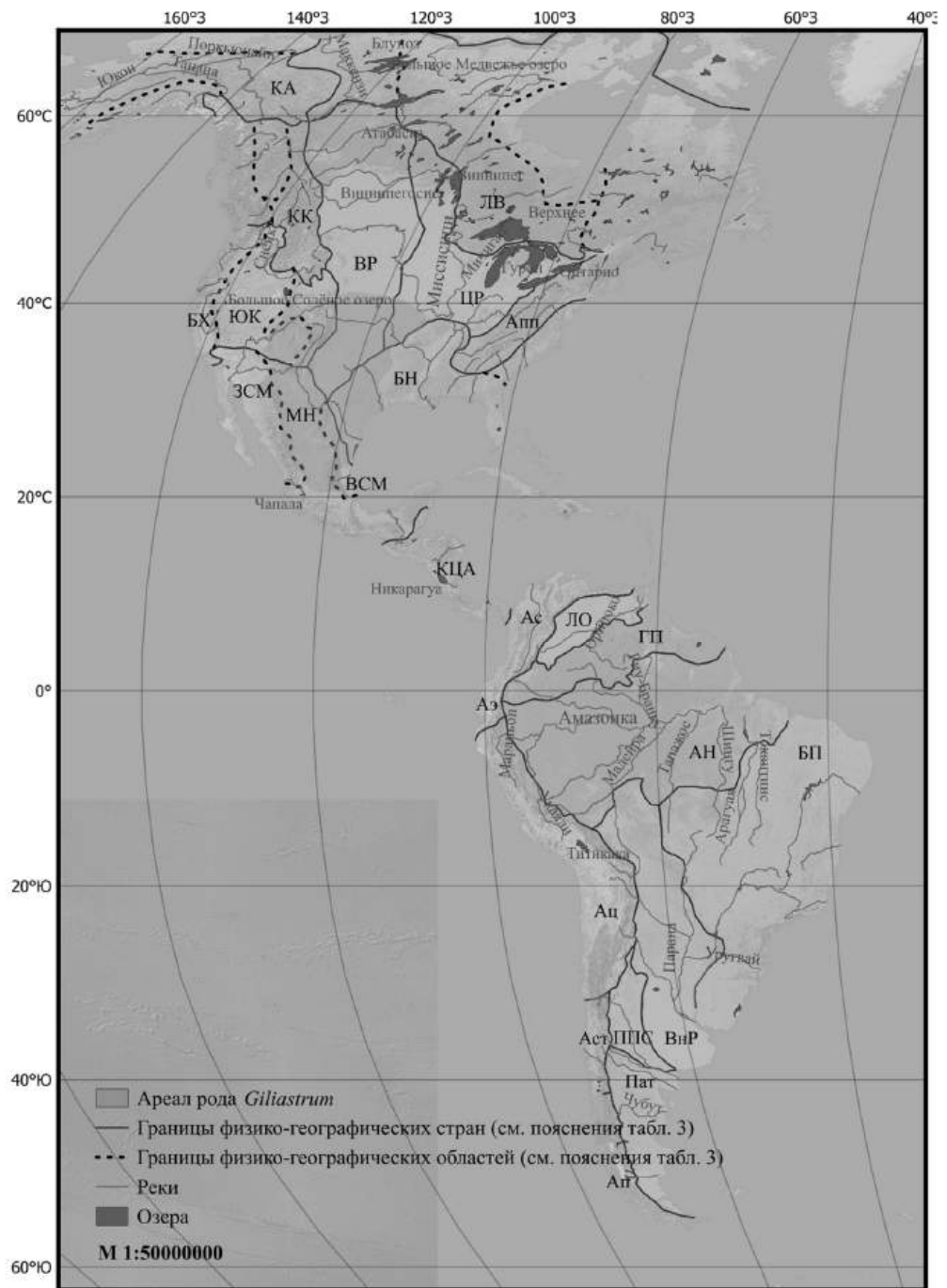


Рис. 91. Ареал рода *Giliastrum*

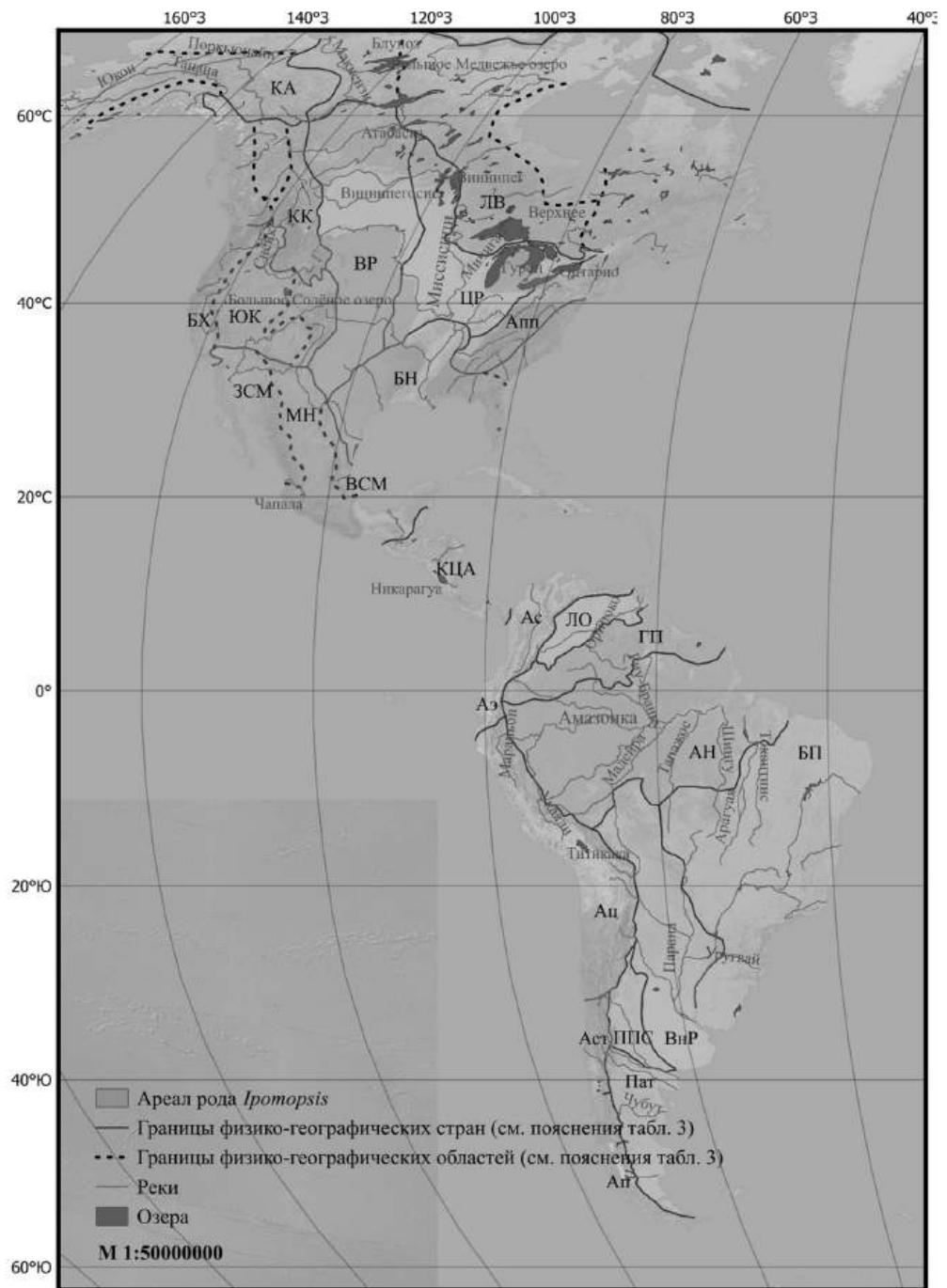


Рис. 93. Ареал рода *Iromopsis*

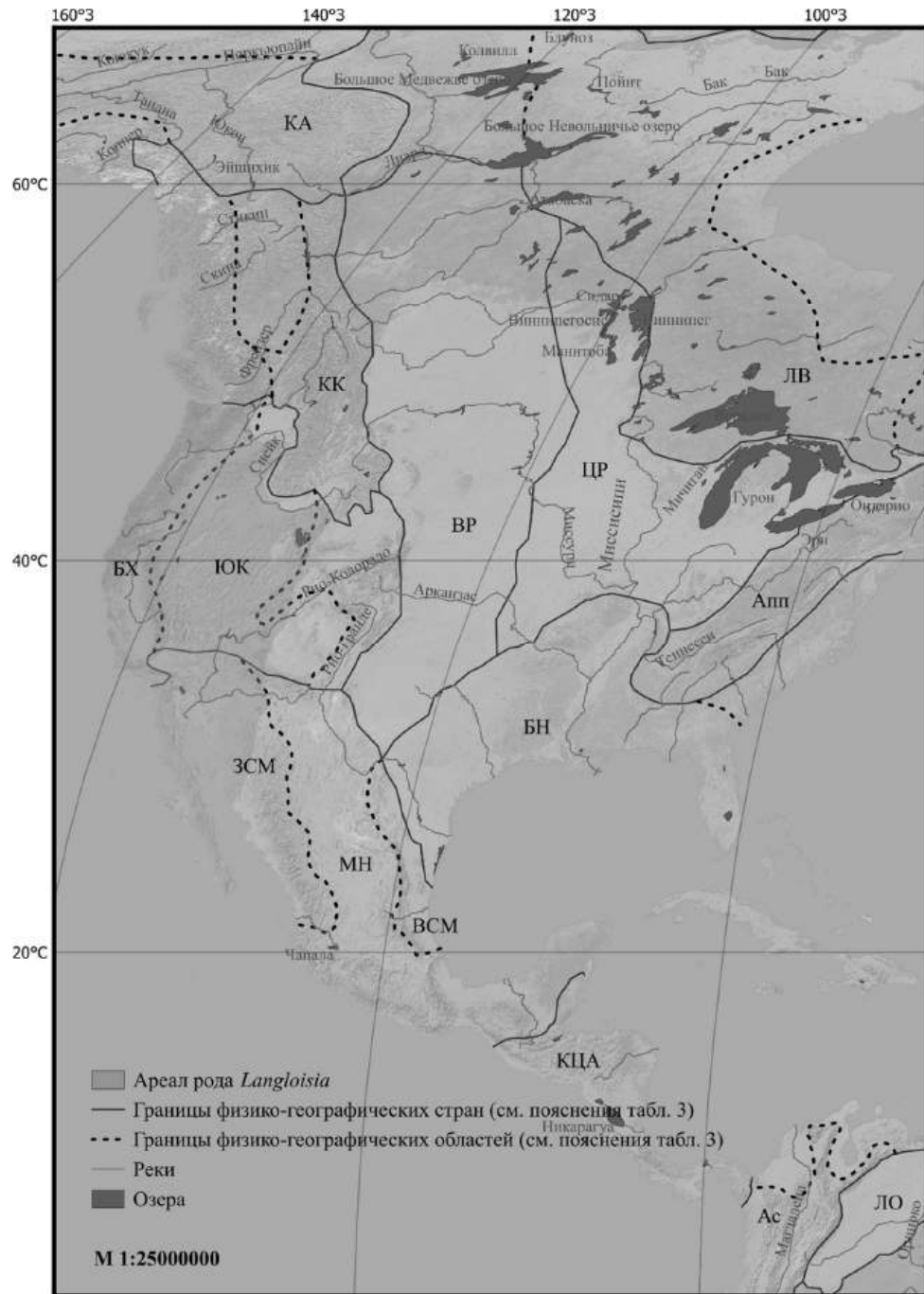


Рис. 94. Ареал рода *Langloisia*

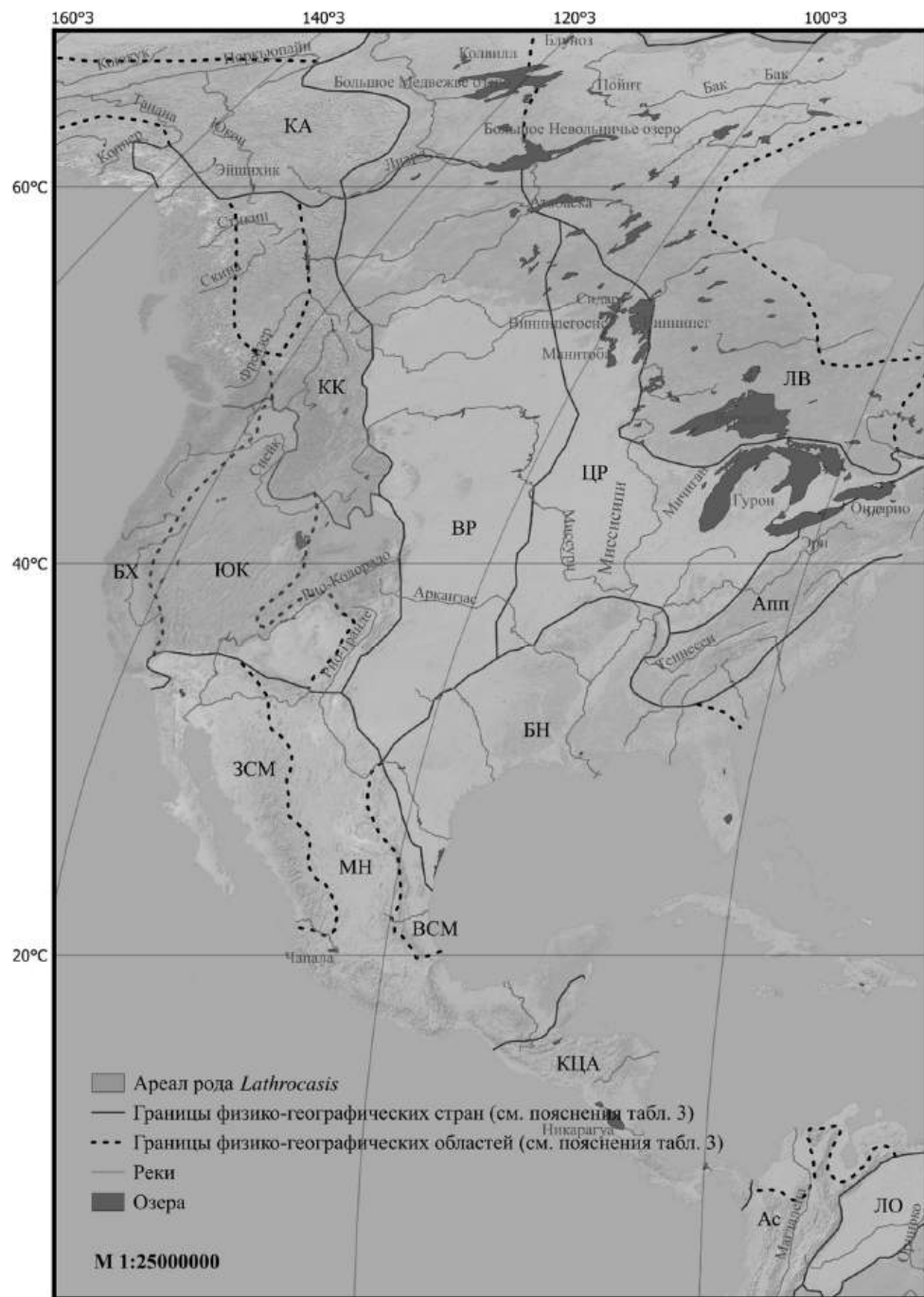


Рис. 95. Арал рода *Lathrocasis*

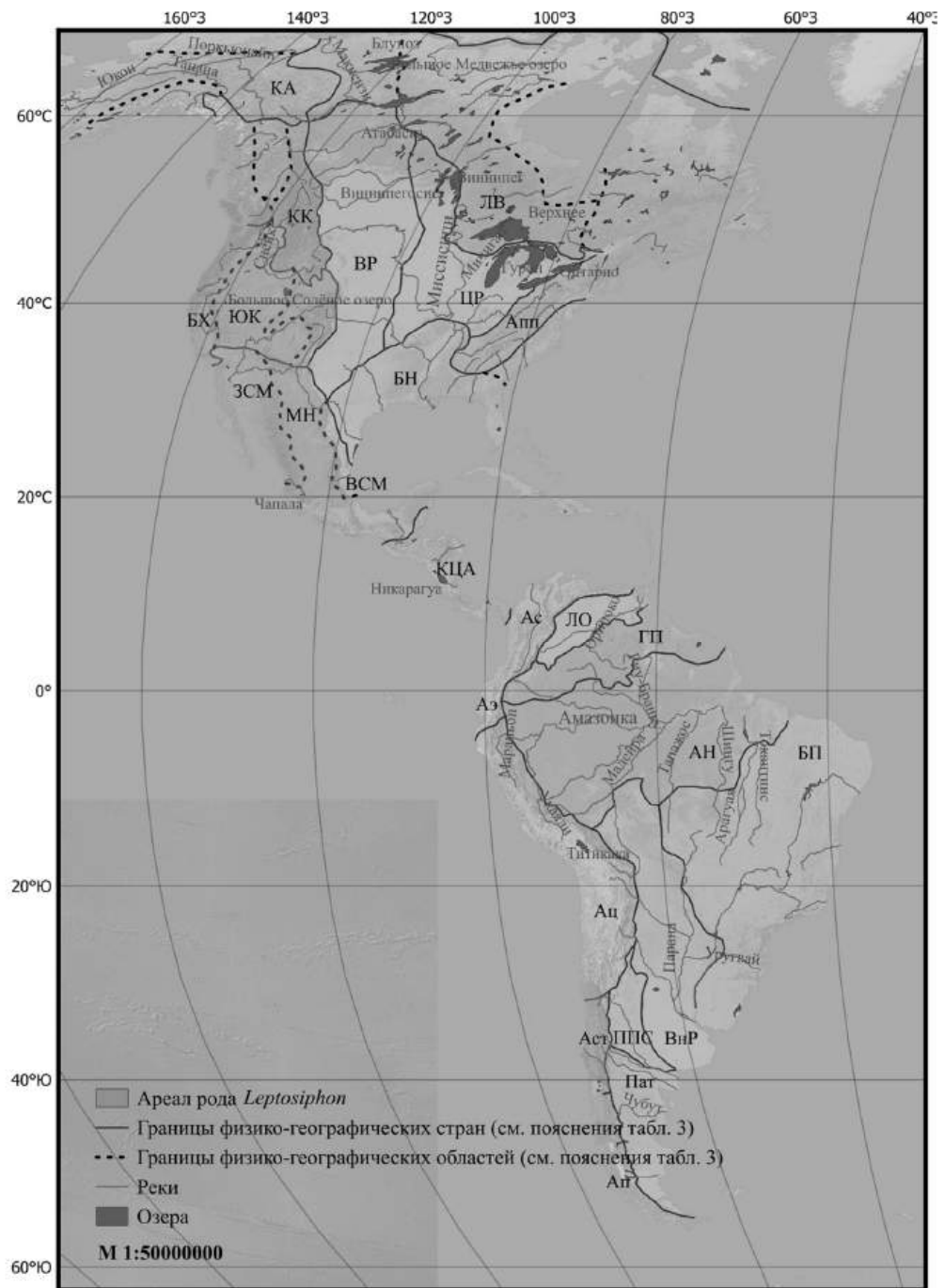


Рис. 96. Ареал рода *Leptosiphon*

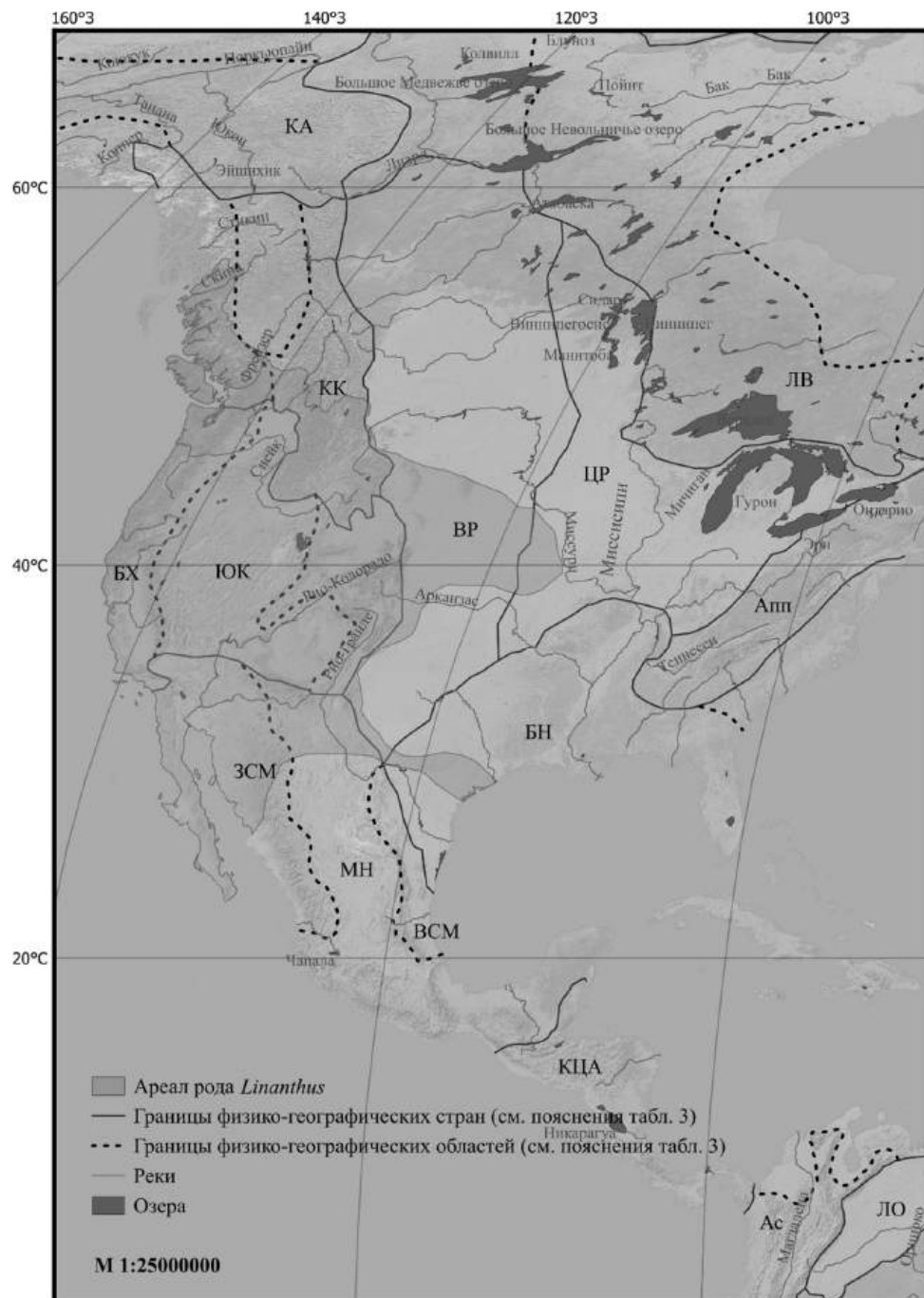


Рис. 97. Ареал рода *Linanthus*

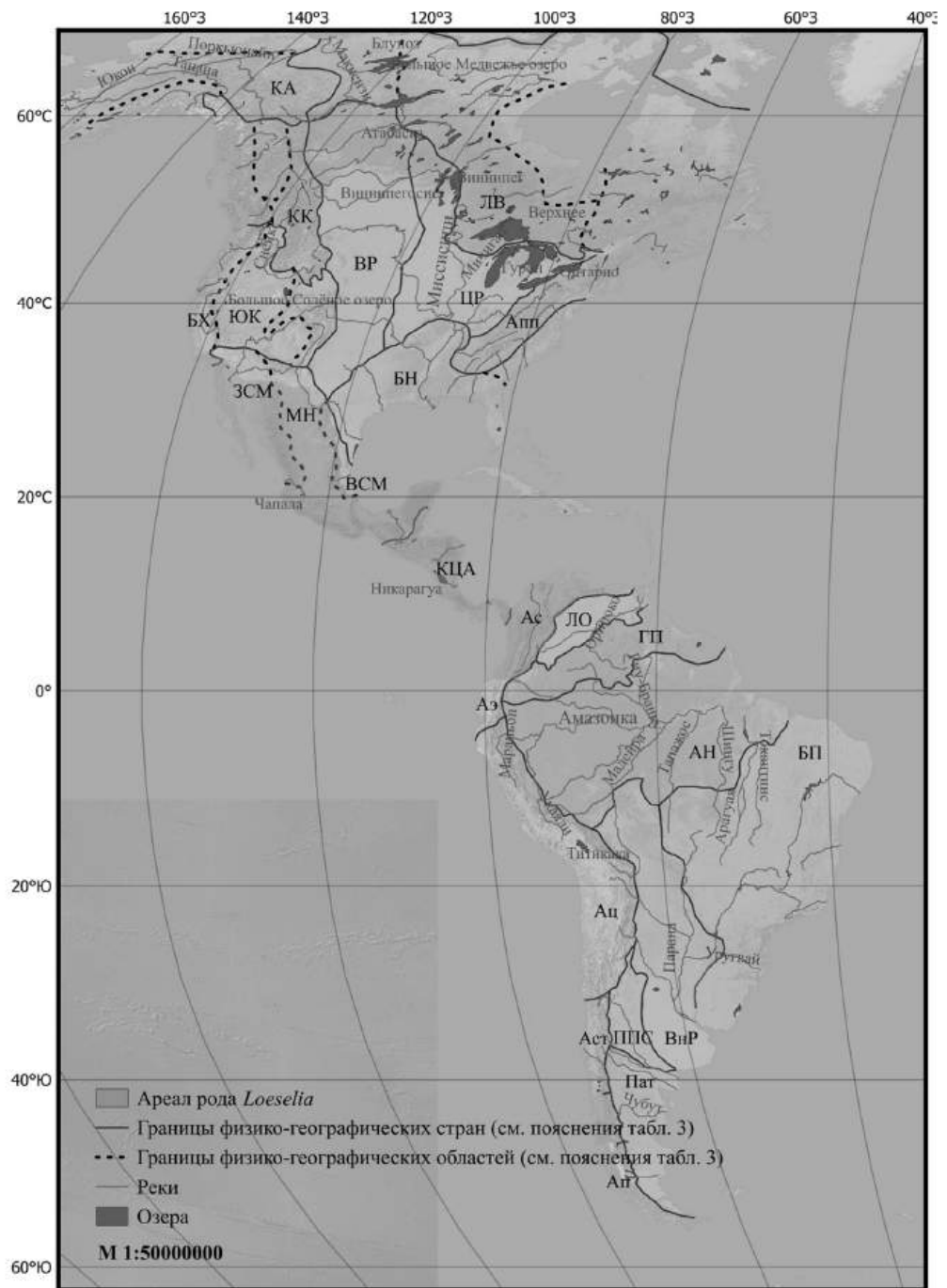


Рис. 98. Ареал рода *Loeselia*

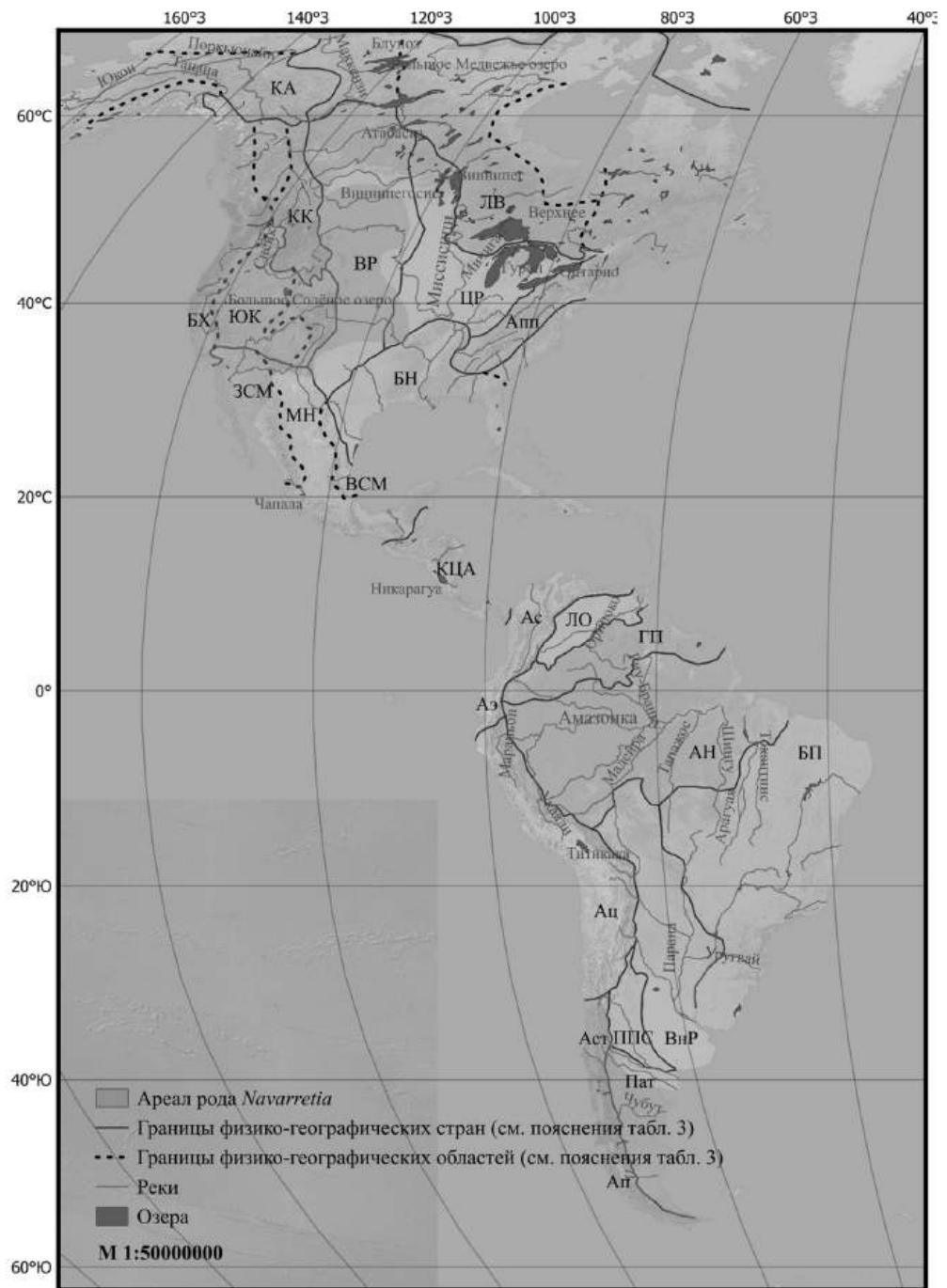


Рис. 102. Ареал рода *Navarretia*

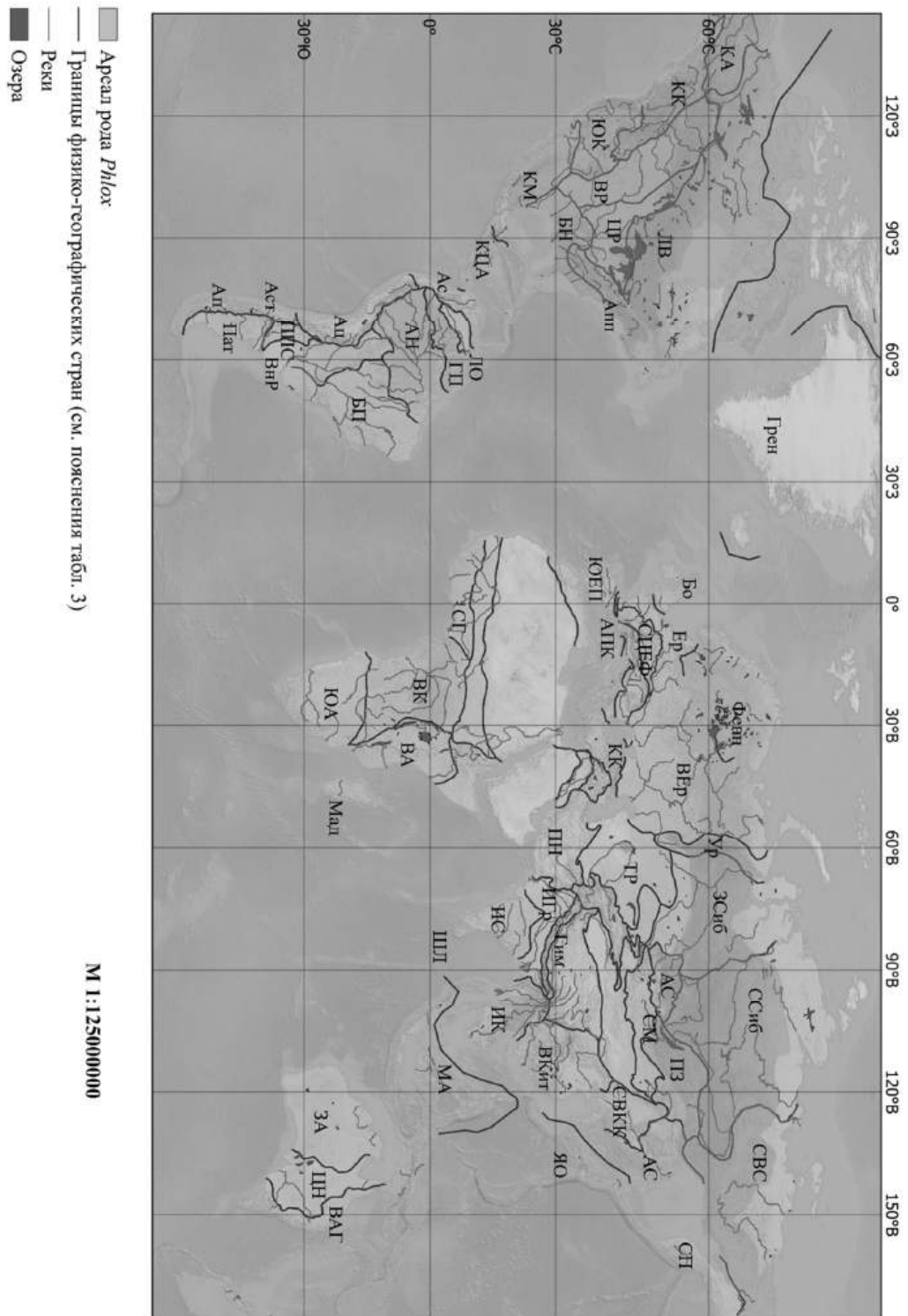


Рис. 103. Аралы рода *Phlox*

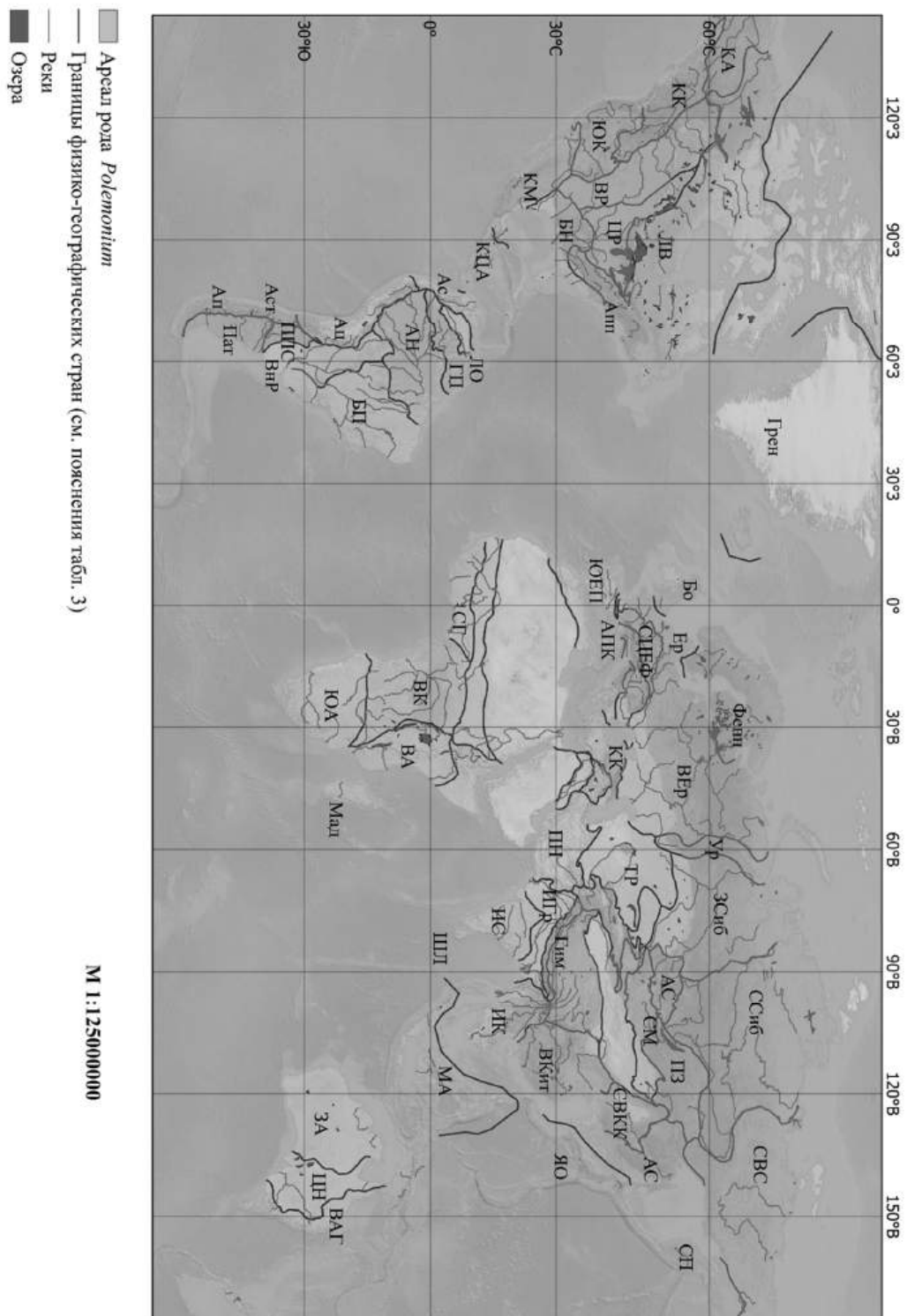


Рис. 104. Ареал рода *Polemonium*

