

УДК 57.088:582.675.1

Современные данные о родственных взаимоотношениях рода *Paeonia* (Paeoniaceae)

Phylogenetic relationships of the genus *Paeonia* (Paeoniaceae): current understanding

Дегтярева Г. В.¹, Ефимов С. В.¹, Терентьева Е. И.¹, Самигуллин Т. Х.¹, Вальехо-Роман К. М.²

Degtjareva G. V.¹, Efimov S. V.¹, Terentieva E. I.¹, Samigullin T. H.¹, Valiejo-Roman C. M.²

¹Ботанический сад биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: degavi@mail.ru; efimov-msu@yandex.ru; el.terentieva@mail.ru; samigul@belozersky.msu.ru

²НИИ физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ, г. Москва, Россия. E-mail: vallejo@genebee.msu.ru

¹Lomonosov's Moscow State University, Botanical garden of the Biological Faculty, Moscow, Russia

²A.N. Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology MSU, Moscow, Russia

Реферат. Статья освещает современное состояние по вопросу изучения родственных связей рода *Paeonia*, дополненное нашими данными по анализу нуклеотидных последовательностей полных пластидных геномов. Ввиду наличия полимерного андроеца и спирального заложения частей цветка, предполагалось родство *Paeonia* с семействами Ranunculaceae или Dilleniaceae. Молекулярные данные помещают *Paeonia* в порядок Saxifragales, внутри которого родственные связи рода пион устанавливаются пока недостаточно однозначно, что может быть связано как с древней быстрой радиацией порядка, так и с конфликтом данных. Положение пиона в порядке Saxifragales заставляет пересмотреть взгляды на эволюцию морфологических признаков и свидетельствует в пользу специализации рода, а не сохранения архаичного состояния.

Summary. The article highlights the current understanding of phylogenetic relationships of the enigmatic genus *Paeonia*, supplemented by our data based on analysis of nucleotide sequences of complete plastid genomes. Due to the numerous stamens and the spiral initiation of flower organs, the *Paeonia* was assumed to be closely related to Ranunculaceae or Dilleniaceae. Molecular data have placed *Paeonia* in the order Saxifragales, but the exact position of the genus is not clear. This could be caused both by the ancient rapid radiation within the order and by the presence of conflict in the data. The position of *Paeonia* in Saxifragales indicates that condition of morphological characters is derived and not primitive.

Введение

Морфологическое своеобразие определенной группы растений помогает очертить ее границы, но одновременно с этим затрудняет установление взаимоотношений с другими таксонами и, как следствие, таксономического положения в системе в целом. Молекулярные данные, служащие хорошим подспорьем в решении проблем современной систематики растений, тем не менее, нередко не могут дать четкого ответа на все вопросы, интересующие систематиков. Для таксонов, которые не находят однозначного места в системе по данным сравнительной морфологии, часто не удается однозначно выявить родственные связи и по молекулярным данным.

Одной из таких групп, при изучении которой проявился весь комплекс очерченных проблем, является род *Paeonia* L. Существует много неясного в систематике рода, как в отношении понимания объема видов, так и в вопросах установления родственных связей с другими семействами цветковых растений. Не возникало сомнений только в осознании целостности рода как такового. Если первый круг проблем может быть связан с широко распространенными среди растений процессами межвидовой гибридизации и полиплоидизации, подтвержденными у пионов также и молекулярными данными (например, Sang et al., 1997), то второй круг основан на исключительном своеобразии этого загадочного рода. В настоящей публикации мы постарались отразить основные достижения в изучении родственных связей рода *Paeonia*, дополнив эти сведения нашими новыми данными, полученными при анализе нуклеотидных последовательностей полных пластидных геномов.

Материалы и методы

Для молекулярно-филогенетического анализа был использован набор нуклеотидных последовательностей полных пластидных геномов, включающий 16 видов, 5 из которых относятся к роду *Paeonia*, а остальные представляют группы разной степени филогенетической близости к этому роду (AP-web: Stevens, 2001 onwards).

Нуклеотидные последовательности пластидных геномов были выровнены с помощью программы MAUVE (Darling et al., 2004), позволяющей выявлять возможные крупные структурные перестройки, такие как инверсии, затрудняющие выравнивание. Для корректной работы программы, фрагменты, соответствующие второму инвертированному повтору (IRa) и содержащие дублирующую информацию, предварительно были удалены. Фрагменты выравнивания, богатые вставками и делециями, были удалены как области неоднозначного выравнивания с помощью программы GBLOCKS (Castresana, 2000). Филогенетический анализ проводили с применением метода максимальной экономии, реализованного в пакете RAUP* 4.0b8 (Swofford, 2003), и метода Байеса с помощью программы MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012), используя модель нуклеотидных замен GTR+G, выбранную в качестве наиболее подходящей для анализируемого массива данных программой MrModeltest 2.3 (Nylander, 2004). Поиск синапоморфий в нуклеотидных последовательностях осуществляли с помощью пакета программ RAUP* 4.0b8.

Результаты

Длина нуклеотидных последовательностей пластидных геномов исследуемых видов варьирует от 150 448 до 165 945 пар нуклеотидов (п.н.). У *Paeonia* размер генома составляет 152 682–154 405 п.н. Длина анализируемых последовательностей после удаления второго инвертированного повтора составила 125 756–137 198 п.н. Набор из 16 выровненных последовательностей содержит 161 120 позиций, из которых 30 124 позиции были удалены из анализа, поскольку представляли собой области неоднозначного выравнивания. Таким образом, в анализ было включено 130 996 позиций. На рисунке 1 показаны деревья, построенные двумя методами. Как можно видеть, топологии деревьев различаются, и различия затрагивают положение представителей рода пион.

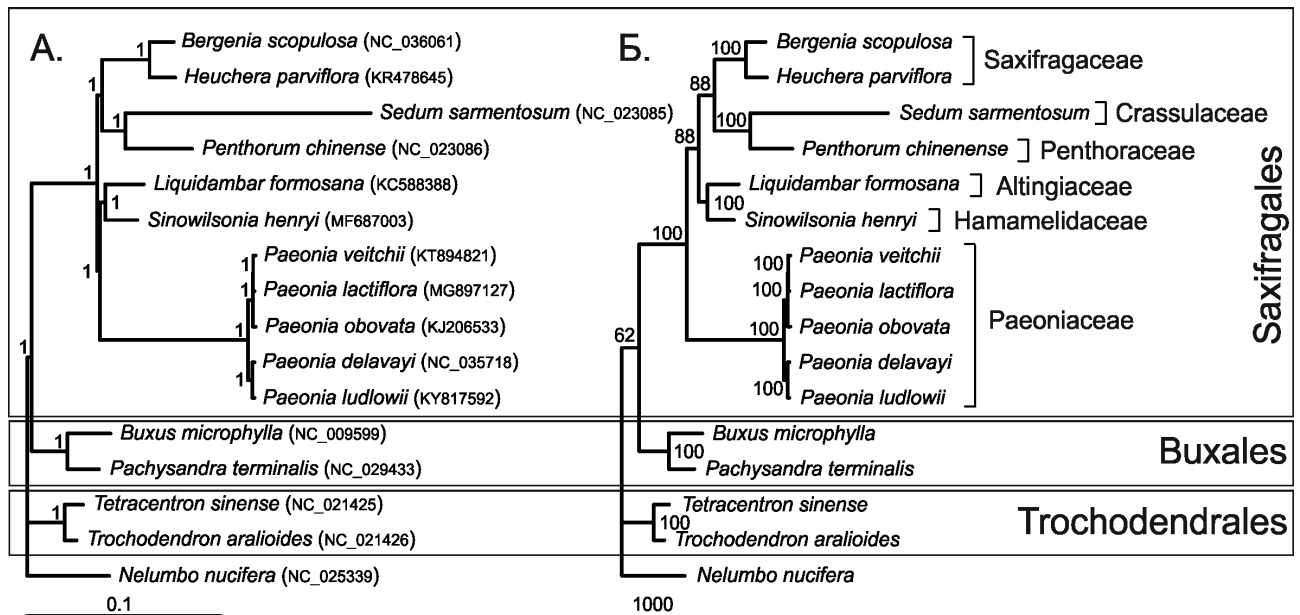


Рис. 1. Молекулярно-филогенетические деревья, полученные при анализе нуклеотидных последовательностей полных пластидных геномов. (А) Байесовское дерево. Числа около узлов представляют значения апостериорной вероятности. (Б) Единственное найденное максимально экономное дерево. Длина дерева составляет 56448 шага. Числа около узлов представляют поддержку бутстрепа, полученную в ходе бутстреп-анализа и нанесенную на соответствующие узлы единственного максимально экономного дерева.

Обсуждение

В настоящее время род *Paeonia* насчитывает около 35 видов, распространенных в умеренной зоне Северного полушария (Hong, 2010). Среди видов преобладают многолетние травы, но есть и небольшие кустарники. Цветки пионов крупные терминальные, обоеполые, с большим числом тычинок и варьирующим числом чашелистиков, лепестков и плодолистиков.

Из-за внешнего сходства в строении цветка пион долгое время помещали в семейство Ranunculaceae или, выделяя в самостоятельное семейство Paeoniaceae, сближали с семейством Dilleniaceae (Тахтаджян, 1966). Наиболее ярко сходство с лютиковыми проявилось в наличии большого числа тычинок. Однако тычинки пионовых развиваются не центростремительно, как у большинства Ranunculaceae, а центробежно. По этой причине пионовые стали сближать с другими двудольными, имеющими центробежное развитие андрогнея, в том числе с Dilleniaceae. Сейчас показано, что такой тип строения и развития андрогнея возникал неоднократно в эволюции двудольных (например, Endress, 2010). Можно отметить, что по морфологическим признакам *Paeonia* имеет неопределенные связи не только по отношению к семействам Ranunculaceae и Dilleniaceae, но также к любому другому семейству цветковых растений. Особое своеобразие рода проявляется в эмбриогенезе, на первых этапах которого деление ядер не сопровождается цитокинезами. Подобное явление у других цветковых не известно.

В настоящее время согласно молекулярным данным род *Paeonia* помещается в порядок Saxifragales (APG, 2016), не родственной порядку Ranunculales. С одной стороны, молекулярные данные подтверждают выделение пионовых из лютиковых и обособление их в качестве самостоятельного семейства. С другой стороны, порядок Saxifragales располагается в так называемом ядре высших двудольных, для представителей которого наблюдается тенденция к формированию пентамерных цветков с круговым расположением частей (Endress, 2011). В роде пион мы наблюдаем спиральное заложение частей цветка, часто без ясных границ между брактелями, чашелистиками и лепестками, что больше свойственно наиболее архаичным цветковым растениям. Существует мнение (Ronse De Craene, 2010), что у пионовых наблюдается не сохранение примитивного состояния признака, а скорее продвинутое состояние, связанное с нарушением генетических границ между различными кругами, вызванное увеличением числа тычинок. Более того, вторичность полимерного андрогнея пионовых доказывают тем, что он закладывается в виде 5 первичных примордиев, на которых затем возникают зачатки отдельных тычинок. Интересно отметить, что многотычинковые андрогнеи есть и у некоторых гамамелисовых, также входящих в порядок Saxifragales.

В пределах порядка Saxifragales молекулярные данные не позволяют однозначно выявить родственные связи пионовых (Fishbein et al., 2001, Soltis et al., 2013). Следует отметить, что по молекулярным данным представители рода *Paeonia* также отличаются своеобразием, образуя на филогенетическом дереве очень длинную ветвь. Возможно, отчасти это объясняет, почему разные молекулярные маркеры свидетельствуют в пользу разных родственных связей рода.

На филогенетических деревьях, представленных на рисунке 1, родственные связи рода пион зависели от способа реконструкции дерева. На дереве, построенном с помощью метода Байеса, представители Hamamelidaceae + Altingiaceae группируются вместе с кладой, объединяющей виды рода пион, в то время как на дереве, построенном с помощью метода максимальной экономии, Hamamelidaceae + Altingiaceae примыкает к группе, включающей *Bergenia*, *Heuchera*, *Sedum* и *Penthorum*, при этом пион занимает изолированное положение, образуя сестринскую группу к остальным представителям порядка Saxifragales. Поиск возможных синапоморфий в нуклеотидных последовательностях полных пластидных геномов для альтернативных групп показал, что выделение клады, включающей виды рода пион, поддержано 4 602 позициями. В то же время, группировка Paeoniaceae + Hamamelidaceae + Altingiaceae, реализуемая на Байесовском дереве, поддержана только 186 позициями, тогда как присоединение Hamamelidaceae + Altingiaceae к группе *Bergenia* + *Heuchera* + *Sedum* + *Penthorum*, реализуемой на максимально экономном дереве, поддержано 275 позициями выравнивания. Возможной причиной, объясняющей, почему Байесовский подход поддерживает топологию, основанную на меньшем числе синапоморфий, является то, что при сопоставлении последовательностей программа учитывает гетерогенность скоростей накопления замен. Это особенно важно в том случае, когда объекты различаются по длинам ветвей, как в данном случае, когда ветвь, ведущая к пиону достаточно длинная.

Таким образом, по молекулярным данным родственные связи рода пион устанавливаются пока недостаточно однозначно. Ранее предполагали, что это связано с древней быстрой радиацией порядка Saxifragales (Fishbein et al., 2001; Soltis et al., 2013). Однако полученные нами данные свидетельствуют в пользу того, что также может иметь место конфликт данных. Положение рода в порядке Saxifragales свидетельствует в пользу того, что такие характерные признаки пиона, как спиральное заложение частей цветка и полимерный андроцей, не следует рассматривать как архаичное состояние, а скорее как производное, представляющее собой адаптацию к определенным условиям.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-50-00029 «Научные основы создания национального банка-депозитария живых систем».

ЛИТЕРАТУРА

- Taxmadzhan A. L.** Система и филогения цветковых растений. – М.: Наука, 1966. – 612 с.
- Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV // Bot. J. Linn. Soc., 2016. – Vol. 181. – P. 1–20.
- Castresana J.** Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis // Mol. Biol. Evol., 2000. – Vol. 17. – P. 540–552.
- Darling A. C., Mau B., Blattner F. R., Perna N. T.** Mauve: multiple alignment of conserved genomic sequence with rearrangements // Genome Res., 2004. – Vol. 14. – P. 1394–1403.
- Endress P. K.** Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades // Ann. Missouri Bot. Gard., 2010. – Vol. 97. – P. 541–583.
- Endress P. K.** Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // Amer. J. Bot., 2011. – Vol. 98. – P. 370–396.
- Fishbein M., Hibsich-Jetter C., Soltis D. E., Hufford L.** Phylogeny of Saxifragales (Angiosperms, Eudicots): Analysis of a rapid, ancient radiation // Syst. Biol., 2001. – Vol. 50. – P. 817–847.
- Hong D. Y.** Peonies of the world: taxonomy and phytogeography. – London, UK: Royal Botanic Gardens, Kew, 2010. – 302 p.
- Nylander J. A. A.** MrModeltest v2. Program distributed by the author. – Uppsala University: Evolutionary Biology Centre, 2004.
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P., Ayres D., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M. A., Huelsenbeck J. P.** MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. // Syst. Biol., 2012. – Vol. 61. – P. 539–542.
- Ronse De Craene L. P.** Floral Diagrams. An Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution. – Cambridge: Cambridge University Press., 2010. – 441 p.
- Sang T., Crawford D. J., Stuessy T. F.** Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae) // Am. J. Bot., 1997. – Vol. 89. – P. 1120–1136.
- Soltis Douglas E., Mort M. E., Latvis M., Mavrodiev E. V., O'Meara B. C., Soltis P. S., Burleigh J. G., Rubio De Casas R.** Phylogenetic relationships and character evolution analysis of Saxifragales using a supermatrix approach // Amer. J. Bot., 2013. – Vol. 100. – P. 916–929.
- Swofford D. L.** PAUP*: version 4.0. – Sunderland, Massachusetts: Inc. Publishers, Sinauer Associates, 2003.