

УДК 575.17+575.8

В. И. Авдеев

Молекулярная эволюция в подсемействе *Prunoideae Focke*

С использованием белковых (молекулярных) маркёров выявлены родственные связи, разработана концепция эволюции внутри подсемейства *Prunoideae Focke* (*Rosaceae Juss.*). В результате уточнён возраст родов и видов, центры их происхождения, пути расселения.

Ключевые слова: подсемейство *Prunoideae Focke* (*Rosaceae Juss.*), роды и виды, генетическое происхождение, эволюция.

Крупное подсемейство сливовых (*Prunoideae Focke*), как и остальные 4 подсемейства *Rosaceae Juss.*, слабо изучены в эволюционном плане, хотя и являются очень ценными растениями. До конца не ясен даже родовой состав подсемейства, генетические связи родов и видов, произрастающих на разных континентах. Биосистематика сливовых, как и большинства других растений, построена на анализе внешних признаков. В этом случае вне поля зрения остаются молекулярные механизмы эволюции, в основе которых лежат явления рецессивности, доминантности, репрессии, дерепрессии генов и др. Поэтому у живых организмов при однородности внешних признаков весьма обычно значительное разнообразие особей, видов, родов по молекулярному составу, биохимическим признакам [1].

Попытки создания системы подсемейства сливовых предпринимались, но они имели чисто практический характер, для обслуживания селекционных нужд [2]. Это были формальные схемы, где не учитывались палеоданные, история флор и ареалов родов, даже полиморфизм популяций по внешним признакам. С учётом всего этого и использованием новейших экспериментальных данных по белковым (полипептидным, молекулярным) маркёрам впервые эволюция подсемейства сливовых была охарактеризована в докторской диссертации и статье [3, 4]. Однако на то время ещё не были уточнены молекулярные критерии эволюционного возраста таксонов, это было сделано уже позднее [5, 6] на основе разработок школы А. В. Благовещенского [7]. В итоге связи по белковым маркёрам внутри родов сливовых и межродовые отношения в процессе их эволюции представлены на дендрограммах (рис. 1 и 2) и разъяснены в описаниях этих рисунков. Краткие же комментарии к этим данным будут нижеследующими.

Древнейшими (верхнемелового возраста) были роды *Cerasus Mill.* и *Prunus L.* Различия по белковым маркёрам этих и всех остальных таксонов столь велики, что попытки объединить их в единый род *Prunus* (слива) не являются целесообразными. В роде *Prunus* в течение третичного периода вымерли в Евразии сначала древнейшие узколистные виды (некоторые из них, мигрировав в Северную Америку через древнюю Североатлантическую сушу, сохранились), затем широколистные виды. К числу древних видов сливы, возникших в тургайских лесах Евразии, относится тёрн (*P. spinosa L.*). Попытки считать его очень молодым гибридным видом [2] — ошибочны. Древним потомком *Prunus* является род *Louiseania Carr.* Виды сливы из Восточной Азии и многие североамериканские — молодые виды (рис. 1А).

© Авдеев В. И., 2012

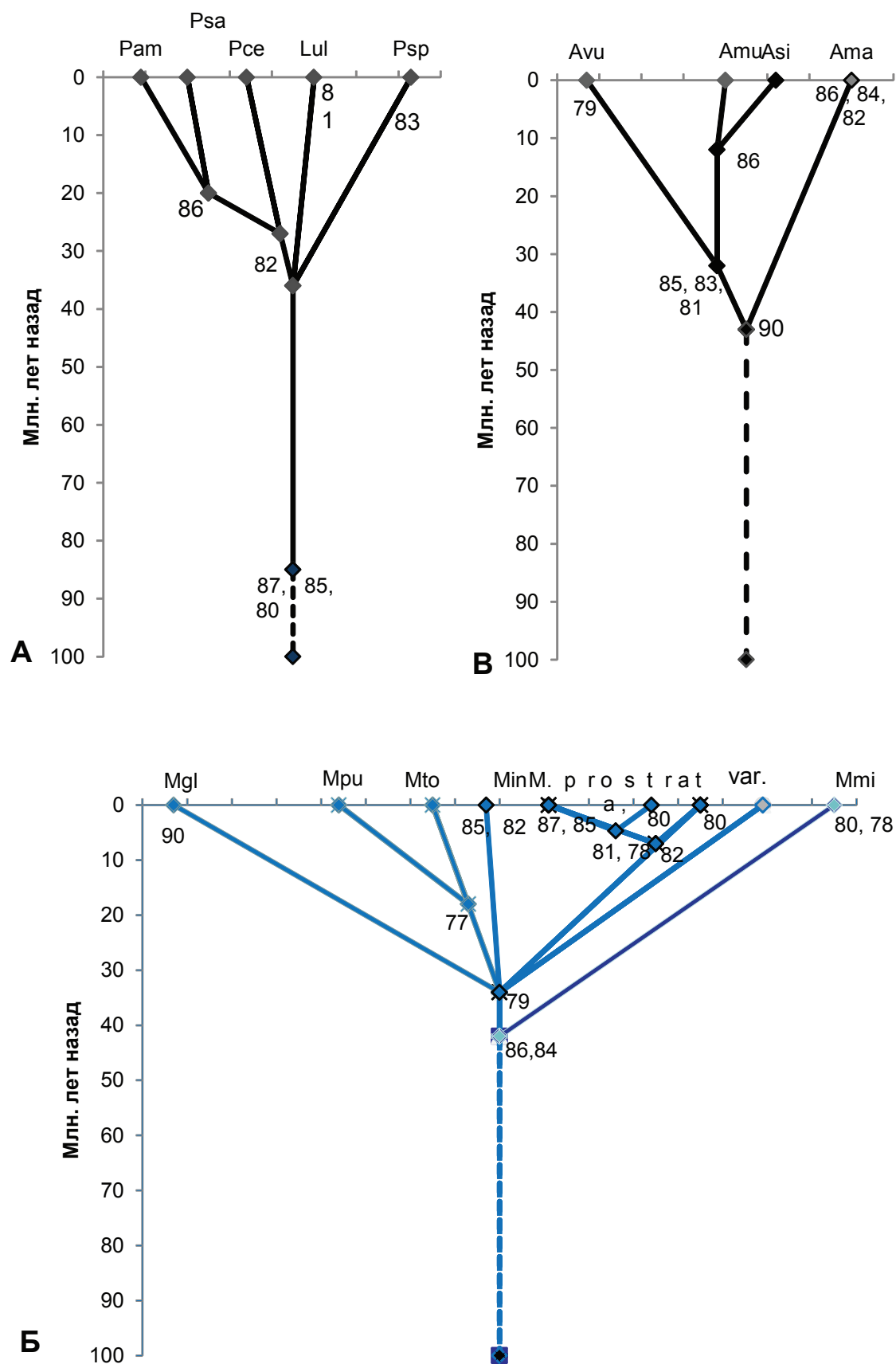
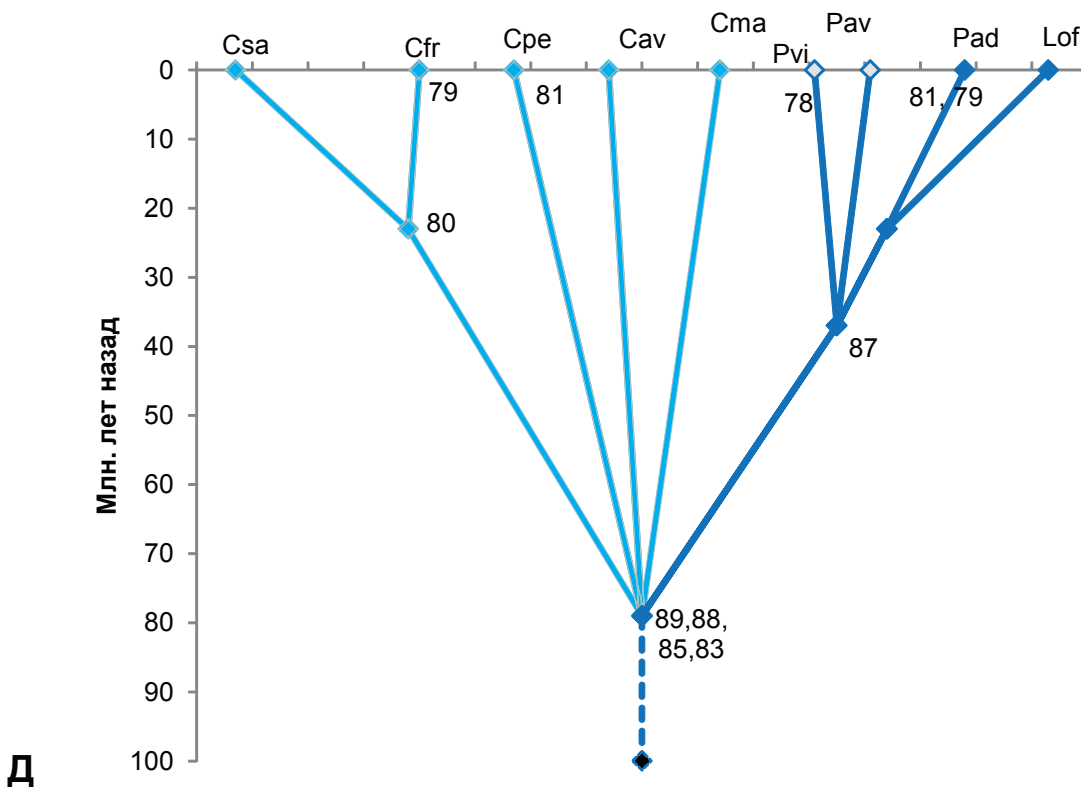
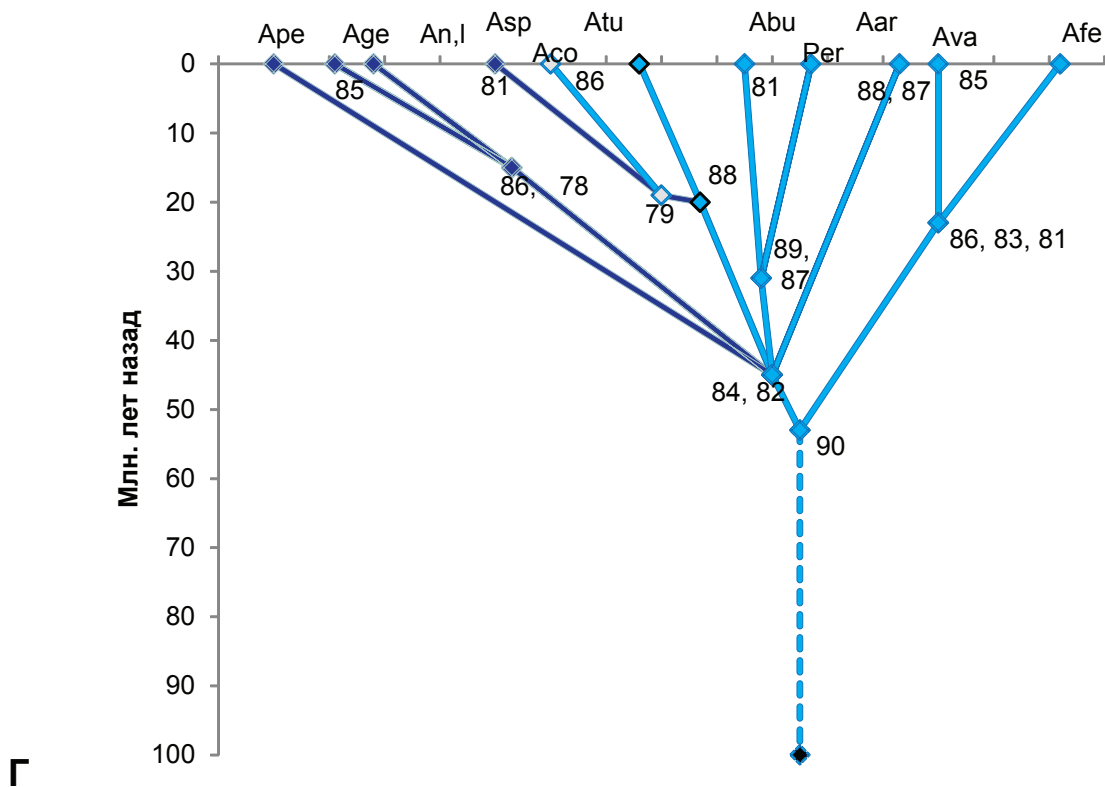


Рис. 1. Схема таксоногенеза внутри родов подсемейства *Prunoideae* Focke по основным 12S-полипептидам запасных белков-глобулинов семян



Условные обозначения:

А — род слива (*Prunus* L.): *Pam* — слива американская (*Prunus americana* Marsh.); *Psa* — слива ивовидная, или китайская (*Prunus salicina* Lindl.); *Pce* — слива вишневидная, или алыча (*Prunus cerasifera* Ehrh.); *Psp* — слива колючая, или терн (*Prunus spinosa* L.); *Lul* — луизеания (афлатуния) вязолистная [*Louiseania ulmifolia* (Franch.) Pachom.], или *Aflatunia ulmifolia* (Franch.) Vass. Оба рода выделяются общими древними полипептидными компонентами 87, 85, 80, алыча, сливы ивовидная и американская — молодым

компонентом 82, последние 2 вида сливы — также компонентом 86. Древний тёрн выделяется компонентом 83, а древняя луизеания вязолистная выделяется компонентом 81.

Б — род микровишня (*Microcerasus Webb*): *Mgl* — микровишня железистая [*Microcerasus glandulosa (Thunb.) M. Roem.*]; *Mpu* — микровишня низкая [*Microcerasus pumila (L.) Erem. et Yushev*]; *Mto* — микровишня войлочная [*Microcerasus tomentosa (Thunb.) Erem. et Yushev*]; микровишня седая разновидность Блиновского [*Microcerasus incana var. blinovskii (Totsch.) Erem. et Yushev*]; далее слева направо: микровишня простёртая разновидность двусторонняя [*Microcerasus prostrata var. bifrons (Fritsch) Erem. et Yushev*], микровишня простёртая разновидность тяньшанская [*Microcerasus prostrata var. tianschanica (Pojark.) Erem. et Yushev*], микровишня простёртая разновидность бородавчатая [*Microcerasus prostrata var. verrucosa (Franch.) Erem. et Yushev*], представленная двумя популяциями — слева типа микровишни красноплодной, справа — типичная микровишня бородавчатая; микровишня мелкоплодная [*Microcerasus microcarpa (C. A. Mey.) Erem. et Yushev*]. Древние общие компоненты 86, 84, моложе — общий компонент 79. Микровишня железистая выделяется древним компонентом 90, микровишни низкая и войлочная — более молодым компонентом 77, микровишня седая — компонентами 85, 82. Микровишня двусторонняя имеет компоненты 87, 85, тяньшанская — компонент 80 (обе они объединяются компонентами 81, 78), микровишня бородавчатая (типа красноплодной) имеет компонент 80 (объединяясь с предыдущими двумя разновидностями компонентом 82), микровишня бородавчатая (типичная) — самая древняя разновидность, микровишня мелкоплодная — древняя, имеет компоненты 80, 78.

В — род абрикос (*Armeniaca Scop.*): *Avu* — абрикос обыкновенный (*Armeniaca vulgaris Lam.*); *Amu* — абрикос муме (*Armeniaca tume Sieb.*); *Asi* — абрикос сибирский [*Armeniaca sibirica (L.) Lam.*]; *Ama* — абрикос маньчжурский [*Armeniaca mandshurica (Maxim.) Skvortz.*]. Общий древний компонент — 90, абрикосы обыкновенный, муме, сибирский выделяются компонентами 85, 83, 81, из них последние 2 вида — компонентом 86, древний абрикос маньчжурский имеет компоненты 86, 84 и 82.

Г — род миндаль (*Amygdalus L.*): древний компонент 90 дал начало двум ветвям рода — малая ветвь (справа) и большая ветвь (слева). В правой ветви — 2 вида с общими древними компонентами 86, 83, 81, один из них *Afe* — миндаль Фенцля [*Amygdalus fenzliana (Fritsch) Lipsky*]; другой *Ava* — миндаль Вавилова (*Amygdalus vavilovii M. Pop*) с компонентом 85. В левой ветви общими древними компонентами являются компоненты 84, 82. Они дали начало *Ape* — миндалю Петунникова (*Amygdalus petunnicovii Litv.*); *Age* — миндалю грузинскому (*Amygdalus georgica Desf.*); *An* — миндалю низкому (*Amygdalus nana L.*) и очень близкому к нему *Al* — миндалю Ледебуря (*Amygdalus ledebouriana Schlecht.*). Последние 3 вида миндаля имеют общий компонент 86, а миндаль грузинский выделяется компонентом 85. *Asp* — миндаль колючейший (*Amygdalus spinosissima Bunge*) с компонентом 81; *Atu* — миндаль туркменский (*Amygdalus turcomanica Lincz.*) с компонентом 86, оба миндаля имеют общий компонент 79; *Aco* — миндаль обыкновенный (*Amygdalus communis L.*) имеет с миндалями туркменским и колючейшим общий древний компонент 88. Древние компоненты 89, 87 дали начало *Abu* — миндалю бухарскому (*Amygdalus bucharica Korsh.*) с компонентом 81 и *Aar* — миндалю арабскому (*Amygdalus arabica Olivier*); компонентами 88, 87 выделяется древний род *Per* — персик (*Persica Mill.*).

Д — роды вишня (*Cerasus Mill.*), черёмуха (*Padus Mill.*), паделлус (*Padellus Vass.*), лавровишня (*Laurocerasus Duham.*) с общими древними компонентами 89, 88, 85, 83. *Csa* — вишня сахалинская [*Cerasus sachalinensis (Fr. Schmidt) Kom.*]; компонентом 79 выделяется *Cfr* — вишня кустарниковая, или степная (*Cerasus fruticosa Pall.*), оба этих вида объединяет компонент 80; *Cpe* — вишня пенсильванская [*Cerasus pennsylvanica (L.f.) Loisel.*] с компонентом 81; *Cav* — вишня птичья, или черешня [*Cerasus avium (L.) Moench*]; *Cta* — вишня Максимовича [*Cerasus maximowiczii (Rupr.) Kom.*]; роды с общим компонентом 87: *Pav* — черёмуха птичья (*Padus avium Mill.*) с компонентом 78; *Pvi* — черёмуха виргинская [*Padus virginiana (L.) M. Roem.*]; *Pad* — паделлус, магалебка, или антипка [*Padellus mahaleb (L.) Vass.*] с компонентами 81, 79; *Lof* — лавровишня лекарственная (*Laurocerasus officinalis M. Roem.*). Номера в узлах схемы — основные полипептидные электрофоретические компоненты 12S-глобулинов. По вертикальной оси нанесена (в миллионах лет назад) общепринятая в геологии магнитохронологическая шкала [8], где отрезок времени до 65 млн. лет назад — конец мелового периода; 65—54 млн. лет назад — эпоха палеоцена, 54—38 млн. лет назад — эпоха эоцена, 38—26 млн. лет назад — эпоха олигоцена, 26—8 млн. лет назад — эпоха миоцена (третичный период), 8—2 млн. лет назад — эпоха плиоцена; 1,5—2 млн. лет назад и до наших дней — эпоха плейстоцена (четвертичный период). Сплошные линии на схеме — установленные эволюционные связи, прерывистые линии — связи с неизвестными предками.

В роде *Cerasus* на территории Евразии, Северной Америки растут древнейшие виды (типа черешни, вишен Максимовича, пенсильванской). Но вишня сахалинская, как и степная, лесостепная вишня кустарниковая, являются молодыми видами. Род *Padus* возник от какого-то вымершего рода вишни во вторичном (урало-западносибирском)

центре происхождения вишен, а роды *Padellus* (магалебка) и особенно род *Lauroceresus*, продолжающие линию древних вишен, — наиболее молодые роды (рис. 1Д).

Остальные роды сливовых более молодые, возникли в эпохи палеогена. В роде *Amygdalus* (миндаль) издревле развивались две линии, из которых древнейшим был предок миндалей с бороздчатым эндокарпием (типа миндаля Вавилова, Фенция и др.). Мнение о культигенном и гибридном происхождении миндаля Вавилова [2] — также ошибочное [3]. К древним миндалям второй линии относятся миндали, растущие в степной зоне (в том числе *A. nana* L.), их предок возник одновременно с родом *Persica* (персик). Персик расселялся в лесах Евразии, вымер, сохранившись в основном на востоке Азии. Из миндалей этой второй линии очень древним является миндаль Петунникова, который сохранился в горах на севере Средней Азии. Виды миндаля из районов Передней Азии, юга Средней Азии — сравнительно молодые, но старше северных степных миндалей (рис. 1Г).

Из рода микровишня (ошибочно относимого к вишне) древнейшими являются виды из западной части Евразии, в особенности микровишня мелкоплодная, имеющая резко реликтовый ареал в Передней Азии. Виды востока Евразии, Северной Америки — более молодые, но сохранили в себе признаки древних лесных видов Евразии (рис. 1Б). В Средней, особенно в Передней Азии между видами микровишни идут интенсивные процессы гибридизации, приводящие к взаимной интрогрессии части их геномов, но на автополиплоидной основе [3].

Много спорного было в возрасте и истории рода *Armeniaca* (абрикос). Древнейшим видом является абрикос маньчжурский с реликтовым типом ареала. Более молодой вид — абрикос обыкновенный, самые молодые — абрикос сибирский (с крупнейшим ареалом) и абрикос муме (или китайский) с ареалом на юге Восточной Азии (рис. 1А).

Общего предка подсемейства *Prunoideae* установить пока сложно. Не изучены по белковым маркерам род *Emplectocladus* из Северной Америки, ряд родов, близких к вишне, черёмухе и растущих в Восточной Азии. Однако метод белковых маркеров показывает, что центром происхождения родов сливовых являются древние Тургайская и Древнесредиземноморская области Евразии в пределах современной западной (а не восточной) части Евразии [3, 4]. Учитывая, что древнейшими таксонообразующими белковыми маркерами у двудольных растений являются низкомолекулярные полипептиды основных 12S-глобулинов [5, 6], можно полагать, что предок был ближе к роду *Cerasus*. При формировании подсемейства сливовых самостоятельной была линия, давшая начало родам слива (с луизеанией), вишня (с черёмухой, паделлусом, лавровишней). В другой линии сливовых выделились миндали древнейшего происхождения (типа миндаля Вавилова), затем только предковая линия дивергировала на «абрикосовую» и предка родов микровишня, персик и остальных видов миндаля (рис. 2).

Таким образом, род миндаль имеет сборное происхождение, и это мнение часто высказывалось в литературе. Интересно, что данные по белковой эволюции подтверждают данные по анатомии листа сливовых [9] в части того, что род абрикос, хотя и внешне близок к сливе (и с нею частично гибридизирует), но родственен древней «миндальной» ветви.

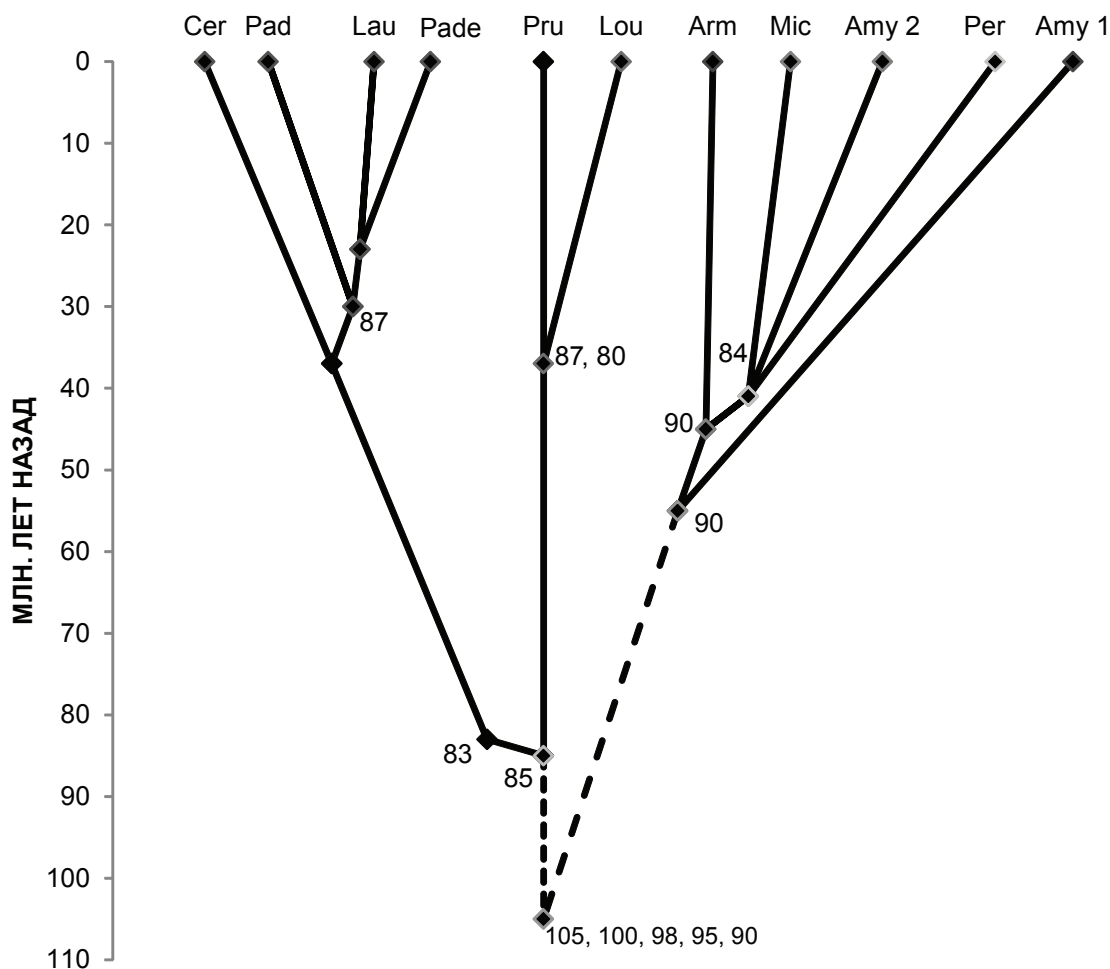


Рис. 2. Схема таксоногенеза родов подсемейства *Prunoideae* Focke по 12S-полипептидам. Условные обозначения: *Cer* — род *Cerasus* Mill. (вишня); *Pad* — *Padus* Mill. (черёмуха); *Lau* — *Laurocerasus* Duham. (лавровишня); *Pade* — *Padellus* (L.) M. Roem. (паделлус, магалебка); *Pru* — *Prunus* L. (слива); *Lou* — *Louiseania* Carr. (луизеания), или *Aflatunia* Vass. (афлатуния); *Arm* — *Armeniaca* Scop. (абрикос); *Mic* — *Microcerasus* Webb (микровишня); *Amy 2* — виды *Amygdalus* L. (миндаль, большая ветвь, см. рис. 1); *Amy 1* — то же, но малая ветвь; *Per* — *Persica* Mill. (персик). Клада «вишнеслив» маркируется древним компонентом 85, при этом «вишнёвые» роды — компонентом 83, а роды слива и луизеания — молодыми компонентами 87 и 80 (компонент 87 маркирует также паделлус, черёмуху, лавровишню). Клада «абрикос, микровишня, персик, миндаль» возникла много позже на основе древнего компонента 90, а позднее — более молодого компонента 84.

На рисунках 1 и 2 существенно уточнён возраст ряда таксонов, известный в литературе (см. [7, с. 92]). Цифрами указаны полипептидные компоненты разной степени древности; сплошные линии — установленные эволюционные связи, прерывистые — связи с неизвестными предками. Остальные обозначения аналогичны рисунку 1.

Список использованной литературы

1. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М. : Мир, 1985. 400 с.
2. Ерёмин Г. В. Отдалённая гибридизация косточковых плодовых растений. М. : Колос, 1985. 280 с.
3. Авдеев В. И. Плодовые растения Средней Азии, их происхождение, классификация, исходный материал для селекции : дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1997. 328 с.
4. Авдеев В. И. К истории происхождения видов подсемейства сливовых (*Rosaceae*) в степной зоне // Тр. Ин-та биоресурсов и прикладной экологии. Оренбург : ОГПУ, 2000. Вып. 1. С. 45—58.
5. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Rosaceae* // Известия ОГАУ. 2009. № 2. С. 59—65.

6. Авдеев В. И., Саудабаева А. Ж. Сравнительный анализ адаптаций по полипептидным маркерам у абрикосов Оренбуржья // Приёмы повышения адаптивности косточковых культур, вопросы осеверения и расширения границ садоводства : сб. материалов междунар. симпозиума. Челябинск : НПО «Сад и огород», 2011. С. 45—51.

7. Благовещенский А. В., Александрова Е. Г. Биохимические основы филогении высших растений. М. : Наука, 1974. 104 с.

8. Сузюмов А. Е. Земной магнетизм и тектоника дна океанов // Новое в жизни, науке, технике. М. : Знание, 1981. № 1. 48 с.

9. Соколова Е. А. Значение анатомических признаков для систематики представителей подсемейства *Prunoideae* (*Rosaceae*) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. : ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 2000. 28 с.

Поступила в редакцию 10.07.2012 г.

Владимир Иванович Авдеев, доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Оренбургский государственный аграрный университет
460014, Российская Федерация, г. Оренбург, ул. Челюскинцев, 18
E-mail: nrem83@mail.ru; aleka_87@bk.ru

V. I. Avdeev

Molecular evolution in the subfamily Prunoideae Focke

Protein (molecular) markers allowed to identify kinship, to develop the concept of evolution within the subfamily Prunoideae Focke (*Rosaceae* Juss.). As a result the age of genera and species, as well as centers of their origin and ways of settling were specified.

Key words: subfamily *Prunoideae Focke* (*Rosaceae* Juss.), Genus and species, genetic origin, evolution.

Vladimir Ivanovich Avdeev, Doctor of Agricultural Sciences, Professor
Orenburg State Agrarian University
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18
E-mail: nrem83@mail.ru; aleka_87@bk.ru