

УДК: 573.6: 582.736: 581.93

Обзор и таксономическая ревизия трибы *Varhieae* Yakovl. (Fabaceae)

©2020. М.Ю. Гончаров¹, Г.П. Яковлев¹

¹ Санкт-Петербургский государственный университет Министерства здравоохранения Российской Федерации, Санкт-Петербург, Россия

* e-mail: mikhail.goncharov@pharminnotech.com

Поступила в редакцию 14.09.2020 г.

После доработки 26.09.2020 г.

Принята к публикации 27.09.2020 г.

В статье дан обзор небольшой архаичной трибы *Varhieae* (Fabaceae, Fabales). Исследование посвящено ревизии родов, входящих в *Varhieae*, и филогенетическим взаимоотношениям между ними, установленным на основе морфологических, анатомических, палинологических и молекулярных признаков. Оно проводилось на базе изучения около 5000 гербарных листов в 12 ботанических учреждениях Европы и Африки. При выполнении работы использовались морфолого-географический метод, а также метод молекулярно-филогенетического анализа. Приведены сведения о морфологических особенностях входящих в трибу видов, их географическом распространении и химическом составе. Представлены результаты проведенного филогенетического анализа. По его данным, на основании морфологических и молекулярных признаков можно утверждать, что триба *Varhieae* является монофилетической группой, занимающей относительно изолированное положение среди подсемейства мотыльковых. Высказаны предложения относительно новой структуры трибы. Обосновано выделение внутри нее нескольких филогенетических линий, базальное положение род *Dalhousiea*. Обозначены дальнейшие направления работы.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: триба *Varhieae*; интрон *trnL*; ген *matK*; секции *Macrobarphia* и *Bracteolaria*; анализ новых массивов данных; филогенетические отношения внутри рода; морфолого-географический метод; молекулярно-филогенетический анализ

DOI: 10.17816/phf44074/2713-153X-2020-3-2-89-95

СОКРАЩЕНИЯ:

LPWG – Legume Phylogeny Working Group;

LMWG – Legume Morphology Working Group;

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота;

СТАВ – цетилтриметиламмонийбромид;

DMDP – 2,5 дигидроксиметил, 3-4 – дигидроксипирролидин

ВВЕДЕНИЕ

В систематике огромного (около 20000 видов) и одного из наиболее значимых для человека семейства бобовые (Fabaceae) в последнее время произошли значительные изменения. Причиной этого стало наступление в систематике и филогении молекулярной эпохи. Оказался доступным для анализа новый массив данных, связанный с расшифровкой первичных нуклеотидных последовательностей ДНК [1]. Новые технологии и подходы значительно расширили знания в таких традиционных разделах ботаники, как морфология, анатомия, палинология, химия растений. Все это привело к появлению и опубликованию в 2017 году новой системы семейства Fabaceae [2].

Структура наиболее крупного подсемейства Faboideae (Papilionoideae) в связи с этим тоже весьма изменилась. На сегодняшний день, по результатам целого ряда филогенетических исследований последних лет, оно включает 38 триб. Авторы новой системы постулируют положение: таксономический статус стоит придавать только монофилетическим группам [1]. Новая классификация является результатом интеграции морфологических (в широком смысле) и молекулярных данных.

Тем не менее, в систематике мотыльковых остается много вопросов. Они касаются установления филогенетического родства между трибами, их объема, вопросов номенклатуры, уточнения внутривидовых отношений в крупных родах [1].

Триба *Varphiae* Yakovl. – небольшая архаичная и весьма изолированная группа. Она включает типовой род *Varphia* (53 вида), а также небольшие роды: *Airyantha* (два вида), *Varphiastrum* (один вид), *Bowringia* (четыре вида), *Dalhousiea* (два вида) и *Leucomphalos* (один вид). Представители трибы встречаются только на территории тропиков Старого Света, в основном – в Африке и на Мадагаскаре [1]. Из-за архаичности и морфологической своеобразности ее представителей и положения трибы в подсемействе она является очень интересным объектом для изучения.

Исследование посвящено ревизии родов, входящих в *Varphiae*, и филогенетическим взаимоотношениям между ними, установленными на основе морфологических, анатомических, палинологических и молекулярных признаков [1].

Вышеперечисленные роды традиционно относили к довольно крупной трибе *Sophoreae* s.l., включавшей

большинство мотыльковых, обладающих архаичными признаками. В 1972 году Г.П. Яковлев впервые описал отдельную трибу *Varphiae*, Polhill (1994), сохранив *Sophoreae* s.l., разделил на восемь неформальных групп. В том числе выделил «*Varphia group*», совпадающую по составу с *Varphiae* [3].

Во время работы над проектом «*Legumes of the World*» на основании данных анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* было подтверждено предположение о не монофилетическом характере таксона *Sophoreae* s.l., который в свете этих данных распался на несколько монофилетических групп – «клад», не имеющих формального таксономического ранга [4]. Представители *Varphiae* образовали отдельную кладу («*Varphia clade*»). На общем филогенетическом дереве подсемейства она занимает сестринскую базальную позицию по отношению к так называемой «*Old World clade*», включающей большинство филогенетически продвинутых триб мотыльковых. При этом к «*Varphia clade*» был добавлен монотипный род *Varphiopsis*, традиционно относившийся к трибе *Swartzieae* s.l. [1].

Таким образом, объем трибы и ее положение внутри подсемейства за последние 10–15 лет стали относительно ясны. Однако внутренняя структура группы, равно как и число родов, входящих в ее состав, до сих пор остаются весьма неясными [1].

Если говорить о практической значимости, нужно упомянуть что древесина ряда видов трибы достаточно широко используется в Африке и экспортируется в Европу. Некоторые виды служат источниками растительных красок, а листья и плоды ряда представителей применяются в традиционных африканских медицинских системах, официальных в некоторых странах, и могут быть источниками лекарственного растительного сырья и биологически активных веществ (табл. 1). Выявление филогенетических отношений внутри рода позволит выявить потенциально ценные в этом отношении виды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основными методами при выполнении работы являлись морфолого-географический метод, основанный на изучении гербарных образцов, а также метод молекулярно-филогенетического анализа.

Фармакологическая активность различных видов рода *Varphia* s.s.
Pharmacological activity of various species of the genus *Varphia* s.s.

Табл. 1.
Table 1.

Виды	Страны и регионы	Фармакологическое действие
	Кот д'Ивуар	Антиастматическое
<i>B. nitida</i>	Нигерия	Запирающее, антимикробное, противогрибковое, противопаразитарное, седативное, противовоспалительное, ранозаживляющее
	Гана	Противомикробное, запирающее
<i>B. racemosa</i>	ЮАР	Гипогликемическое
<i>B. pubescens</i>	Нигерия	Противомаларийное, жаропонижающее, противовоспалительное
<i>B. macrocalyx</i>	Танзания	Запирающее, противомикробное
<i>B. massaiensis</i>	Ботсвана	Противомикробное, противогрибковое
<i>B. kirkii</i>	Танзания	Противомикробное, противовоспалительное

При анализе таксонов на уровне видов и внутривидовых категорий мы следовали политипической концепции вида. Для таксонов, произрастающих в тропиках (прежде всего, приуроченных к влажным лесам или близким к ним экотопам), нам кажется наиболее подходящим статус вида как совокупности относительно изолированных популяций, чаще всего имеющих подвидовой ранг [1]. У растений влажного тропического леса даже относительно небольшой с географической точки зрения разрыв между популяциями делает маловероятной возможность репродуктивного контакта между их представителями. С другой стороны, представители таких изолированных популяций обычно морфологически очень схожи. Различия между ними имеют, скорее всего, адаптивное значение, связанное с особенностями микроклимата конкретных мест обитания. Признаки же, выделяемые нами, как значимые на видовом уровне, являются у них общими [1].

При проведении таксономической ревизии трибы мы, в основном, следовали рекомендациям, предложенным коллективами по изучению бобовых – LPWG и LMWG. Они заключаются в придании таксономического статуса на уровне триб, подтриб и родов только монофилетическим группам, которые при этом обладают одним или несколькими уникальными в пределах группы морфологическими, анатомическими или палинологическими признаками [1].

Исследование проводилось на базе 12 ботанических учреждений Европы и Африки. Всего было изучено около 5000 гербарных листов. Итогом стала коллекция фотоизображений гербарных экземпляров, насчитывающая более 2500 фотографий, включая практически все типовые материалы [1].

Гербарные образцы для выделения ДНК были отобраны во время визита в Royal Botanic Gardens, Kew в 2009 и 2011 годах с разрешения куратора коллекции семейства бобовых Mr. G. P. Lewis. Объектами исследования служили листья от гербарных экземпляров, собранных не ранее 1981 года. Преимущество при выборе отдавали видам, для которых ранее полностью отсутствовали молекулярные данные [1].

Аликвоты ДНК были любезно предоставлены Mr. Laslo Csiba (Jodrell Laboratory, Molecular Systematic Section, Royal Botanic Gardens, Kew). Объем аликвот составлял от 60 до 90 микролитров. При выделении ДНК использовался модифицированный СТАВ-метод [5].

Для исследования нами был избран интрон *trnL* (UAA) и ген *matK* хлоропластного генома. В анализ, помимо данных, полученных авторами, были включены последовательности из базы данных GenBank. Выравнивание последовательностей проводили на основе программы ClustalW, входящей в пакет программ MEGA 5 и MEGA 6 [6,7], и корректировали вручную. Анализ матрицы данных проводили с помощью методов максимальной парсимонии [8]. При построении филограммы использовали пакеты программ TNT и WinClade [9]. Филогенетические деревья строили методом максимальной парсимонии и тестировали бутстреп-методом с 1000 репликаций [10]. Картирование эволюции морфологических признаков с использованием топологии результирующего дерева, построенного по результатам молекулярно-филогенетического анализа, проводили на основании пакета программ WinClade [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Виды *Baphieae* – небольшие (реже – средних размеров) деревья, кустарники (часто – вьющиеся) или древесные лианы до 15–20 м длиной. Листья всегда однолисточковые, без прилистников (кроме видов *Airyantha*), с прерывистыми (редко непрерывными) подушечками. Для некоторых видов родов *Airyantha* и *Baphia* (традиционно относившихся к секциям *Macrobaphia* и *Bracteolaria*) характерны верхушечные кисти. У большинства видов *Baphieae* часть такого соцветия редуцируется, и образуются пазушные кисти или ложные кисти. Они, в свою очередь, могут сокращаться до пазушных пучков, которые могут изменяться до парных или даже одиночных пазушных цветков.

Цветки небольшие (до 4–5 см в длину), с прицветничками различной формы, которые иногда (*Dalhousiea*) могут достигать значительных размеров. Расположение прицветничков на цветоножке разнообразно. Гипантий не характерен. Чашечка цельная, куполовидная, с небольшими зубцами (*Leucomphalos*, *Bowringia*, *Baphiastrum*), но чаще при распускании цветка разрывается продольно по одному или двум швам на сегменты неправильной формы [1].

Для трибы характерно разнообразие типов венчика, что указывает на ее архаичность. У *Leucomphalos* и *Baphiopsis* немотыльковый – практически актиноморфный венчик, ноготок лепестков отсутствует. Для остальных родов характерен мотыльковый или почти мотыльковый венчик, лепестки с ноготком [1]. Флаг белый, иногда имеет окраску от розового до лилового. У большинства видов заметно желтое или желто-оранжевое пятно при его основании. Боковые лепестки («крылья») более или менее униморфные, для большинства видов характерно ушко [1]. Лепестки лодочки свободные или частично сросшиеся, иногда опущенные по линии срастания. Число тычинок обычно десять, однако у *Baphiopsis* их 20–30, а у *Leucomphalos* – от 11 до 14. Все тычинки свободные, тычиночные нити, за исключением *Airyantha* и подрода *Macrobaphion* (*Baphia macrocalyx*, *B. semseiana*, *B. bergerii*), голые [1].

Плоды – вскрывающиеся, у большинства видов – голые. У *Leucomphalos*, *Bowringia* и *Baphiastrum* плод почти округлый, одно-двухсемянный, у остальных таксонов – более или менее удлинённый, многосемянный [1]. Семена асимметричные, чечевицеобразные, дисковидные, часто сплюснутые. Для представителей *Leucomphalos*, *Bowringia* и *Baphiastrum* характерна уникальная для мотыльковых ориентация семян, располагающихся параллельно длине плода. Семенная кожура чаще всего черная или коричневая. У *Baphiastrum*, *Bowringia* и *Airyantha* она красная или семена двуцветные [1].

У представителей *Baphia*, *Airyantha* и *Dalhousiea* ариллус сухой, кольцевой, а у *Leucomphalos*, *Bowringia* и *Baphiastrum* – губчатый, располагающийся воротничком вокруг малозаметного рубчика. Особенности строения ариллуса у представителей последних трех родов послужили для Breteler одним из аргументов в пользу объединения их в один род *Leucomphalos* s.l. [11].

В систематике мотыльковых достаточно широко используются данные хемосистематики. Основными значимыми химическими маркерами подсемейства являются алкалоиды различного строения, фенольные соединения (флавоноиды, изофлавоноиды и птерокарпаны), а также небелковые аминокислоты [1].

Для родов, традиционно относившихся к *Sophoreae* s.l. и *Swartzieae* s.l., наиболее специфической группой являются алкалоиды группы хинолизидина [12]. Их природа и особенности распространения и накопления на родовом и даже видовом уровне достаточно хорошо изучены [12].

У представителей трибы алкалоиды этой группы пока не найдены, что подтверждает отсутствие их близости к так называемым «базальным мотыльковым». С другой стороны, у некоторых видов *Varhīa*, а также у *Varhiopsis parviflora* найдена редкая и специфическая группа алкалоидов – полигидроксилированные производные пиперидина (нойиримицин) [13], пирролидина (DMDP) и пиперидина (тригидрокси-пиперидиновая кислота). Эта группа известна также под названием «азотсодержащие сахара» [14]. Эти соединения проявляют способность избирательно ингибировать ферменты – гликозидазы [15]. На этом основании выявлен целый ряд ценных фармакологических эффектов, прежде всего гипогликемический.

Фенольные соединения у видов *Varhīeae* представлены изофлавоноидами (в частности, сантарубином С и метокситригидроксиизофлавоном), обнаруженными у *B. nitida*, *B. pubescens*, *B. kirkii*, *B. bequaertii*, *B. massaiensis*, *B. laurifolia*, *B. letestui* [16, 17]. У *B. nitida*, *B. kirkii*, *B. puguensis* найдены сильно гликозилированные и ацилированные производные флавонов, а у двух первых видов обнаружены птерокарпаны (гомолптерокарпин, птерокарпен), а также нетипичные для мотыльковых производные ксантона и бензофенона – бафиксантоны и бафикиноны [18, 19].

Все представители трибы, как уже говорилось, являются обитателями тропиков (очень редко – субтропиков) Старого Света, подавляющее большинство видов распространены на территории Африки и Мадагаскара. Ареал центрального рода *Varhīa* ограничен только этими регионами. Большинство видов обитает во влажном тропическом поясе, с отсутствующим или с очень коротким сухим периодом [1]. Почти 70% произрастают во влажных тропических лесах, преимущественно в приморских заболоченных лесах, по берегам рек, в галерейных лесах, на участках с нарушенной первичной растительностью (вырубки, заброшенные фермы) [1]. Порядка 17 видов предпочитают районы с относительно небольшим количеством годовых осадков и достаточно продолжительным (до 2–3 месяцев) сухим сезоном (различные типы саванн и лесосаванн).

Для представителей трибы в целом характерны низинные места обитания. Большинство видов произрастают на высоте не более 1000 м над уровнем моря, причем более половины не поднимаются выше 500 м.

Большинство представителей трибы являются эндемиками Гвинее-Конголезской области, занимающей территорию от Западной Африки до границ Судана, Уганды, Кении, Танзании. Южная граница этой области охватывает бассейн р. Конго и доходит до северо-западной Анголы. При этом степень эндемизма в пределах этого региона весьма различна. В Гвинейском домене (провинции), занимающем западную часть области, эндемичных видов практически нет (за исключением сенегальско-гвинейского вида *B. heudelotiana* Baill. и либерийско-сьерралеонской *B. spathacea* Hook f.) [1]. Такая особенность характерна и для других родов бобовых из Западной Африки, а также таксонов из других семейств. Отно-

сительная бедность западноафриканской флоры эндемиками объясняется физико-географической однородностью региона и отсутствием значимых климатических осцилляций в течение плейстоцена [1].

Центр видового разнообразия трибы – территория от Восточной Нигерии до эстуария реки Конго. Большая степень разнообразия связана с обширными влажными лесами в этом регионе и стабильным климатом с практически полным (или полным) отсутствием сухого сезона. Для этой территории характерна и высокая степень эндемизма [1].

Еще одним очагом эндемизма в Гвинее-Конголезской области являются район оз. Виктория, Ангольский и Сомали-Масайский районы. Они являются единственной территорией произрастания для девяти видов. Стоит отметить, что типичными местообитаниями для этих видов являются не влажные леса, а открытые пространства с выраженным (хотя бы недолго) сухим сезоном – лесосаванны, кустарниковые саванны и саванны [1].

Второй центр разнообразия – восточноафриканский Занзибар-Инхамбанский регион, включающий Кению, Танзанию, север Мозамбика. В этом регионе распространены более 15 видов, в том числе семь эндемичных. Почти все эндемики этой области имеют близкородственные виды в Гвинее-Конголезском регионе, поэтому в данном случае можно говорить о викаризме [1]. Скорее всего, он связан с наличием в прошлые географические эпохи сплошных лесных «мостов» между восточноафриканским побережьем и берегами Гвинейского залива [1].

Единственным эндемиком Замбезийского региона, в котором распространено порядка пяти-семи видов, является *B. speciosa* Brummitt, растущая на севере Замбии во влажных и переменном-влажных равнинных лесах.

B. racemosa (Hochst.) Baker, произрастающая в провинции Наталь, – эндемик Южной Африки и единственный вид рода, живущий сугубо в субтропиках.

Ареалы и экологические особенности места обитания других африканско-мадагаскарских родов напоминают таковые для *Varhīa*. Единственный вид рода *Leucomphalos* (*L. sarparideus*) – эндемик восточного побережья Гвинейского залива, растущий во влажных первичных тропических лесах [1]. Представитель другого монотипного рода – *Varhiopsis parviflora* – растет во влажных тропических и галерейных лесах на территории от восточной Нигерии по течению реки Конго до озера Виктория. Схожий ареал характерен для вида *Varhiastrum brachycarpum*. Однако он тяготеет к более сухим галерейным и даже сезонным переменном-влажным лесам [1].

Род *Bowringia* представлен тремя видами в Африке и на Мадагаскаре. Единственный азиатский вид рода – *B. callicarpa* – распространен в Южном Китае, во Вьетнаме, Лаосе, Камбодже, а также на севере Калимантана.

Роды *Airyantha* и *Dalhousiea* представлены двумя видами, один из которых распространен в Африке, а второй – в Азии [1].

В молекулярно-филогенетический анализ на основе гена *matK* были включены 25 последовательностей гена *matK* для 23 видов. Для двух видов (*B. parviflora*, *B. massaiensis*) в

анализ были включены последовательности, полученные от двух образцов. Двадцать три последовательности принадлежали представителям трибы *Varhieae*, две взяты в качестве внешней группы. Это *Hypocalyptus sophoroides* (P.J. Bergius) Baill. и *Ormosia ormondii* (F. Muell.) Merr.

Всего было получено 72 филогенетических дерева общей длиной 338 шагов (CI = 0.72; RI = 0.79). Консенсусное филогенетическое дерево представлено на рисунке 1. Данные о нуклеотидных последовательностях получены авторами.

После выравнивания матрица данных составила 1202 позиции, из которых 184 являлись переменными и 48 позиций имели только одну замену. Филогенетически значимыми оказались 136 позиций [1].

По данным филогенетического анализа на основании морфологических и молекулярных признаков триба *Varhieae* является монофилетической группой. Наиболее близки к ней виды из маленькой монотипной южноафриканской трибы *Hypocalyptae* (Yakovl.) Schutte. Однако родство их, на наш взгляд, весьма отдаленное. Скорее всего, триба представляет отдельную ветвь мотыльковых, еще в эоцене (46–48 млн лет назад) отделившуюся от общего предкового ствола семейств и достаточно давно (вероятнее всего, на границе олигоцена и миоцена) стабилизировавшую свой объем [1].

Внутри трибы можно выделить несколько филогенетических линий. Базальное положение занимает род *Dalhousiea*, виды которого обладают такими морфологическими признаками, как наличие прилистников и крупных листовидных прицветничков с дуговым жилкованием и крупной чашечки [1]. Весьма близки друг к другу роды *Airyantha* и *Macrobarhion*, обладающие уникальным для трибы признаком – опушенными тычиночными нитями.

Близкими, на наш взгляд, являются и роды *Varhiopsis* и *Leucosphalos* с такими нетипичными для мотыльковых признаками (имеющими, по-видимому, вторичное происхождение), как радиально-симметричный венчик и относительно многочисленные тычинки [1].

Основными морфологическими признаками, имеющими важное дифференцирующее значение внутри трибы, являются форма и размеры прицветничков, характер листовой подушечки, наличие опушения тычиночных нитей, тип ариллуса и характер ориентации семени в плоде [1]. Общность видов по наличию этих признаков хорошо коррелирует с данными, полученными в результате молекулярно-филогенетического анализа участков хлоропластного генома. Такие же признаки, как характер разрыва чашечки при распускании, форма прицветничков, особенности габитуса, по-видимому, возникали в различных линиях внутри трибы неоднократно и имеют адаптивное значение [1].

На основании морфологических данных, а также молекулярно-генетического анализа нуклеотидных последовательностей интрона *trnL* и гена *matK* трибу можно разделить на две подтрибы – монотипную *Dalhousieinae* и *Varhiinae*, включающую все остальные роды. Нами были также установлены филогенетические взаимоотношения между тремя близкими родами – *Leucosphalos*, *Bowringia*, *Varhiastrum*. По результатам исследования мы объединили *Bowringia* и *Varhiastrum* в один род [1].

Филогенетический анализ на основании морфологических и молекулярных данных подтверждает вывод о немонафилетичности рода *Varhia* в его традиционном понимании. Он может быть разделен на четыре рода, при этом большая часть видов относится к восстановленному роду *Bracteolaria* [1].

ВЫВОДЫ

Триба *Varhieae* – монофилетическая группа, занимающая относительно изолированное положение среди подсемейства мотыльковых. Внутри трибы базальное положение занимает род *Dalhousiea*. Бесспорно близки друг к другу роды *Airyantha* и *Macrobarhion* с уникальным для трибы признаком – опушенными тычиночными нитями. Близкими являются и монотипные роды *Varhiopsis* и *Leucosphalos* с такими нетипичными в целом для мотыльковых признаками, как радиально-симметричный венчик и относительно многочисленные тычинки. Эти признаки имеют, на наш взгляд, вторичное происхождение.

Дальнейшим направлением работ по изучению трибы должно стать проведение молекулярно-филогенетического анализа участков ядерного генома (в частности участков ITS1 и ITS2), проведение хемосистематического (по возможности, метаболомного) анализа для выявления филогенетически значимых групп химических соединений, изучение флорально-онтогенеза в различных филогенетических линиях трибы, а также монографическая обработка наиболее крупного рода *Bracteolaria* с целью установления его внутривидовой структуры.

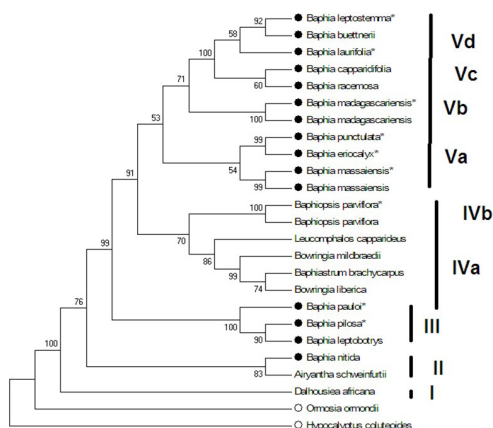


Рис. 1. Консенсусное дерево, полученное для представителей трибы *Varhieae* на основании анализа нуклеотидных последовательностей гена *matK* (цифрами обозначен уровень бутстреп-поддержки, звездочками – таксоны, черными кружками – представители рода *Varhia*, белыми – представители внешней группы)
 Fig. 1. Consensus tree obtained for the representatives of the tribe *Varhieae*, based on the analysis of nucleotide sequences of the *matK* gene (numbers denote the level of bootstrap support, asterisks – taxa, black circles – representatives of the genus *Baphia*, white circles – representatives of the outgroup)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гончаров, М.Ю. Таксономическая ревизия и филогения трибы *Barbieae* Yakovl.: специальность 03.02.01 – ботаника: диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук / Михаил Юрьевич Гончаров; – Санкт-Петербург, 2019. – 430 с. – URL: https://www.binran.ru/files/phd/Goncharov_Tesis.pdf (дата обращения: 06.06.2019).
2. Legume Phylogeny Working Group (LPWG). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon*. 2017; 66 (1): 44-77. DOI: 10.12705/661.3.
3. Polhill RM. Classification of the Leguminosae. *Phytochemical dictionary of the Leguminosae*. In: Bisby FA, Buckingham J, Harborne JB, editors. New York: Chapman and Hall, 1994; 8-39.
4. Pennington RT, Lavin M, Ireland H, et al. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast trnL intron. *Systematic Botany*. 2001; 26: 537-56.
5. Doyle JJ, Doyle JL. A rapid DNA isolation procedure for small amounts of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*. 1987; 19: 11-15.
6. Tamura K, Stecher G, Peterson D, et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.* 2013; 30 (10): 2725-9. DOI: 10.1093/molbev/mst197.
7. Yang Z, Rannala B. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: A Markov chain Monte Carlo method. *Molecular Biology and Evolution*. 1997; 14: 717-24. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025811.
8. Goloboff P, Farris J, Nixon K. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*. 2008; 24: 774-86. DOI: 10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x.
9. Felsenstein J. Confidence Limits on Phylogenies: An Approach Using the Bootstrap. *Evolution*. 1985; 39 (4): 783-91.
10. Zuker M, DH Mathews, DH Turner. Algorithms and thermodynamics for RNA secondary structure prediction: a practical guide. In: Barciszewski J, Clark BFC, editors. *RNA biochemistry and biotechnology*. Dordrech: NATO ASI Series, Kluwer Academic Publishers, 1999; 11-43.
11. Breteler FJ. A revision of *Leucomphalos* including *Baphiastrum* and *Bowringia* (Leguminosae–Papilionoideae). *Wageningen Agricultural University Papers*. 1994; 94 (4): 1-41.
12. Hegnauer R. Eine Übersicht über die Verbreitung und die systematische Bedeutung der Pflanzenstoffe. Bd. 2: *Monocotyledoneae*. Basel und Stuttgart: Verlag Birkhäuser, 1963; 450 p.
13. Kite GC. Taxonomic significance of the trihydroxypipelic acid in *Baphiopsis parviflora*. *Bioch. Syst. And Ecol.* 2003; 31 (1): 45-50.
14. Kato A, Kato N, et al. Iminosugars from *Baphia nitida*. *Phytochemistry*. 2008; 69: 1261-5. DOI: 10.1016/j.phytochem.2007.11.018.
15. Watson A, Fleet WJ, Asano N, et al. Polyhydroxylated alkaloids – natural occurrence and therapeutic applications. *Phytochemistry*. 2001; 56: 265-95. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)00451-9.
16. Arnone A, Camarda L, et al. Isoflavonoid constituents of the West African red wood *Baphia nitida*. *Phytochemistry*. 2001; 20 (4): 799-801.
17. Yao-Kouassi PA, Magid AA, et al. Isoflavonoid glycosides from the roots of *Baphia bancoensis*. *J. Nat. Prod.* 2008; 71 (12): 2073-6. DOI: 10.1021/np8005138.
18. Kapingu MC, Magadula JJ. Prenylated xanthenes and benzophenones from *Baphia kirkii*. *Nat. Prod. Comm.* 2009; 4 (9): 1501-4. DOI: 10.1177/1934578X0800300921.
19. Chaabi M, Chabert P. Acylated flavonol pentaglycosides from *Baphia nitida* leaves. *Phytochem. Lett.* 2010; 3 (2): 70-4. DOI: 10.1016/j.phytol.2009.12.002.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Михаил Юрьевич Гончаров, канд. фармацевт. наук, доцент кафедры фармакогнозии Санкт-Петербургского государственного химико-фармацевтического университета, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: mikhail.goncharov@pharminnotech.com

Геннадий Павлович Яковлев, д-р биол. наук, профессор, профессор кафедры фармакогнозии Санкт-Петербургского государственного химико-фармацевтического университета, Санкт-Петербург, Россия; e-mail: yakovlevgp@yandex.ru

ADDITIONAL INFORMATION ABOUT AUTHORS

Mikhail Y. Goncharov, Ph.D. in Pharmaceutical Sciences, Associate Professor Department of Pharmacognosy, Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University, Saint Petersburg, Russia; e-mail: mikhail.goncharov@pharminnotech.com

Gennady P. Yakovlev, D.Sc. in Biology, Professor, Professor Department of Pharmacognosy, Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University, Saint Petersburg, Russia; e-mail: yakovlevgp@yandex.ru

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Review and revision of the tribe Baphieae YakovL. (Fabaceae)

©2020. M.Y. Goncharov^{1*}, G. P. Yakovlev¹

¹ Saint Petersburg State Chemical and Pharmaceutical University, Saint Petersburg, Russia

e-mail: mikhail.goncharov@pharminnotech.com

Received September 14, 2020;

Revised September 26, 2020;

Accepted September 27, 2020

The article gives an overview of the small and archaic tribe Baphieae (Fabaceae, Fabales). The study is devoted to the taxonomic revision of the Baphieae tribe and the phylogenetic relationships within the group based on the morphological, anatomical, palynological and molecular characteristics. It was carried out on the basis of studying about 5,000 herbarium leaves in 12 European and African botanical institutions. The study was performed using the morphological-geographical and molecular-phylogenetic analysis methods. The article provides information on the morphological features of the species included in the tribe, their geographical distribution and chemical composition. The results of phylogenetic analysis have been presented. According to it, it can be argued that the tribe Baphieae is a monophyletic group occupying a relatively isolated position among the subfamily of moths, based on morphological and molecular characteristics. The proposals for a new structure of the tribe have been made. The identification of several phylogenetic lineages within the tribe and the basal position of the genus *Dalhousiea* have been substantiated. Further studies have been identified

KEYWORDS: tribe Baphieae; trnL intron; the matK gene; *Macrobaphia* and *Bracteolaria* sections; new data sets analysis; phylogenetic relationships within the genus; morphological and geographical method; molecular phylogenetic analysis