

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

*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

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата географических наук

Москва – 2026

Диссертация подготовлена на кафедре биогеографии географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

**Научный руководитель:**

*Бобров Алексей Владимирович* –  
доктор биологических наук, профессор  
РАН

**Официальные оппоненты:**

*Голубева Елена Ильинична* – доктор  
биологических наук, профессор,  
Московский государственный  
университет  
имени М.В. Ломоносова, географический  
факультет, кафедра  
рационального природопользования,  
профессор

*Григорьевская Анна Яковлевна* –  
доктор географических наук, профессор,  
Воронежский государственный  
университет, факультет географии,  
геоэкологии и туризма,  
кафедра геоэкологии и мониторинга  
окружающей среды, профессор

*Дудов Сергей Валерьевич* –  
кандидат географических наук,  
Московский государственный  
университет имени М.В.  
Ломоносова, биологический факультет,  
кафедра экологии и географии растений,  
доцент

Защита диссертации состоится «28» мая 2026 г. в 17 часов 00 минут на заседании диссертационного совета МГУ.016.9 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д.1, Главное здание МГУ, географический факультет, 18 этаж, ауд. 1807.

E-mail: [dissovetmsu016.9@yandex.ru](mailto:dissovetmsu016.9@yandex.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3631>

Автореферат разослан «\_\_» апреля 2026 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат географических наук



М.А. Смирнова

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**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 Америки, 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 палеобиогеография.

**Степень разработанности темы исследования.** Определение гипотетических треков расселения таксонов сосудистых растений с последующим соотнесением 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, Гвоздецкий, 1976; Гвоздецкий, Михайлов, 1978; Романова, Алексеева, Аршинова, 2014; Кондратьева, Алексеев, 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 «7<sup>th</sup> 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 палеобιοгеографии, 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, заключения, списка литературы и 4 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.

## **ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ГЛАВА 1. ИЗ ИСТОРИИ ИЗУЧЕНИЯ СЕМЕЙСТВ ROLEMONIACEAE, FOUQUIERIACEAE И LECYTHIDACEAE S. L.**

В главе дается систематический и морфологический обзор, описания особенностей репродуктивной биологии, географии изучаемых семейств. В конце главы представлены краткие сведения о палеонтологических находках, связанных с группой.

### **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

#### **2.1. ОТБОР ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ИЗУЧАЕМЫХ СЕМЕЙСТВ И ПОДХОДЫ К ИХ АНАЛИЗУ.**

Для изучения истории расселения исследуемых семейств было выбрано 155 видов, включая «outgroup». В нашем исследовании был использован кладистический метод (Henning, 1950). На основе сравнений нуклеотидных замен мы построили несколько кладограмм.

**2.2. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД.** Из открытой базы данных GenBank была взята информация о 155 видах, данные о которых зашифрованы в 4 типах последовательностей. Для проведения дальнейших исследований и построения кладограммы было выполнено выравнивание с помощью алгоритма Clustal W (Larkin et al., 2007). Выравненные и информативные участки нуклеотидных последовательностей были сведены в комплексный файл, а на его основе в программе MEGA 11 построена кладограмма изученных видов с помощью метода максимальной парсимонии.

**2.3. МЕТОД КАЛИБРОВАННОЙ**

**КЛАДОГРАММЫ.** В ходе калибровки в программном обеспечении BEAUti ver. 2 Standart мы задали точки дивергенции определенных клад, основываясь на палеоботанических материалах. В них мы указали время, соответствующее тому геологическому периоду, когда эти клад дивергировали. В качестве модели времени эволюции была использована модель «строгих часов» (Strict Clock). В результате было получено единое консенсусное филогенетическое древо с вероятным временем дивергенции отдельных клад.

**2.4. МАРКИРОВКА КАЛИБРОВАННОЙ КЛАДОГРАММЫ. ПОДХОДЫ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ГИПОТЕТИЧЕСКОГО РЕГИОНА ВОЗНИКНОВЕНИЯ И ТРЕКОВ РАССЕЛЕНИЯ.** Калиброванная кладограмма была маркирована в графическом редакторе посредством нанесения меток, каждая из которых обозначает физико-географическую область, страну или группу стран, в которой распространен вид. В настоящем исследовании было использовано 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, Аршинова, 2014; Кондратьева, Алексеев, Климанова, 2014). Такой выбор обусловлен прежде всего тем, что масштабы региональных комплексов лучшим образом подходят для рассмотрения современных ареалов и процессов расселения изучаемых представителей. При построении треков в качестве гипотетического региона возникновения всей группы мы взяли современный ареал наиболее базального представителя. Такой подход соответствует правилу прогрессии Хеннига (Hennig, 1966; Briggs, 1987; Lomolino, Riddle, Whittaker, 2017). Определив гипотетический регион возникновения и зная положение таксона на кладограмме, а также, учитывая характер распространения диаспор, современные ареалы 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 ИССЛЕДУЕМЫХ ТАКСОНОВ.** Современные ареалы родов и треки расселения представителей изучаемой группы были отображены на картах, построенных в программе QGIS.

**2.6. КРАТКИЙ СЛОВАРЬ ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ТЕРМИНОВ.** В этом разделе приведены используемые в работе термины и определения к ним.

### ГЛАВА 3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ИССЛЕДОВАННЫХ ТАКСОНОВ

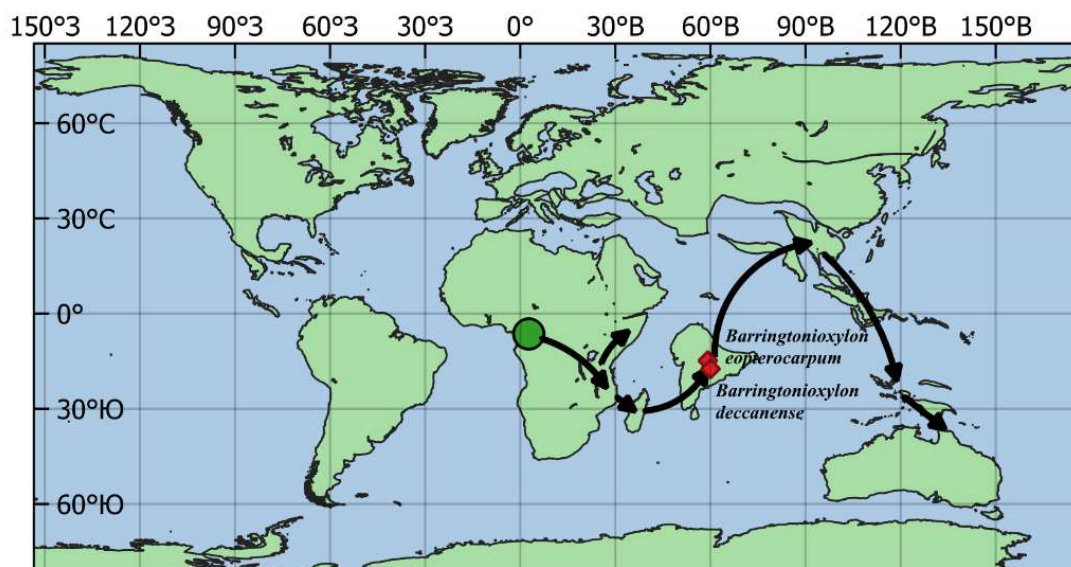
В этой главе приводится анализ топологии полученных молекулярно-генетического и калиброванного деревьев. Глава состоит из двух разделов: **3.1. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ** и **3.2. КАЛИБРОВАННАЯ МОДЕЛЬ**. Представители Polemoniaceae, Fouquieriaceae и Lecythidaceae s. l. сформировали две большие клады: Fouquieriaceae–Lecythidaceae s. l. и Polemoniaceae, которые названы нами суперкладами. В разделе 3.1. описана топологическая структура молекулярно-генетической кладограммы с указанием базального, терминального или сестринского положения отдельных клад. В разделе 3.2 описано, в какое геологическое время предположительно появились представители изучаемых семейств.

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

Определение гипотетического региона возникновения и анализ треков расселения представителей исследуемых семейств строился на основе нескольких факторов. Основой для реконструкции возможных путей расселения являлась молекулярно-генетическая кладограмма, подвергнутая калибровке. Важными исходными данными являются современные ареалы представителей. Их структура, а также определение центра таксономического разнообразия (Толмачев, 1962) позволяет конструировать возможные пути распространения таксонов. Еще одним фактором являются экологические условия произрастания современных видов, особенности опыления и диссеминации. Значительную роль играют палеонтологические сведения. Исходя из результатов анализа, мы предполагаем, что все три семейства представляют монофилетическую группу.

Представители семейства Fouquieriaceae (рода *Fouquieria*), обитающие на западе североамериканского континента, занимают базальное положение среди представителей исследованных таксонов. Таким образом, мы можем считать гипотетическим регионом возникновения трех исследованных семейств территорию нынешней Северной Америки. Этот регион является также центром таксономического разнообразия семейств Fouquieriaceae и Polemoniaceae, что согласуется с данной гипотезой. Базальным таксоном в составе Lecythidaceae s. l. является род *Napoleonaea*, произрастающий в границах Гвинео-Конголезской флористической области. Таким образом, ареал подсемейства Napoleonoideae является регионом возникновения всего семейства. По-видимому, в конце кампанского яруса или в маастрихтском ярусе (70-78 млн лет назад) предки

Napoleonoideae, предположительно, посредством дальнего транспорта проникли в Южную Америку, а оттуда таким же способом – в Африку, при этом сами они вымерли уже в Африке. Учитывая палеоботанические находки древесины *Barringtonioxylon*, датированные поздним мелом, мы полагаем, что именно позднемеловой период является «точкой отсчета» для дальнейших процессов распространения таксонов всего семейства. Представители Scytopetaloidae расселялись в пределах региона возникновения, в Африке, лишь один вид – *Asteranthos brasiliensis* – проник в Южную Америку. Расселение, судя по всему, происходило дальним транспортом (путем переноса диаспор представителей на большое расстояние агентами диссеминации), их семена могли распространяться эндозоохорно около 33 миллионов лет назад. Представители Barringtonioideae начали распространяться на восток, заселив обширные пространства на восточном побережье Африки. Другие представители расселились на востоке Восточно-Африканского плоскогорья и Мадагаскаре. Далее, через Индостан, виды *Barringtonia* проникли в Азию. Позже они достигли Индокитая, Малайзии, Северной Австралии и Меланезии. Поскольку диаспоры представителей Barringtonioideae переносятся водой (Prance & Mori, 2004), можно сделать вывод о викарном характере их распространения. Представители другой клады подсемейства Barringtonioideae дивергировали в Африке около 17 миллионов лет назад. *Petersianthus macrocarpus*, 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 распространился на Филиппинских островах. Представители *Careya* расселились по всему Индостану и Индокитаю. Похожий ареал имеет род *Chydenanthus* за тем исключением, что он отсутствует на Индостане, но широко распространен в Малайзии. Род *Planchonia* же расселился по всей Малайзии, а также попал в Северную Австралию (рис. 1). По-видимому, распространение этих представителей подсемейства носило викарный характер.



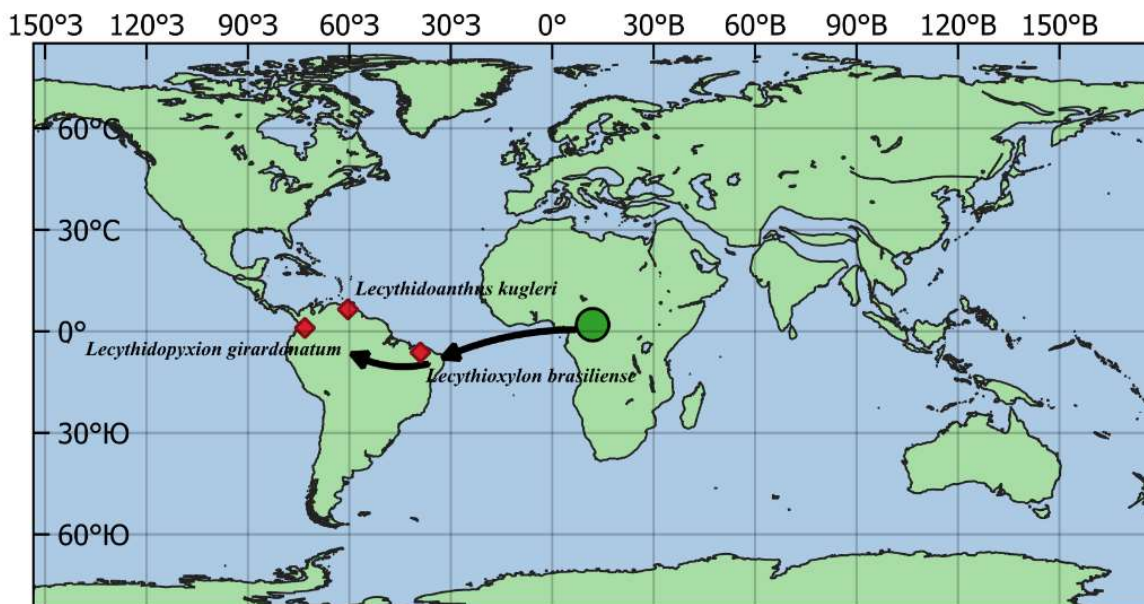
- Гипотетический регион происхождения семейства Lecythidaceae s. l.
- ◆ Ископаемые находки представителей подсемейства Barringtonioideae
- ➔ Треки расселения представителей подсемейства Barringtonioideae в Азию и Австралию

64,83 млн лет назад

**M 1:26000000**

Рисунок 1. Расселение представителей подсемейства Barringtonioideae

Представители Foetidioideae дивергировали от Barringtonioideae еще в Африке, оставшись на восточноафриканском побережье и Мадагаскаре, а их диаспоры распространялись эндозоохорно. Повторное проникновение семейства в Южную Америку, которое проходило около 23 миллионов лет назад (рис. 2), связано с распространением подсемейства Lecythidoideae. Роды *Grias* и *Gustavia*, проникли на территории Бразильского плоскогорья и двинулись на запад. Поскольку семена *Grias* и *Gustavia* распространяются эндозоохорно (Prance, Mori, 2004), можно сделать вывод об их расселении путем дальнего транспорта.



- Гипотетический регион происхождения семейства Lecythidaceae s. l.
- ◆ Ископаемые находки представителей подсемейства Lecythidoideae
- Треки расселения представителей подсемейства Lecythidoideae в Южную Америку

23,54 млн лет назад

М 1:260000000

Рисунок 2. Расселение представителей подсемейства Lecythidoideae

Представители *Couropita* занимают как горные, так и равнинные районы. В частности, они обитают в Кордильерах Центральной Америки и в Северных Андах, распространившись также в Льянос-Ориноко. Расселение *Couropita* проходило дальнего транспорта, что связано с эндозоохорной диссеминацией (Prance, Mori, 2004).

Некоторые роды Lecythidoideae (*Couratari*, *Cariniana*, *Allantoma*) распространялись в области Гвианского плоскогорья и расселялись южнее, в районы Амазонской низменности и в предгорья Северных и Центральных Анд. Другие заняли районы Бразильского плоскогорья и освоили ландшафты серрадо. Дальний транспорт не был характерным для них способом расселения, поскольку их ареалы сплошные, а ископаемых находок вдали от их современного ареала найдено не было.

Представители родов *Eschweilera*, *Corythophora*, *Bertholletia* и *Lecythis* освоили предгорные территории Центральной Америки, северной части Южной Америки и подножия Северных Анд. Некоторые широко распространились в гилеях Амазонской низменности или освоили пространства серрадо. Расширение ареалов представителей клады, по-видимому, происходило путем

дальнего транспорта, поскольку их диаспоры распространяются эндозоохорно (Prance, Mori, 2004).

Диссеминация Polemoniaceae преимущественно анемохорная, также существуют косвенные сведения о баллистохории у *Phlox* (Wilken, 2004). Исходя из этого, мы предполагаем, что распространение Polemoniaceae носило, в целом, викарный характер, а дальний транспорт имел место лишь в отдельных случаях. Роды *Acanthogilia*, *Bonplandia*, *Cantua*, предположительно, возникли на территории современных Мексиканских Кордильер, откуда расселялись, в основном, на юг. Базальные представители – *Acanthogilia gloriosa* и *Bonplandia geminiflora* – не удалялись от гипотетического региона возникновения. Другие таксоны, например виды *Cobaea*, двигались на юг, расселяясь в Кордильерах Центральной Америки, в Северных и Центральных Андах, при этом оставаясь и в регионе возникновения. Интересно, что виды *Cantua* распространены исключительно в Центральных и Эквадорских Андах. Учитывая топологию кладограммы, мы предполагаем, что предки этого рода переселялись из Северной Америки, а сам род *Cantua* возник уже в Южной. Некоторые виды *Giliastrum* распространены в области Береговых хребтов, в Западной Сьерра-Мадре и на Мексиканском нагорье, что также поддерживает гипотезу о североамериканском происхождении семейства. Другие виды рода распространились южнее, в Центральных Андах, образовав дизъюнкцию. По-видимому, ранее их ареал был сплошным, так как андийские представители помещаются и в базальную, и в терминальную часть клады, а сама дизъюнкция возникла уже после дифференциации исследованных видов. Предположительно, это был второй этап расселения представителей семейства в Южную Америку. Виды рода *Aliciella* расселялись из юго-западных регионов Северной Америки на восток и север, оставшись недалеко от гипотетического региона возникновения всего семейства. Виды *Loeselia* и *Dayia* также расселялись из юго-запада Северной Америки на север Южной. Ареал *Dayia* дизъюнктивен, но, по-видимому, эта дизъюнкция образовалась относительно недавно. Это подтверждает сплошной ареал сестринского рода – *Loeselia*, который начал распространяться, предположительно, в одно время с *Dayia*, но дифференцировался позже и также расселялся из областей Кордильер Центральной Америки до Льянос-Ориноко, Гвианского плоскогорья и Северных Анд. Представители *Bryantiella* расселились вблизи региона гипотетического возникновения – в область Западной Сьерра-Мадре. Виды *Ipomopsis* расселялись на гораздо большие расстояния: во время дифференциации рода его ареал охватывал горные станы Северной и Южной Америки. Так, он,

предположительно, был распространен широко в пределах Южных и Мексиканских Кордильер, Кордильер Центральной Америки и в Андах. Кроме того, виды рода заняли область Скалистых гор и расселились на Великих равнинах. Однако позже ареал перестал быть сплошным, и виды исчезли в областях Кордильер Центральной Америки. Несколько позже они расселялись на восток Северной Америки, заняв Береговые низменности и склоны Аппалачей, образовав еще несколько дизъюнкций. Другая точка зрения связана с распространением видов *Ipomopsis* путем дальнего транспорта, который мог иметь место в третичный период (Raven, 1963). Представители *Loeseliastrum*, *Langloisia*, *Microgilia*, *Saltugilia*, а также *Allophyllum* расселялись вблизи региона возникновения всей исследуемой группы. Лишь один представитель – *Microgilia minutiflora* – занял горные территории в Кордильерах Канады и Скалистых горах. Виды *Eriastrum* также распространялись вблизи к региону возникновения. Они, по-видимому, двигались на юг, заняв территории в пределах Береговых хребтов и Западной Сьерра-Мадре. Другие же виды, распространившись более широко, освоили пространства Южных и Канадских Кордильер. Расселение видов *Lathrocasis* и *Gilia* происходило поэтапно. Представители *Lathrocasis* заняли территории Южных и Канадских Кордильер, продвинувшись недалеко от региона возникновения. Ареал рода *Gilia* имеет несколько дизъюнкций. Почти все виды распространены близ региона возникновения, но *G. lacinata* распространен исключительно в Южной Америке, образуя дизъюнкцию со всеми остальными видами рода. Причем, исходя из малого возраста дивергенции этого вида, дизъюнкция образовалась недавно, около 750 тыс. – 1 млн лет назад, и, возможно, в этом случае имел место дальний транспорт (Raven, 1963). Учитывая современный ареал вида и топологию калиброванной кладограммы, мы предполагаем, что *Gilia* расселялась в Южную Америку, предположительно через Кордильеры Центральной Америки и Северные Анды. Расселение объединенных в одну кладу видов *Navarretia* и *Collomia* происходило в несколько этапов. Первые расселялись в горных районах Северной Америки. Некоторые виды встречаются в Аппалачах, образуя дизъюнкцию в ареале. Это говорит о возможном более широком распространении обоих родов в прошлом. Базальный вид – *N. involucrata* – распространен на юге Южной Америки и встречается в Патагонии и Патагонских Андах. По-видимому, ареал рода был более широким и охватывал обширные пространства Северной и Южной Америки, но в дальнейшем в южноамериканской части ареала образовались лакуны, что стало следствием исчезновения рода в Северной Америке и на большей части Южной Америки. Виды *Navarretia*, занимающие терминальное

положение в пределах рассматриваемой клады, распространены только в пределах Северной Америки.

Примечательно расселение *Collomia*, а именно *C. biflora*, распространенного в Субтропических Андах. Учитывая особенности ареала рода, можно предположить, что представители клады могли заселить Южную Америку повторно путем дальнего транспорта (Raven, 1963), либо, что дизъюнкция образовалась недавно, и на этапах расселения терминальных видов обоих родов, ареал клады все еще был сплошным. Реконструкция процессов расселения видов *Polemonium* довольно затруднительна вследствие политомичной топологии видов на кладограмме. Предположительно, процессы расселения шли одновременно в нескольких направлениях. Так, базальный вид – *P. micranthum* – расселялся на юг из региона возникновения. Позже он распространился на территориях Южной Америки, в Прекордильерах и Пампинских Сьеррах, Патагонии, Субтропических и Патагонских Андах. Подобная дизъюнкция может говорить о более широком ареале всего рода в прошлом. Основным треком расселения рода являлся путь из региона гипотетического возникновения на северо-запад, в сторону Берингии. Поскольку ареалы нескольких видов *Polemonium* совпадают, можно предположить, что распространение на север имело групповой и гомохронный характер. *P. pulcherrimum* расселился в Кордильерах Аляски и попал в Восточную Евразию. Похожий, но гораздо более длинный путь преодолел другой вид – *P. boreale*. Распространяясь от районов Лаврентийской возвышенности, он расселялся на северо-запад континента, занимая территории Кордильер Аляски, а далее проник в Евразию, очень широко расселяясь в пределах физико-географических стран Дальнего Востока, Сибири и Урала. Продолжая движение на запад, он занял пространства северной части Русской равнины и Фенноскандию, добравшись до восточных районов Гренландии. По-видимому, несколько позже произошло образование ареала *P. caeruleum*, который расселялся в Западной Сибири и на Урале, двигаясь на запад, в сторону Русской равнины всей Европы. Также он распространен в Гималаях, в горах Восточного Китая и на Японских островах, что может свидетельствовать о еще одном треке. Предположительно, изначально ареал вида был сплошным. Косвенным доказательством тому служит ареал *P. chinense*, который после преодоления Берингии расселялся в странах Дальнего Востока, а также в Восточном, Северо-Восточном Китае и Корее, откуда, по-видимому, попал на Японские острова. Преодолев Урал, некоторые представители *Polemonium*, по-видимому, двинулись на юг Русской равнины, заселив Кавказ, Переднеазиатские нагорья и Туранскую равнину. Все

исследованные виды *Linanthus*, *Gymnosteris* и *Leptosiphon* распространялись вблизи региона возникновения. Расселение монотипного рода *Microsteris*, по-видимому, продолжалось долго. Он распространялся в горных областях Северной Америки, однако также заняли и андийский юг, образовав дизъюнкцию. Виды терминального рода *Phlox* могли частично повторять треки представителей *Polemonium*. Опираясь на ареалы базальных видов *Phlox*, мы предполагаем, что изначально они расселялись неподалеку от региона возникновения – в Кордильерах Северной Америки. По-видимому, позже *Phlox* начал расселяться на север. Так, *P. richardsonii* проник в Евразию и распространялся из областей Лаврентийской возвышенности и Аляскинских Кордильер в районы Северо-Притихоокеанской страны. Основным треком других представителей рода *Phlox* был, по-видимому, путь из региона возникновения на восток Северной Америки. *P. sibirica* повторил трек другого вида – *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 предков. Продолжая движение на запад, этот вид распространился в странах Дальнего Востока и Сибири (рис. 3). Таким образом, Евразия была заселена с востока трижды – один раз группой видов *Polemonium*, второй – *P. richardsonii* и третий – *P. sibirica*.

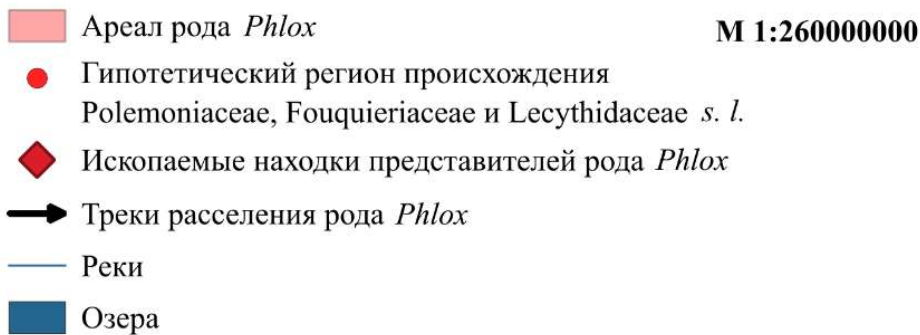
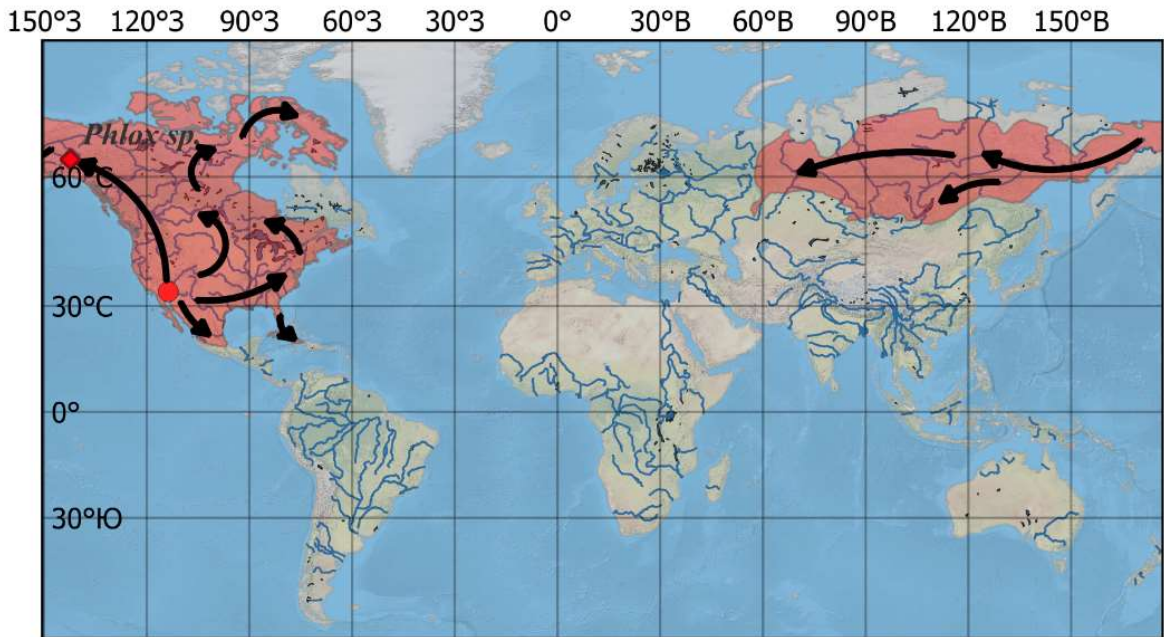


Рисунок 3. Расселение представителей клады *Phlox*

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный комплекс исследований позволяет сделать следующие *выводы*:

1. В результате анализа молекулярно-генетических данных представителей семейств Polemoniaceae, Fouquieriaceae и Lecythydaceae *s. l.* можно 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. Там же находится область таксономического разнообразия семейств Fouquieriaceae и Polemoniaceae. 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 *Lecythidaceae s. l.* возникли, по-видимому, в Африке, куда из нынешней Северной Америки мигрировал их предок. В дальнейшем они дважды проникали в Южную Америку, где расположен центр их таксономического разнообразия, а также расселились в Азию.
4. Учитывая специфику диаспор и современную форму 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.

**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 биогеографии 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».

## ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

*Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук*

1. **Kandidov M.**, Bobrov A. The History of Distribution of The Family Lecythidaceae *S. L.* // *Geography, Environment, Sustainability.* – mar. 2026 – DOI: 10.24057/2071-9388-2026-4560. Импакт-фактор 0,320 (SJR). 1,5 п.л.; вклад автора – 85%.
2. **Кандидов М.В.**, Гречишкин А.О., Бобров А.В., Васильев В.А., Рослов М.С., Здравчев Н.С., Горева А.С., Новиков А.Д., Романов М.С. История расселения семейства кирказоновые (*Aristolochiaceae s. l.*) // *Вестник московского университета. Серия 5: География.* – 2025 – Т. 80, №5. – С. 56-72. EDN: JEZZKC. Импакт-фактор 0,269 (SJR). 2,54 п.л.; вклад автора – 85%.
3. Иовлев П.С., Бобров А.В., Романов М.С., Здравчев Н.С., Тимченко А.С., **Кандидов М.В.**, Васеха Н.Д., Михайлова А.А., Стеванович М.Б., Купцов К.В., Сорокин А.Н. Расселение представителей семейства *Liliaceae* в связи со строением их репродуктивных органов // *Вестник московского университета. Серия 5: География.* – 2024. – Т. 79, №3. – С. 3-16. EDN: OJDSXV. Импакт-фактор 0,269 (SJR). 1,62 п.л.; вклад автора – 35%.
4. Yatsenko O.V., Sorokin A.N., Romanov M.S., Bobrov A.V.F.Ch., Iovlev P.S., Zdravchev N.S., Timchenko A.S., Mikhaylova A.A., Vasekha N.D., **Kandidov M.V.**, Kuptsov K.V. Fruit anatomy and histogenesis in Mediterranean species of *Arbutus* (*Ericaceae: Arbutoideae*): ecological and morphogenetic aspects // *Botanical Journal of the Linnean Society.* – 2024. – Vol. 207(3). – pp. 225-239. EDN: UNWTGZ. Импакт-фактор 0,682 (SJR). 1,73 п.л.; вклад автора – 20%.
5. Zdravchev N.S., Bobrov A.V.F.Ch., Romanov M.S., Lebedev I.M., Sorokin A.N., Timchenko A.S., Mikhaylova A.A., Vasekha N.D., **Kandidov M.V.**, Kuptsov K.V., Iovlev P.S. Phylogeny and historical biogeography of the order Pandanales // *Geography, Environment, Sustainability.* – 2023. – Vol. 16, №4. – P. 91-104. EDN: MLASTW. Импакт-фактор 0,320 (SJR). 1,61 п.л.; вклад автора – 35%.