

УДК 911.2; 574.9

А.В. Бобров¹, А.А. Юрманов², М.С. Романов³

РЕКОНСТРУКЦИЯ ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА МОНИМИЕВЫЕ: МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Выполнен комплексный кладистический анализ молекулярно-генетических и морфологических данных о семействе Monimiaceae. На основании результатов, полученных при изучении представителей семейства из всех частей ареала, и литературных данных, воссозданы гипотетические пути расселения семейства. Наиболее древняя часть ареала Monimiaceae – территория современной Африки, откуда, с одной стороны, через Антарктиду представители монимиевых заселили Южную Америку, а с другой – через Аравийский п-ов и Шри-Ланку проникли в Юго-Восточную Азию, Австралию, затем на Новую Зеландию, Новую Каледонию, а оттуда на Мадагаскар.

Ключевые слова: история расселения, кладистический анализ, семейство Monimiaceae, молекулярно-генетические данные.

Введение. Молекулярная филогенетика – синтетическая естественно-научная дисциплина, выявляющая родственные связи между таксонами организмов на основании изучения последовательностей нуклеотидов в отдельных фрагментах нуклеиновых кислот – ДНК и РНК [Judd et al., 2016; Wiley, Lieberman, 2011]. Результат молекулярно-генетического анализа – филогенетическое древо, формализованное в виде кладограммы – схемы последовательных дивергенций эволюционирующей группы. В настоящее время можно считать общепризнанной концепцию, что данные молекулярно-генетического анализа отражают гипотетический ход эволюции исследуемых организмов [Judd et al., 2016; Wiley, Lieberman, 2011].

Метод молекулярно-генетического анализа широко востребован в биогеографии [Crisci et al., 2003; Heads, 2012, 2013]. Анализ эволюционных взаимосвязей различных таксонов ключевых семейств цветковых растений позволяет реконструировать процессы их расселения и создать модели трансформации биогеосистем во времени и пространстве [Crisci et al., 2003]. Целью нашего исследования была реконструкция формирования ареала семейства монимиевые [Monimiaceae] – одного из наиболее полиморфных семейств архаичных цветковых растений [Perkins, Gilg, 1901; Philipson, 2003; Takhtajan, 2009] – на основе комплексного молекулярно-генетического и морфологического анализа.

Таксономический состав семейства Monimiaceae в настоящее время можно считать общепризнанным; в него включают 27–28 родов, охватывающих 200–270 видов [Philipson, 1993; Stevenson, 2001]. Семейство образовано 2 подсемействами: *Hortonioidae* (включает единственный род *Hortonia*)

и *Monimioideae*, распадающимся на 3 трибы: *Hedycaryeae* (7 родов – *Xymalos*, *Decarydendron*, *Ehippiandra*, *Tambourissa*, *Hedycarya*, *Kibaropsis*, *Levieria*), *Monimieae* (3 рода – *Peumus*, *Monimia*, *Palmeria*) и *Mollinedieae* (17 родов – *Austromatthaea*, *Endressia*, *Hemmantia*, *Matthaea*, *Stegantthera*, *Tetrasyndra*, *Hennecartia*, *Macropheplus*, *Macrotorus*, *Mollinedia*, *Graziellanthus*, *Wilkiea*, *Kairoa*, *Faika*, *Kibara*, *Parakibara*, *Lauterbachia*) [Philipson, 1993; Renner, 1998; Renner, Chanderbali, 2000; Stevenson, 2001].

Монимиевые – древесные растения с супротивными листьями без прилистников, с собранными в соцветия однополыми или обоеполыми обычно полимерными цветками [Perkins, Gilg, 1901; Philipson, 1986, 1993; Takhtajan, 2009]. Плод – костянка из свободных или заключенных в разросшееся цветоложе плодиков (чаще красных, оранжевых или черных); перикарпий дифференцированный [Romanov et al., 2007].

Представители семейства *Monimiaceae* обитают во влажных вечнозеленых тропических и субтропических лесах, поднимаясь в горы до 3000 м над уровнем моря, но некоторые виды произрастают в сухих лесах или саваннах; обычно они растут в подлеске, реже в нижнем древесном ярусе или участвуют в сложении лесного полога [Lorence, 1985; Philipson, 1986, 1993; Whiffin, Foreman, 2007]. Репродуктивная биология Monimiaceae до сих пор исследована недостаточно [Lorence, 1985; Philipson, 1986, 1993; Whiffin, Foreman, 2007]. Цветки с сильным запахом, хотя часто мелкие (диаметром до 1 мм) и невзрачные, собраны в многоцветковые соцветия, могут привлекать насекомых. Реже цветки крупные и сегменты перианта (околоцветника) лепестковид-

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра биогеографии, профессор, докт. биол. н., профессор РАН; e-mail: avfch_bobrov@mail.ru

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра биогеографии, бакалавр; e-mail: yurmanov-anton.ya.ru@yandex.ru

³ Главный ботанический сад РАН, заведующий отделом тропических и субтропических растений, канд. биол. н.; e-mail: romanovmikhael@hotmail.com

ные (у *Tambourissa perrieri* Drake длиной до 3,5 см [Lorence, 1985]). Тычиночные железки, а также каулифлория указывают на энтомофилию многих представителей семейства; кроме того, большинство видов произрастает в подлеске, где анемофилия маловероятна, но достоверные сведения о посещении цветков животными отсутствуют. Плодики монимиевых, вероятно, привлекают птиц и переносятся ими, однако, достоверные наблюдения известны только для *Hedycarya arborea* J.R. Forst. & G. Forst [Philipson, 1993].

Основное разнообразие Monimiaceae сосредоточено в Юго-Восточной Азии, а также в Восточной Австралии, где представлены эндемичные роды *Austromatthaea*, *Endressia*, *Hemmantia*, *Stegantthera*, *Tetrasynandra* (и род *Wilkiea*, ареал которой охватывает и Новую Гвинею) [Whiffin, Foreman, 2007]. К эндемикам Новой Гвинеи относятся роды *Kairoa*, *Faika*, *Lauterbachia*; на Новой Гвинее встречается и род *Kibara*, но его ареал простирается от Никобарских о-вов и Таиланда до Филиппин и Квинсленда [Philipson, 1986]. Широко распространены в Малайзии роды *Matthaea* (Филиппины, Таиланд, Малайя, Суматра) и *Stegantthera* (Сулавеси, Соломоновы о-ва, Квинсленд); ареал рода *Parakibara* ограничен о-вом Хальмахера [Philipson, 1986]. В Новом Свете очень широко распространен род *Mollinedia* (Центральная Америка и северная часть Южной Америки), менее широко – род *Hennecartia* (Парагвай, юг Бразилии, северо-восток Аргентины); во флоре Бразилии также представлены роды *Macropeplus*, *Macrotorus* и *Graziellanthus* [Philipson, 1993]. Интересен ареал родов трибы *Monimieae*: *Peumus* встречается на юге территории Чили; на Маврикии и Реюньоне произрастает род *Monimia*, а ареал *Palmeria* охватывает Новую Гвинею, Сулавеси и Восточную Австралию [Philipson, 1993]. В Африке семейство представлено родом *Xymalos* (триба *Hedycaryeae*) с обширным, но фрагментированным ареалом (Судан, Южная Африка, вулкан Камерун, о-в Биоко) [Philipson, 1993]. На Мадагаскаре представлены 3 рода этой же трибы – *Decarydendron*, *Ehippiandra*, *Tambourissa*, ареал последнего охватывает также Маскаренские о-ва [Lorence, 1985]. Род *Kibaropsis* распространен на Новой Каледонии, так же, как и *Hedycarya*, ареал которой, кроме того, охватывает Новую Зеландию, восток Австралии и Фиджи; род *Levieria* представлен в Квинсленде, на Новой Гвинее и Сулавеси [Philipson, 1993]. Ареал рода *Hortonia* (подсемейство *Hortonioidae*) включает Шри-Ланку [Perkins, Gilg, 1901; Philipson, 1993].

Ископаемые остатки монимиевых немногочисленны. Фоссилии из верхне-сенонских отложений восточной части Капской провинции – *Hedycaryoxylon hortonioides* Mädel [Renner et al., 2010], а также из верхнего мела на о-ве Джеймса Росса у берегов Антарктиды – *Hedycaryoxylon tambourissoides* Poole & Gottwald [2001], несомненно, относятся к Monimiaceae. Кроме того, описаны палеолеса из раннего олигоцена Омана, образован-

ные вымершим видом *Xymalosylon zeltenense* Louvet [Knight, Wilf, 2013]. На границе палеоцена и эоцена на о-ве Кинг Джордж у берегов Антарктиды обнаружены отпечатки листьев *Monimiophyllum antarcticum* Zastawniak [Renner et al., 2010]. Показательно, что даже самые северные находки из верхнеэоценовых отложений Германии – *Hedycaryoxylon subaffine* Vater и *Hortoniioxylon henericiungeri* Gottwald – очень сходны с современными *Hortonia* и *Hedycarya* [Renner et al., 2010].

Подытоживая краткий обзор морфологии, экологии и географии Monimiaceae, можно заключить, что имеющиеся данные не позволяют сформулировать достоверную концепцию о процессах расселения семейства, хотя подобные попытки и предпринимались ранее, в том числе с привлечением данных молекулярно-генетического анализа [Renner, Chanderbali, 2000; Renner et al., 2010]. Комплексные (морфологические и «молекулярные») исследования филогенеза монимиевых позволяют предложить верифицируемую модель формирования их современного ареала.

Материалы и методы исследований. Для реконструкции формирования ареала семейства Monimiaceae проанализированы представители 18 родов этого семейства, распространенные в разных частях ареала. Объектами исследования были 20 видов [The Plant List, 2016, <http://www.theplantlist.org/>]: *Hortonia floribunda* Wight ex Arnott, *Xymalos monospora* (Harv.) Baill.*, *Decarydendron ranomafanensis* Lorence & Razafim.*, *Ehippiandra madagascariensis* (Danguy) Lorence*, *Tambourissa amplifolia* (Bojer ex Tul.) A.DC.*, *Hedycarya arborea* J.R. Forst. & G. Forst.*, *H. angustifolia* A. Cunningh.*, *H. cupulata* Baill., *Kibaropsis caledonica* (Guillaumin) J. Jérémie, *Peumus boldus* Molina*, *Monimia amplexicaulis* Lorence, *Palmeria foremanii* Whiffin, *Austromatthaea elegans* L.S. Sm.*, *Stegantthera macoorai* (F.M. Bailey) P.K. Endress, *Hennecartia omphalandra* Poiss.*, *Macropeplus ligustrinus* (Tul.) Perkins var. *friburgensis* Perkins, *Mollinedia widgrenii* A. DC., *Graziellanthus arkeocarpus* Peixoto & Per.-Moura, *Wilkiea huegeliana* [(Tul.) A. DC.], *Kibara moluccana* Boerl. ex Perkins*. В качестве внешней группы (outgroup) выбран *Gyrocarpus americanus* Jacq.* из семейства *Hernandiaceae* (сестринского по отношению к Monimiaceae: APG IV, 2016; Stevens, 2001). Для молекулярно-генетического анализа были выбраны следующие гены: ITS 1 (internal transcribed spacer 1), 5.8S rRNA (5.8S ribosomal RNA gene) и ITS 2 (internal transcribed spacer 2), которые отсеквенированы у всех таксонов, приведенных в списке выше. Другой ген – *rbcl* (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit gene) – представлен в GenBank [2016, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>] лишь у таксонов, отмеченных в приведенном выше списке звездочкой (*). Молекулярно-генетических данных не хватило для создания единой кладограммы всех изученных видов, поэтому пришлось создавать «мо-

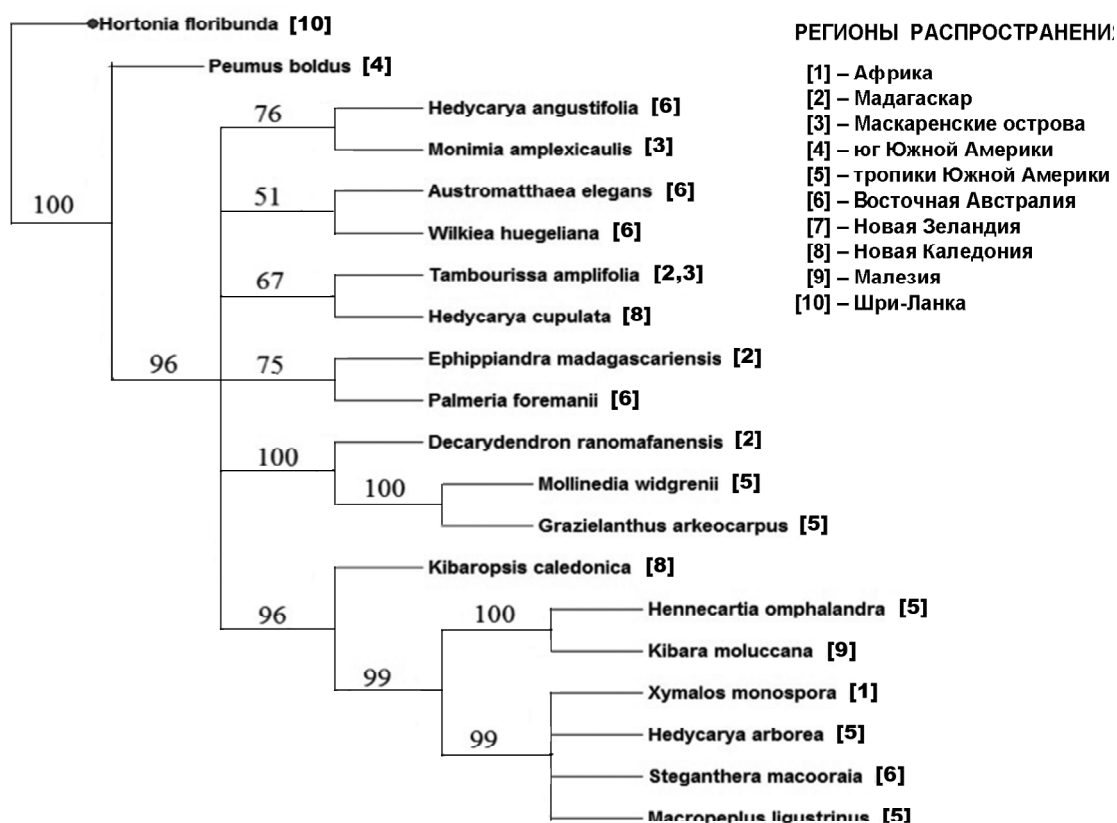


Рис. 1. «Молекулярно-генетическая» кладограмма представителей семейства Monimiaceae

Fig. 1. Cladogram of Monimiaceae based on molecular data

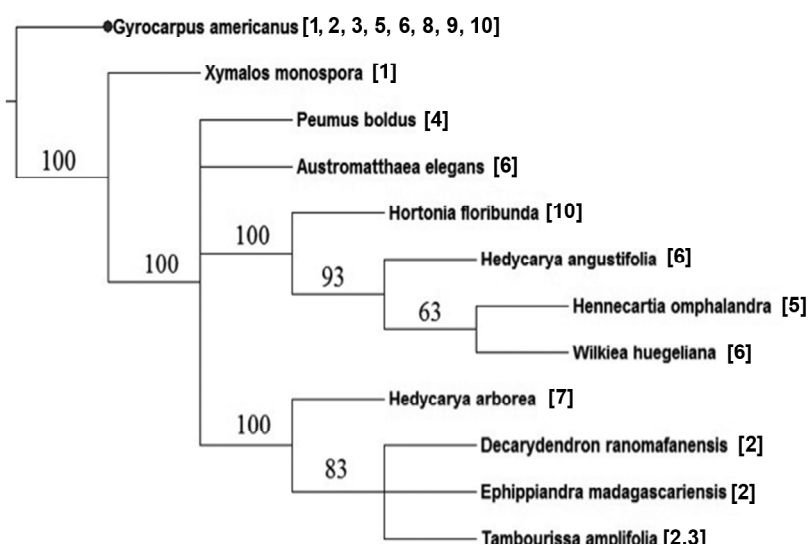
лекулярные» и комплексные кладограммы отдельно для двух групп видов.

Основной метод нашего исследования – создание кладограмм, отражающих филогенетические взаимосвязи между таксонами, что достигается комбинацией молекулярно-генетических и морфологических методов [Hall, 2011; Wiens, 2000; Wiley, Lieberman, 2011]. Для наибольшей достоверности реконструкции формирования ареала Monimiaceae созданы три модели филогенетических взаимоотношений: молекулярно-генетическая, морфологическая и комплексная (комбинированная).

На основе данных о последовательностях нуклеотидов из GenBank построены «молекулярно-генетические» кладограммы для: 1) 20 видов монимиевых (рис. 1) и 2) *Gyrocarpus americanus* + 11 видов Monimiaceae (рис. 2). Для оценки достоверности построенных кладограмм использован бутстрэп-анализ (bootstrap analyze); узлы с бутстрэпом 80–100 считаются высоко вероятными, показатель бутстрэпа >65 рассматривается в качестве допустимого [Hall, 2011; Wiley, Lieberman, 2011].

С целью создания альтернативной схемы эволюционных связей

изученных таксонов была построена «морфологическая» кладограмма (рис. 3), в основу которой положены таблицы морфологических признаков [Wiens, 2000]. У каждого исследованного таксона изучено по 27 морфологических признаков на основе оригинальных материалов, собранных авторами в Индонезии, Новой Каледонии, Ка-

Рис. 2. «Молекулярно-генетическая» кладограмма представителей семейства Monimiaceae и *Gyrocarpus* (внешняя группа), [1–10] – см. на рис. 1Fig. 2. Cladogram of Monimiaceae and *Gyrocarpus* (an outgroup) based on molecular data (1–10 – see fig. 1)

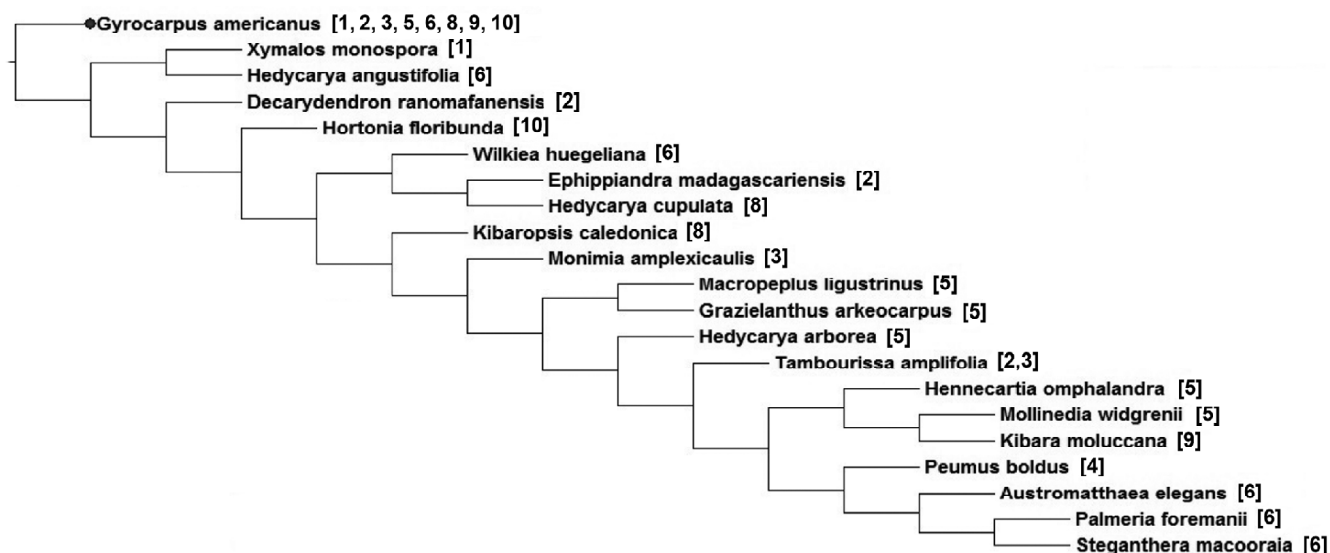


Рис. 3. «Морфологическая» кладограмма представителей семейства Monimiaceae и *Gyrocarpus* (внешняя группа), [1–10] – см. на рис. 1

Fig. 3. Cladogram of Monimiaceae and *Gyrocarpus* (an outgroup) based on morphological data (1–10 – see fig. 1)

меруне, Габоне, и отчасти по литературным данным. Выбраны как количественные (число сегментов перианта, тычинок и карпелл, число семядолей и др.), так и качественные (жизненная форма, особенности листовой пластинки, тип перикарпия, наличие сочного придатка плода и др.) признаки.

Комплексные (или комбинированные) кладограммы (рис. 4, 5) получены в результате объедине-

ния data matrix обоих типов – «молекулярно-генетических» и «морфологических» [Hall, 2011; Judd et al., 2016; Wiley, Lieberman, 2011].

Результаты исследований и их обсуждение. Топологии полученных «морфологической» и «молекулярных» кладограмм различаются достаточно сильно. С одной стороны, «молекулярными» кладограммами более достоверно поддерживаются роды, с другой – «морфологическая» кладограмма содер-

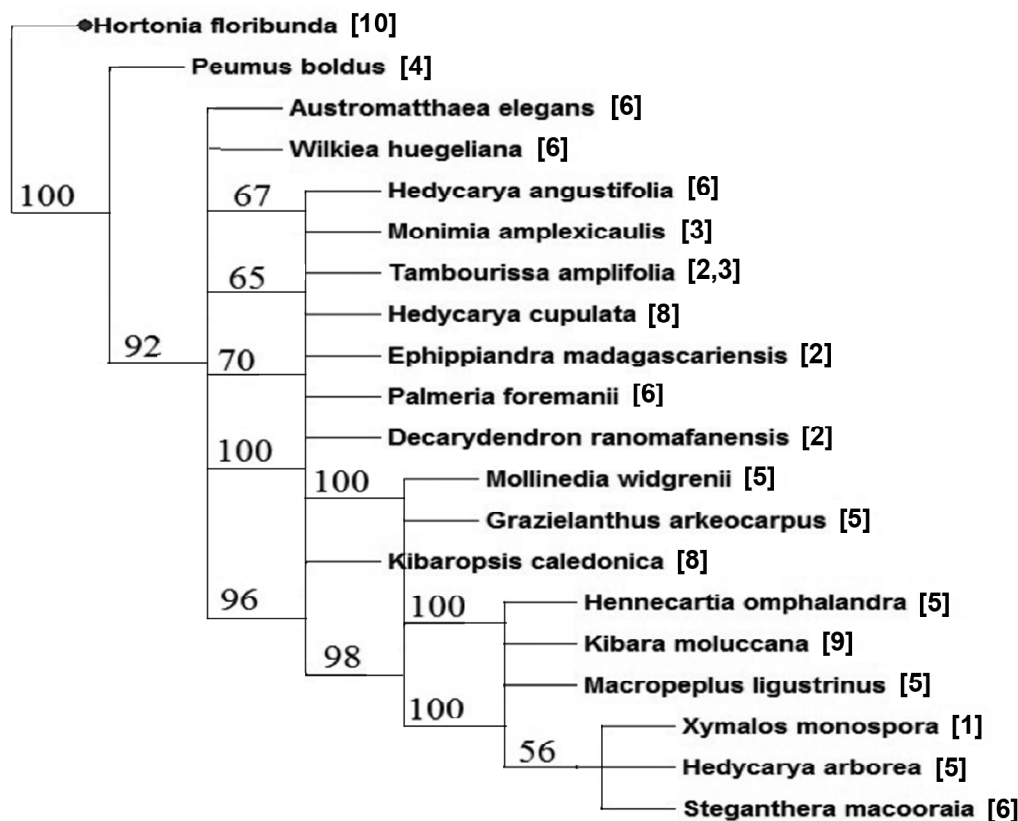


Рис. 4. Комплексная кладограмма представителей семейства Monimiaceae, [1–10] – см. на рис. 1

Fig. 4. Cladogram of Monimiaceae based on molecular and morphological data (1–10 – see fig. 1)

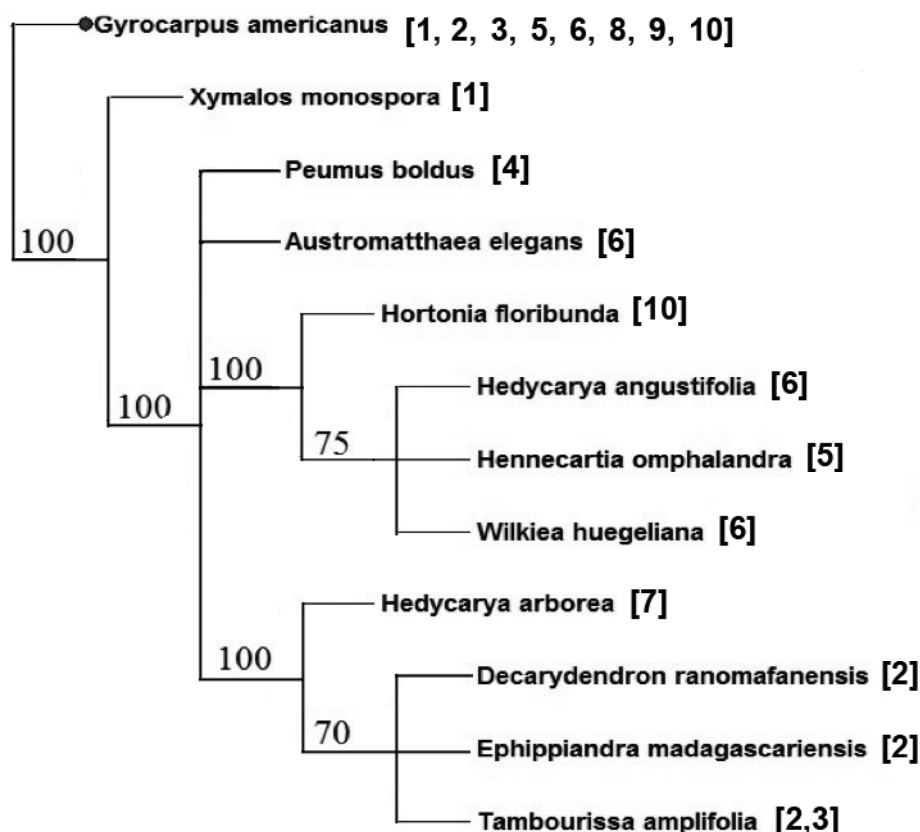


Рис. 5. Комплексная кладограмма представителей семейства Monimiaceae и *Gyrocarpus* (внешняя группа), [1–10] – см. на рис. 1

Fig. 5. Cladogram of Monimiaceae and *Gyrocarpus* (an outgroup) based on molecular and morphological data (1–10 – see fig. 1)

жит меньше политомий⁴. В дальнейшем проанализированы комплексные кладограммы (рис. 4, 5), в которых недостатки обеих предыдущих моделей должны быть минимизированы [Hall, 2011; Wiens, 2000; Wiley, Lieberman, 2011]. Топологии комплексных кладограмм сильно отличаются от «молекулярных», а также друг от друга. Хотя вторая комплексная кладограмма (рис. 5) включает меньшее число таксонов, чем первая, но именно она положена в основу оригинального сценария расселения Monimiaceae, так как, во-первых, она содержит внешнюю группу (род *Gyrocarpus*); во-вторых, бутстрэп всех узлов составляет >70; в-третьих, эта кладограмма содержит меньше политомий, и, наконец, в-четвертых, базальное (т.е. исходное в эволюции семейства) положение рецентного африканского рода *Xymalos* на этой кладограмме согласуется с нахождением древнейших фоссилий Monimiaceae в Южной Африке, датируемых началом позднего мела (100 млн лет назад) [Renner et al., 2010].

Весьма вероятно, что стартовые этапы расселения монимиевых реализовывались в рамках «викарного алгоритма» [Crisci et al., 2003; Heads, 2012, 2013] и были связаны с распадом Западной Гондваны, т.е. с разделением Африки и Южной Америки около 100–110 млн лет назад [Renner et al., 2010]. На территориях Восточной Гондваны, в состав ко-

торой входили Австралия, Антарктида, Мадагаскар и Индия, формирование ареала Monimiaceae протекало, вероятно, уже в результате дальней транспортировки (long-distance dispersal) [Crisci et al., 2003; Heads, 2012, 2013; Renner et al., 2010], что согласуется с полученными нами результатами.

Созданная нами модель расселения семейства Monimiaceae (рис. 6) базируется на комплексной кладограмме (рис. 5) и известных палеоботанических данных. Исходя из базального положения *Xymalos* (рис. 5) мы можем предположить, что регионом происхождения и расселения семейства Monimiaceae была Африка. Предок современного *Xymalos* возник именно там, вероятно, на юге континента, после чего начал распространяться на север материка (рис. 6, 1). Также весьма вероятно, что заселение монимиевыми Южной Америки (рис. 6, 2) произошло через Антарктиду не позднее, чем в конце мелового периода [Poole, Gottwald, 2001], результатом чего стало возникновение рода *Peumus*. Позднее ареал монимиевых в Южной Америке смещался севернее (рис. 6, 3) вслед за изменениями климата, так происходило возникновение и расселение родов *Mollinedia*, *Grazielanthus*, *Hennecartia*, *Macropeplus*.

Анализ ископаемых представителей семейства монимиевых из Омана позволяет предположить, что

⁴ Политомия – разветвление линии кладограммы на три и более производных – рассматривается как менее достоверный модус по сравнению с дихотомией, отражающей классический (дарвиновский) модус эволюции – дивергенцию [Wiens, 2000].

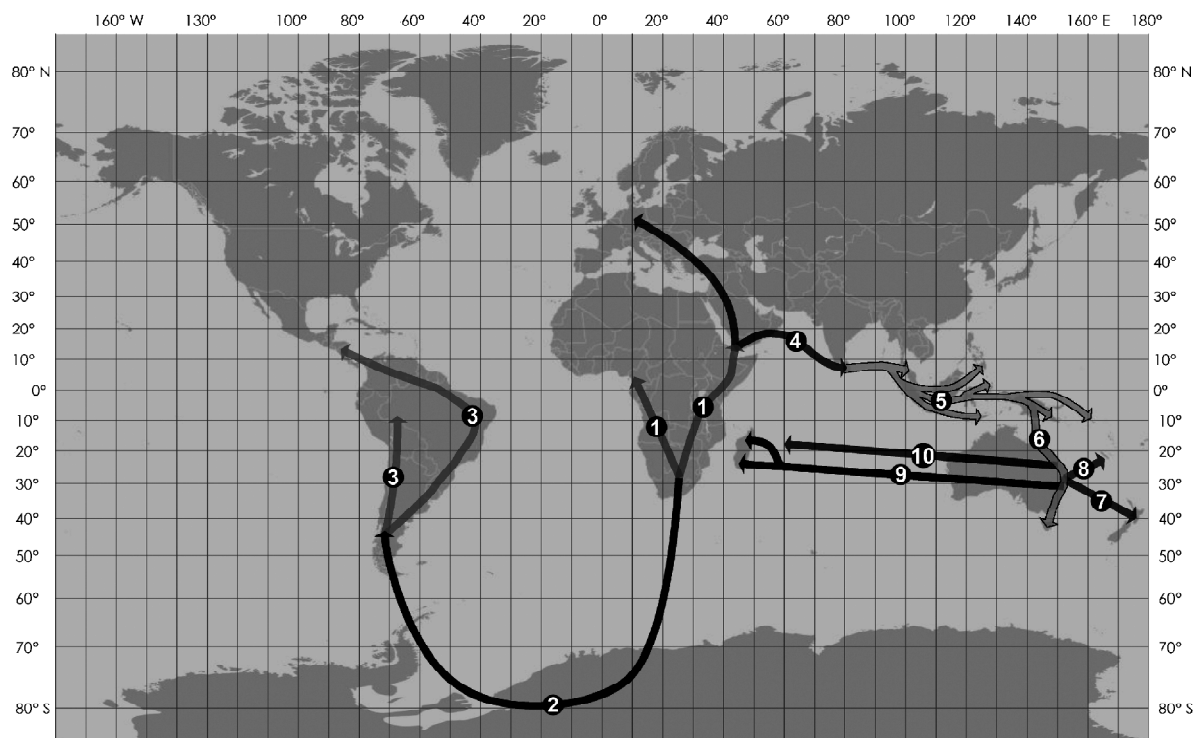


Рис. 6. История расселения представителей семейства Monimiaceae, [1–10] – см. на рис. 1

Fig. 6. Model of the Monimiaceae family dispersion (1–10 – see fig. 1)

для проникновения из Африки в Австралию древнейшие монимиевые должны были расселяться вдоль побережья Восточной Африки и Южной Азии (рис. 6, 4), где «осел» архаичный олиготипный род *Hortonia* – эндемик Шри-Ланки. Находки вымерших Monimiaceae в Германии свидетельствуют о том, что ареал семейства еще в позднем эоцене был гораздо обширнее современного и простирался до Европы.

Согласно модели филогенетических взаимоотношений исследованных таксонов ареал семейства позднее расширился на восток (рис. 6, 5, 6) до нынешней Малазии (*Kibara*) и далее в Австралию (*Hedycarya*, *Palmeria*, *Austromatthaea*, *Steganthera*, *Wilkiea*) [Whiffin, Foreman, 2007]. Новая Зеландия и Новая Каледония (рис. 6, 7, 8) были заселены из Австралии (предками или уже самим возникшим родом *Hedycarya*). Мадагаскар (*Decarydendron*, *Ehippiandra*, *Tambourissa*) и, вероятно позднее, Маскаренские о-ва (виды *Tambourissa*) были заселены монимиевыми из Новой Каледонии (*Kibaropsis*, *Hedycarya*) или из Восточной Австралии (рис. 6, 9, 10). Так как в Австралии до аридизации климата монимиевые вполне могли иметь очень широкий ареал, включающий Западную Австралию (где сейчас они отсутствуют), что при раннетретичном положении континентов позволяло агентам диссеминации добраться до Мадагаскара. Описанные процессы расселения Monimiaceae в Восточном полушарии происходили, вероятно, в результате дальней транспортиров-

ки диаспор (плодов, плодиков или их фрагментов, отдельных семян), осуществляемой птицами [Money et al., 1950].

Выводы:

- род *Xymalos* – базальный род Monimiaceae, что позволяет нам рассматривать Африканский континент как прародину семейства;

- заселение Южной Америки монимиевыми произошло через Антарктиду не позднее, чем в конце мелового периода (*Peumus*); позднее ареал монимиевых в Южной Америке смещался севернее (роды *Mollinedia*, *Graziellanthus*, *Hennecartia*, *Macropeplus*);

- для заселения восточных тропиков гипотетическим представителям древних Monimiaceae потребовалось проделать долгий путь вдоль побережий Восточной Африки, Аравии и Южной Азии, где (на Шри-Ланке) осел древний олиготипный род *Hortonia*, а далее по островам Малазии (род *Kibara*) в Австралию (роды *Hedycarya*, *Palmeria*, *Austromatthaea*, *Steganthera*, *Wilkiea*);

- Новая Зеландия была заселена монимиевыми из Австралии (предками рода *Hedycarya* или же архаичными видами самого этого рода);

- Мадагаскар (*Decarydendron*, *Ehippiandra*, *Tambourissa*) и Маскаренские о-ва [*Tambourissa*] были заселены Monimiaceae из Новой Каледонии (*Kibaropsis*, *Hedycarya*) и/или Австралии (Восточной или Западной).

Благодарности. Авторы выражают искреннюю признательность Prof. D.H. Lorence (National Tropical Botanical Garden, Hawaii, USA) за предоставленный для исследований материал и за ценные советы и замечания.

A.V. Bobrov¹, A.A. Yurmanov², M.S. Romanov³

RECONSTRUCTION OF THE FORMATION OF THE MONIMIACEAE FAMILY RANGE: MOLECULAR-GENETIC AND MORPHOLOGICAL ANALYSIS

A complex cladistic analysis of molecular-genetic and morphological data about the Monimiaceae family was carried out. The hypothetic modes of the family dispersal are reconstructed basing on the data received for the studied representatives of the Monimiaceae family from all parts of the range and available fossils data. The family supposedly originated in Africa and penetrated into South America via the Antarctic way, and through the Arabian Peninsular and Sri-Lanka to South-Eastern Asia, Australia, New Zealand, New Caledonia, and further on to Madagascar.

Key words: dispersal history, cladistic analysis, Monimiaceae, molecular data.

Acknowledgements. The authors are particularly grateful to Prof. D.H.Lorence (National Tropical Botanical Garden, Hawaii, USA) for test materials and valuable advice and comments.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

REFERENCES

- APG IV. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Bot. J. Linnean Soc. 2016. Vol. 181. P. 1–20.
- Crisci J.V., Katinas L., Posadas P. Historical biogeography: An introduction. Cambridge, MA: Harvard Univers. Press, 2003. 264 p.
- Hall B.G. Phylogenetic trees made easy: A How to Manual. 4th Ed. Sunderland, MA: Sinauer, 2011. 255 p.
- Heads M. Molecular panbiogeography of the tropics. Berkley, CA: Univers. of California, 2012. 576 p.
- Heads M. Biogeography of Australasia. A molecular analysis. Cambridge: Cambridge Univers. Press, 2013. 503 p.
- Judd W.S., Campbell Ch.S., Kellogg E.A. et al. Plant systematics. A phylogenetic approach. 4th Ed. MA Sunderland. Sinauer, 2016. 677 p.
- Knight C.L., Wilf P. Rare leaf fossils of Monimiaceae and Atherospermataceae [Laurales] from Eocene Patagonian rainforests and their biogeographic significance. University Park, PA: Depart. of Geosc., Pennsylvania State Univers., 2013. 39 p.
- Lorence D.H. A monograph of the Monimiaceae (Laurales) in the Malagasy region (SW Indian Ocean) // Ann. Missouri Bot. Gard. 1985. Vol. 72. P. 142–210.
- Money L.L., Bailey I.W., Swamy B.G.L. The morphology and relationships of the Monimiaceae // J. Arnold Arb. 1950. Vol. 31. P. 372–404.
- Perkins J., Gilg E. Monimiaceae // Das Pflanzenreich. IV. 101. Leipzig: Engelmann, 1901. S. 1–122.
- Philipson W.R. Monimiaceae // Flora Malesiana. Spermatophyta: flowering plants. 1986. Vol. 10. N 2. P. 255–326.
- Philipson W.R. Monimiaceae // The families and genera of Vascular plants. Vol. 2. Berlin.: Springer, 1993. P. 426–437.
- Poole I., Gottwald H. Monimiaceae sensu lato, an element of Gondwanan polar forests: evidence from the Late Cretaceous–Early Tertiary wood flora of Antarctica // Austral. Syst. Bot. 2001. Vol. 14. P. 207–230.
- Renner S.S. Phylogenetic affinities of Monimiaceae based on cpDNA gene and spacer sequences // Persp. Plant Ecol., Evol. & Systematics. 1998. Vol. 1. P. 61–77.
- Renner S.S., Chanderbali A. What is the relationship among Hernandiaceae, Lauraceae, and Monimiaceae? // Intern. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161 (6 suppl.). P. S109–S119.
- Renner S., Strijk J., Strasberg D., Therbaud C. Biogeography of the Monimiaceae (Laurales): a role for East Gondwana and long-distance dispersal, but not West Gondwana // J. Biogeo. 2010. Vol. 37. P. 1227–1238.
- Romanov M.S., Endress P.K., Bobrov A.V.F.Ch. et al. Fruit structure and systematics of Monimiaceae s. s. (Laurales) // Bot. J. Linnean Soc. 2007. Vol. 153. P. 265–285.
- Stevens P.F. Angiosperm Phylogeny. Website. 2001 (onwards).
- Takhtajan A.L. Flowering Plants. 2nd ed. Leipzig.: Springer, 2009. 871 p.
- Whiffin T., Foreman D.B. Monimiaceae // Flora of Australia. Vol. 2. Winteraceae to Platanaceae. Canberra: Austral. Government Publ. Serv., 2007. P. 65–91.
- Wiens J.J. Phylogenetic Analysis of Morphological Data. Washington, DC: Smithsonian Inst., 2000. 232 p.
- Wiley E.O., Lieberman B.S. Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics. 2nd ed. NJ. Hoboken Wiley-Blackwell, 2011. 432 p.

Received 02.06.2016

Accepted 02.06.2016

¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Biogeography, Professor, D.Sc. in Biology, Professor of the RAS; e-mail: avfch_bobrov@mail.ru

² Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Biogeography, Bachelor; e-mail: yurmanov-anton.ya.ru@yandex.ru

³ Central Botanical Garden of the RAS, Head of the Department of Tropical and Subtropical Plants, PhD. in Biology; e-mail: romanovmikhail@hotmail.com