

Филогенетическая биогеография семейства *Hamamelidaceae* s. l. на основе молекулярно-генетических данных*

А. В. Бобров¹, М. С. Рослов¹, М. С. Романов²

¹ Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
Российская Федерация, 119991, Москва, Ленинские горы, 1

² Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина Российской академии наук,
Российская Федерация, 127276, Москва, ул. Ботаническая, 4

Для цитирования: Бобров, А. В., Рослов, М. С., Романов, М. С. (2020). Филогенетическая биогеография семейства *Hamamelidaceae* s. l. на основе молекулярно-генетических данных. *Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле*, 65 (2), 224–244.
<https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.201>

Семейство гаммелисовые (*Hamamelidaceae* s. l.) включает 27–31 род и около 100 видов и обладает дизъюнктивным ареалом, в который входят отдельные регионы Западной, Южной, Восточной и Юго-Восточной Азии, Северной, Центральной и Южной Америки, Восточной Африки и Северо-Восточной Австралии. В ходе работы были реконструированы филогенетические взаимоотношения между 51 видом из 28 родов *Hamamelidaceae* s. l. и *Itea chinensis* (*Iteaceae*), *Paeonia brownii* и *Paeonia lactiflora* (оба *Paeoniaceae*), *Cercidiphyllum japonicum* (*Cercidiphyllaceae*) и *Daphniphyllum oldhamii* (*Daphniphyllaceae*) в качестве внешней группы. Филогенетический анализ был проведен с использованием методов максимальной экономии и максимального правдоподобия. Молекулярные данные представлены шестью последовательностями, из которых одна последовательность относится к ядерной (*ITS-5.8S rRNA*), а пять — к хлоропластной (*matK*, *rbcl*, *trnL-trnF*, *psaA-ycf3*, *psbA-trnH*) ДНК. Полученные данные указывают, что *Hamamelidaceae* s. l. образует парафилетическую группу, тогда как *Altingiaceae* и *Hamamelidaceae* s. s. монофилетичны. На основании филогении и палеоботанических данных была предложена модель расселения *Hamamelidaceae* s. l. Семейство *Altingiaceae* обособилось на территории Северной Америки около 95 млн лет назад и сперва расселилось по Берингийскому мосту в Восточную Азию, а затем по Североатлантическому мосту — в Европу. Семейство *Hamamelidaceae* s. s. сформировалось около 90 млн лет назад на территории современной Европы и имеет сложную биогеографическую историю, которая включает заселение Африки и Мадагаскара, Австралии и 4 независимых случая заселения Северной Америки таксонами из разных триб подсемейства *Hamamelidoideae*.

Ключевые слова: алтингиевые (*Altingiaceae*), биогеография, время дивергенции, гаммелисовые (*Hamamelidaceae*), дизъюнктивный ареал, история расселения, филогения.

* Работа выполнена в рамках государственного задания географического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова (№ АААА-А16-116032810082-6) и государственного задания Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (№ 18-118021490111-5) на Уникальной научной установке «Фондовая оранжерея».

1. Введение

Филогенетическая биогеография — раздел биогеографии, который изучает биогеографическую историю монофилетических групп с учетом их филогении и географического распространения, то есть рассматривает процесс видообразования в связи с геологическими и климатическими изменениями (Hennig, 1966; Brundin, 1988; Morrone and Crisci, 1995; van Veller et al., 2003; Wiley and Lieberman, 2011; Cox et al., 2016).

Применение методов молекулярной филогенетики в биогеографических исследованиях позволяет объяснить различные, трудно поддающиеся другим видам анализа дизъюнкции ареалов и все чаще находит применение в работах различных исследователей (Crisci et al., 2003; Morrone, 2008; Heads, 2012).

Цель данной работы — реконструкция истории расселения семейства гамамелисовые (*Hamamelidaceae* s. l.) на основе комплексного молекулярно-генетического и палеоботанического анализа.

Hamamelidaceae s. l. — полиморфное семейство, объединяющее листопадные или вечнозеленые деревья и кустарники с цельными или пальчатолопастными листьями. Соцветия терминальные или пазушные, рацемозные, обычно колосовидные или головчатые. Цветки мелкие, обоеполые или однополые, актиноморфные или зигоморфные. Околоцветник обычно двойной, 4–5-членный или отсутствует. Тычинок 4–32. Гинецей ценокарпный (синкарпный, редко паракарпный). Карпелл 2, редко 3. Завязь полунижняя или нижняя, редко верхняя. Семязачатков в карпелле обычно 1, реже до 20–50. Плод — синкарпная локулицидная или септицидная коробочка с кожистым экзокарпием и твердым роговым эндокарпием. Семена гладкие, иногда крылатые (Hewson, 1989; Endress, 1993; Meyer, 1997; Zhang et al., 2003; Takhtajan, 2009; Stevens, 2017).

Разные виды *Hamamelidaceae* s. l. опыляются ветром, насекомыми и птицами (Endress, 1993; Takhtajan, 1980; Judd et al., 2015). Диссеминация происходит чаще всего баллистохорно или анемохорно, но имеются упоминания о гидрохории и зоохории (Vink, 1957; Endress, 1993; Judd et al., 2015).

Семейство *Hamamelidaceae* s. l. обладает дизъюнктивным ареалом (см. рис. 1), охватывающим Восточную и Юго-Восточную Азию, Западную Азию, восток Северной Америки, Центральную Америку, север Южной Америки, Восточную и Южную Африку и Северо-Восточную Австралию (Takhtajan, 1980; Zhang and Lu, 1995; Rakotobe, 1996; Li, 1997; Shatilova et al., 2016; Stevens, 2017).

Помимо дизъюнктивного ареала интерес к данной группе вызван ее систематическим положением: в системах Энглера (Engler, 1892), Бесси (Bessey, 1915), Ветштейна (Wettstein, 1924), Хатчинсона (Hutchinson, 1969), Тахтаджяна (Takhtajan, 1966; 1987; 1997), Кронквиста (Cronquist, 1981) семейство *Hamamelidaceae* s. l. признавалось филогенетически близким с *Platanaceae* и помещалось в порядок *Hamamelidales*. Однако с развитием молекулярной систематики и появлением систем APG I–IV (1998; 2003; 2009; 2016) порядок *Hamamelidales* был упразднен, семейство *Platanaceae* было помещено в порядок *Proteales*, а *Hamamelidaceae* s. l. — в порядок *Saxifragales*, что фактически опровергает любые предположения о близком родстве этих семейств.

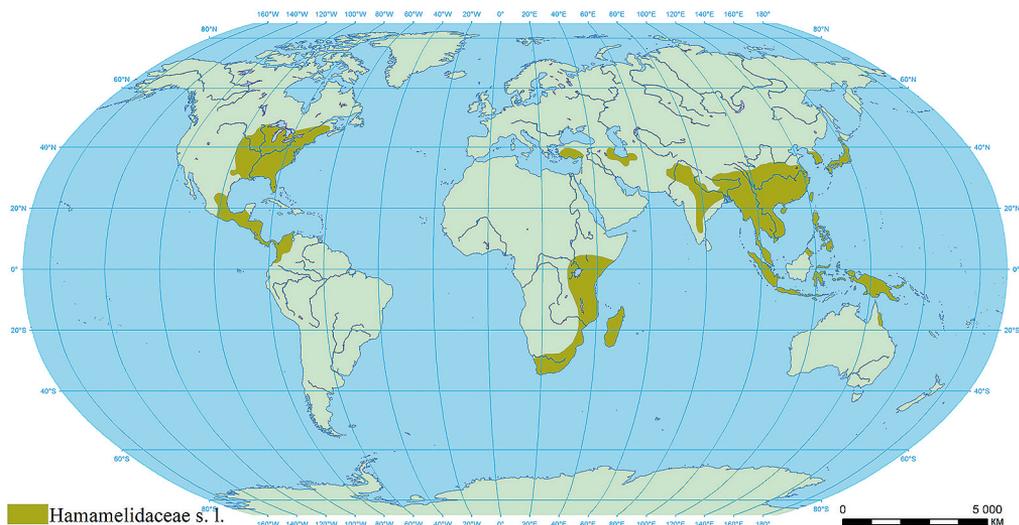


Рис. 1. Современный ареал семейства Hamamelidaceae s. l. Составлено авторами по (Takhtajan, 1980; Zhang and Lu, 1995; Rakotobe, 1996; Li, 1997; Shatilova et al., 2016; Stevens, 2017).

Неоднозначна и систематика внутри семейства Hamamelidaceae s. l.: одними исследователями оно считается единым (Engler, 1892; Rendle, 1904; Bessey, 1915; Wettstein, 1924; Hutchinson, 1969; Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981; Endress, 1989; 1993), другие же разделяют его на семейства Altingiaceae и Hamamelidaceae s. s. (Takhtajan, 1966; 1997; 2009; APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; Judd et al., 2015; APG IV, 2016; Stevens, 2017). В данной работе под Hamamelidaceae s. l. понимается семейство Hamamelidaceae sensu Endress (Endress, 1989; 1993), которое в соответствии с общепринятой и актуальной на настоящий момент системой APG IV (2016) разделяется на два семейства: Altingiaceae и Hamamelidaceae s. s. Семейство Altingiaceae отличается от Hamamelidaceae s. s. совокупностью следующих признаков: наличие смоляных каналов в сердцевине стебля и в жилках; однополые цветки, собранные в шаровидные соцветия; многопоровые пыльцевые зерна; карпеллы с многочисленными ортотропными семязачатками; дифференцированная на экзо-, мезо- и эндостесту семенная кожура (Takhtajan, 1966; 1980; 1987; Stevens, 2017). В семействе Altingiaceae выделяется 1–3 рода и 13–19 видов растений (Takhtajan, 1966; 1980; 1987; 1997; 2009; Endress, 1993; Zhang et al., 2003; Judd et al., 2015; Christenhusz and Byng, 2016; Stevens, 2017). В настоящее время роды *Altingia* и *Semiliquidambar* предлагается погрузить в *Liquidambar* (Ickert-Bond and Wen, 2013). В семействе Hamamelidaceae s. s. выделяется 26–28 родов и 80–130 видов растений (Takhtajan, 1966; 1980; 1987; 1997; 2009; Cronquist, 1981; Hewson, 1989; Endress, 1993; Meyer, 1997; Zhang et al., 2003; Judd et al., 2015; Christenhusz and Byng, 2016; Stevens, 2017). Некоторые исследователи (Hao and Wei, 1998; Feng et al., 1999) включают роды *Shaniodendron* и *Tetrathyrium* в состав родов *Parrotia* и *Loropetalum* соответственно.

Большинство родов семейства Hamamelidaceae s. l. являются олиготипными. Из 27–31 рода Hamamelidaceae s. l. по меньшей мере 8 родов (*Chunia*, *Fortunearia*, *Maingaya*, *Mytilaria*, *Neostrearia*, *Noahdendron*, *Ostrearia*, *Sinowilsonia*) — монотипные, еще 5 родов насчитывает не более 2 видов (*Disanthus*, *Embolanthera*, *Fothergilla*,

Parrotia, *Parrotiopsis*). Более 10 видов насчитывают только 3–4 рода (*Corylopsis*, *Dicoryphe*, *Distylium* и *Liquidambar* при включении в него *Altingia* и *Semiliquidambar*).

При этом все роды, кроме *Liquidambar* (Евразия, Северная Америка), *Hamamelis* (Евразия, Северная Америка) и *Matudaea* (Северная и Южная Америка), эндемичны для своих материков. Среди родов дизъюнктивный ареал характерен для *Liquidambar* (Восточная Азия, Западная Азия, Северная Америка), *Hamamelis* (Восточная Азия, Северная Америка) и *Parrotia* при объединении с *Shaniodendron* (Прикаспийский регион и Восточная Азия).

Высокая степень эндемизма родов и олиготипность большинства из них позволяет говорить об архаичности семейства Hamamelidaceae s. l. и сложности истории его расселения (Takhtajan, 1980). При этом на настоящий момент биогеографическая история семейства изучена недостаточно. Молекулярно-генетические методы применялись только для реконструкции истории расселения рода *Hamamelis* (Wen and Shi, 1999; Li et al., 2000; Xie et al., 2010) и семейства Altingiaceae (Ickert-Bond and Wen, 2006), в то время как подобные исследования для всего семейства Hamamelidaceae s. l. отсутствуют.

2. Материалы и методы исследования

2.1. Обработка результатов секвенирования

В современных филогенетических исследованиях применяются два подхода: молекулярно-генетический и морфологический — каждый из которых имеет свои преимущества и недостатки. Наиболее существенным преимуществом молекулярного подхода в филогенетике является существенно больший объем данных, которые могут быть получены при секвенировании нуклеотидной последовательности ДНК или РНК.

Ранее проведенные исследования выявили факт несоответствия «молекулярных» и «морфологических» филогений в семействе Hamamelidaceae s. l. (Li, 1997; Ickert-Bond et al., 2005; 2007). С учетом этого факта в данной работе было решено отказаться от филогенетического анализа морфологических признаков, поскольку анализ молекулярных признаков, вероятно, более репрезентативен в связи с возможностью использовать значительно большее число признаков.

Для реконструкции филогенетических взаимоотношений в семействе Hamamelidaceae s. l. были использованы данные, представленные в открытой базе данных GenBank (Benson et al., 2013; GenBank, 2013). После оценки имеющегося в GenBank набора из 2405 нуклеотидных последовательностей для Hamamelidaceae s. l. и 827 — для Altingiaceae для текущего исследования были отобраны наиболее представленные виды и участки ДНК.

Для изучения истории расселения Hamamelidaceae s. l. были выбраны 11 видов Altingiaceae и 40 видов Hamamelidaceae s. s., которые представляют все роды Altingiaceae и Hamamelidaceae s. s., кроме *Embolanthera*. Для репрезентативности виды были выбраны так, чтобы их ареалы практически полностью покрывали ареалы соответствующих родов. В качестве внешней группы были отобраны 5 видов, представляющих 4 семейства порядка Saxifragales: *Itea chinensis* Hook. & Arn. (Iteaceae), *Paeonia brownii* Douglas ex Hook. и *Paeonia lactiflora* Pall. (оба Paeoniaceae), *Cercidi-*

phyllum japonicum Siebold & Zucc. ex J.J.Hoffm. & J.H.Schult.bis (Cercidiphyllaceae) и *Daphniphyllum oldhamii* (Hemsl.) K. Rosenthal (Daphniphyllaceae).

Выбор семейств внешней группы обоснован тем, что Iteaceae и Paeoniaceae используются для укоренения полученных филогенетических деревьев, а положение изучаемых Altingiaceae и Hamamelidaceae s. s. относительно Cercidiphyllaceae и Daphniphyllaceae позволяет подтвердить или опровергнуть монофилетичность Hamamelidaceae s. l.

Для отобранных из базы данных GenBank видов были взяты последовательности шести наиболее представленных участков ДНК (см. прил. 1.1¹), из которых один участок относится к ядерной (*ITS-5.8S rRNA*), а пять — к хлоропластной (*matK*, *rbcL*, *trnL-trnF*, *psaA-ycf3*, *psbA-trnH*) ДНК.

2.2. Филогенетический анализ

Выравнивание нуклеотидных последовательностей производилось в программе Uipro Ugene v1.32.0 (Okonechnikov et al., 2012). Использовались два алгоритма выравнивания: MUSCLE (Edgar, 2004) и Clustal Omega (Sievers et al., 2011). Полученные выравнивания сравнивались между собой, после чего выравнивание более высокого качества тщательно проверялось и редактировалось вручную. В результате было получено 6 выравниваний, длина которых составила: для *ITS-5.8S rRNA* — 740 нуклеотидов (для 55 видов), для *matK* — 1557 нуклеотидов (для 55 видов), для *rbcL* — 1350 нуклеотидов (для 42 видов), для *trnL-trnF* — 1100 нуклеотидов (для 54 видов), для *psaA-ycf3* — 563 нуклеотида (для 41 вида), для *psbA-trnH* — 850 нуклеотидов (для 43 видов). Затем все выравнивания были объединены в одну длинную 6160 нуклеотидов. Отсутствующие последовательности заменялись участками из символов «?» соответствующей длины.

Филогенетический анализ производился в программе MEGA X (Kumar et al., 2018). Кладограммы строились с использованием двух наборов параметров:

- 1) метод максимальной экономии (Farris, 1970; Fitch, 1971), алгоритм реассоциации деревьев (Swofford and Bell, 2017), бутстреп-тест 1000 репликаций (Felsenstein, 1985);
- 2) метод максимального правдоподобия (Felsenstein, 1981), модель Джукса — Кантора (Jukes and Cantor, 1969), бутстреп-тест 500 репликаций (Felsenstein, 1985).

В ходе обработки выравненных последовательностей двумя методами были получены 14 консенсусных кладограмм: 12 — на основании филогенетического анализа с использованием одного участка последовательности ДНК и 2 — на основании комплексного анализа с использованием шести участков. Комплексные кладограммы представлены в прил. 1.2 и 1.3, в их узлах указан показатель бутстрепа. Клады с бутстреп-поддержкой менее 50% свернуты. Для большинства узлов данных кладограмм его значение выше 70, а такие узлы считаются достоверно установленными (Wiley and Lieberman, 2011).

¹ Здесь и далее приложения 1.1–1.5 можно найти по электронному адресу: <https://escjournal.spbu.ru/article/view/5201/5414>. Приложения даны в авторской редакции.

2.3. Оценка времени дивергенции

Для проведения калибровки кладограммы определяющее значение имеет выбор фоссилий (Zheng and Wiens, 2015), что становится еще более актуальным, учитывая полиморфность *Hamamelidaceae* s. l. и их изоморфный полиморфизм с *Platanaceae* (Maslova, 2010), что зачастую не позволяет однозначно определить систематическую принадлежность той или иной фоссилии. При выборе калибровочных точек первоочередное значение имеет не географическое, а систематическое положение фоссилии и ее возраст, что позволяет разместить ее в конкретном узле кладограммы.

Фоссилии, относимые *Hamamelidaceae* s. l., обнаружены по всему Северному полушарию: в Северной Америке, Европе и Азии. Датировки ископаемых остатков варьируют от верхнего мела до плиоцена (Knobloch and Mai, 1986; Maslova, 1995; Magallon-Puebla et al., 1996; Martinetto, 1998; Magallón et al., 2001; Mai, 2001; Zhou et al., 2001; Pigg et al., 2004; Radtke et al., 2005; Benedict et al., 2008; Zhao and Li, 2008; Wu et al., 2009; 2015; Oskolski et al., 2012; Maslova et al., 2015; 2019; Shatilova et al., 2016; Huang et al., 2017; Dong et al., 2018). После обзора имеющихся палеоботанических данных в качестве калибровочных точек были выбраны следующие фоссилии:

- 1) *Microaltingia apocarpela* Zhou, Crepet & Nixon — минимальный возраст 90 млн лет, США, штат Нью-Джерси (Zhou et al., 2001);
- 2) *Hamawilsonia boglei* Benedict, Pigg & DeVore — минимальный возраст 56 млн лет, США, штат Северная Дакота (Benedict et al., 2008);
- 3) *Corylopsis reedae* Radtke, Pigg & Wehr — минимальный возраст 49 млн лет, США, штат Вашингтон (Radtke et al., 2005);
- 4) *Fothergilla malloryi* Radtke, Pigg & Wehr — минимальный возраст 49 млн лет, США, штат Вашингтон (Radtke et al., 2005);
- 5) *Liquidambar changii* Pigg, Ickert-Bond & Wen — минимальный возраст 15,5 млн лет, США, штат Вашингтон (Pigg et al., 2004).

Выбор именно этих фоссилий обоснован результатами ранее проведенного кладистического анализа морфологических признаков, показавшего положение *Microaltingia apocarpela* в семействе *Altingiaceae* (Hermesen et al., 2006); явным сходством фоссилий *Corylopsis reedae*, *Fothergilla malloryi* с современными представителями родов *Corylopsis* и *Fothergilla* (Radtke et al., 2005); сходством *Liquidambar changii* с современным *L. acalycina* Н. Т. Chang (Pigg et al., 2004); совмещением у *Hamawilsonia boglei* признаков, характерных для родов *Hamamelis* и *Sinowilsonia* (Benedict et al., 2008). Кроме того, в других исследованиях фоссилии *Microaltingia apocarpela* и *Corylopsis reedae* уже использовались для оценки времени дивергенции в семействе *Altingiaceae* (Ickert-Bond and Wen, 2006) и роде *Hamamelis* (Xie et al., 2010). В последней работе также использовались фоссилии *Fothergilla malloryi*.

Калибровочные точки были размещены (см. прил. 1.4 и 1.5):

- 1) в основании клады *Altingiaceae*;
- 2) в узле дивергенции клад *Fothergilleae* — *Hamamelideae* и *Eustigmataeae* — *Discorupheae*;
- 3) в основании клады *Corylopsis*;

- 4) в основании клады *Fothergilla*;
- 5) в узле дивергенции *Liquidambar acalycina* и *L. formosana* Hance.

Оценка времени дивергенции проводилась в программном пакете BEAST v2.5.2 (Bouckaert et al., 2019). В качестве начального дерева использовалась кладограмма, полученная методом максимальной экономии (прил. 1.2).

Возрастным ограничениям для узлов калибровки было задано нормальное распределение со стандартным отклонением 2. Анализ основывался на гипотезе молекулярных часов (Zuckermandl and Pauling, 1962) с использованием байесовского подхода с марковскими цепями (Rannala and Yang, 1996; Yang and Rannala, 1997) с 10 000 000 генераций. Модель видообразования — birth-death process (Gernhard, 2008). Для расчета эволюционной дистанции применялась модель Тамуры — Неи (Tamura and Nei, 1993). Полученная хронограмма (прил. 1.4 и 1.5) и палеоботанические данные использовались для реконструкции истории расселения семейства Hamamelidaceae s. l.

3. Результаты исследования и их обсуждение

3.1. Анализ полученных кладограмм

В ходе филогенетического анализа методами максимальной экономии и максимального правдоподобия с использованием каждого из шести участков последовательности ДНК в отдельности было построено 12 кладограмм, топология которых сходна. Основные отличия между ними связаны с разным набором анализируемых таксонов, поскольку не для всех исследуемых видов доступны определенные участки последовательности ДНК (см. прил. 1.1). Топология данных кладограмм соответствует более ранним реконструкциям филогенетических взаимоотношений в семействе Hamamelidaceae s. l., основанных на анализе 1–2 участков последовательности ДНК (Li, 1997; 2008; Shi et al., 1998; Li et al., 1999a; 1999b; 1999c). Для большей репрезентативности в дальнейшем в работе рассматриваются только комплексные кладограммы, построенные в результате филогенетического анализа шести участков последовательности ДНК и включающие все 56 анализируемых видов.

Комплексные кладограммы были построены с использованием методов максимальной экономии (прил. 1.2) и максимального правдоподобия (прил. 1.3). Кладограммы были укоренены по кладе *Itea chinensis* — *Paeonia brownii* — *Paeonia lactiflora*. В узлах показан показатель бутстрепа, узлы с бутстреп-поддержкой ниже 50 объединены. Для большей наглядности показаны области распространения видов, а также надродовые таксоны в соответствии с Li and Bogle (2001), Li (2008) и Stevens (2017).

Следует отметить, что большинство узлов полученных кладограмм обладают высокой поддержкой (бутстреп выше 70–80 %), несмотря на то что при проведении филогенетического анализа использовался неполный объем данных.

Топология обеих кладограмм схожа, но на кладограмме, построенной методом максимальной экономии (прил. 1.2), несколько выше среднее значение бутстреп-поддержки (85.8 против 83.1 %) и меньше доля узлов с бутстреп-поддержкой менее 50 % (0.02 против 0.09), чем на кладограмме, построенной методом максимального правдоподобия (прил. 1.3).

На обеих кладограммах Hamamelidaceae s. l. образует парафилетическую группу, но Altingiaceae и Hamamelidaceae s. s. монофилетичны, поэтому не могут считаться единым семейством Hamamelidaceae s. l. (Eichler, 1876; Engler, 1892; Rendle, 1904; Bessey, 1915; Wettstein, 1924; Hutchinson, 1969; Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981; Endress, 1993), а должны делиться на два самостоятельных семейства, что соответствует как современным представлениям (Qiu et al., 1998; APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009; Judd et al., 2015; APG IV, 2016; Christenhusz and Byng, 2016; Stevens, 2017), так и некоторым более ранним (Takhtajan, 1966; 1997; Melikian, 1973).

Род *Liquidambar* на обеих кладограммах парафилетичен. В связи с этим роды *Altingia*, *Semiliquidambar*, которые признавались многими исследователями (Takhtajan, 1987; 1997; Endress, 1993; Li, 1997; Zhang et al., 2003), должны быть погружены в род *Liquidambar*, что уже было предложено ранее, например в работах (Ickert-Bond and Wen, 2013; Stevens, 2017).

Все роды Hamamelidaceae s. s. образуют монофилетические группы. Исключение составляет род *Distyliopsis*, что может быть связано с доступностью только трех участков последовательности ДНК из шести для обоих анализируемых видов данного рода.

В семействе Hamamelidaceae s. s. базальное положение занимает подсемейство Exbucklandioideae, затем выделяются подсемейства Mytilarioideae и Disanthoideae, образующие сестринские группы с подсемейством Hamamelidoideae. В Hamamelidoideae выделяются шесть монофилетических групп, соответствующих трибам Corylopsideae, Loropetaleae, Hamamelideae, Fothergilleae, Eustigmataeae, Dicotylpheeae. Таксономический состав подсемейств и триб в общем соответствует данным молекулярной систематики (Li, 1997; 2008; Li and Bogle, 2001; Stevens, 2017).

Отличия от морфологической системы (Endress, 1989; 1993) таковы:

- 1) подсемейство Altingioideae sensu Endress (Endress, 1989; 1993) является самостоятельным семейством Altingiaceae;
- 2) подсемейство Exbucklandioideae sensu Endress (Endress, 1989; 1993) является парафилетическим (соответствует Exbucklandioideae, Mytilarioideae, Disanthoideae);
- 3) триба Hamamelideae sensu Endress (Endress, 1989; 1993) также парафилетична (соответствует Loropetaleae, Hamamelideae, Dicotylpheeae);
- 4) отличается положение родов *Matudaea* и *Molinadendron* (Fothergilleae sensu Endress (Endress, 1989; 1993) и Loropetaleae и Eustigmataeae соответственно).

Loropetalum subcordatum (Benth.) Oliv., часто рассматриваемый в роде *Tetrathyrum* (Takhtajan, 1987; 1997; 2009; Endress, 1989; 1993; Li, 1997; 2008), образует монофилетическую группу с *Loropetalum chinense* (R. Br.) Oliv., о чем свидетельствуют и другие исследования (Feng et al., 1999).

Parrotia subaequalis (Hung T. Chang) R. M. Hao & H. T. Wei, вид, который часть исследователей выделяет в монотипный род *Shaniodendron* (Li, 1997; 2008; Takhtajan, 2009), является сестринским для *Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey. О возможном родстве этих таксонов сообщалось и ранее (Hao et al., 1996; Li et al., 1997; Hao and Wei, 1998).

Однако монофилетичность не является достоверным показателем принадлежности видов к одному роду. Куда более важным является время расхождения так-

сонов в процессе эволюции. Поэтому филогенетические отношения внутри родов *Loropetalum* и *Parrotia* могут быть разрешены после определения времени дивергенции.

3.2. Анализ полученной хронограммы

Хронограмма (см. прил. 1.4 и 1.5) укоренена по кладе *Itea chinensis* — *Paeonia brownie* — *Paeonia lactiflora*. В узлах указано среднее время дивергенции ветвей (прил. 1.4) и интервал времени дивергенции с вероятностью 95 % (прил. 1.5). Для большей наглядности показаны области распространения видов, а также над-родовые таксоны в соответствии с Li and Bogle (2001), Li (2008) и Stevens (2017) и геохронологическая шкала (Cohen et al., 2013; 2018). Апостериорная вероятность не показана, но для всех узлов, кроме трех, ее значение выше 0.95 (среднее значение — 0.986), что является достаточным показателем. Калиброванные фоссилиями узлы отмечены на хронограмме точками с цифрами 1–5: (1) *Microaltingia apocarpela* (90 млн лет), (2) *Hamawilsonia boglei* (56 млн лет), (3) *Corylopsis reedae* (49 млн лет), (4) *Fothergilla malloryi* (49 млн лет), (5) *Liquidambar changii* (15.5 млн лет).

Топология хронограммы (прил. 1.4 и 1.5) практически полностью повторяет топологию кладограмм, построенных методами максимальной экономии (прил. 1.2) и максимального правдоподобия (прил. 1.3). Отличается только положение видов *Cercidiphyllum japonicum* и *Daphniphyllum oldhamii*, в связи с чем Hamamelidaceae s. l. становится монофилетической группой. Поскольку снижение точности калибровки узлов при использовании неполных массивов данных незначительно (Zheng and Wiens, 2015), то, вероятно, это связано с особенностями работы алгоритма программы при калибровке узлов за пределами калибруемой области, которая в данном случае ограничена узлом дивергенции Altingiaceae и Hamamelidaceae s. s.

Все остальные выводы о топологии аналогичны таковым для некалиброванных кладограмм.

Время расхождения между Altingiaceae и Hamamelidaceae s. s. составляет около 95 (92.4–100.3) млн лет назад, что примерно совпадает с оценкой Tank et al. (2015) — 95–105 млн лет назад.

После обособления в семействе Hamamelidaceae s. s., по-видимому, произошел всплеск видообразования, поскольку все четыре современных подсемейства разошлись еще в верхнем меле. В соответствии с полученными оценками подсемейство Exbucklandioideae обособилось около 92 (87.7–96.2) млн лет назад, Mutilarioideae — около 89 (85–92.3) млн лет назад, Disanthoideae и Hamamelidoideae разошлись около 86 (83.2–88.7) млн лет назад.

В подсемействе Hamamelidoideae клады Corylopsideae — Loropetaleae и Hamamelideae — Fothergilleae — Eustigmateae — Dicyrurheae разошлись 82.5 (80.5–84.4) млн лет назад, Corylopsideae и Loropetaleae разделились около 50 (47.1–54.2) млн лет назад, а Hamamelideae — Fothergilleae и Eustigmateae — Dicyrurheae дивергировали около 61.5 (57.7–64.9) млн лет назад, и практически одновременно, около 51 (40.3–61.8) млн лет назад обособились современные трибы.

Время дивергенции видов большинства родов лежит в пределах 10–20 млн лет. Время дивергенции родов, как правило, больше. Исключение составляют ав-

стралийские роды *Neostrearia*, *Noahdendron*, *Ostrearia* (ближайший общий предок 18.4 (8.6–34.8) млн лет назад) и азиатские роды *Distyliopsis*, *Distylium* и *Sycopsis* (ближайший общий предок 17.2 (4.5–21.9) млн лет назад). С учетом парафилетичности рода *Distyliopsis*, который к тому же относительно недавно был выделен из рода *Sycopsis* (Endress, 1970), мы считаем необходимыми дальнейшие исследования вопроса систематических отношений в этой кладе.

В роде *Parrotia* время дивергенции между *P. subaequalis* и *P. persica* составляет около 21 (9.7–31.2) млн лет, что на самом деле практически не отличается от датировок внутри других родов *Hamamelidaceae* s. s. Поэтому объединение их в пределах одного рода (Hao and Wei, 1998; Zhang et al., 2003), на наш взгляд, вполне обоснованно.

Loropetalum subcordatum и *L. chinense* дивергировали 27.2 (14.4–40.2) млн лет назад. Это цифра несколько больше, чем в большинстве других родов, но в то же время данные виды имеют явное морфологическое сходство (Feng et al., 1999; Zhang et al., 2003). Поэтому вопрос о систематическом положении *L. subcordatum* остается дискуссионным.

В комментариях нуждается ситуация в семействе *Altingiaceae*. Как уже было сказано, с учетом парафилетичности рода *Liquidambar* уместно выделять в семействе только один род (Ickert-Bond and Wen, 2013). Но на хронограмме в семействе четко выделяются две клады: «западная» (североамериканские *Liquidambar orientalis* Mill. и *L. macrophylla* Oerst. и западноазиатский *L. styraciflua* L.) и «восточная» (остальные *Altingiaceae*). При этом дивергенция между кладами произошла около 51 (39.4–62.7) млн лет назад (это сопоставимо со временем дивергенции триб в подсемействе *Hamamelidoideae*). В работе Ickert-Bond and Wen (2006) время дивергенции между данными кладами оценено в 39 (31.8–46.5) млн лет, что тоже достаточно много для рассматриваемой группы. Возможно, является целесообразным разделить *Liquidambar* s. l. на два самостоятельных рода, соответствующих «западной» и «восточной» кладам. Этот вопрос нуждается в тщательных морфологических и молекулярно-генетических изысканиях.

3.3. Филогенетическая биогеография *Hamamelidaceae* s. l.

3.3.1. Филогенетическая биогеография *Altingiaceae*

По всей видимости, эволюционные линии, к которым относятся *Altingiaceae* и *Hamamelidaceae* s. s. разошлись к середине верхнего мела. Об этом свидетельствует рассчитанное время дивергенции, которое составляет 96 (92.4–100.3) млн лет назад (см. прил. 1.4 и 1.5). Сходные оценки (90–105 млн лет назад) получены в других исследованиях (Ickert-Bond and Wen, 2006; Tank et al., 2015). О меловом происхождении свидетельствуют обнаруженные в верхнемеловых отложениях фоссилии, для которых определена принадлежность к *Altingiaceae* (Zhou et al., 2001) и *Hamamelidaceae* s. s. (Magallon-Puebla et al., 1996; Magallón et al., 2001; Mai, 2001).

Поскольку *Altingiaceae* и *Hamamelidaceae* s. s. не являются монофилетической группой, история расселения каждого семейства будет рассмотрена отдельно. В первую очередь рассмотрим историю формирования современных ареалов, поскольку реконструкция палеоареалов является крайне сложным процессом.

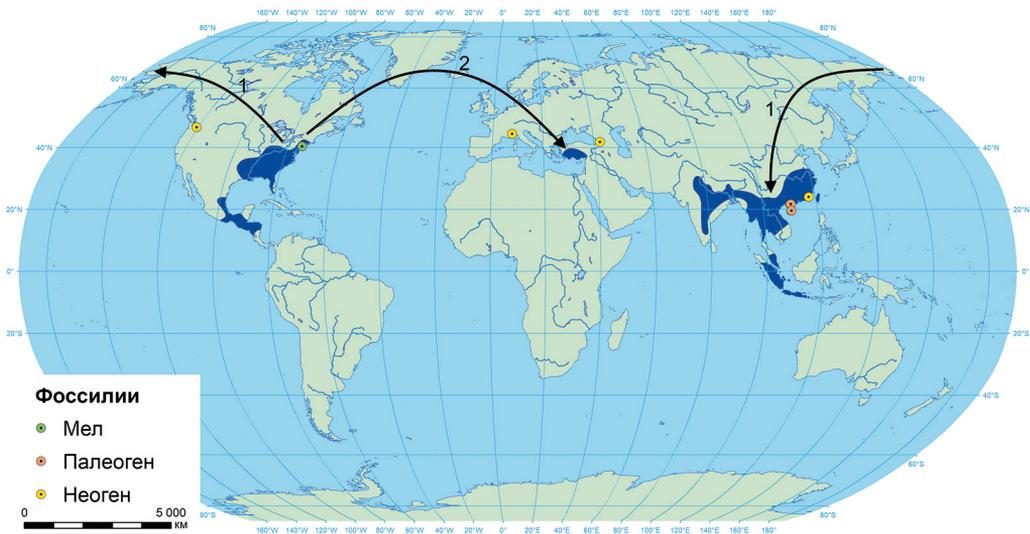


Рис. 2. Схема расселения семейства Altingiaceae. Цифры и стрелки показывают последовательность и направление миграционных путей (составлено авторами).

Семейство Altingiaceae обладает дизъюнктивным ареалом, который охватывает Восточную, Юго-Восточную и Южную Азию, Западную Азию, восток Северной Америки и Центральную Америку (Takhtajan, 1966; 1980; 1987; 1997; 2009; Endress, 1993; Zhang and Lu, 1995; Zhang et al., 2003; Ickert-Bond et al., 2005; Ickert-Bond and Wen, 2006; Judd et al., 2015; Stevens, 2017).

Altingiaceae, вероятно всего, сформировалось на территории современной Северной Америки. Это подтверждается тем фактом, что соцветия *Microaltingia apocarpela*, древнейшие фоссилии, близость которых к Altingiaceae подтверждена кладистическим анализом, обнаружены на северо-востоке США и датированы 90 млн лет назад (Zhou et al., 2001).

Восточноазиатская клада Altingiaceae обособилась в раннем эоцене, около 50 (39.4–62.7) млн лет назад. Вполне вероятно, в это время существовал Берингский мост (Brikiatis, 2014), по которому могло осуществляться расселение в Азию. О связях между Северной Америкой и Восточной Азией свидетельствуют также фоссилии соплодий *Liquidambar changii*, которые были обнаружены на западе Северной Америки, но проявляют наибольшее сходство с восточноазиатским *L. acalycina* (Pigg et al., 2004).

Дизъюнкция между западноазиатским *L. orientalis* и североамериканскими видами рода, вероятно, вызвана расселением *Liquidambar* из Северной Америки в Европу по Североатлантическому мосту. Клады дивергировали в олигоцене около 26 (12.5–40.3) млн лет назад, тогда как в конце эоцена Североатлантический мост доподлинно существовал (Tiffney, 1985).

В неогене Altingiaceae были распространены в Европе (Manchester, 1999), о чем свидетельствуют фоссилии рода *Liquidambar* в Италии (Martinetto, 1998) и Грузии (Shatilova et al., 2016). Но последующие изменения климата вызвали вымирание представителей этого рода на большей части территории (Shatilova and Stuchlik, 1999).

Таким образом, обособившись на территории Северной Америки, Altingiaceae по Берингийскому мосту заселили Восточную Азию, а затем по Североатлантическому мосту — Европу.

В целом, эта реконструкция во многом совпадает с предложенными для «западной» клады рода *Liquidambar* (Donoghue et al., 2001) и семейства Altingiaceae (Ickert-Bond and Wen, 2006; Lai et al., 2018). Описанная схема расселения представлена на рис. 2.

3.3.2. Филогенетическая биогеография *Namamelidaceae s. s.*

Современный ареал семейства ареал семейства *Namamelidaceae s. s.* охватывает Восточную, Юго-Восточную и Центральную Азию, Южную и Восточную Африку, Северо-Восточную Австралию, восток Северной Америки, Центральную Америку и северо-запад Южной Америки (Takhtajan, 1966; 1980; 1987; 1997; 2009; Endress, 1993; Zhang and Lu, 1995; Rakotobe, 1996; Li, 1997; Meyer, 1997; Zhang et al., 2003; Judd et al., 2015; Shatilova et al., 2016; Stevens, 2017).

В соответствии с хронограммой (прил. 1.4 и 1.5) *Namamelidaceae s. s.* отделилось к середине верхнего мела, что подтверждается меловыми фоссилиями, обнаруженными в Европе (Mai, 2001) и Северной Америке (Magallon-Puebla et al., 1996; Magallón et al., 2001).

Базальное положение в *Namamelidaceae s. s.* занимает подсемейство *Exbucklandioideae*, затем *Mutilarioideae* и *Disanthoideae*, обособившиеся еще до начала кайнозоя. При этом древнейшие фоссилии *Exbucklandioideae* (*Rhodoleia cretacea* Knobl. & Mai (Mai, 2001)) и *Disanthoideae* (*Disanthus austriacus* Knobl. & Mai и *D. hercynicus* Knobl. & Mai (Knobloch and Mai, 1986)), датированные верхним мелом, обнаружены на территории Центральной Европы. Вероятно, предок *Namamelidaceae s. s.* проник на территорию современной Европы по Североатлантическому мосту, существовавшему в конце мезозоя (Brikiatis, 2016), после чего семейство быстро дивергировало, образовав современные подсемейства.

В настоящее время представители подсемейств *Exbucklandioideae*, *Mutilarioideae* и *Disanthoideae* встречаются на территории Восточной и Юго-Восточной Азии, как и большинство родов подсемейства *Namamelidoideae*, что предполагает общий для семейства вектор расселения с территории Европы в Азию.

По полученной оценке, подсемейство *Namamelidoideae* обособилось около 86 (83.2–88.7) млн лет назад. В палеогене *Namamelidoideae* обладало большим разнообразием (Shatilova and Stuchlik, 1999), и значительная часть родов образовалась, вероятно, в результате расселения по Евразии и последующей дивергенции.

Биогеографический интерес для нас представляют неазиатские роды: *Matudaea* (Loropetaleae), *Molinadendron* (Eustigmataeae), *Fothergilla* (Fothergillae), вся триба *Dicorypheae*, а также род с восточноазиатско-восточно-североамериканской дизъюнкцией ареала — *Namamelis* (*Namamelideae*). Таким образом, каждая триба, кроме *Corylopsideae*, имеет дизъюнктивный ареал.

Род *Namamelis* имеет дизъюнктивный ареал, включающий Восточную Азию и восток Северной Америки. Время дивергенции с трибой *Fothergillae* — около 51 (46.5–55.8) млн лет назад. На хронограмме базальное положение в роде занимает японский *H. japonica* Siebold & Zucc., а *H. mollis* Oliv. ex F. V. Forbes & Hemsl.

является сестринским для клады североамериканских видов. Это свидетельствует об азиатском происхождении рода. Североамериканская клада обособилась около 11 (3.8–19.1) млн лет назад, однако обнаруженные по обе стороны Берингийского моста фоссилии представителей рода *Hamamelis* датированы еще эоценом (Graham, 2018), что может свидетельствовать о неоднократном в прошлом расселении через Берингию с последующим вымиранием. В целом, наши результаты по роду *Hamamelis* согласуются с результатами отдельного исследования, посвященного изучению причин формирования дизъюнкций ареала данного рода (Xie et al., 2010). Отличия заключаются в следующем: в нашем случае времена дивергенции несколько выше, а базальное положение в роде занимает *H. japonica*, а не *H. mollis*.

Североамериканский род *Fothergilla* обособился около 49 (44.6–53.1) млн лет назад, в эоцене. В эоцене же представители данного рода встречались по обе стороны Берингийского моста (Radtke et al., 2005; Graham, 2018), что предполагает возможное расселение из Азии в Северную Америку через Берингию. Примерно в это время происходило разделение «западной» и «восточной» клад *Altingiaceae*.

В качестве альтернативного сценария для триб *Fothergilleae* и *Hamamelideae* можно предположить происхождение на территории Северной Америки и расселение через Берингию в Азию. Об этом могут свидетельствовать распространение *Fothergilla* и *Hamamelis* в эоцене по обеим сторонам Берингийского моста (Graham, 2018) и базальное положение *Fothergilla* в *Fothergilleae*. После этого *Fothergilleae* дивергировало на территории Азии, сформировав современные роды, а *Hamamelis* вымер на территории Северной Америки и вновь заселил ее в миоцене.

Триба *Dicorypheae*, по-видимому, обособилась около 51 (40.3–61.8) млн лет назад, когда представители *Hamamelidoideae* были широко распространены в Евразии (Zhang and Lu, 1995; Shatilova and Stuchlik, 1999). Представители трибы *Dicorypheae* распространены в Южном полушарии (Африка, Мадагаскар, Австралия), что могло бы свидетельствовать о гондванском происхождении, однако в Южном полушарии не найдено фоссилий, подтверждающих эту гипотезу (Zhang and Lu, 1995). Отсутствие палеоботанических данных существенно затрудняет реконструкцию истории расселения трибы. Базальное положение в трибе мадагаскарского рода *Dicoryphe* свидетельствует о первоначальном заселении Африки и Мадагаскара, а не Австралии, как предполагалось ранее (Rakotobe, 1996). Клада австралийских родов трибы обособилась около 30 (17.0–42.0) млн лет назад, и ее формирование является биогеографической загадкой. Расселение по территории Антарктиды маловероятно, поскольку все современные представители трибы являются исключительно тропическими растениями (Hewson, 1989; Endress, 1993), в то время как в Антарктиде с конца мела отмечается похолодание климата (Stame, 1994). Кроме того, начало распада Гондваны датируется периодом около 165 млн лет назад (McLoughlin, 2001), поэтому при гондванском викарном сценарии время диверсификации трибы должно было бы сдвинуться на существенно более ранний период. С учетом рассчитанного времени обособления австралийских родов (17.0–42.0 млн лет назад) расселение возможно только по территории Азии. Этот вариант климатически больше подходит на роль вероятного пути расселения *Dicorypheae*, однако для подтверждения этой версии требуются палеоботанические доказательства. В качестве альтернативного варианта можно предположить дальний транспорт диаспор из Африки в Австралию, однако его механизм неясен.

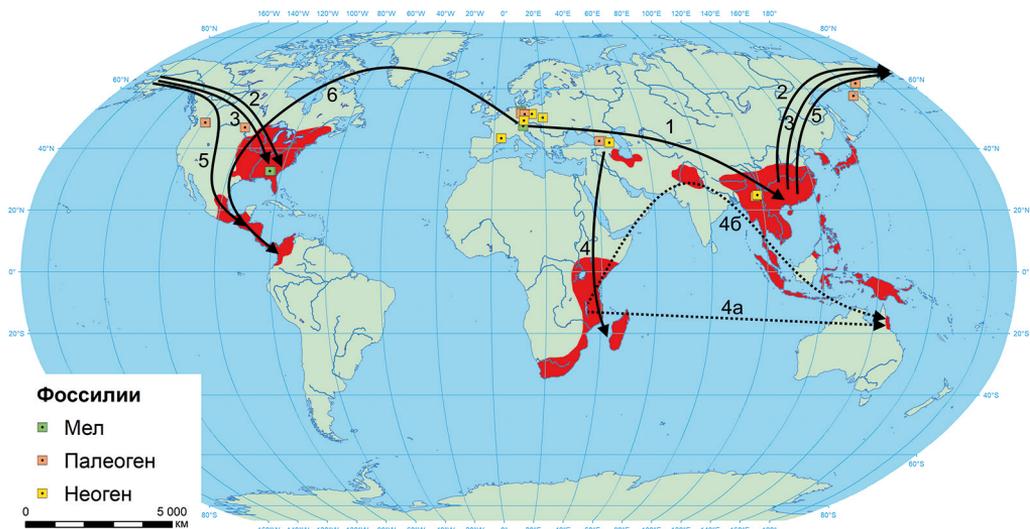


Рис. 3. Схема расселения семейства Hamamelidaceae s. s. Цифры и стрелки показывают последовательность и направление миграционных путей (составлено авторами).

В соответствии с полученной хронограммой около 29 (16.8–42.9) млн лет назад обособился центральноамериканский род *Molinadendron*, однако ископаемых данных по этому роду недостаточно. С учетом восточноазиатского распространения остальных родов трибы Eustigmatae можно предположить расселение по Берингскому мосту.

Почти идентичное время дивергенции (26 (12.0–41.2) млн лет назад) имеет род *Matudaea*, современный ареал которого включает Центральную Америку и северо-запад Южной Америки. Серединой олигоцена датированы фоссилии *Matudaea menzelii* Walther (Walther, 1980), обнаруженные в Германии. Это позволяет предположить трансатлантическую дизъюнкцию ареала. Примечательно, что время дивергенции родов *Matudaea* и *Maingaya* практически совпадает с таковым для клады североамериканских видов *Liquidambar* и западноазиатского *L. orientalis* (25.6 (12.5–40.3) млн лет назад), что может свидетельствовать об одновременной дивергенции в связи с расселением по Североатлантическому мосту, но в разных направлениях.

Похолодание и иссушение климата в неогене, а также четвертичные оледенения привели к полному вымиранию представителей Hamamelidoideae и других подсемейств Hamamelidaceae s. s. в Европе и к сокращению ареала в Азии и Северной Америке (Zhang and Lu, 1995; Shatilova and Stuchlik, 1999).

Предложенный сценарий расселения учитывает основные дизъюнкции ареала семейства Hamamelidaceae s. s. и предполагает минимум четыре независимых случая заселения Америки (*Matudaea*, *Molinadendron*, *Fothergilla*, *Hamamelis*) и однократные заселения Африки (*Dicoryphe* и *Trichocladus*) и Австралии (клада *Neostrearia* — *Noahdendron* — *Ostrearia*). Описанная модель расселения Hamamelidoideae представлена на рис. 3.

4. Выводы

1. Топологии оригинальных кладограмм, построенных с использованием методов максимальной экономии (прил. 1.2) и максимального правдоподобия (прил. 1.3), практически идентичны, что подтверждает достоверность реконструкции филогенеза исследованных таксонов. Намamelidaceae s. l. не является монофилетической группой, тогда как семейства Намamelidaceae s. s. и Altingiaceae монофилетичны.

2. Результаты проведенной оценки времен дивергенции (прил. 1.4) и меловые североамериканские фоссилии *Microaltingia apocarpela* (Zhou et al., 2001) свидетельствуют, что семейство Altingiaceae обособилось на территории Северной Америки около 95 млн лет назад. Восточноазиатская клада свидетельствует о расселении семейства по Берингийскому мосту в Восточную Азию, а более позднее обособление западноазиатского *Liquidambar orientalis* от североамериканских видов предполагает расселение по Североатлантическому мосту в Европу.

3. Полученная хронограмма (прил. 1.4) и фоссилии меловых представителей подсемейств Exbucklandioideae (*Rhodoleia cretacea* (Mai, 2001)) и Disanthoideae (*Disanthus austriacus* и *D. hercinicus* (Knobloch and Mai, 1986)) позволяют предположить, что семейство Намamelidaceae s. s. обособилось около 90 млн лет назад на территории современной Европы и быстро (в масштабах геологического времени) дивергировало, образовав современные подсемейства.

4. Подсемейства Exbucklandioideae, Mytilarioideae и Disanthoideae имеют схожую биогеографическую историю: европейское происхождение (древнейшие фоссилии представителей *Rhodoleia* и *Disanthus* обнаружены в Центральной Европе (Knobloch and Mai, 1986; Mai, 2001)), расселение по значительной части Евразии, вымирание на большей части ареала и современное произрастание в Восточной и Юго-Восточной Азии — областях, которые можно рассматривать в качестве рефугиумов.

5. Подсемейство Намamelidoideae имеет сложную биогеографическую историю, которая включает заселение Африки и Мадагаскара, Австралии представителями трибы Discogurtheae и, по-видимому, четыре случая заселения Северной Америки таксонами из триб Fothergilleae, Намamelideae, Eustigmataeae и Loropetaleae с преимущественно азиатским распространением (прил. 1.2 и 1.3).

Литература/References

- APG (1998). An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85 (4), 531–553. <https://doi.org/10.2307/2992015>
- APG II (2003). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 114 (4), 399–436. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- APG III (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161 (2), 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- APG IV (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181 (1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

- Benedict, J. C., Pigg, K. B. and DeVore, M. L. (2008). *Hamawilsonia boglei* gen. et sp. nov. (Hamamelidaceae) from the late Paleocene Almont flora of central North Dakota. *International Journal of Plant Sciences*, 169 (5), 687–700. <https://doi.org/10.1086/533607>
- Benson, D. A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J. and Sayers, E. W. (2013). GenBank. *Nucleic Acids Research*, 41 (D1), D36–D42. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1195>
- Bessey, C. E. (1915). The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 2 (1–2), 109–164. <https://doi.org/10.2307/2990030>
- Bouckaert, R., Vaughan, T. G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F. K., Müller, N. F., Ogilvie, H. A., du Plessis, L., Popinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M. A., Wu, C.-H., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T. and Drummond, A. J. (2019). BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 15 (4), e1006650. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>
- Brikiatis, L. (2014). The De Geer, Thulean and Beringia routes: key concepts for understanding early Cenozoic biogeography. *Journal of Biogeography*, 41 (6), 1036–1054. <https://doi.org/10.1111/jbi.12310>
- Brikiatis, L. (2016). Late Mesozoic North Atlantic land bridges. *Earth-Science Reviews*, 159, 47–57. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.05.002>
- Brundin, L. Z. (1988). Phylogenetic biogeography. In: A. A. Myers, P. S. Giller, ed., *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. London and New York: Chapman and Hall, 343–369.
- Christenhusz, M. J. and Byng, J. W. (2016). The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261 (3), 201–217. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>
- Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L. and Fan, J.-X. (2013). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36 (3), 199–204.
- Cohen, K. M., Harper, D. A. T., Gibbard, P. L. and Fan, J.-X. (2018). *International Chronostratigraphic Chart*. International Commission on Stratigraphy.
- Cox, C. B., Moore, P. D. and Ladle, R. J. (2016). *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. Hoboken: Wiley-Blackwell.
- Crame, J. A. (1994). Evolutionary History of Antarctica. In: G. Hempel, ed., *Antarctic Science*. Berlin and Heidelberg: Springer, 188–214.
- Crisci, J. V., Katinas, L. and Posadas, P. (2003). *Historical biogeography: an introduction*. Cambridge: Harvard University Press.
- Cronquist, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press.
- Dong, J., Sun, B., Mao, T., Yan, D., Liu, C., Wang, Z. and Jin, P. (2018). *Liquidambar* (Altingiaceae) and associated insect herbivory from the Miocene of southeastern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 497, 11–24. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.02.001>
- Donoghue, M. J., Bell, C. D. and Li, J. (2001). Phylogenetic patterns in Northern Hemisphere plant geography. *International Journal of Plant Sciences*, 19 (S6), S41–S52. <https://doi.org/10.1086/323278>
- Edgar, R. C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32 (5), 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Eichler, A. W. (1876). *Syllabus der Vorlesungen über Phanerogamenkunde*. Kiel: Schwerts'sche Buchhandlung.
- Endress, P. K. (1970). Die Infloreszenzen der apetalen Hamamelidaceen, ihre grundsätzliche morphologische und systematische Bedeutung. *Botanische Jahrbücher für Systematik*, 90, 1–54.
- Endress, P. K. (1989). A suprageneric taxonomic classification of the Hamamelidaceae. *Taxon*, 38 (8), 371–376. <https://doi.org/10.2307/1222267>
- Endress, P. K. (1993). Hamamelidaceae. In: K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich, ed., *The families and genera of vascular plants. Vol. 2. Flowering Plants. Dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid Families*. Berlin, Heidelberg and New York: Springer-Verlag, 322–331.
- Engler, A. (1892). *Syllabus der Vorlesungen über spezielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. Eine Uebersicht über das gesammte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen*. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Farris, J. S. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 19 (1), 83–92. <https://doi.org/10.1093/sysbio/19.1.83>

- Felsenstein, J. (1981). Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, 17 (6), 368–376. <https://doi.org/10.1007/BF01734359>
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39 (4), 783–791. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- Feng, Y.-X., Chen, Z.-D., Wang, X.-Q., Pan, K.-Y. and Hong, D.-Y. (1999). A taxonomic revision of the *Loropetalum-Tetrathyrum* complex and its systematic position in the Hamamelidoideae, based on morphology and ITS sequence data. *Taxon*, 48 (4), 689–700. <https://doi.org/10.2307/1223640>
- Fitch, W.M. (1971). Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20 (4), 406–416. <https://doi.org/10.1093/sysbio/20.4.406>
- GenBank (2013). *Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information*. [online] Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> [Accessed 25 Mar. 2019].
- Gernhard, T. (2008). The conditioned reconstructed process. *Journal of Theoretical Biology*, 253 (4), 769–778. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.04.005>
- Graham, A. (2018). The role of land bridges, ancient environments, and migrations in the assembly of the North American flora. *Journal of Systematics and Evolution*, 56 (5), 405–429. <https://doi.org/10.1111/jse.12302>
- Hao, R. and Wei, H. (1998). A new combination in Hamamelidaceae. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 36 (1), 80.
- Hao, R., Wei, H. and Liu, W. (1996). Floral morphology of *Shaniodendron* (Hamamelidaceae) and its taxonomic significance. *Journal of Plant Resources and Environment*, 5 (1), 38–42.
- Heads, M. (2012). *Molecular Panbiogeography of the Tropics*. Berkeley: University of California Press.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. Urbana: University of Illinois Press.
- Hermesen, E. J., Nixon, K. C. and Crepet, W.L. (2006). The impact of extinct taxa on understanding the early evolution of angiosperm clades: an example incorporating fossil reproductive structures of Saxifragales. *Plant Systematics and Evolution*, 260 (2–4), 141–169. <https://doi.org/10.1007/s00606-006-0441-x>
- Hewson, H.J. (1989). Hamamelidaceae. In: A. S. George, ed., *Flora of Australia*. Vol. 3. *Hamamelidales to Casuarinales*. Canberra: Australian Government Publishing Service, 1–4.
- Huang, J., Shi, G.-L., Su, T. and Zhou, Z.-K. (2017). Miocene *Exbucklandia* (Hamamelidaceae) from Yunnan, China and its biogeographic and palaeoecologic implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 244, 96–106. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.10.004>
- Hutchinson, J. (1969). *Evolution and phylogeny of flowering plants. Dicotyledons: facts and theory*. London and New York: Academic Press.
- Ickert-Bond, S.M., Pigg, K.B. and Wen, J. (2005). Comparative infructescence morphology in *Liquidambar* (Altingiaceae) and its evolutionary significance. *American Journal of Botany*, 92 (8), 1234–1255. <https://doi.org/10.3732/ajb.92.8.1234>
- Ickert-Bond, S.M., Pigg, K.B. and Wen, J. (2007). Comparative infructescence morphology in *Altingia* (Altingiaceae) and discordance between morphological and molecular phylogenies. *American Journal of Botany*, 94 (7), 1094–1115. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.7.1094>
- Ickert-Bond, S.M. and Wen, J. (2006). Phylogeny and biogeography of Altingiaceae: evidence from combined analysis of five non-coding chloroplast regions. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39 (2), 512–528. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.12.003>
- Ickert-Bond, S.M. and Wen, J. (2013). A taxonomic synopsis of Altingiaceae with nine new combinations. *PhytoKeys*, 31, 21–61. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.31.6251>
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. and Donoghue, M.J. (2015). *Plant systematics: A phylogenetic approach*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Jukes, T.H. and Cantor, C.R. (1969). Evolution of protein molecules. In: H.N., Munro, ed., *Mammalian protein metabolism*. Vol. 3. New York and London: Academic Press, 21–132.
- Knobloch, E. and Mai, D.H. (1986). *Monographie der Früchte und Samen in der Kreide von Mitteleuropa*. Prague: Ústřední Ústav Geologický Akademii.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. and Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35 (6), 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lai, Y.-J., Li, S.-J. and Wang, W.-M. (2018). Evolutionary trends in leaf morphology and biogeography of Altingiaceae based on fossil evidence. *Palaeoworld*, 27 (3), 415–422. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2018.06.002>

- Li, J. (1997). *Systematics of the Hamamelidaceae based on morphological and molecular evidence*. Dr. Sci. University of New Hampshire.
- Li, J. (2008). Molecular phylogenetics of Hamamelidaceae: evidence from DNA sequences of nuclear and chloroplast genomes. In: A. K. Sharma, A. Sharma, ed., *Plant genome: biodiversity and evolution. Vol. 1e. Phanerogams — Angiosperm*. Enfield, Jersey and Plymouth: Science Publishers, 227–250.
- Li, J. and Bogle, A. L. (2001). A new suprageneric classification system of the Hamamelidoideae based on morphology and sequences of nuclear and chloroplast DNA. *Harvard Papers in Botany*, 5 (2), 499–515.
- Li, J., Bogle, A. L. and Donoghue, M. J. (1999a). Phylogenetic relationships in the Hamamelidoideae inferred from sequences of *trn* non-coding regions of chloroplast DNA. *Harvard Papers in Botany*, 4 (1), 343–356.
- Li, J., Bogle, A. L. and Klein, A. S. (1999b). Phylogenetic relationships of the Hamamelidaceae inferred from sequences of internal transcribed spacers (ITS) of nuclear ribosomal DNA. *American Journal of Botany*, 86 (7), 1027–1037.
- Li, J., Bogle, A. L. and Klein, A. S. (1999c). Phylogenetic relationships in the Hamamelidaceae: Evidence from the nucleotide sequences of the plastid gene *matK*. *Plant Systematics and Evolution*, 218 (3–4), 205–219.
- Li, J., Bogle, A. L., Klein, A. S. and Donoghue, M. J. (2000). Phylogeny and biogeography of *Hamamelis* (Hamamelidaceae). *Harvard Papers in Botany*, 5 (1), 171–178.
- Li, J., Bogle, A. L., Klein, A. S. and Pan, K.-Y. (1997). Close relationship between *Shaniodendron* and *Parrotia* (Hamamelidaceae), evidence from its sequences of nuclear ribosomal DNA. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 35 (6), 481–493.
- Magallón, S., Herendeen, P. S. and Crane, P. R. (2001). *Androdecidua endressii* gen. et sp. nov., from the Late Cretaceous of Georgia (United States): further floral diversity in Hamamelidoideae (Hamamelidaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 162 (4), 963–983. <https://doi.org/10.1086/320770>
- Magallon-Puebla, S., Herendeen, P. S. and Endress, P. K. (1996). *Allonia decandra*: Floral remains of the tribe Hamamelideae (Hamamelidaceae) from Campanian strata of southeastern USA. *Plant Systematics and Evolution*, 202 (3–4), 177–198. <https://doi.org/10.1007/BF00983381>
- Mai, D. H. (2001). The fossils of *Rhodoleia* Champion (Hamamelidaceae) in Europe. *Acta Palaeobotanica*, 41 (2), 161–176.
- Manchester, S. R. (1999). Biogeographical relationships of North American tertiary floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86 (2), 472–522. <https://doi.org/10.2307/2666183>
- Martinetto, E. (1998). East Asian elements in the Plio-Pleistocene floras of Italy. In: A. Zhang, W. Sugong, ed., *Proceedings of the International Symposium on Floristic Character Diversity of East Asian Plants*. Berlin: Springer Verlag, 71–87.
- Maslova, N. P. (1995). Genus *Parrotiopsis* (Niedz.) Schneid. (Hamamelidaceae R. Brown) — The First Record in the Tertiary from Eastern Asia. *Paleontological Journal*, 29 (2A), 159–166.
- Maslova, N. P. (2010). Systematics of fossil platanoids and hamamelids. *Paleontological Journal*, 44 (11), 1379–1466. <https://doi.org/10.1134/S0031030110110018>
- Maslova, N. P., Kodrul, T. M., Herman, A. B., Tu, M., Liu, X. and Jin, J. (2019). A new species of *Liquidambar* (Altingiaceae) from the late Eocene of South China. *Journal of Plant Research*, 132 (2), 223–236. <https://doi.org/10.1007/s10265-019-01091-0>
- Maslova, N. P., Kodrul, T. M., Song, Y., Volkova, L. D. and Jin, J. (2015). *Liquidambar maomingensis* sp. nov. (Altingiaceae) from the late Eocene of South China. *American Journal of Botany*, 102 (8), 1356–1370. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500019>
- McLoughlin, S. (2001). The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany*, 49 (3), 271–300.
- Melikian, A. P. (1973). The anatomy of seed coat and systematics of the family Hamamelidaceae. *Biologicheskii zhurnal Armenii*, 26 (3), 104–105. (In Russian)
- Meyer, F. G. (1997). Hamamelidaceae. In: Flora of North America Editorial Committee, ed., *Flora of North America: North of Mexico. Vol. 3. Magnoliophyta: Magnoliidae and Hamamelidae*. New York and Oxford: Oxford University Press, 362–367.
- Morrone, J. J. (2008). *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*. New York: Columbia University Press.
- Morrone, J. J. and Crisci, J. V. (1995). Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26 (1), 373–401. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.26.110195.002105>

- Okonechnikov, K., Golosova, O. and Fursov, M. (2012). Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics*, 28 (8), 1166–1167. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>
- Oskolski, A. A., Kodrul, T. M. and Jin, J. (2012). *Altingioxylon hainanensis* sp. nov.: earliest fossil wood record of the family Altingiaceae in Eastern Asia and its implications for historical biogeography. *Plant Systematics and Evolution*, 298 (3), 661–669. <https://doi.org/10.1007/s00606-011-0575-3>
- Pigg, K. B., Ickert-Bond, S. M. and Wen, J. (2004). Anatomically preserved *Liquidambar* (Altingiaceae) from the middle Miocene of Yakima Canyon, Washington state, USA, and its biogeographic implications. *American Journal of Botany*, 91 (3), 499–509. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.3.499>
- Qiu, Y.-L., Chase, M. W., Hoot, S. B. and Conti, E. (1998). Phylogenetics of the Hamamelidae and their allies: parsimony analyses of nucleotide sequences of the plastid gene *rbc L*. *International Journal of Plant Sciences*, 159 (6), 891–905. <https://doi.org/10.1086/314084>
- Radtke, M. G., Pigg, K. B. and Wehr, W. C. (2005). Fossil *Corylopsis* and *Fothergilla* leaves (Hamamelidaceae) from the lower Eocene flora of Republic, Washington, USA, and their evolutionary and biogeographic significance. *International Journal of Plant Sciences*, 166 (2), 347–356. <https://doi.org/10.1086/427483>
- Rakotobe, E. A. (1996). Le genre endémique malgache *Dicoryphe* Du Petit-Thouars (Hamamelidaceae): repartition et phytogéographie. In: W. R. Lourenço, ed., *Biogéographie de Madagascar*. Paris: ORSTOM, 177–182.
- Rannala, B. and Yang, Z. (1996). Probability distribution of molecular evolutionary trees: a new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution*, 43 (3), 304–311. <https://doi.org/10.1007/BF02338839>
- Rendle, A. B. (1904). *The classification of flowering plants. Vol. 2. Dicotyledons*. Cambridge: University Press.
- Shatilova, I., Rukhadze, L. and Kokolashvili, I. (2016). *Representatives of the family Hamamelidaceae in Neogene of Georgia*. Tbilisi: Georgian National Museum.
- Shatilova, I. I. and Stuchlik, L. (1999). Palaeobotanical data to the history of the family Hamamelidaceae. *Acta Palaeobotanica*, 2, 649–651.
- Shi, S., Chang, H. T., Chen, Y., Qu, L. and Wen, J. (1998). Phylogeny of the Hamamelidaceae based on the ITS sequences of nuclear ribosomal DNA. *Biochemical Systematics and Ecology*, 26 (1), 55–69. [https://doi.org/10.1016/S0305-1978\(97\)00075-6](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(97)00075-6)
- Sievers, F., Wilm, A., Dineen, D., Gibson, T. J., Karplus, K., Li, W., Lopez, R., McWilliam, H., Remmert, M., Söding, J., Thompson, J. D. and Higgins, D. G. (2011). Fast, scalable generation of high-quality protein multiple sequence alignments using Clustal Omega. *Molecular Systems Biology*, 7 (1), 539. <https://doi.org/10.1038/msb.2011.75>
- Stevens, P. F. (2017). *Angiosperm Phylogeny Website. Version 14*. [online] Available at: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APWeb/> [Accessed 16 Apr. 2019].
- Swofford, D. L. and Bell, C. D. (2017). *PAUP* manual*. [online] Available at: <https://phylosolutions.com/paup-documentation/paupmanual.pdf> [Accessed 1 Jun. 2019].
- Takhtajan, A. L. (1966). *System and phylogeny of flowering plants*. Moscow and Leningrad: Nauka Publ. (In Russian)
- Takhtajan, A. L. (1980). Witch-hazel family (Hamamelidaceae). In: A. L. Takhtajan, ed., *Zhizn' rastenii. V 6-ti t. T. 5. Ch. 1. Tsvetkovye rasteniia*. Moscow: Prosveshchenie Publ., 235–242. (In Russian)
- Takhtajan, A. L. (1987). *System of Magnoliophyta*. Leningrad: Nauka Publ. (In Russian)
- Takhtajan, A. L. (1997). *Diversity and classification of flowering plants*. New York: Columbia University Press.
- Takhtajan, A. L. (2009). *Flowering plants*. Springer Science+Business Media.
- Tamura, K. and Nei, M. (1993). Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. *Molecular Biology and Evolution*, 10 (3), 512–526. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040023>
- Tank, D. C., Eastman, J. M., Pennell, M. W., Soltis, P. S., Soltis, D. E., Hinchliff, C. E., Brown, J. W., Sessa, E. B. and Harmon, L. J. (2015). Nested radiations and the pulse of angiosperm diversification: increased diversification rates often follow whole genome duplications. *New Phytologist*, 207 (2), 454–467. <https://doi.org/10.1111/nph.13491>
- Tiffney, B. H. (1985). The Eocene North Atlantic land bridge: its importance in Tertiary and modern phyto-geography of the Northern Hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum*, 66 (2), 243–273.
- van Veller, M. G. P., Brooks, D. R. and Zandee, M. (2003). Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. *Journal of Biogeography*, 30 (3), 319–329. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00808.x>

- Vink, W. (1957). Hamamelidaceae. In: C. G. G. J. van Steenis, ed., *Flora Malesiana. Ser. I. Vol. 5*. Djakarta: Noordhoff-Kolff N. V., 363–379.
- Walther, H. (1980). *Matudaea menzelii* Walther, ein neues neotropisches Goelement in der Tertiärflora Mitteleuropas. *Flora*, 170 (5–6), 498–516. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)31236-7](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)31236-7)
- Wen, J. and Shi, S. (1999). A phylogenetic and biogeographic study of *Hamamelis* (Hamamelidaceae), an eastern Asian and eastern North American disjunct genus. *Biochemical Systematics and Ecology*, 27 (1), 55–66. [https://doi.org/10.1016/S0305-1978\(98\)00067-2](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(98)00067-2)
- Wettstein, R. (1924). *Handbuch der Systematischen Botanik*. Leipzig: Franz Deuticke.
- Wiley, E. O. and Lieberman, B. S. (2011). *Phylogenetics: theory and practice of phylogenetic systematics*. Hoboken: Wiley-Blackwell.
- Wu, J., Sun, B., Liu, Y.-S., Xie, S. and Lin, Z. (2009). A new species of *Exbucklandia* (Hamamelidaceae) from the Pliocene of China and its paleoclimatic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 155 (1–2), 32–41. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2008.12.015>
- Wu, J., Zhao, Z., Li, Q., Liu, Y., Xie, S., Ding, S. and Sun, B. (2015). A new species of *Rhodoleia* (Hamamelidaceae) from the upper Pliocene of West Yunnan, China and comments on phytogeography and insect herbivory. *Acta Geologica Sinica*, 89 (5), 1440–1452. <https://doi.org/10.1111/1755-6724.12556>
- Xie, L., Yi, T.-S., Li, R., Li, D.-Z. and Wen, J. (2010). Evolution and biogeographic diversification of the witch-hazel genus (*Hamamelis* L., Hamamelidaceae) in the Northern Hemisphere. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56 (2), 675–689. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.02.018>
- Yang, Z. and Rannala, B. (1997). Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov Chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution*, 14 (7), 717–724. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025811>
- Zhang, Z.-Y. and Lu, A.-M. (1995). Hamamelidaceae: geographic distribution, fossil history and origin. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 33 (4), 313–339.
- Zhang, Z.-Y., Zhang, H. and Endress, P.K. (2003). Hamamelidaceae. In: Z. Wu, P.H. Raven, ed., *Flora of China. Vol. 9. Pittosporaceae through Connaraceae*. St. Louis: Science Press; Beijing: Missouri Botanical Garden Press, 18–42.
- Zhao, L.-C. and Li, D.-Y. (2008). Anatomically preserved seeds of *Corylopsis* (Hamamelidaceae) from the Miocene of Yunnan, China, and their phytogeographic implications. *International Journal of Plant Sciences*, 169 (3), 483–494. <https://doi.org/10.1086/526461>
- Zheng, Y. and Wiens, J. J. (2015). Do missing data influence the accuracy of divergence-time estimation with BEAST? *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 85, 41–49. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.02.002>
- Zhou, Z.-K., Crepet, W. L. and Nixon, K. C. (2001). The earliest fossil evidence of the Hamamelidaceae: Late Cretaceous (Turonian) inflorescences and fruits of Altingioideae. *American Journal of Botany*, 88 (5), 753–766. <https://doi.org/10.2307/2657028>
- Zuckerkandl, E. and Pauling, L. B. (1962). Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity. In: M. Kasha, B. Pullman, ed., *Horizons in Biochemistry*. New York: Academic Press, 189–225.

Статья поступила в редакцию 2 июня 2019 г.
Статья рекомендована в печать 10 февраля 2020 г.

Контактная информация:

Бобров Алексей Владимирович — avfch_bobrov@mail.ru
Рослов Максим Станиславович — maxim.roslov@gmail.com
Романов Михаил Сергеевич — romanovmikhail@hotmail.com

Phylogenetic biogeography of Hamamelidaceae s. l. based on molecular data*

A. V. Bobrov¹, M. S. Roslov¹, M. S. Romanov²

¹ Lomonosov Moscow State University,

1, Leninskie Gory, Moscow, 119991, Russian Federation

² Tsytin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences,

4, Botanicheskaya ul., Moscow, 127276, Russian Federation

For citation: Bobrov, A. V., Roslov, M. S., Romanov, M. S. (2020). Phylogenetic biogeography of Hamamelidaceae s. l. based on molecular data. *Vestnik of Saint Petersburg University. Earth Sciences*, 65 (2), 224–244. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.201> (In Russian)

The Hamamelidaceae s. l. consists of 27–31 genera and about 100 species that are disjunctly distributed in Western, Southern, Eastern and Southeast Asia, North, Central and South America, Eastern Africa and Northeastern Australia. Phylogenetic relationships were reconstructed among the 51 species from 28 genera of Hamamelidaceae s. l. and 4 outgroups — *Itea chinensis* (Iteaceae), *Paeonia brownii* and *P. lactiflora* (Paeoniaceae), *Cercidiphyllum japonicum* (Cercidiphyllaceae) and *Daphniphyllum oldhamii* (Daphniphyllaceae) as the outgroup. Phylogenetic analysis was conducted based on maximum parsimony and maximum likelihood methods. Six sequences were used in the molecular analysis including one nuclear (*ITS-5.8S rRNA*) and five chloroplast (*matK*, *rbcL*, *trnL-trnF*, *psaA-ycf3*, *psbA-trnH*) DNA. The results indicate that Hamamelidaceae s. l. forms a paraphyletic clade, but Altingiaceae and Hamamelidaceae s. s. are monophyletic. Based on the calibration of the phylogenetic tree with fossil records, a hypothesis is proposed on the phylogenetic biogeography of Hamamelidaceae s. l. It is supposed that Altingiaceae originated in North America 95 mya and spread first to Eastern Asia across the Bering Land Bridge, and then to Europe across the North Atlantic Land Bridge. The Hamamelidaceae s. s. separated from Altingiaceae about 90 mya in Europe and has a complex biogeographical history, which includes dispersal to Africa and Madagascar, Australia, and four independent cases of dispersal to North America of taxa from different Hamamelidoideae tribes.

Keywords: Altingiaceae, biogeography, disjunct distribution, dispersal history, divergence times, Hamamelidaceae, phylogeny.

Received: June 2, 2019

Accepted: February 10, 2020

Contact information:

Alexey V. Bobrov — avfch_bobrov@mail.ru

Maxim S. Roslov — maxim.roslov@gmail.com

Mikhail S. Romanov — romanovmikhail@hotmail.com

* The work was carried out within the state assignment of Lomonosov Moscow State University (No. AAAA-A16-116032810082-6) and Main Botanical Garden (No. 18-118021490111-5) at the Unique Scientific Installation Fund Greenhouse.