

М. Н. Пovyдыш, М. Ю. Гончаров, Г. П. Яковлев

Исследования базальных таксонов мотыльковых: итоги и актуальные проблемы

M. N. Povydysh, M. Yu. Goncharov, G. P. Yakovlev

Investigations of basal papilionoid legumes: results and current problems. A review

Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия, Санкт-Петербург
mpovydysh@yandex.ru

Проведен обзор результатов исследований в области базальных таксонов подсемейства мотыльковых с 1970–80-х годов по настоящее время. Особое внимание уделено результатам молекулярно-филогенетических исследований. Обозначены основные итоги и проблемы, требующие дальнейшего изучения.

Ключевые слова: *Fabaceae*, базальные мотыльковые.

Базальные мотыльковые — неформальная группа внутри семейства *Fabaceae*, объединяющая ряд таксонов, по многим признакам занимающих промежуточное положение между подсемействами мотыльковых и цезальпиниевых. В англоязычной литературе для обозначения данной группы использовались термины «Basal papilionoids» (Pennington et al., 2001), «Early-branching papilionoids» (Cardoso et al., 2012), «First branching papilionoids» (LPWG, 2013). В настоящее время в нее включают роды, традиционно относившиеся к трибам *Swartzieae* DC. s. l., *Sophoreae* Spreng. ex DC. s. l., *Dalbergieae* Bronn ex DC. (p. p.) — всего порядка 60 родов и не менее 600 видов. Истории изучения основных триб базальных бобовых неразрывно связаны друг с другом; представления об их месте в общей системе семейства и степени взаимного родства многократно менялись.

В течение 1980–90-х гг. целый ряд специалистов работал над выяснением систематического положения и эволюционных взаимоотношений этой «критической» группы бобовых. В основе этих исследований лежали особенности флорального онтогенеза (Tucker, 1990, 1993, 1994), анатомии древесины (Gasson, 1994), образования клубеньков (Faria et al., 1989), молекулярные данные (Doyle, 1994).

R. M. Polhill (1981) помещал в основание филемы подсемейства мотыльковых трибу *Swartzieae*. Наиболее характерные черты представителей этой трибы — чашечка, не вскрывающаяся в бутоне, разрывающаяся различным образом, многочисленные тычинки, лепесток нередко единственный, либо лепестки полностью отсутствуют. На основании признаков строения цветка Polhill предложил различать внутри трибы несколько неформальных групп, не устанавливая для них систематического ранга — *Swartzia* group, *Aldina* group, *Lecointea* group и *Ateleia* group.

P. Herendeen (1995) на основании кладистического анализа морфологических данных подтвердил неоднородность трибы. Им были выделены 2 клады: шварциоидная (*swartzioid* clade) и лейкоинтеоидная (*lecointeoid* clade). Последняя характеризуется зубчатым краем листьев, базальными пыльниками, сильно кутинизированными боковыми клетками устьиц и яйцевидным кожистым плодом. Эта клада считается, согласно P. Herendeen, более продвинутой с эволюционной точки зрения и включает роды *Lecointea*, *Exostyles*, *Harleyodendron*, *Zollernia*, а также *Holocalyx*.

Polhill (1994) считал, что, несмотря на нестабильность признаков, триба *Swartzieae* может впоследствии быть укрупнена путем включения в нее базальных групп, относящихся к трибе *Sophoreae*. Данные Doyle et al. (1997), основанные на анализе rbcL-участка хромосомной ДНК, подтверждают это предположение. Polhill, однако, сохраняет *Sophoreae* в традиционном объеме, но в то же время признает существование весьма сильно морфологически различающихся групп. Таким образом, триба *Sophoreae* была разделена на 6 неформальных групп, также без какого-либо таксономического ранга. Они были ранжированы на основании признаков строения цветка — от неспецифичных правильных цветков до классических мотыльковых.

Следует отметить, что в настоящее время многие систематики, в особенности использующие молекулярно-генетические методы для построения систем, оперируют понятиями кладистики, не устанавливая таксономического статуса для выявленных групп. Это порождает ряд разночтений, т. к. группы (клады) в понимании разных авторов могут иметь различный состав. Кроме того, в зависимости от таксонов, с которыми имеет дело исследователь, одноименные группы могут иметь различный таксономический ранг. В случае базальных бобовых, начиная с работ Polhill (1981) и заканчивая недавними молекулярно-генетическими исследованиями D. Cardoso (2012), имеются расхождения в понимании состава и статуса различных «групп» и клад.

Филема мотыльковых Г. П. Яковлева (1991) предполагает, что все представители подсемейства мотыльковых произошли от неких *Palaeofabaceae* — «цезальпиниевидного» малоспециализированного предка, от которых отделяется независимая филетическая линия,

т. наз. «шварционидная линия», включающая одну трибу *Swartzieae*. Прочие архаичные филетические линии мотыльковых Яковлев объединил в т. наз. «софороидный союз». В него вошли представители, ранее включавшиеся преимущественно в трибы *Sophoreae* s. l. и *Dalbergieae* s. l. Наименее специализированные линии софороидного союза характеризуются правильным или почти правильным цветком, в силу чего они ранее рассматривались как переходные группы между цезальпиниевыми и мотыльковыми, но продвинутые таксоны имеют типично мотыльковый венчик.

В отличие от мнения Polhill, Яковлеву представляется более удобным расчленить *Sophoreae* s. l. на 10 небольших естественных и в различной степени эволюционно продвинутых триб, по объему сопоставимых с прочими трибами подсемейства. Данная классификация не была широко принята легуминистами, однако трибы, описанные Яковлевым (1991), следует принимать во внимание при описании новых таксонов и решении номенклатурных вопросов. Кроме того, автор первым (1972) высказал предположение о немонофилетичности трибы *Sophoreae*, что впоследствии было подтверждено морфологическими и молекулярными данными других авторов.

Молекулярно-генетические исследования семейства бобовых были начаты в 1990-х гг., когда Chase et al. (1993) опубликовали результаты анализа нуклеотидных последовательностей хлоропластного гена *rbcL* для 500 таксонов высших растений. За этой работой последовал ряд исследований, результатом которых стало предположение о близком родстве бобовых с семействами *Polygalaceae* и *Surianaceae*.

Doyle et al. (1997) и Kajita et al. (2001) показали, что анализ, основанный на последовательностях *rbcL*, ранее широко используемый в молекулярно-генетических исследованиях бобовых (Käss, Wink, 1995, 1996), не подходит для выявления филогенетических взаимоотношений среди древесных базальных родов мотыльковых. При построении кладограммы мотыльковых на основании последовательностей *rbcL* представители *Sophoreae* и *Swartzieae* не образовали монофилетических групп, а распределились по различным кладам филогенетического дерева. Наиболее масштабным молекулярным исследованием филогении данных групп, в целом, однако, подтвердившим результаты Doyle et al. (1997), стала работа Pennington et al. (2001).

Pennington включил в анализ представителей триб *Swartzieae* (14 родов), *Sophoreae* (26 родов), *Dipterygeae* (все роды) и *Dalbergieae* (все роды) как наиболее базальные таксоны в подсемействе мотыльковых наряду с представителями более продвинутых триб. Анализировались нуклеотидные последовательности интрона *trnL* хлоропластного генома.

По результатам исследования большинство изучаемых родов распределились на 6 клад: бафионидная (*Vaphioid* clade), генистоидная (*Genistoid* clade), ватарейонидная (*Vatareoid* clade), лейкоинтеонидная (*Lecointeoid* clade), альдиноидная (*Aldinoid* clade) и шварционидная

(*Swartzioid* clade). Одним из самых непредсказуемых результатов данной работы явилась полифилетичность «примитивных» триб. Некоторые роды из *Swartzieae*, *Sophoreae* и *Dalbergieae* не вошли в состав вышеперечисленных групп и образовали серию небольших групп, взаимоотношения которых с остальными группами неясны. Это *Vatairea* и *Vataireopsis* из *Dalbergieae*, *Luetzelburgia* и *Sweetia* из *Sophoreae*, *Harleydendron* и *Exostyles* из *Swartzieae*.

Несмотря на предполагаемую близость *Swartzieae* и *Sophoreae* к цезальпиниевым, ни один из представителей этих триб на результирующей кладограмме (рис. 1) не образовал общих групп с цезальпиниевыми.

Интересен также тот факт, что единственной базальной трибой, образовавшей на результирующей кладограмме монофилетическую группу, оказалась триба *Dipterygeae*. Остальные трибы оказались немонофилетичными. По мнению автора, если подтверждением трибового деления мотыльковых должна служить монофилия, то в их систематике должны произойти радикальные изменения, т. к. все монофилетические группы с хорошей поддержкой объединяют роды, относимые в настоящее время к разным трибам. Это же касается и неформальных групп внутри *Sophoreae*: ни одна из них не оказалась монофилетичной, за исключением *Vaphia* group.

M. F. Wojciechowski et al. (2004) провели секвенирование гена *matK* (Hilu, Liang, 1997) для представителей 235 родов из 37 триб бобовых. Полученные результаты в целом согласуются с филогенетическими деревьями, построенными на основании последовательностей других хлоропластных генов (*rbcL* и *trnL*), но были достигнуты более четкое расхождение и поддержка клад. В частности, подтвердилась монофилетичность подсемейства *Papilionoideae*, и внутри него было выделено по крайней мере 7 основных клад: «*Cladrastis* clade», «*Genistoid* s. l. clade», «*Dalbergioid* s. l. clade», «*Mirbelioid* clade», «*Millettioid* clade», «*Robinioid* clade» и клада, лишенная обращенного повтора. Генистоидная клада по сравнению с предыдущими результатами (Pennington et al., 2001) расширилась, включив в себя роды *Poecilanthus*, *Cyclolobium*, *Bowdichia* и *Diploptropis*, и объединила подавляющее большинство родов мотыльковых, способных к накоплению хинолизиновых алкалоидов. Клада, лишенная обращенного повтора, включает в себя наибольшее число родов и на кладограмме является сестринской к «*Robinioid* clade» (Wojciechowski et al., 2004).

Исследования Pennington et al. (2001) и Wojciechowski et al. (2004) послужили отправной точкой для дальнейшего изучения этих необычных групп мотыльковых. Примерами таких работ могут послужить исследования аморфоидной клады (McMahon, Hufford, 2004), лейкоинтеонидной клады (Mansano et al., 2004), ватарейонидных родов *Luetzelburgia* Harms и *Sweetia* Spreng. (Cardoso et al., 2013), дальбергионидных родов *Acosmium* Schott, *Etaballia* Benth., *Inocarpus* J. R. Forst. et G. Forst. и *Riedeliella* Harms (Cardoso et al., 2012), а

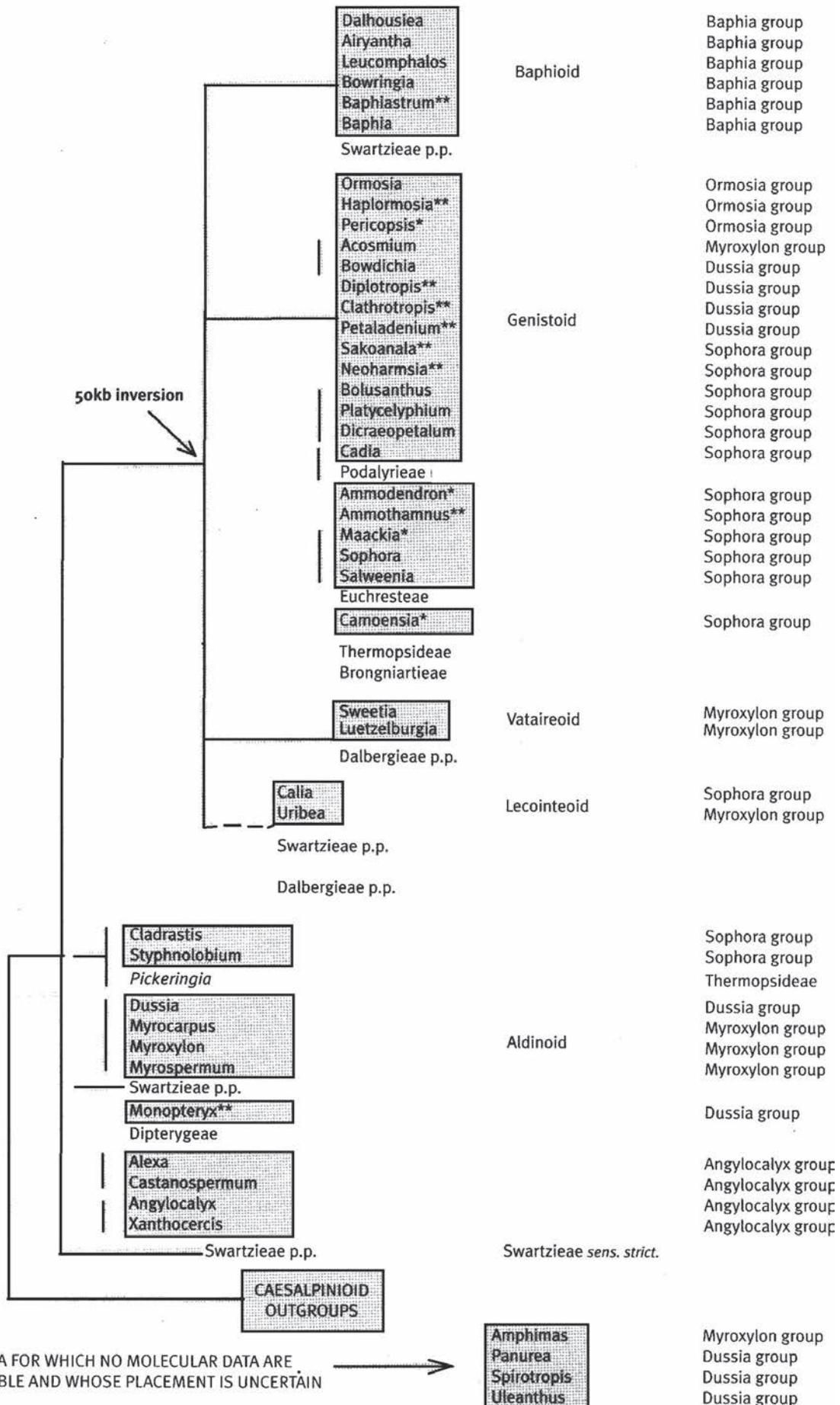


Рис. 1. Результирующая кладограмма, основанная на анализе нуклеотидных последовательностей trnL-интрона хлоропластной ДНК (Pennington et al., 2001).

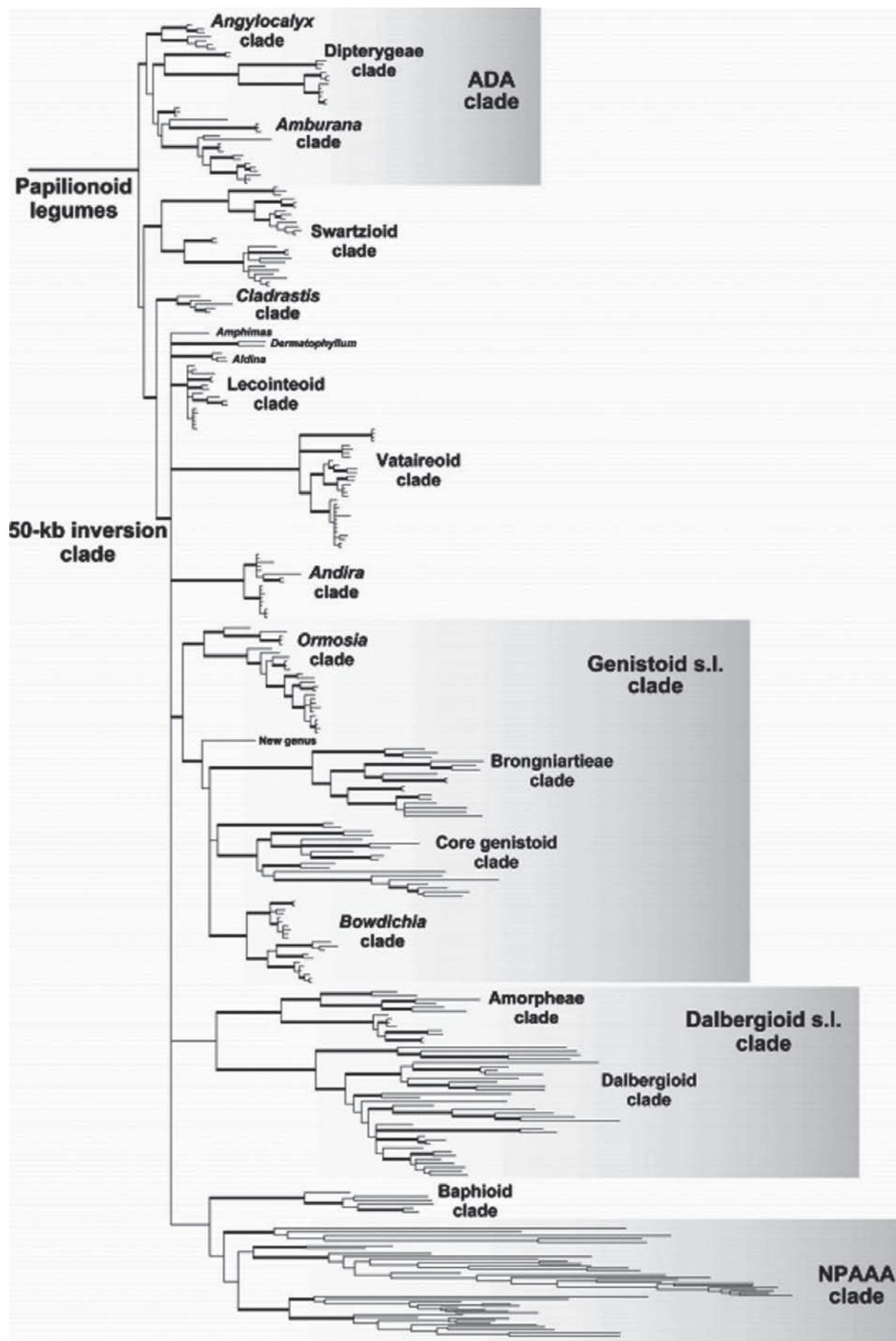


Рис. 2. Консенсусное дерево, полученное на основании анализа последовательностей гена *matK* для подсемейства мотыльковых (Cardoso et al., 2012).

также генистоидных родов *Cadia* Forssk. (Boatwright et al., 2008), *Guianodendron* Sch. Rodr. et A. M. G. Azevedo и *Leptolobium* Vogel (Cardoso et al., 2012). Изучение рода *Swartzia* и близких к нему родов «шварциоидной» клады было проведено с использованием молекулярно-генетических методов (Torke, Schaal, 2008; Torke, Mansano, 2009), а также на основании морфологических признаков (Гончаров и др., 2008). Среди наиболее значимых результатов вышеперечисленных исследований следует отметить пересмотр традиционного мнения о том, что немотыльковый цветок является признаком архаичных таксонов.

Целью работы Cardoso et al. (2012) явилось выяснение взаимоотношений между т. наз. «early-branching clades» подсемейства мотыльковых с использованием молекулярно-генетического анализа ряда хлоропластных и ядерных генов. В анализ вошли практически все роды, традиционно включаемые в трибы *Sophoreae* и *Swartzieae*. Это позволило добиться лучшей поддержки многих клад. Общая топология результирующего дерева представлена на рис. 2.

Несмотря на то что в результате исследования был обозначен ряд клад с высокой поддержкой, взаимоотношения между базальными группами мотыльковых по-прежнему не вполне ясны. Автор не рассматривает полученные клады в качестве таксономических единиц, указывая на необходимость более детального анализа с привлечением большего количества генов и более тщательного рассмотрения морфологических признаков. Таким образом, становится очевидным, что число и состав триб внутри подсемейства мотыльковых должны быть пересмотрены и, возможно, ряд монофилетических групп, полученных Cardoso et al. (2012), «заслуживает» статуса триб. Среди них роды, входящие в *Amburana* clade, *Ormosia* clade, *Bowdichia* clade и *Andira* clade, «лекойнтеоидная» и «ватарейоидная» клады, роды с неопределенным положением *Aldina*, *Amphimas*, *Dermatophyllum*.

По итогам Международной конференции легиуминов (International Legume Conference), проходившей в 2013 г. в Йоханнесбурге, вся система семейства подверглась значительным изменениям. Внутри подсемейства мотыльковых было предложено выделять порядка 38 триб. При этом авторы новой системы указывают на необходимость придавать таксономический статус (подсемейства, трибы, подтрибы) только монфилетическим группам. В целом состав базальных триб соответствует одноименным кладам, описанным в работе Cardoso et al. (2012). Ряд родов (*Petaladenium*, *Sakoanala*, *Neoharmsia*, *Platycelyphium*, *Ammothamnus*, *Salweenia*, *Pericopsis* и *Uleanthus*) по-прежнему занимают неопределенное положение в системе.

Таким образом, к настоящему времени накоплен гигантский массив информации о бобовых и, в частности, их базальных таксонах. На основании имеющихся данных прежняя система семейства была пересмотрена. Однако новая система оставляет нерешенными некоторые вопросы, а также порождает ряд новых.

Это касается более четкого установления взаимоотношений между трибами и их границ, корректности названий новых триб, уточнения меж- и внутривидовых отношений. Новая классификация должна стать результатом интеграции морфологических и молекулярных данных, обработанных кладистическими методами. Она требует включения в анализ большого объема данных, в частности — молекулярных данных для таксонов, не вошедших в работы Pennington et al. (2001), Wojciechowski et al. (2004) и Cardoso et al. (2012).

Список литературы

- Гончаров М. Ю., Яковлев Г. П., Повыдыш М. Н. Обзор трибы *Swartzieae* s. l. (*Fabaceae*) // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 1. С. 114–136.
- Яковлев Г. П. Дополнения к системе порядка *Fabales* // Ботан. журн. 1972. Т. 57. С. 585–595.
- Яковлев Г. П. Бобовые земного шара. Л., 1991. 144 с.
- Boatwright J. S., Savolainen V., Van Wyk B. E., Schutte-Vlok A. L., Forest F., Van Der Bank M. Systematic position of the anomalous genus *Cadia* and the phylogeny of the tribe *Podalyrieae* (*Fabaceae*) // Syst. Bot. 2008. Vol. 33. P. 133–147.
- Cardoso D., Paganucci de Queiroz L., Pennington R. T., Cavalcante de Lima H., Fonty É., Wojciechowski M. F., Lavin M. Revisiting the phylogeny of Papilionoid legumes: New insights from comprehensively sampled early-branching lineages // Amer. J. Bot. 2012. Vol. 99, № 12. P. 1991–2013.
- Cardoso D., Paganucci de Queiroz L., Cavalcante de Lima H., Saganuma E., van den Berg C., Lavin M. A molecular phylogeny of the vataireoid legumes underscores floral evolvability that is general to many early-branching papilionoid lineages // Amer. J. Bot. 2013. Vol. 100, № 2. P. 403–421.
- Chase M. W., Soltis D. E., Olmstead R. G., Morgan D., Les D. H., Mishler B. D., Duvall M. R. et al. Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1993. Vol. 80. P. 528–580.
- Doyle J. J. Phylogeny of the legume family: an approach to understanding the origins of nodulation // Annual Rev. Ecol. Syst. 1994. Vol. 25. P. 325–349.
- Doyle J. J., Doyle J. L., Ballenger J. A., Palmer J. D. The distribution and phylogenetic significance of a 50-kb chloroplast DNA inversion in the flowering plant family *Leguminosae* // Molec. Phylogen. Evol. 1996. Vol. 5. P. 429–438.
- Doyle J. J., Doyle J. L., Ballenger J. A., Dickson E. E., Kajita T., Ohashi H. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the *Leguminosae*: taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation // Amer. J. Bot. 1997. Vol. 84. P. 541–554.
- Faria S. M., Lewis G. P., Sprent J. I., Sutherland J. M. Occurrence of nodulation in the *Leguminosae* // New Phytol. 1989. Vol. 111. P. 607–619.
- Gasson P. E. Wood anatomy of the tribe *Sophoreae* and related *Caesalpinioideae* and *Papilionoideae* // Advances in legume systematics. 1994. Pt 6. P. 165–201.
- Herendeen P. S. Phylogenetic relationships of the *Swartzieae* // Advances in legume systematics. Pt 7: Phylogeny / Eds. D. Crisp, J. Doyle. Kew, 1995. P. 123–133.
- Hilu K. W., Liang H. 1997. The *matk* gene: sequence variation and application in plant systematics // Amer. J. Bot. Vol. 84, № 6. P. 830–839.

- Kajita T., Ohashi H., Tateishi Y., Bailey C. D., Doyle J. J. rbcL and legume phylogeny, with particular reference to *Phaseoleae*, *Millettieae*, and allies // Syst. Bot. 2001. Vol. 26. P. 515–536.
- Käss E., Wink M. 1995. Molecular evolution of phylogeny of the *Papilionoideae* (family *Leguminosae*): rbcL gene sequences versus chemical taxonomy // Bot. Acta. Vol. 108. P. 149–162.
- Käss E., Wink M. 1996. Molecular evolution of the *Leguminosae*: Phylogeny of the three subfamilies based on rbcL sequences // Biochem. Syst. Ecol. Vol. 24. P. 365–378.
- LPWG [Legume Phylogeny Working Group]. Legume phylogeny and classification in the 21st century: Progress, prospects and lessons for other species-rich clades // Taxon. 2013. Vol. 62, № 2. P. 217–248.
- Mansano V., Britton V., Tozzi A. M. G., Souza A. P. Composition of the *Lecointea* clade (*Leguminosae*, *Papilionoideae*, *Swartzieae*), a re-evaluation based on combined evidence from morphology and molecular data // Taxon. 2004. Vol. 53, № 4. P. 1007–1018.
- McMahon M., Hufford L. 2004. Phylogeny of *Amorpheae* (*Fabaceae*: *Papilionoideae*) // Amer. J. Bot. Vol. 91. P. 1219–1230.
- Pennington R. T., Lavin M., Ireland H. E., Klitgaard B., Preston J. Phylogenetic relationships of primitive papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast intron *trnL* // Syst. Bot. 2001. Vol. 26. P. 537–556.
- Polhill R. M. *Sophoreae* // Advances in legume systematics. Pt 1 / Eds. R. M. Polhill, P. H. Raven. Kew, 1981. P. 213–236.
- Polhill R. M. Classification of the *Leguminosae* // Phytochemical dictionary of the *Leguminosae* / Eds. F. A. Bisby et al. London, 1994. P. xxxv–xlvi.
- Torke B., Mansano B. M. 2009. A phylogenetically based sectional classification of *Swartzia* (*Leguminosae* — *Papilionoideae*) // Taxon. Vol. 58, № 3. P. 913–924.
- Torke B., Schaal B. A. 2008. Molecular phylogenetics of the species-rich neotropical genus *Swartzia* (*Leguminosae*, *Papilionoideae*) and related genera of the Swartzioid clade // Amer. J. Bot. Vol. 95, № 2. P. 215–228.
- Tucker S. C. 1990. Loss of floral organs in *Ateleia* (*Leguminosae*: *Papilionoideae*: *Sophoreae*) // Amer. J. Bot. Vol. 77. P. 750–761.
- Tucker S. C. 1993. Floral ontogeny in *Sophoreae* (*Leguminosae*: *Papilionoideae*). I. *Myroxyton* (*Myroxyton* group) and *Castanospermum* (*Angylocalyx* group) // Amer. J. Bot. Vol. 80. P. 65–75.
- Tucker S. C. 1994. Floral ontogeny in *Sophoreae* (*Leguminosae*: *Papilionoideae*). II. *Sophora* sensu lato (*Sophora* group) // Amer. J. Bot. Vol. 81. P. 368–380.
- Wojciechowski M. F., Lavin M., Sanderson M. J. 2004. A phylogeny of legumes (*Leguminosae*) based on analysis of the plastid *matK* gene resolves many well-supported subclades within the family // Amer. J. Bot. Vol. 91, № 11. P. 1846–1862.