

ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВА КИРКАЗОНОВЫЕ (ARISTOLOCHIACEAE S.L.)

М.В. Кандидов¹, А.О. Гречишкин², А.В. Бобров³, В.А. Васильев⁴, М.С. Рослов⁵,
Н.С. Здравчев⁶, А.С. Горева⁷, А.Д. Новиков⁸, М.С. Романов⁹

^{1–5, 7, 8} Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет

^{6, 9} Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина РАН

¹ Кафедра биогеографии, аспирант; e-mail: mvkandidov@mail.ru

² Кафедра рационального природопользования, аспирант; e-mail: alex_grechishkin@mail.ru

³ Кафедра биогеографии, проф., д-р биол. наук; e-mail: avfch_bobrov@mail.ru

⁴ Кафедра биогеографии, аспирант; e-mail: vlad995fry@icloud.com

⁵ Кафедра биогеографии, аспирант; e-mail: maxim.roslov@gmail.com

⁶ Науч. сотр.; e-mail: zdravchevnikita@yandex.ru

⁷ Кафедра биогеографии, аспирант; e-mail: gorevaas@yandex.ru

⁸ Кафедра биогеографии, магистрант; e-mail: alexeynovikov2109@gmail.com

⁹ Зав. лабораторией, вед. науч. сотр., канд. биол. наук; e-mail: romanovmikhail5@gmail.com

Семейство Кирказоновые – *Aristolochiaceae s.l.*, входящее в порядок *Piperales*, состоит из восьми родов (*Asarum*, *Saruma*, *Aristolochia*, *Thottea*, *Euglypha*, *Hydnora*, *Prosopanche* и *Lactoris*) и более 700 видов [Plants..., 2022]. Современное распространение и история расселения семейства представляют большой научный интерес, потому что кирказоновые обитают в различных частях материков, формируя, таким образом, дизъюнкции. Ареал семейства охватывает западное и восточное побережья Америки, Северную и Центральную Африку, Северо-Восточную Австралию, Юго-Восточную и Восточную Азию, Сибирь и большую часть Европы. Нами был изучен ряд морфологических, биологических и экологических особенностей представителей семейства. Был проведен анализ молекулярно-генетических и морфологических признаков избранных таксонов *Aristolochiaceae s.l.* Мы сравнили результаты реконструкции вероятных путей расселения с доступными палеоботаническими материалами. Итогом нашей работы стала парсимоничная реконструкция гипотетических треков расселения и способов распространения представителей *Aristolochiaceae s.l.* на основе комплексных молекулярно-генетических и морфологических данных. Был выявлен центр гипотетического происхождения предка семейства *Aristolochiaceae s.l.*

Ключевые слова: биогеография, фитогеография, треки распространения, молекулярно-генетический анализ, кладистический анализ на основе морфологических признаков

DOI: 10.55959/MSU0579-9414.5.80.5.5

ВВЕДЕНИЕ

Семейство *Aristolochiaceae s.l.* распространено чрезвычайно широко. Его ареал охватывает обширные территории в Северной и Южной Америке, Африке, Евразии, а также в Австралии и Океании, образуя множество дизъюнктивных ареалов [Huber, 1993; Meijer, 1993; Plants..., 2022]. Современный ареал семейства может быть связан с экологическим разнообразием, спецификой опыления (подавляющее число представителей семейства энтомофильные) и диссеминации, которая очень варьирует внутри таксонов разного уровня (как внутри семейства, так и внутри отдельных родов). Проблема расселения представителей семейства *Aristolochiaceae s.l.* и образования их дизъюнктивного ареала представляет большой интерес. Настоящее исследование,

в котором применены современные методы фило-генетической биогеографии и впервые построены предположительные сценарии расселения представителей семейства, позволит выработать подходы к изучению расселения всего порядка *Piperales*, а также на более высоком уровне изучить процессы формирования ареалов в рамках палеобиогеографических исследований и более подробно биоразнообразие территорий при создании ООПТ.

В современной систематике цветковых растений [APG III, 2009; APG IV, 2016] семейство *Aristolochiaceae s.l.* входит в порядок перечные (*Piperales*), который также включает в себя семейства перечные (*Piperaceae*) и зауруровые (*Saururaceae*). Исторически семейство Кирказоновые в широком смысле включает в себя несколь-

ко родов: *Asarum*, *Saruma*, *Aristolochia*, *Thottea*, *Euglypha*, *Hydnora*, *Prosopanche* и *Lactoris* [Huber, 1993; Meijer, 1993; Plants..., 2022]. В современной системе из семейства *Aristolochiaceae s.l.* исключен род *Pararistolochia* и описан род *Euglypha* [Plants..., 2022]. Стоит также отметить точку зрения, при которой роды *Asarum*, *Thottea* и *Aristolochia* подразделяются на несколько самостоятельных родов [Huber, 1993]. В случае рассмотрения семейства в узком смысле, т. е. *Aristolochiaceae s.str.*, семейства *Hydnoraceae* и *Lactoridaceae* рассматриваются в качестве самостоятельных [Meijer, 1993].

Семейство *Aristolochiaceae s.l.* представлено преимущественно корневищными многолетними травами или деревянистыми лианами (однако известны также кустарники). Представители родов *Hydnora* и *Prosopanche* – корневищные паразиты, не имеющие наземных вегетативных органов. Листья очередные, черешковые, простые, цельные или иногда дву-, трех- или пальчато-лопастные, цельнокрайние или слегка пильчатые, иногда городчатые. Цветки одиночные или собраны в соцветия-извилины, чаще всего трехмерные, обоеполые. Периант обычно простой, венчиковидный, у большинства представителей (кроме *Lactoris*, *Hydnora* и *Prosopanche*) шесть тычинок срастаются со столбиком в гиностемий. Гинецей ценокарпный, завязь преимущественно нижняя, реже полунижняя или почти верхняя. Плоды – многосеменные коробочки, листовки (например, у *Saruma* и *Lactoris*) или кожистые ягоды (у некоторых видов *Aristolochia*) [Трифенова, 1980; Huber, 1993; Meijer, 1993]. В целом у представителей семейства наблюдаются некоторые уникальные черты, связанные с особенностями опыления. В частности, это несоответствие размеров цветка и величины опылителя, что нередко отражено в гигантизме первых (*Aristolochia gigantea* Mart.) и малом размере вторых, в частности некоторые виды опыляются двукрылыми насекомыми – мокрецами (*Ceratopogonidae*) [Dauman, 1971; Hipolito et al., 2012]. Часто цветки имеют вид плодовых тел грибов и обладают соответствующим запахом, привлекая опылителей [Vogel, 1978; Gottsberger, 2016]. Процессы диссеминации также очень разнообразны. Часто плоды распространяются эндозоохорно (*Aristolochia australopithecus*) [Huber, 1993; De Groot et al., 2006; Meijer, 1993] либо эпизоохорно [Hoehne, 1993]. Другие представители семейства, которые имеют плоды-листочники (*Saruma*, *Lactoris*), приспособлены к анемохории. Стоит отметить, что вегетативными частями представителей семейства *Aristolochiaceae s.str.* питаются гусеницы бабочек из подтрибы *Troidini* [Allio et al., 2021].

Интерес вызывает географическое распространение семейства *Aristolochiaceae s.l.* (рис. 1). Так, род *Saruma* встречается на территории Юго-Западного и Центрального Китая. Ареал близкого рода *Asarum* состоит из трех частей: субмеридианально вытянутого ареала в Северной Америке, обширного ареала в Европе, представленного одним видом (*Asarum europaeum* L.) [Kukkonen, Uotila, 1977] и обширных территории в Восточной и Юго-Восточной Азии. Род *Thottea* и некоторые виды *Aristolochia* имеют дизъюнктивные ареалы и произрастают в Южной, Юго-Восточной и Восточной Азии, на острове Новая Гвинея и в Северной Австралии. Ареал типового рода *Aristolochia* охватывает Северную и Южную Америку, Северную и Центральную Африку, Средиземноморье, Южную, Восточную и Юго-Восточную Азию, Новую Гвинею и Северную Австралию [Huber, 1993]. В России *Aristolochia* произрастает на Кавказе и на Восточно-Европейской равнине [Трифенова, 1980]. Все виды рода *Hydnora* встречаются в Африке, все виды рода *Prosopanche* – в Южной Америке [Meijer, 1993]. Монотипный эндемичный род *Lactoris* произрастает лишь на острове Робинзон-Крузо, на составе архипелага Хуан-Фернандес [Mortone, 2017; Skottsberg, 1956].

Целью нашей работы является реконструкция возможных путей расселения представителей семейства *Aristolochiaceae s.l.* Для этого были отобраны 27 таксонов (включая outgroup), представляющие все подсемейства (*Aristolochioideae*, *Asaroideae*, *Hydnoroideae*, *Lactoridoideae*), обладающие различной степенью морфологического сходства и из разных частей ареала семейства. Чтобы получить желаемые результаты и достичь необходимой цели, был использован кладиристический метод [Hennig, 1950]. Для наиболее точного результата в список исследуемых таксонов необходимо внести филогенетически отдаленный таксон в качестве внешней группы (outgroup) [Абрамсон, 2013]. В данной работе в качестве таковой была использована *Canella winterana* (L.) Gaertn., семейство *Canellaceae* (из сестринского по отношению к *Piperales* порядка *Canellales*) [APG IV, 2016].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для построения кладограммы, наиболее полно отражающей родство представителей семейства *Aristolochiaceae s.l.* друг с другом, были использованы два метода, наиболее полно подходящих для этой цели [Cox et al., 2016; Lomolino et al., 2016]. Молекулярно-генетический метод основан на сравнении только генетических характеристик, т. е. последовательностей нуклеотидов определенных фрагментов ДНК и/или РНК у разных таксонов [Hedges, 2013; Lomolino et al., 2016]. В нашей

работе были использованы два гена хлоропластной ДНК (*matK*, *rbcL*), митохондриальный ген *matR* и спейсер (*trnL-trnF*), взятые из открытой базы данных GenBank [GenBank, 2022] (табл. 1). С помощью выравнивания нуклеотидных оснований методом ClustalW в программе MEGA11 ver. 11.0.13, исключением неполных участков (а в ряде случаев и некоторых таксонов вовсе), обрезки неинформативных концов, а также использования метода максимального правдоподобия со значением Bootstrap = 10 000 (число 10 000 показывает количество генераций, при которых анализируется распределение вероятностных статистик), мы получили итоговую молекулярно-генетическую кладограмму (рис. 2). Морфологический метод основан на детальном анализе морфологических признаков растений и сравнении их у отдельных представителей исследуемой группы [Lomolino et al., 2016]. Путем присвоения каждому морфологическому признаку цифрового значения для каждого таксона был подобран особый шифр (порядок цифр), на основе которого проводился морфологический анализ (табл. 2.1, 2.2). Сам морфологический анализ строился методом *jasknife*, при котором для каждого элемента производится расчет среднего значения выборки за исключением самого элемента, а далее среднее всех полученных значений [Quenouille, 1956]. В результате в программе WinClada была по-

строена морфологическая кладограмма (рис. 3). Морфологические признаки были взяты из литературных и оригинальных данных [Hou, 1984; Huber, 1993; Meijer, 1993; Ross, Halford, 2007]. Совместив молекулярно-генетическую *data matrix* с морфологической в текстовом редакторе, мы получили комплексную кладограмму (рис. 4), которая также строилась в программе WinClada. Именно она должна наиболее полно отражать филогенетические взаимоотношения между исследованными таксонами и может служить основой при создании гипотез расселения представителей семейства *Aristolochiaceae s.l.* В рамках настоящего исследования нами было использовано правило прогрессии Хеннига [Hennig, 1950], при котором мы считаем регион возникновения современного ареала базального таксона или область вокруг него гипотетическим регионом возникновения всей группы. В данной работе не была проведена калибровка с учетом ископаемых находок, поэтому мы рассуждаем о треках, как о гипотетических и наиболее вероятных путях расселения представителей исследуемой группы. По этой причине мы также не можем рассуждать о характере геологических и палеоклиматических процессов, которые происходили во время существования этих треков. Карты (см. рис. 1, рис. 5, 6), использованные в нашей работе, были построены в программе QuantumGIS ver. 3.22.6.

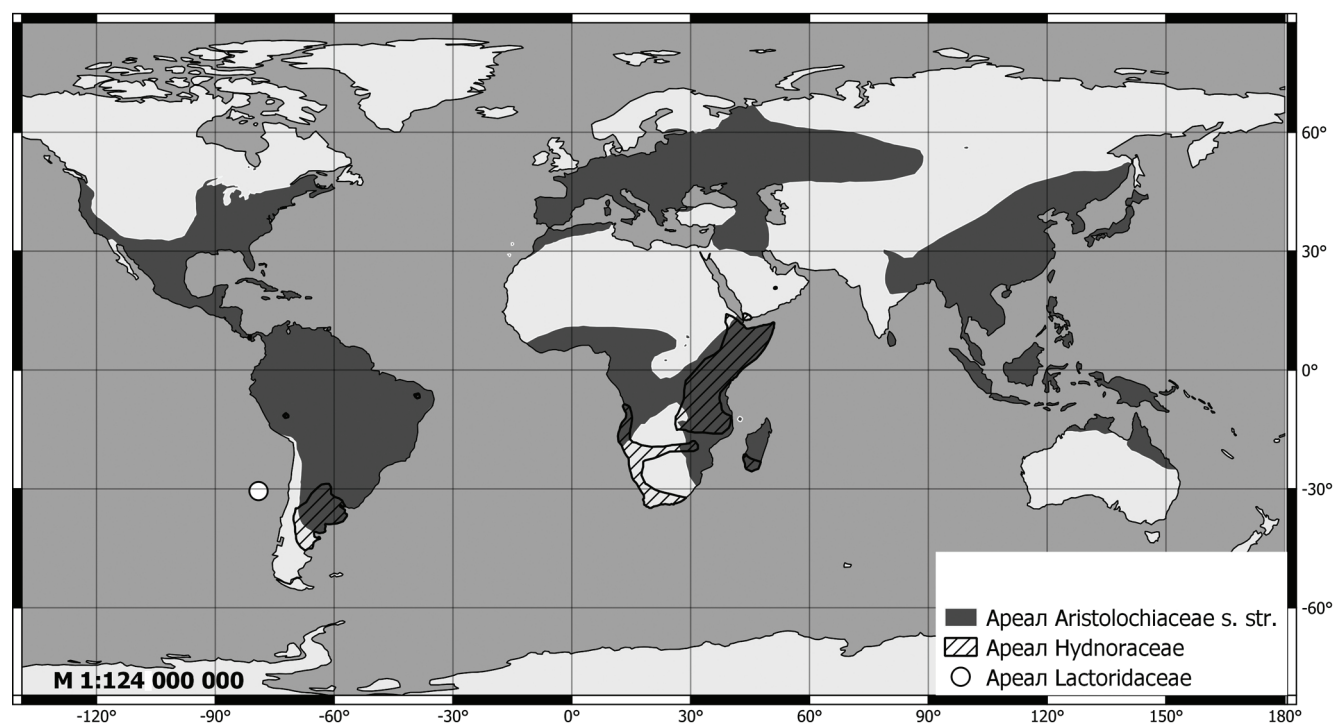


Рис. 1. Ареал *Aristolochiaceae s.l.*

Fig. 1. Distribution of *Aristolochiaceae s.l.*

Таблица 1

Коды доступа и ареалы анализируемых видов

Виды	Гены				Ареал
	matK	matR	rbcL	trnL-trnF	
<i>Aristolochia tagala</i>	AB211567.1	AF197732.1	KP998772.1	AY689156.1	Южная Азия, Индия
<i>Aristolochia macrophylla</i>	AB060742.1		KF724349.1		Восточное побережье Северной Америки
<i>Aristolochia acuminata</i>	DQ532063.2				Юго-Восточная Азия, Северная Австралия
<i>Aristolochia arborea</i>	AB060739.1		AB205586.1	EF422810.1	Центральная Америка
<i>Aristolochia californica</i>	AB071813.1		GQ248551.1	GU445335.1	Западное побережье Северной Америки
<i>Aristolochia clematidis</i>	AB060767.1		AB205588.1	DQ532019.1	Восточная Европа
<i>Aristolochia baetica</i>	AB060766.1			AY689160.1	Юго-западная Европа, Северная Африка
<i>Aristolochia contorta</i>	AB211581.1		KU853429.1	JX944501.1	Восточная Азия
<i>Aristolochia fimbriata</i>	AB211563.1		KU054390.1	AY689167.1	Восточное побережье Южной Америки
<i>Aristolochia paecilantha</i>	DQ296657.1				Западная Азия, северная часть Аравийского полуострова
<i>Aristolochia pontica</i>	DQ296656.1	AF197751.1		AY689161.1	Закавказье
<i>Aristolochia albida</i>	AB211566.1		AB205585.1	EF422813.1	Долина Замбези
<i>Pararistolochia australopithecurus</i>			KF496751.1	KC428572.1	Квинсленд
<i>Asarum arifolium</i>	LC008097.1		KX397700.1	KJ888655.1	Великие равнины
<i>Asarum canadense</i>	KP642868.1		KJ593230.1	KJ888659.1	Канада
<i>Asarum europaeum</i>	FJ428664.1				Европа
<i>Asarum maximum</i>	FJ428681.1		JF940931.1	KJ888652.1	Китай
<i>Asarum caudatum</i>	AY781532.1		MG246709.1	AY781539.1	Западное побережье Северной Америки
<i>Asarum sieboldii</i>	JF953269.1		KU853437.1	KJ888695.1	Восточная Азия
<i>Asarum asaroides</i>	LC008108.1				Восточная Азия
<i>Thottea tomentosa</i>	JN415674.1	AF197733.1	AB205606.1	KF586683.1	Юго-Восточная Азия
<i>Thottea sivarajanii</i>	JN415681.1				Индия
<i>Saruma henryi</i>	AB060736.1	AF197752.1	AB205607.1	AY145340.1	Юго-Восточный Китай
<i>Hydnora africana</i>		AF503358.1			Южная Африка
<i>Prosopanche americana</i>		AF503359.1			Центральная часть Южной Америки
<i>Lactoris fernandeziana</i>	AF465297.1	AF197812.1	L08763.1	AY145342.1	Остров Хуан-Фернандес
Outgroup					
<i>Canella winterana</i>	AF465288.1	AF197757.1	AY572265.1		Карибский бассейн

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ
И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основываясь на результатах, полученных при построении молекулярно-генетической кладограммы (рис. 3), мы можем сделать несколько выводов, касающихся родственных взаимоотношений меж-

ду представителями семейства Aristolochiaceae s.l. Молекулярно-генетическая модель, однако, отражает лишь вероятные варианты родства видов, сравнивая нуклеотидные последовательности, поэтому для большей достоверности будет использована комплексная модель, совмещающая в

себе и молекулярно-генетическую, и морфологическую кладограммы. Стоит также отметить, что в рамках настоящей работы мы включили в анализ вид *Aristolochia australopithecus* под прежним, ранее признанным названием – *Pararistolochia australopithecus*.

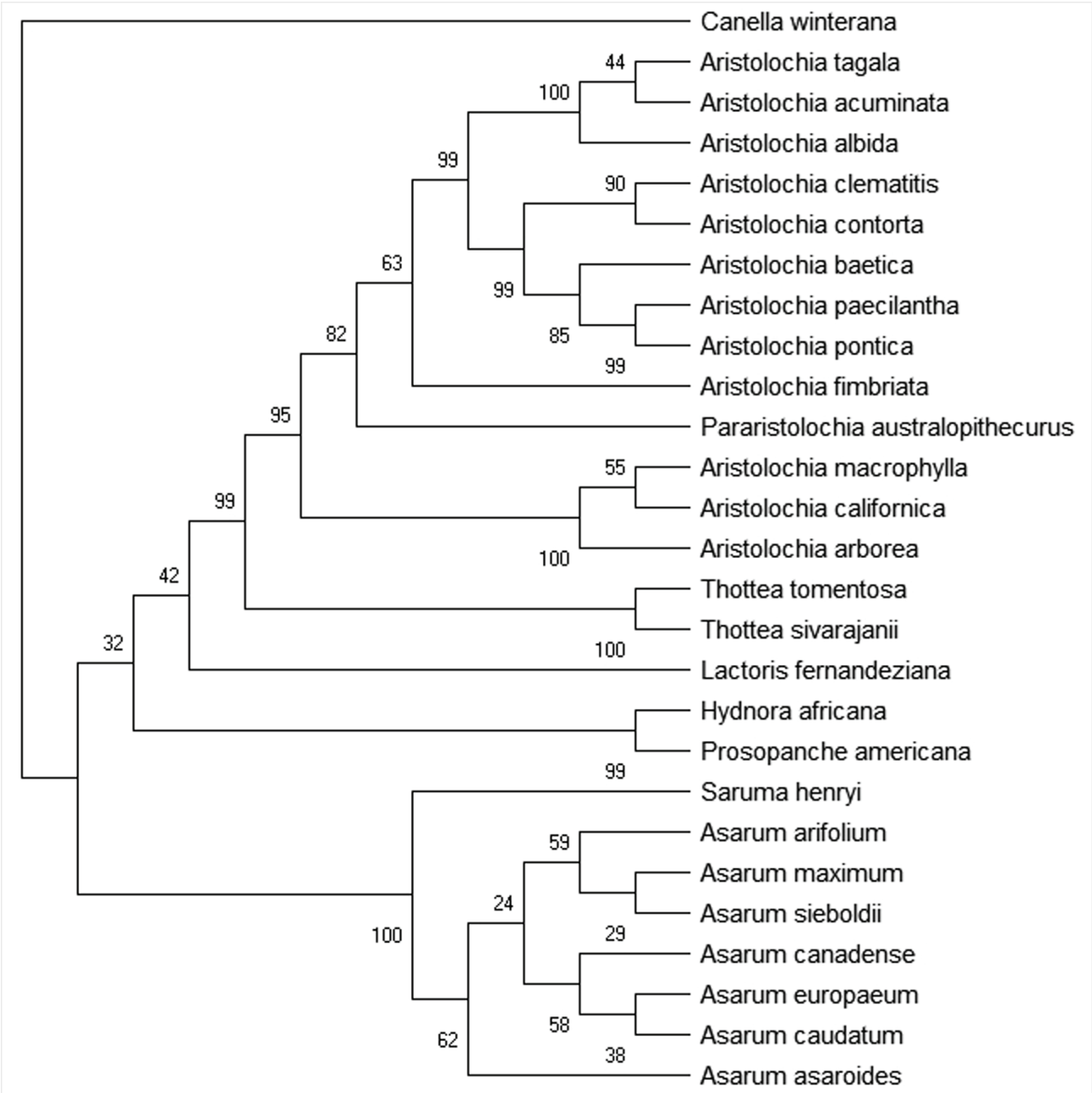


Рис. 2. Молекулярно-генетическая кладограмма семейства Aristolochiaceae s.l.
Fig. 2. Molecular genetic cladogram of Aristolochiaceae s.l.

Все проанализированные виды рода *Aristolochia* сформировали самостоятельную кладу, однако, разделенную на несколько бифуркаций. *Aristolochia macrophylla*, *A. californica* и *A. arborea* выделяются в отдельную кладу, а все остальные исследованные виды – в другую. В род *Aristolochia*, согласно результатам нашего анализа, «погрузился» вид другого рода – *Pararistolochia australopithecus*. Это означает, что три вышеуказанных вида рода *Aristolochia* возможно выделять в сепаратный род, либо род *Pararistolochia* необходимо включить в *Aristolochia* s.l.

Таблица 2.1

Таблица зашифрованных морфологических признаков исследуемых видов

Исследуемые виды	Жизненная форма	Листорасположение	Тип листьев	Жилкование	Форма основания листа	Край листа	Форма верхушки листа	Наличие черешков	Форма побегов	Периант простой или двойной	Тип простого околоцветника	Симметрия	Наличие волосков на зеве	Срастание сегментов перианта	Число кругов сегментов перианта
<i>Aristolochia tagala</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1
<i>Aristolochia macrophylla</i>	1	1	1	2	1	1	3	1	1	1	2	2	1	1	1
<i>Aristolochia acuminata</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1
<i>Aristolochia arborea</i>	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1
<i>Aristolochia californica</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	2	2	1	1	1
<i>Aristolochia clematitis</i>	1	1	1	2	1	1	2	1	2	1	2	2	1	1	1
<i>Aristolochia baetica</i>	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1
<i>Aristolochia contorta</i>	1	1	1	2	3	1	1	1	2	1	2	2	1	1	1
<i>Aristolochia fimbriata</i>	1	1	1	2	1	1	1	1	2	1	2	2	1	1	1
<i>Aristolochia paecilantha</i>	3	1	1	2	1	1	2	1	1	1	2	2	1	1	1
<i>Aristolochia pontica</i>	1	1	1	2	1	1	3	1	2	1	2	2	1	1	1
<i>Aristolochia albida</i>	1	1	1	2	3	1	3	1	2	1	2	2	1	1	1
<i>Pararistolochia australopithecurus</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1
<i>Asarum arifolium</i>	3	2	1	2	3	1	2	1	1	1	2	1	0	2	1
<i>Asarum canadense</i>	3	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	2	1
<i>Asarum europaeum</i>	3	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	2	1
<i>Asarum maximum</i>	3	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	2	1
<i>Asarum caudatum</i>	3	2	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1	0	2	1
<i>Asarum sieboldii</i>	3	2	1	2	1	1	2	1	1	1	2	1	0	2	1
<i>Asarum asaroides</i>	3	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	0	2	1
<i>Thottea tomentosa</i>	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	2	1	0	2	1
<i>Thottea sivarajanii</i>	1	1	1	1	2	1	2	1	1	1	2	1	0	2	1
<i>Saruma henryi</i>	3	1	1	2	1	1	3	1	1	2	3	1	0	4	1
<i>Hydnora africana</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	2	1
<i>Prosopanche americana</i>	4	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	0	2	1
<i>Lactoris fernandeziana</i>	2	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	3	1
Outgroup															
<i>Canella winterana</i>	5	1	1	1	2	1	1	1	1	2	3	1	0	3	1

Окончание таблицы 2.1

Пояснения					Исследуемые виды
5 – дерево	4 – паразит	3 – трава	2 – кустарник	1 – лиана	
		2 – супротивное	1 – очередное	0- отсутствует	Жизненная форма
		2- сложные	1 – простые	0 – отсутствуют	Листорасположение
		2 – пальчатое	1 – перистое	0 – отсутствует	Тип листьев
	3 – копьевидная	2 – клиновидная	1 – сердцевидная	0 – отсутствует	Жилкование
			1 – цельнокрайные	0 – отсутствует	Форма основания листа
	3 – заостренная	2 – остистая	1 – пригнупленная	0 – отсутствует	Край листа
			1 – имеются	0 – отсутствуют	Форма верхушки листа
		2 – изогнутые	1 – прямые	0 – отсутствуют	Наличие черешков
			2 – двойной	1 – простой	Форма побегов
		3 – околоцветник сложный	2 – венчиковидный	1 – чашечковидные	Периант простой или двойной
			2 – зигоморфия	1 – актиноморфия	Тип простого околоцветника
		2 – имеются	1 – отсутствуют	0 – зев отсутствует	Симметрия
	4 – возможны разные варианты	3 – не срастаются	2 – срастаются частично	1 – срастаются	Наличие волосков на зеве
		3 – 3 круга	2 – 2 круга	1 – 1 круг	Срастание сегментов перианта
					Число кругов сегментов перианта

Таблица 2.2

Таблица зашифрованных морфологических признаков исследуемых видов (продолжение)

Исследуемые виды	Число сегментов перианта	Число кругов тычинок	Число тычинок в каждом круге	Наличие видоизмененных тычинок	Форма и длина филаментов	Вскрывание пыльников	Положение завязи	Тип гинецея	Число карпелл	Число стилодиев	Наличие гиностемия	Тип плода	Структура семенной кожуры	Структура эндосперма	Строение зародыша
<i>Aristolochia tagala</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia macrophylla</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia acuminata</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia arborea</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia californica</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia clematitis</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia baetica</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia contorta</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia fimbriata</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia paecilantha</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia pontica</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Aristolochia albida</i>	3	1	6	0	0	2	3	2	6	1	1	1	2	2	3
<i>Pararistolochia australopithecurus</i>	3	3	6	0	0	2	3	2	6	1	1	2	2	2	3
<i>Asarum arifolium</i>	3	1	6	0	2	2	3	3	3	3	0	1	1	1	2
<i>Asarum canadense</i>	3	1	6	0	2	2	3	3	3	3	0	1	1	1	2
<i>Asarum europaeum</i>	3	1	6	0	2	2	3	3	3	3	0	1	1	1	2
<i>Asarum maximum</i>	3	1	6	0	2	2	3	3	3	3	0	1	1	1	2
<i>Asarum caudatum</i>	3	1	6	0	2	2	3	3	3	3	0	1	1	1	2
<i>Asarum sieboldii</i>	3	1	6	0	2	2	3	3	3	3	0	1	1	1	2
<i>Asarum asaroides</i>	3	1	6	0	2	2	3	3	3	3	0	1	1	1	2
<i>Thottea tomentosa</i>	3	3	6	0	0	2	3	2	7	1	1	?	2	2	3
<i>Thottea sivarajanii</i>	3	3	6	0	0	2	3	2	7	1	1	?	2	2	3
<i>Saruma henryi</i>	3	2	6	0	2	2	2	1	3	3	0	3	1	1	1
<i>Hydnora africana</i>	6	1	1	0	0	?	3	2	7	1	0	1	3	1	2
<i>Prosopanche americana</i>	3	1	3	0	1	?	3	2	3	1	0	1	3	1	2
<i>Lactoris fernandeziana</i>	3	2	3	0	1	2	1	1	3	3	0	3	3	1	1
Outgroup															
<i>Canella winterana</i>	5	2	6	0	1	2	1	2	1	1	0	2	4	3	1

Пояснения		Исследуемые виды	
		Число варьирует (от 2 до 5)	Число соответствует количеству
		3 – число варьирует (от 1 до 4)	Число соответствует количеству
		1 – число варьирует (от 3 до 5)	Число соответствует количеству
		1 – имеются	0 – отсутствуют
	2 – нити длинные	1 – нити короткие	0 – нитей нет
	? – нет достоверных данных	2 – экстрозно	1 – интрозно
	3 – нижняя	2 – полунижняя	1 – верхняя
	3 – синкарпный	2 – паракарпный	1 – апокарпный
		7 – число варьирует (от 3 до 5)	Число соответствует количеству
		1 – имеется	0 – отсутствует
? – нет достоверных данных	3 – листовка	2 – кожистая ягода	1 – коробочка
4 – экзотестальный	3 – тестальный	2 – эндотестально-экзомезотегмальный	1 – эндотестально-тегмальный
	3 – амбивалентный	2 – руминированный	1 – обильный маслянистый
	3 – плохо дифференцирован	2 – недифференцированный	1 – хорошо дифференцированный
			Строение зародыша

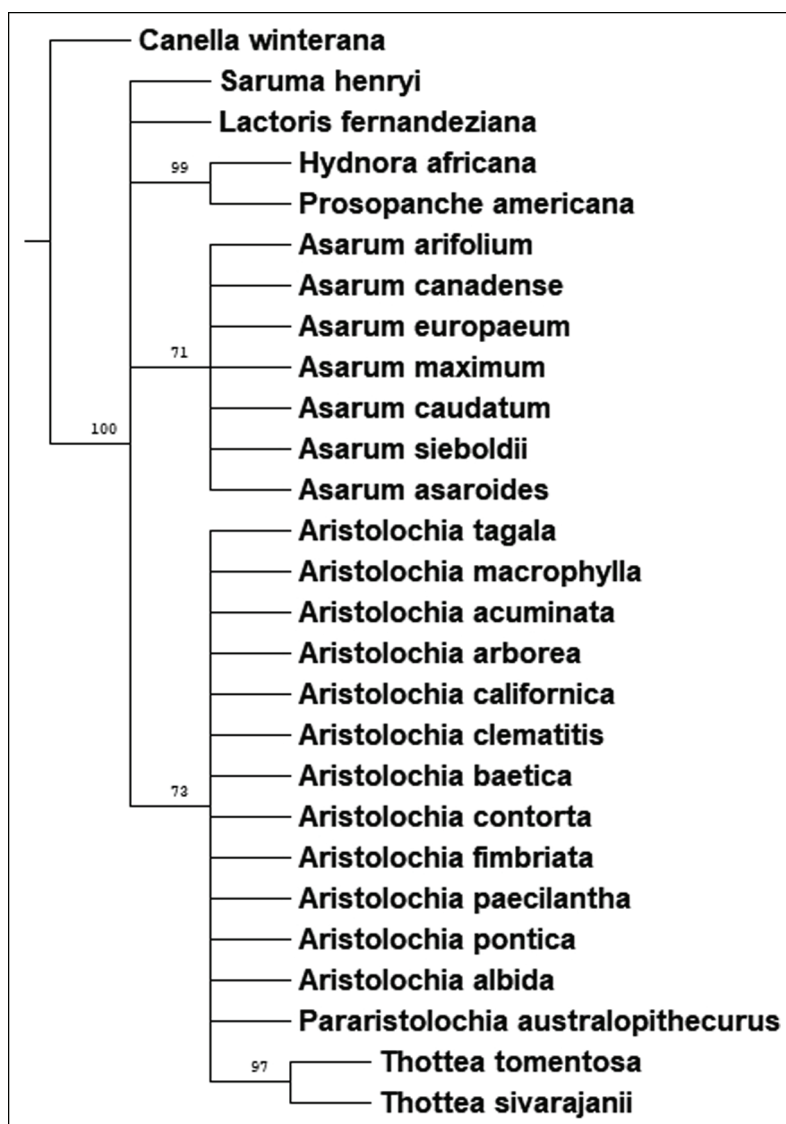


Рис. 3. Морфологическая кладограмма семейства Aristolochiaceae s.l.

Fig. 3. Morphological cladogram of Aristolochiaceae s.l.

Оба проанализированных вида рода *Thottea* выделяют в отдельную монофилетическую кладу, сестринскую роду *Aristolochia* s.l., что подтверждает их родство друг с другом и с типовым родом семейства.

Обособленное (и базальное в рассматриваемой части кладограммы) положение занимают роды *Hydnora* и *Prosopanche*, которые занимают сестринское положение по отношению друг к другу (топология нашей кладограммы также позволяет рассматривать Hydnoraceae в ранге подсемейства Hydnoroideae, а не отдельного семейства, что практиковалось ранее в работах, основанных на морфологическом анализе таксонов [Meijer, 1993]). Самостоятельную кладу, сестринскую по отношению к таксонам Aristolochioideae, образует род *Lactoris*, который, таким образом, также не рассматривается нами в ранге самостоятельного семейства

Lactoridaceae, как оно описывается в литературе [Meijer, 1993; Huber, 1993].

Бифуркация родов *Asarum* и *Saruma* происходит в самом основании комплексной кладограммы (рис. 4), что подтверждает выделение их в отдельное подсемейство Asaroideae. Эти роды находятся в другом конце филогенетического древа, а потому представление семейства в широком смысле наиболее обосновано.

Выделение семейств Hydnoraceae и Lactoridaceae имеет смысл только в том случае, если кроме них выделять еще в отдельное семейство роды *Asarum* и *Saruma* – в Asaraceae (incl. Sarumaceae), и род *Thottea* – в Thotteaceae (fam. nov., nom. prov.), при сохранении семейства Aristolochiaceae, состоящего только из родов *Aristolochia* и *Pararistolochia*. В ином случае мы вынуждены признавать семей-

ство Aristolochiaceae в нынешнем, т. е. в широком смысле [Plants..., 2022].

Проанализировав морфологические признаки представителей семейства Aristolochiaceae *s.l.*, мы получили кладограмму, достаточно сильно отличающуюся от молекулярно-генетической (см. рис. 3). Как видно из полученных результатов, *Lactoris fernandeziana* занял базальное положение на комплексной кладограмме (см. рис. 4). Достаточно близкое положение к основанию кладограммы занимает и *Saruma henryi*. Эта ситуация объяснима, так как, анализируя сходство и различие морфологических особенностей данных видов, мы действительно обнаруживаем достаточно примитивные признаки именно у этих двух монотипных родов. Группа видов из рода *Aristolochia*, *Asarum*, а также

Hydnora и *Prosopanche* занимают равноудаленное положение от основания, формируя три клады.

Род *Thottea* занимает наиболее удаленное от основания кладограммы положение и входит в состав группы видов *Aristolochia*. На комплексной кладограмме (см. рис. 4) базальное положение занимает *Lactoris fernandeziana*, таким образом, он, вероятно, является самым древним представителем семейства. Далее, ближе всего к основанию кладограммы, как в предыдущем случае, расположен род *Saruma*. Он является сестринским по отношению к другому роду – *Asarum*, который, по-видимому, имеет с ним общего предка. Группа видов этого рода разделена на две клады, одна из которых содержит азиатские виды, а другая – сестринские европейские и североамериканские виды.

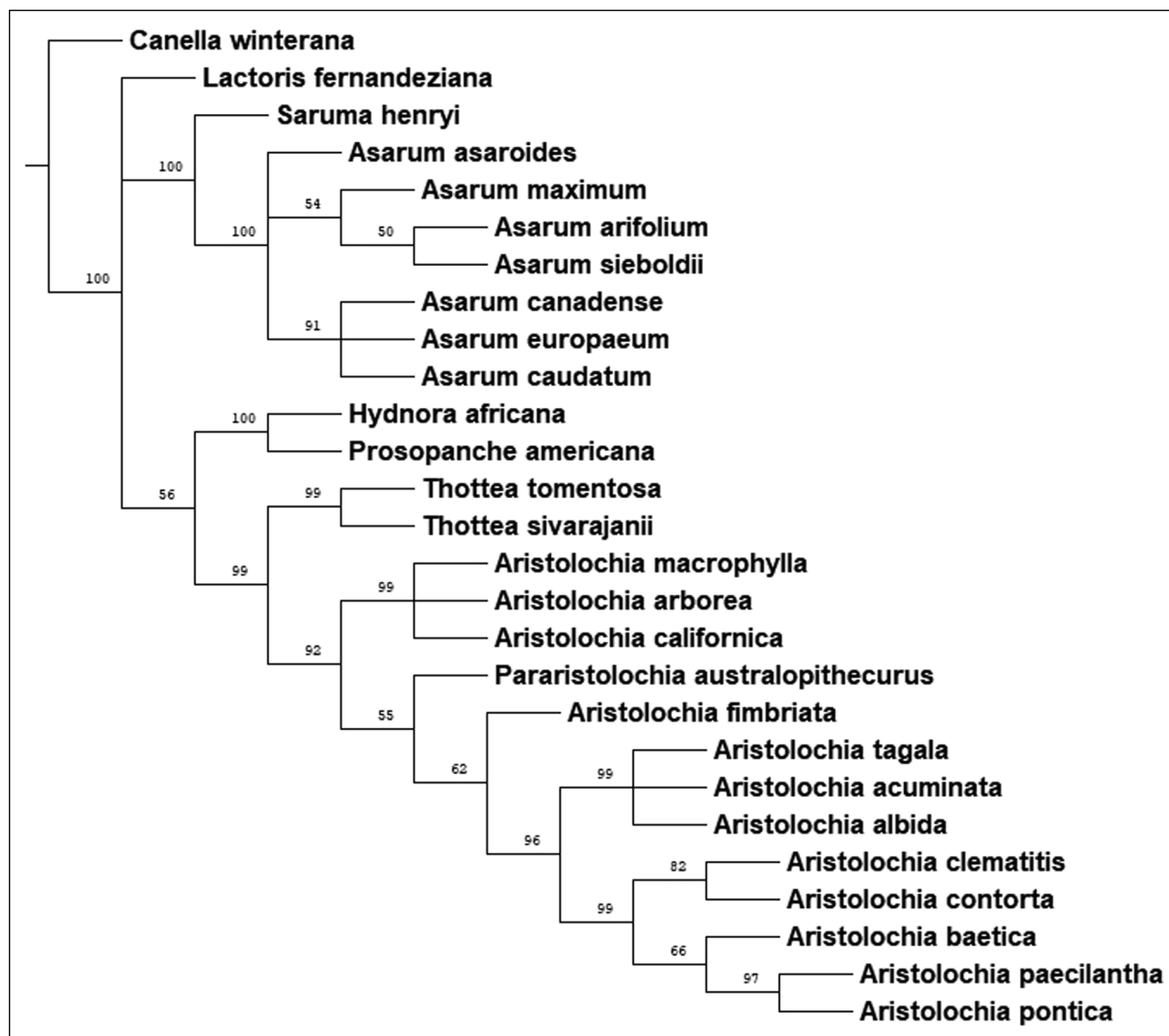


Рис. 4. Комплексная кладограмма семейства Aristolochiaceae *s.l.*

Fig. 4. Complex cladogram of Aristolochiaceae *s.l.*

Стоит заметить, что два сестринских таксона – *Hydnora* и *Prosopanche*, занимают также довольно близкое положение к основанию кладограммы и сестринское по отношению к *Aristolochioideae*. Первая бифуркация клады *Aristolochioideae* приводит к обособлению рода *Thottea*, сестринского по отношению ко всем остальным исследованным таксонам типового подсемейства. Терминальная часть кладограммы состоит преимущественно из видов рода *Aristolochia* и имеет довольно сложную структуру. Самое близкое к основанию положение из них занимают североамериканские виды, на следующей ступени расположен один южноамериканский вид, далее – азиатские и африканские, что говорит о том, что первые процессы расселения имели «гондванский» характер, затем расположены виды, произрастающие в Европе и, наконец, наиболее удаленное положение занимают произрастающие в Закавказье и на территории Аравийского полуострова кирказоны.

Из изученных нами таксонов *Aristolochiaceae s.l.* базальным видом является *Lactoris fernandeziana*, произрастающий на острове Робинзон-Крузо, входящем в состав архипелага Хуан-Фернандес, расположенного в 670 км от западного побережья Южной Америки. Основываясь на этих фактах и том положении, что *Magnoliidae*, в состав которых входят *Aristolochiaceae s.l.*, являются достаточно древней группой цветковых растений, мы делаем вывод о том, что это семейство возникло в западной части Гондваны, что также подтверждается результатами других исследований [Zavada, Benson, 1987; Coiffard et al., 2014; Quattrocchio, 2017]. Пыльца, сходная по структуре с пылью *Lactoris*, также была найдена в Южной Африке [Srivastava, Braman, 2010], что также подтверждает гондванское происхождение семейства.

Следующая бифуркация кладограммы представлена родом *Saruma*, произрастающим в Юго-Западном Китае, следовательно, мы можем допустить, что представители семейства распространялись из Южной Америки через западную часть Северной Америки и проникли, таким образом, в Азию. Предположительно, этот процесс происходил через Берингию и далее на юг, вплоть до современного ареала рода *Saruma*; это предположение косвенно подтверждается фактом высокой обособленности единственного рецессивного вида *Saruma henryi*. Предположительно, именно в этот период расселения гипотетический общий предок *Saruma* и *Asarum* дал начало и видам *второго рода*: а именно *A. asaroides*, который, по-видимому, произошел раньше всех на пути расселения на юг по Восточной Азии, *A. maximum*, распространившемуся также на восток Азии, *A. arifolium*, который вернулся (вероятно, через Берингию) в Северную Америку,

и *A. sieboldii*, также освоившему местообитания в Восточной Азии.

Позднее образовались другие виды рода *Asarum*, которые впоследствии двигались на запад. Европа, по-видимому, была некой транзитной территорией их переселения, и именно здесь «осел» типовой вид рода – *A. europaeum*. В дальнейшем некоторые виды *Asarum* пересекли северную Атлантику (вероятно, посредством дальнего транспорта, так как их плоды распространяются эпизоохорно) и обосновались в Северной Америке, продвинувшись на север, как, например, *A. canadense*, и на юг, как *A. caudatum* (рис. 5).

Представители другой, «тропической» клады имели иные треки расселения. Возникнув в западной части Гондваны, представители рода *Prosopanche* так и остались в ней, в дальнейшем расселившись по территории Южной Америки. Сестринская этому роду группа – род *Hydnora* – продвинулся на восток и переселился в дальнейшем на территорию Африки. Необходимо отметить, что, в отличие от *Prosopanche*, представители рода *Hydnora* являются более широко специализированными паразитами, которые в качестве хозяев используют представителей семейств *Fabaceae* и *Euphorbiaceae* [Meijer, 1993], что, по-видимому, позволило им распространиться дальше.

Параллельно этому происходили еще несколько процессов расселения других групп семейства.

Род *Thottea* также двигался на восток, но зашел дальше *Hydnora*, проникнув на территорию Индостана, в то время, когда он еще оставался ее частью Гондваны или был достаточно близок к ней. Уже после того, как Индостан стал частью Евразии, некоторые виды, в частности, *T. sivarajanii*, остались на его территории, а другие – *T. tomentosa* – переселились в Юго-Восточную Азию.

Другие представители типового подсемейства *Aristolochioideae* осваивали иные пути расселения. Группа видов рода *Aristolochia* проникла из западной части Гондваны в Северную Америку. Один из видов – *A. arborea* – остался на транзитной территории, в Центральной Америке, остальные двигались дальше на север. В последующем эти треки разделились, некоторые виды, как, например, *A. californica*, произрастающая в Калифорнии, Аризоне и Орегоне, заняли территории западного побережья Северной Америки, другие же – *A. macrophylla* – заселили восточное.

Наконец, происходил еще один процесс движения из Южной Америки на восток. Остальные исследованные виды *Aristolochia* и родственные таксоны проникли в восточные фрагменты Гондваны. Например, *Pararistolochia australopithecus* достиг Австралии, а *Aristolochia acuminata*, которая тоже

переселилась в Австралию, в дальнейшем двигалась на север и через Малазию достигла территории Юго-Восточной Азии. Другие же таксоны повторно (после представителей рода *Hydnora*) заселили тропическую часть Африки (*A. albida*). Некоторые виды и вовсе не продвинулись далее восточного побережья Южной Америки, примером таковых может служить *A. fimbriata*. Часть видов, например *A. tagala*, достигли Индостана и перебрались через него на территорию Евразии.

Когда современные евразийские виды *Aristolochia* достигли Евразии, их треки вновь разделились. Некоторые из них продвинулись на вос-

ток – в Восточную Азию. Другие же расселились на запад, а один из них (*A. clematitis*) расселился по умеренным областям Европы и Азии, другой вид (*A. baetica*) достиг территорий Юго-Западной Европы и добрался через Гибралтар до Северной Африки, освоив часть Атласа. Таким образом, произошло третье заселение Африки представителями этого семейства. В процессе этого движения на запад часть видов отклонились от общего трека на юг, в сторону Кавказа. Таким образом, один из видов (*A. pontica*) добрался до Закавказья, а другой (*A. paecilantha*) ушел еще дальше и заселил Западную Азию и часть Аравийского полуострова (рис. 6).

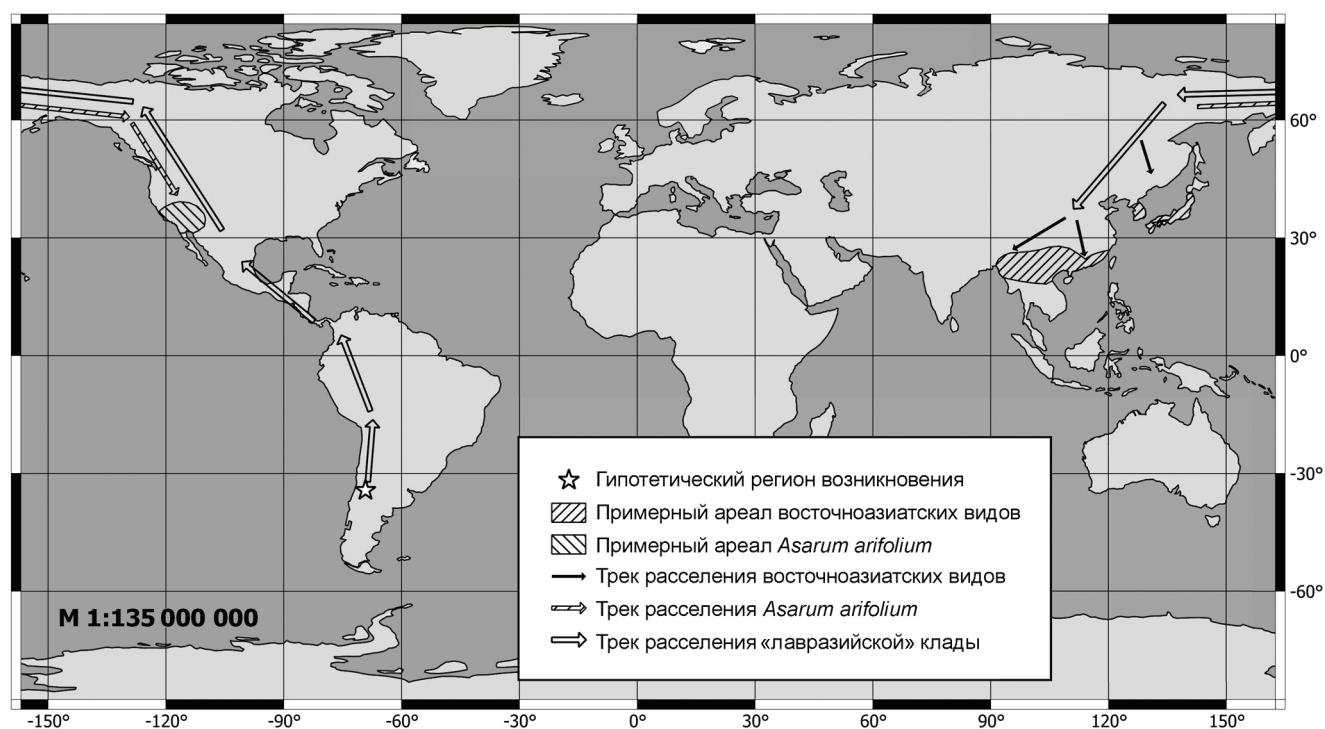


Рис. 5. Гипотетические треки расселения представителей «лауразийской» клады

Fig. 5. Probable tracks of distribution of “Laurasian” clade species

ВЫВОДЫ

На основании проведенного анализа были предложены гипотетические пути расселения представителей *Aristolochiaceae s.l.*, приведшего к формированию современного ареала семейства.

Предположительно семейство *Aristolochiaceae s.l.* возникло в западной части Гондваны (соответствующей современной Южной Америке), на это указывает базальное положение на комплексной кладограмме (см. рис. 4) монотипного рода *Lactoris* – эндемика архипелага Хуан-Фернандес, представляющего собой осколок южного мега-континента. Первая большая клада – «лауразий-

ская», представленная в современной флоре родами *Saruma* и *Asarum*, расселилась в Евразию через западную часть Северной Америки и Берингию, а затем распространилась (вероятнее всего, викарно) сначала в Азии, а затем в Европе, позднее, преодолев северную Атлантику, проникла в восточную часть Северной Америки. Таксоны, представляющие вторую основную («тропическую») кладу, либо дифференцировались на территории возникновения (*Prosopanche*), либо (таковых большинство) мигрировали из западной части Гондваны параллельно (и, вероятно, гетерохронно) в разных направлениях. Ближайшие предки рода *Hydnora* (либо древней-

шие представители уже этого рода) через расширяющийся Южный Атлантический океан проникли на Африканский материк, освоив различные регионы тропической Африки. Представители подсемейства Aristolochioideae ('core Aristolochiaceae') расселялись либо на север, в Северную Америку (*Aristolochia macrophylla*), либо продвигались на восток, осваивая (уже повторно) Африку, а затем расходящиеся фрагменты Восточной Гондваны – Индостан и Австралию (*Thottea*, *Pararistolochia*, большинство исследованных видов *Aristolochia*). После соединения Индостана с Евразийским материком виды *Aristolochia* распространялись по различным трекам. Одни таксоны (*A. contorta*, *A. tagala*) расселялись по территориям Восточной

Азии, другие (*A. paecilantha*, *A. pontica*) проникли в Западную Азию и на Кавказ, тогда как остальные (*A. clematits*, *A. baetica*) продвигались по территориям Древнего Средиземноморья вплоть до Юго-Западной Европы и Северной Африки (таким образом, заселив этот материк в третий раз).

Предложенная гипотеза описывает как достаточно тривиальные, так и весьма необычные треки расселения. Для верификации предложенной модели расселения Aristolochiaceae s.l. на следующем этапе работы мы планируем расширить состав анализируемых таксонов, привлечь палеоботанические данные, а также провести калибровку относительного геологического времени для основных событий расселения семейства.

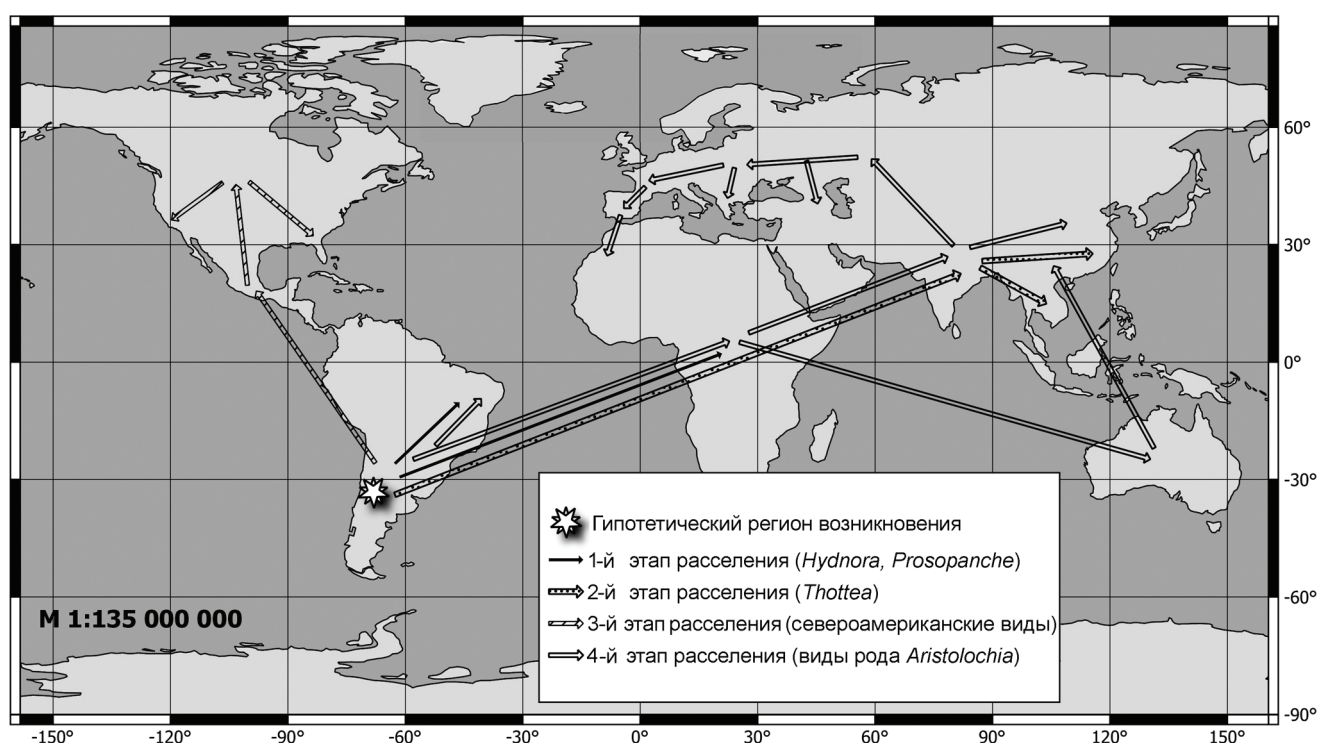


Рис. 6. Гипотетические треки расселения представителей «тропической» клады

Fig. 6. Probable tracks of distribution of tropical clade species

Благодарности. Авторы признательны Е.Г. Сусловой (Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова) за ценные советы и важные замечания и М.В. Кувайцеву (Субтропический ботанический сад Кубани, Сочи) за любезную помощь в сборе материалов для исследований.

Исследование выполнено при поддержке Программы развития МГУ (П. 1220; МВК, ВАВ, АВБ, АОГ, МСРос, АСГ, АДН) и в рамках ГЗ МГУ № 121051100137-4 «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды» в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды» (МВК, ВАВ, АВБ, АОГ, МСРос, АСГ, АДН) и ГЗ Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина РАН № 123120600006-9 «Репродуктивная биология, сравнительная морфология и структурная эволюция в ключевых группах семенных растений» (НСЗ, МСРом) на УНУ «Фондовая оранжерея».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2. 2013. С. 219–229.
- Трифонов В.И. Порядок Кирказоновые (Aristolochiales) // Жизнь растений. Т. 5 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1980. С. 172–175.
- Allio R., Nabholz B., Wanke S. et al. Genome-wide macro-evolutionary signatures of key innovations in butterflies colonizing new host plants, *Nature Communications*, 2021, vol. 12, 354, DOI: 10.1038/s41467-020-20507-3.
- APG III: Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, vol. 161, p. 105–121, DOI: 10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x.
- APG IV: Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2016, vol. 181, p. 1–20, DOI: 10.1111/boj.12385.
- Coiffard C., Mohr B.A.R., Bernades-de-Oliveira. *Hexagyne philippiana* gen. et sp. nov., a piperalean angiosperm from the Early Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil), *Taxon*, 2014, vol. 63, p. 1275–1286, DOI: 10.12705/636.17.
- Cox C.B., Moore P.D., Ladle R.J. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, Hoboken, New York, Wiley-Blackwell, 2016, 496 p.
- Dauman E. Zur Bestäubungsökologie von *Aristolochia clematitis* L., *Preslia*, 1971, vol. 43, p. 105–111.
- De Groot H., Wanke S., Neinhuis C. Revision of the genus *Aristolochia* L. (Aristolochiaceae) in Africa, Madagascar and adjacent islands, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2006, vol. 151, p. 219–238, DOI: 10.1111/j.1095-8339.2006.00511.x.
- Hou D. *Aristolochiaceae, Flora Malesiana*, ser. 1, vol. 10, Steenis CGJ van (ed.), Dordrecht, Moscow, Noordhoff Publ., 1984, p. 53–108.
- Gottsberger G. Generalist and specialist pollination in basal angiosperms (ANITA grade, basal monocots, magnoliids, Chloranthaceae and Ceratophyllaceae): what we know now, *Plant, Diversity, Evolution*, 2016, vol. 131/4, p. 263–362, DOI: 10.1127/pde/2015/0131-0085.
- Heads M. *Biogeography of Australasia: A Molecular Analysis*. Cambridge: Cambridge University Press, 2013, 503 p.
- Hennig W. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*, Deutscher Zentralverlag, Berlin, Springer, 1950, 370 p.
- Hipolito J., Viana B. F., Selbach-Schnadelbach A. et al. Pollination biology and genetic variability of a giant perfumed flower (*Aristolochia gigantea* Mart. and Zucc., Aristolochiaceae) visited mainly by small Diptera, *Botany*, 2012, vol. 90, p. 815–829, DOI: 10.1139/b2012-047.
- Hoehne F.C. *Flora Brasílica*, vol. XV (II), *Aristolochiaceae*, São Paulo, SP, Secretaria Da Agricultura-São Paulo, 1942, 121 p.
- Huber H. *Aristolochiaceae, Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 2, K. Kubitzki (ed.), Berlin, Springer, 1993, p. 129–137.
- Lomolino M.V., Riddle B.R., Whittaker R.J. *Biogeography*, Sunderland, MA, Sinauer Associates, Oxford, Oxford University Press, 2016, 730 p.
- Meijer W. *Hydnoraceae, Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 2, K. Kubitzki (ed.), Berlin, Springer, 1993, p. 341–343.
- Morrone J.J. *Neotropical Biogeography: Regionalization and Evolution*, Boca Raton, FL, CRC Press, 2017, 312 p.
- Quattrocchio M.E. New fossil record of Lactoridaceae in the Paleogene of southern Patagonia (South America), *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 2017, vol. 19(1), p. 71–84.
- Quenouille M.H. Notes on Bias in Estimation, *Biometrika*, 1956, vol. 43, p. 353–360.
- Ross E.M., Halford D.A. *Aristolochiaceae, Flora of Australia*, vol. 2, A.J.G. Wilson (ed.), Melbourne, ABRS/CSIRO, 2007, p. 244–257.
- Skottsberg C. Derivation of the flora and fauna of Juan Fernandez and Easter Island, *The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island*, vol. 1, Cambridge, Cambridge University Press, 1956, p. 193–438.
- Srivastava S.K., Braman D.R. The revised generic diagnosis, specific description and synonymy of the Late Cretaceous *Rosannia manika* from Alberta, Canada: It's phylogeography and affinity with family Lactoridaceae, *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2010, vol. 159, p. 2–13, DOI: 10.1016/j.revpalbo.2009.10.003.
- Vogel S. Fungus-gnat flowers mimicking fungi, *Flora (Jena)*, 1978, vol. 167, p. 329–366.
- Zavada M.S., Benson J.M. First fossil evidence for the primitive angiosperm family Lactoridaceae, *American Journal of Botany*, 1987, vol. 74, p. 1590–1594.
- Электронные ресурсы**
- GenBank. National Library of Medicine, National Center of Biotechnology Information, URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (дата обращения 22.01.2022).
- Kukkonen I., Uotila P. On the taxonomy, morphology and distribution of *Asarum europaeum* (Aristolochiaceae), *Annales Botanici Fennici*, 1977, vol. 14, p. 131–142, <https://www.jstor.org/stable/43922136> (дата обращения 22.01.2022).
- Plants of the World Online, URL: <http://www.plant-softwareworldonline.org/> (дата обращения 20.01.2022).

Поступила в редакцию 20.03.2025

После доработки 15.07.2025

Принята к публикации 28.08.2025

THE HISTORY OF DISTRIBUTION OF THE FAMILY ARISTOLOCHIACEAE S.L.

M.V. Kandidov¹, A.O. Grechishkin², A.V. Bobrov³, V.A. Vasiliev⁴,
M.S. Roslov⁵, N.S. Zdravchev⁶, A.S. Goreva⁷, A.D. Novikov⁸, M.S. Romanov⁹

^{1-5, 7, 8} Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography

^{6, 9} Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences

¹ Department of Biogeography, Post-graduate student; e-mail: mvkandidov@mail.ru

² Department of Environmental Management, Post-graduate student; e-mail: alex_grechishkin@mail.ru

³ Department of Biogeography, Professor, D.Sc. in Biology; e-mail: avfch_bobrov@mail.ru

⁴ Department of Biogeography, Post-graduate student; e-mail: vlad995fry@icloud.com

⁵ Department of Biogeography, Post-graduate student; e-mail: maxim.roslov@gmail.com

⁶ Researcher, Ph.D. in Botany; e-mail: zdravchevnikita@yandex.ru

⁷ Department of Biogeography, Post-graduate student; e-mail: gorevaas@yandex.ru

⁸ Department of Biogeography, graduate student; e-mail: alexeynovikov2109@gmail.com

⁹ Head of Laboratory, Leading Researcher, Ph.D. in Botany; e-mail: romanovmikhail5@gmail.com

Aristolochiaceae s.l., included in the order Piperales, consists of 8 genera (*Asarum*, *Saruma*, *Aristolochia*, *Thottea*, *Pararistolochia*, *Hydnora*, *Prosopanche* and *Lactoris*) and more than 700 species. [Plants..., 2022]. The geography of distribution and the history of the dispersal of this family are of great scientific interest in many terms, because species of this family live in different parts of the continents, thus forming disjunctions in their distribution areas. The range of the family covers the western and eastern coasts of America, North and Central Africa, North-East Australia, South-East and East Asia, Siberia and the most of Europe. During the work, the morphological, biological and ecological characteristics of the representatives of the family were studied. The analysis of the molecular genetic and morphological data of selected Aristolochiaceae s.l. taxa was carried out on the basis of the results of our own researches. We compared the results of the reconstruction of the probable distribution tracks with the available paleobotanical materials. The result of our work was the reconstruction of possible routes of settlement and methods of distribution Aristolochiaceae s.l. representatives, based on complex molecular-genetic and morphological data.

Keywords: biogeography, phytogeography, tracks of distribution, molecular analysis, cladistic analysis based on morphological features

Acknowledgements. The authors are grateful to E.G. Suslova (Lomonosov Moscow State University) for valuable advice and important comments and to M.V. Kuvaitsev (Kuban Subtropical Botanical Garden, Sochi) for kind assistance in collecting research materials.

The study was carried out with the support of the Moscow State University Development Program (P. 1220; MVK, VAV, AVB, AOG, MSRos, ASG, ADN) and within the framework of the Moscow State University Project no. 121051100137-4 "Spatio-temporal organization of ecosystems in the context of environmental change" within the framework of the Development Program of the Interdisciplinary Scientific and Educational School of Moscow State University named after M.V. Lomonosov "The Future of the Planet and Global Environmental Change" (MVK, VAV, AVB, AOG, MSRos, ASG, ADN) and the State Project of the Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of the Russian Academy of Sciences no. 123120600006-9 "Reproductive biology, comparative morphology and structural evolution in key groups of seed plants" (NSZ, MSRom) at the Scientific Research Institute "Stock Greenhouse".

REFERENCES

- Abramson N.I. Molekularnaya i traditsionnaya filogenetika. Na puti k vzaimoponimaniyu [Molecular and traditional phylogeny. On the way to understanding], *Trudy Zoologicheskogo Instituta Ros. akad. nauk* [Proceedings of Zoological Institute RAS], Appendix no. 2, 2013, p. 219–229. (In Russian)
- Allio R., Nabholz B., Wanke S. et al. Genome-wide macro-evolutionary signatures of key innovations in butterflies colonizing new host plants, *Nature Communications*, 2021, vol. 12. 354, DOI: 10.1038/s41467-020-20507-3.
- Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, vol. 161, p. 105–121, DOI: 10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x.
- Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2016, vol. 181, p. 1–20, DOI: 10.1111/boj.12385.
- Coiffard C., Mohr B.A.R., Bernandes-de-Oliveira. Hexagyne philippiana gen. et sp. nov., a piperalean angiosperm

- from the Early Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil), *Taxon*, 2014, vol. 63, p. 1275–1286, DOI: 10.12705/636.17.
- Cox C.B., Moore P.D., Ladle R.J. *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*, Hoboken, NJ, Wiley-Blackwell, 2016, 496 p.
- Dauman E. Zur Bestäubungsökologie von *Aristolochia clematitis* L., *Preslia*, 1971, vol. 43, p. 105–111.
- De Groot H., Wanke S., Neinhuis C. Revision of the genus *Aristolochia* L. (Aristolochiaceae) in Africa, Madagascar and adjacent islands, *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2006, vol. 151, p. 219–238, DOI: 10.1111/j.1095-8339.2006.00511.x.
- Gottsberger G. Generalist and specialist pollination in basal angiosperms (ANITA grade, basal monocots, magnoliids, Chloranthaceae and Ceratophyllaceae): what we know now, *Plant, Diversity, Evolution*, 2016, vol. 131/4, p. 263–362, DOI: 10.1127/pde/2015/0131-0085.
- Heads M. *Biogeography of Australasia: A Molecular Analysis*, Cambridge: Cambridge University Press, 2013, 503 p.
- Hennig W. *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*, Deutscher Zentralverlag, Berlin, Springer, 1950, 370 p.
- Hipolito J., Viana B.F., Selbach-Schnadelbach A. et al. Pollination biology and genetic variability of a giant perfumed flower (*Aristolochia gigantea* Mart. and Zucc., Aristolochiaceae) visited mainly by small Diptera, *Botany*, 2012, vol. 90, p. 815–829, DOI: 10.1139/b2012-047.
- Hoehne F.C. *Flora Brasílica, vol. XV(II), Aristolochiaceas*, São Paulo, SP, Secretaria Da Agricultura-São Paulo, 1942, 121 p.
- Hou D. Aristolochiaceae, *Flora Malesiana*, ser. 1, vol. 10, Steenis CGGJ van (ed.), Dordrecht, Moscow, Noordhoff Publ., 1984, p. 53–108.
- Huber H. Aristolochiaceae, K. Kubitzki (ed.), *Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 2, Berlin, Springer, 1993, p. 129–137.
- Lomolino M.V., Riddle B.R., Whittaker R.J. *Biogeography*, Sunderland, MA, Sinauer Associates, Oxford, Oxford University Press, 2016, 730 p.
- Meijer W. Hydnoraceae, K. Kubitzki (ed.), *Families and Genera of Vascular Plants*, vol. 2, Berlin, Springer, 1993, p. 341–343.
- Morrone J.J. *Neotropical Biogeography: Regionalization and Evolution*, Boca Raton, FL, CRC Press, 2017, 312 p.
- Quattrocchio M.E. New fossil record of Lactoridaceae in the Paleogene of southern Patagonia (South America), *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 2017, vol. 19(1), p. 71–84.
- Ross E.M., Halford D.A. Aristolochiaceae, A.J.G. Wilson (ed.), *Flora of Australia*, vol. 2, Melbourne, ABRIS/CSIRO, 2007, p. 244–257.
- Quenouille M.H. Notes on Bias in Estimation, *Biometrika*, 1956, vol. 43, p. 353–360.
- Skottsberg C. Derivation of the flora and fauna of Juan Fernandez and Easter Island, C. Skottsberg (ed.), *The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island*, Cambridge, Cambridge University Press, 1956, vol. 1, p. 193–438.
- Srivastava S.K., Braman D.R. The revised generic diagnosis, specific description and synonymy of the Late Cretaceous *Rosannia manika* from Alberta, Canada: It's phytogeography and affinity with family Lactoridaceae, *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2010, vol. 159, p. 2–13, DOI: 10.1016/j.revpalbo.2009.10.003.
- Trifonova V.I. Poryadok kirkazonovye (Aristolochiales) [Aristolochia order (Aristolochiales)], A.L. Takhtajan (ed.), *Zhizn' rastenii* [Life of Plants], vol. 5, Moscow, Prosveshchenie [Education Publ.], 1980, p. 172–175. (In Russian)
- Vogel S. Fungus-gnat flowers mimicking fungi, *Flora (Jena)*, 1978, vol. 167, p. 329–366.
- Zavada M.S., Benson J.M. First fossil evidence for the primitive angiosperm family Lactoridaceae, *American Journal of Botany*, 1987, vol. 74, p. 1590–1594.

Web sources

- GenBank. National Library of Medicine, National Center of Biotechnology Information, URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (access date 22.01.2022).
- Kukkonen I., Uotila P. On the taxonomy, morphology and distribution of *Asarum europaeum* (Aristolochiaceae), *Annales Botanici Fennici*, 1977, vol. 14, p. 131–142, <https://www.jstor.org/stable/43922136> (access date 22.01.2022).
- Plants of the World Online, URL: <http://www.plant-softheworldonline.org/> (access date 20.01.2022).

Received 20.03.2025

Revised 15.07.2025

Accepted 28.08.2025