

УДК 582.572.225:581.92+575.858

Возможные пути эволюции видов секции *Rhizirideum* рода *Allium* (Amaryllidaceae)

Possible ways of evolution of *Allium* section *Rhizirideum* species (Amaryllidaceae)

Синицына Т. А.¹, Чухина И. Г.²

Sinitsyna T. A.¹, Chukhina I. G.²

¹ Алтайский Государственный университет, г. Барнаул, Россия. E-mail: t.sinitsyna@list.ru

² ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова», г. Санкт-Петербург, Россия. E-mail: irena_wir@mail.ru

¹ Altai state university, Barnaul, Russia

² FRC The N. I. Vavilov all-russian institute of plant genetic resources, St. Petersburg, Russia

Реферат. Изучена филогения секции *Rhizirideum* рода *Allium* на основе совокупности морфологических признаков, экологической приуроченности, географического распространения и молекулярно-генетических данных (секвенирование маркерных участков хлоропластной и ядерной ДНК, а также фрагментный анализ RAPD – Random Amplified Polymorphic DNA). Сформулирована гипотеза о происхождении видов секции и вычислено примерное время расхождения видов. Высказаны предположения об основных путях формирования некоторых видов секции. Показано разделение видов на 2 группы: «европейскую» (евразийский тип ареала) и «азиатскую», – произошедшее около 4 млн лет назад (плиоцен). «Азиатские» виды начали дифференцироваться около 2,88 млн лет назад, а «европейские» позже – 1,13 млн лет назад. Дифференциация видов внутри секции происходила в плейстоцене. Область происхождения секции *Rhizirideum* находилась на территории Ангариды в пределах современной Южной Сибири и прилегающих горных районов Монголии и совпадает с центром видовой разнообразия секции.

Summary. The phylogeny of the *Allium* section *Rhizirideum* was studied on the basis of a set of morphological characters, ecological proximity, geographical distribution and molecular genetic data (sequencing of markers of chloroplast and nuclear DNA, as well as fragment analysis of RAPD – Random Amplified Polymorphic DNA). The hypothesis about the origin of the species is formulated and the approximate time of the species divergence is evaluated. The assumptions about the main ways of forming some species of section are suggested. The division of the species into two groups is shown: “european” (Eurasian type of area) and “asiatic”, which occurred about 4 million years ago (Pliocene). “Asian” species began to differentiate about 2.88 million years ago, and “european” species later – 1.13 million years ago. Differentiation of the species within the section occurred in the Pleistocene. The area of origin of the *Rhizirideum* section was located on the territory of Angarida within modern Southern Siberia and adjacent mountain regions of Mongolia and coincides with the center of species diversity of the section.

Введение

Секция *Rhizirideum* G. Don ex W.D.J. Koch представляет собой типовую секцию подрода *Rhizirideum* (G. Don f. ex W.D.J. Koch) Wendelbo, объединяющего корневищные луки. Секция включает 24 вида, в основном распространенных в Северной Азии (Синицына, Фризен, 2008; Sinitsyna et al., 2016; Sinitsyna, Friesen, 2018). Виды секции характеризуются наличием горизонтального корневища, оболочка луковиц пленчатые, бумагообразные, листья узкие желобчатые до плоских линейных, цвет околоцветника от белого и желтого до пурпурного. Большинство видов секции произрастает в степных сообществах. Основное число хромосом $2n = 16$.

Материалы и методы

В работе использовался как гербарный (OSBU, WIR, MW, LE, ALTB, NS, NSK, GAT), так и живой материал по видам секции, собранный авторами. Для исследования применялись как классические морфолого-географический и экологический методы, так и молекулярно-генетические методы систематики растений. Было проведено секвенирование *trnL*-intron и *trnL*-*trnF*, *trnQ*-5-*rps16* и *trnL*-*rpl32* фрагментов хлоропластной и ITS1-5,8S-ITS2 ядерной ДНК, а также фрагментный анализ RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA). Более подробно изученные образцы и методы исследования описаны в статьях (Синицына, Фризен, 2008; Sinitsyna et al., 2016).

Результаты и обсуждение

Молекулярно-генетическое изучение видов секции показало четкое разделение видов на 2 группы: «европейскую», куда входят виды с основной частью ареала в Европе, но некоторые доходят до Азии (евразиатский тип ареала), и «азиатскую», включающую виды, произрастающие только в Азии (Синицына, Фризен, 2008; Sinitsyna et al., 2016). Анализ ITS фрагментов 14 диплоидных видов секции с помощью программы BEAST, рассчитывающей примерное время дивергенции видов, показал, что разделение видов секции на 2 группы произошло около 4 млн лет назад (плиоцен), в то время, как примерное время расхождения секции и близкой *sect. Tenuissima* (Tzagolova) Hanelt – 7,15 млн лет назад. Азиатские виды начали дифференцироваться около 2,88 млн., а европейские позже – 1,13 млн лет назад. Таким образом, дифференциация видов секции происходила в плейстоцене (Sinitsyna et al., 2016).

Вероятнее всего, основное ядро таксономического разнообразия секции *Rhizirideum* начало формироваться в плейстоцене, скорее всего, от мезофильного диплоидного ($2n = 16$) палеотаксона, имеющего околоцветник с выраженной антоциановой (розовато-пурпурной) окраской.

Ареал палеотаксона находился на территории Северной Азии, а именно, в пределах так называемой Ангариды в понимании А. Н. Криштофовича (1955, 1958) и Г. А. Пешковой (2001). В своем распространении описываемый палеотаксон был связан с перигляциальными областями и «комплексом плейстоценовой лесостепи» в понимании И. М. Крашенинникова (1937, 1939) и Р. В. Камелина (1996, 1998). Изменения гидротермических условий, в первую очередь, повышение сухости (аридизация) и континентальности климата (ксерофитные условия, вследствие их жесткости, вызывают вспышку видообразования), а также наличие орографических факторов привели к активизации видообразовательных процессов в секции *Rhizirideum*. В целом, конец третичного – начало четвертичного периодов, когда в результате сначала орогенических процессов, а затем наступления и отступления ледника освобождались территории в Евразии, рассматриваются многими исследователями как основное время видообразования в горных районах Сибири, Центральной и Средней Азии, Европы (Криштофович, 1955, 1958; Попов, 1963; Черемушкина, 2004).

Таким образом, палеотаксон дифференцировался на азиатские диплоидные виды (*A. austrosibiricum* N. Friesen, *A. prostratum* Trev., *A. rubens* Schrad. ex Willd., *A. spirale* Willd., *A. tuvinicum* (N. Friesen) N. Friesen), разобщение которых было закреплено горообразовательными процессами на территории Южной Сибири, и евразиатские, в частности мезофильный *A. angulosum* L., по нашему мнению, наиболее близкий к предковой форме из ныне существующих видов секции (рис. 1).

Холодные и сухие фазы плейстоцена способствовали развитию степной растительности в среднегорных условиях, а в высокогорьях – альпийской флоры. Многие виды меняли свою экологию. Оледенение вызвало рождение новых видов, целых формаций и способствовало выработке у растений холодостойкости (Соболевская, Тимохина, 1976). Вероятно, в это время от близкого степного диплоида *A. rubens* отделился криофильный тетраплоидный ($2n = 32$) эндемик Южной Сибири *A. tythocephalum* Schult. et Schult. f.

Евразиатские *A. angulosum* и *A. flavescens* Bess., вероятно, дифференцировались от единого палеотаксона в результате реализации двух различных адаптивных стратегий – мезофильной и ксерофильной. Более мезофильные популяции, предшествующие *A. angulosum* сместились севернее, где данный вид встретил подходящие термогидроадаптические условия (Рис.). Отдельные популяции палеотаксона, приспособившиеся к ксерофитным условиям того времени, дали начало ксерофильному евразиатскому степному *A. flavescens* с желтым цветом околоцветника. *A. flavescens* широко распро-

странился по европейским равнинным степным провинциям. В настоящее время перекрываются только наиболее древние части ареалов этих двух видов, лежащие в пределах предгорных степей Южной Сибири, где оба этих вида произрастают в контрастных экологических условиях: *A. angulosum* – в поймах рек, *A. flavescens* – в различных степных сообществах. Если принять во внимание, что возникший за Уралом «комплекс плейстоценовой лесостепи» в плейстоцене же внедрился на территорию Европы и элементы этого комплекса прослеживаются вплоть до Центральной Франции (Камелин, 1996, 1998), то популяции палеотаксона из западной части его ареала могли дать начало собственно европейскому *A. lusitanicum* Lam. и северо-средиземноморскому *A. denudatum* F. Delarochе с беловатым цветом околоцветника. Диплоидные *A. lusitanicum* и *A. incensiodorum* произрастают в Средиземноморье только в предполагаемых ледниковых рефугиумах, что может означать, что тетраплоидная форма *A. lusitanicum* могла возникнуть после ледникового периода (Sinitsyna et al., 2016).

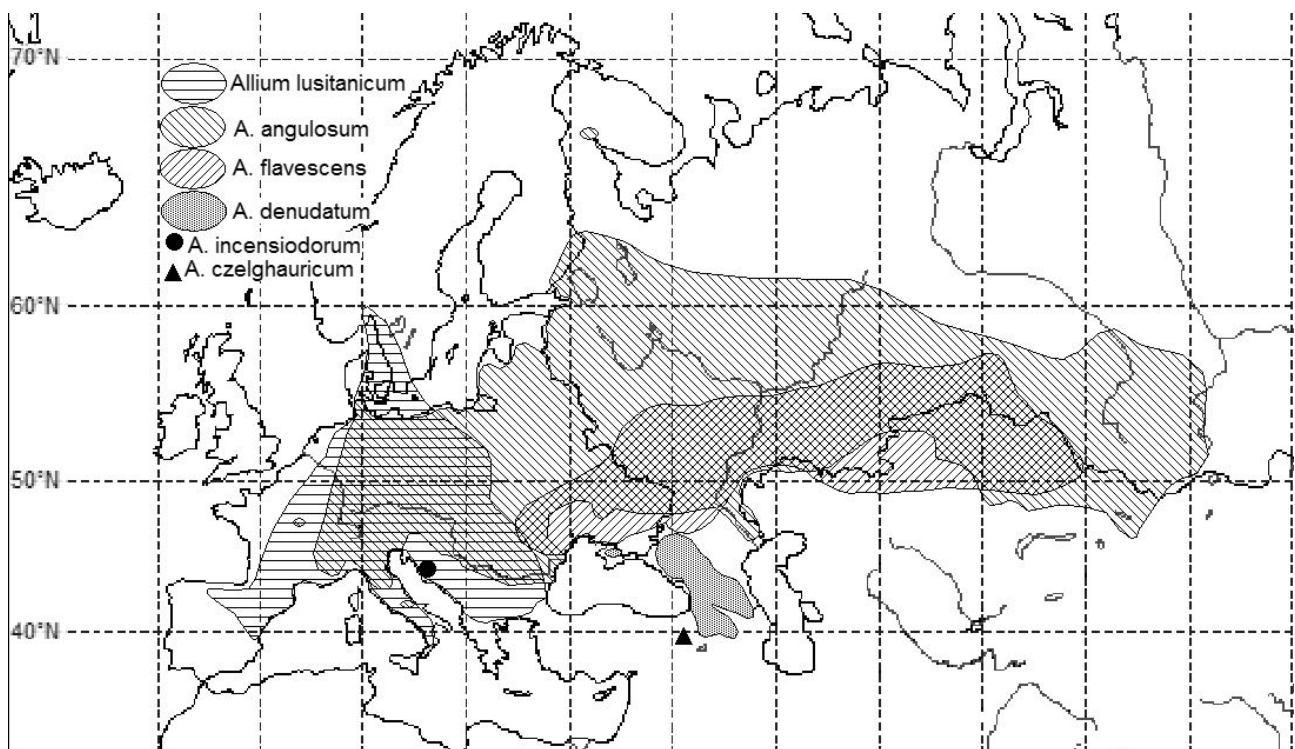


Рис. Ареалы видов «европейской» группы.

Вполне вероятно, климатические изменения в плейстоцене приводили к межвидовой гибридизации и полиплоидизации (алло- и автополиплоидизации) в секции. В результате возникли многие полиплоидные виды: в Европе – *A. lusitanicum* ($2n = 32$), а в Азии – *A. nutans* L. ($2n = 32$), *A. senescens* L. ($2n = 32, 48$), *A. stellerianum* Willd. ($2n = 32$), *A. burjaticum* N. Friesen ($2n = 32$), *A. spurium* G. Don ($2n = 32$).

В течение второй половины плейстоцена из-за общего похолодания климата, несмотря на сохраняющуюся периодичность эпох потепления и похолодания, началось сокращение степных пространств и увеличение территорий, занятых лесами. К концу плейстоцена все большее похолодание и гумидизация вели к расширению лесов, степи на севере Якутии как зональный тип исчезли, сохранились лишь отдельные степные участки, так называемые «степные острова» (Малышев, Пешкова, 1984). Это привело к формированию дизъюнкций в ареалах *A. prostratum* s. l., *A. stellerianum*, *A. spurium*. В результате генетического и морфологического обособления якутской популяции *A. prostratum* s. l. от основного ареала в Монголии, произошедшего примерно 0,91 млн лет назад, сформировался эндемичный *A. jakuticum* Sinitsyna et N. Friesen (Введенский, 1935; Фризен, 1988; Синицына, Фризен, 2008; Sinitsyna et al., 2016).

В более позднее время произошло обособление неоэндемиков: восточно-анатолийских *A. czelghauricum* Bordz., *A. pseudoalbidum* N. Friesen et Özhatay, хорватского *A. incensiodorum* Radic, алтае-джунгарского *A. azutavicum* Kotukhov, восточно-китайских *A. chiwui* F.T. Wang et Tang, *A. taishanense* J.M. Xu и *A. pseudosenescens* H.J. Choi et B.U. Oh.

По результатам молекулярно-генетического анализа в «европейской» и «азиатской» группах секции выделяются клады «белоцветковых» видов, у которых цвет околоцветника варьирует от белого до желтого (Sinitsyna et al., 2016). Это подтверждает наше предположение о том, что переход к бело-желтому цвету околоцветника в секции происходил в этих группах независимо (Синицына, Фризен, 2008). Виды секции с таким цветом околоцветника являются ксерофитами, возможно, этот переход был связан с формированием ксероморфного облика растений.

По мнению различных авторов (Фризен, 1987, 1988; Котухов, 2003; Камелин, 2004; Sinitsyna et al., 2016 и др.), в секции активно идут процессы гибридизации, с которыми связаны такие формообразовательные явления, как алло- и автополиплоидия, апомиксис, с помощью которого легко закрепляются появляющиеся мутации (Розанова, 1946). Р. В. Камелин (2004, с. 143) считал, что существование апомиксичных рас в изучаемой секции – это «результат одновременных гибридизаций, осложненных разными формами полиплоидии, а изоляционные механизмы в них связаны с половой дифференциацией особей, нестрого закрепленной генетически и представленной с основным факультативным апомиксисом в части популяций, с одновременным существованием и нормальных половых популяций как родительских видов, так и гибридогенных особей и популяций, размножающихся вегетативно».

Учитывая большое число неоэндемиков и процессы гибридизации, происходящие в секции, можно говорить, что секция молодая и находится на стадии формирования. По нашим последним данным (Sinitsyna et al., 2016), возраст секции около 7 млн. лет. Область происхождения секции *Rhizirideum* находилась на территории Ангариды в пределах современной Южной Сибири и прилегающих горных районов Монголии и совпадает с центром видового разнообразия секции.

Благодарности. Для построения карт ареалов были использованы материалы гербарных коллекций LE, WIR, ALTB, NS, NSK, MW, GAT, OSBU. Авторы благодарят их кураторов за помощь в работе.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 18-34-00445 мол_а.

ЛИТЕРАТУРА

- Введенский А. И.** Род 267. Лук – *Allium* L. // Флора СССР. Под ред. Комарова В. Л., Т. 4. – Л.: Изд-во АН СССР, 1935. – С. 112–280.
- Камелин Р. В.** Азиатские горные элементы во флоре Кавказа // Флора и растительность Алтая (Тр. Южно-Сибирского ботанического сада). – Барнаул, 1996. – С. 5–22.
- Камелин Р. В.** Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 1998. – 240 с.
- Камелин Р. В.** Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. – Барнаул: Изд-во «АзБука», 2004. – 226 с.
- Котухов Ю. А.** Новые виды рода *Allium* L. (*Alliaceae* J. Agardh.) из Восточного Казахстана // *Turczaninowia*, 2003. – Т. 6, № 1. – С. 5–10.
- Крашенинников И. М.** Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // Сов. ботаника, 1937. – Вып. 4. – С. 16–45.
- Крашенинников И. М.** Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене // Сов. ботаника, 1939. – Вып. 6-7. – С. 67–99.
- Криштофович А. Н.** Развитие ботанико-географических областей Северного полушария с начала третичного периода // Вопросы геологии Азии. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 2. – С. 824–844.
- Криштофович А. Н.** Происхождение Ангарской суши // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – Вып. 3. – С. 7–41.
- Малышев Л. И., Пешкова Г. А.** Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). – Новосибирск: Наука, 1984. – 265 с.

Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. – Новосибирск: Наука, 2001. – 192 с.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. – М.: Изд. АН СССР, 1963. – 137 с.

Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1946. – 256 с.

Синицына Т. А., Фризен Н. В. Филогения секции *Rhizirideum* G. Don f. ex W.D.J. Koch рода *Allium* L. на основе молекулярно-генетических данных // Материалы VII международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». – Барнаул, 2008. – С. 323–326.

Соболевская К. А., Тимохина С. А. Эколого-исторические предпосылки биоморфологической изменчивости некоторых интродуцентов из флоры Алтая // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Отв. ред. Соболевская К. А. – Новосибирск: изд-во «Наука», Сиб.отд-ние, 1976. – С. 21–29.

Фризен Н. В. Род *Allium* L. // Флора Сибири, Т. 4. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 55–96.

Фризен Н. В. Луковые Сибири: систематика, кариология, хорология. – Новосибирск: Наука, 1988. – 184 с.

Черемушкина В. А. Биология луков Евразии. – Новосибирск: Наука, 2004. – 280 с.

Sinitsyna T., Friesen N. Taxonomic review of *Allium senescens* subsp. *glaucum* (Amaryllidaceae). Feddes Repertorium, 2018. – Vol. 129, Iss. 1. – P. 9–12. DOI: 10.1002/fedr.201700008.

Sinitsyna T., Herden T., Friesen N. Dated phylogeny and biogeography of the Eurasian *Allium* section *Rhizirideum* (Amaryllidaceae). – Plant Syst Evol, 2016. – Vol. 302 (9). – P. 1311–1328. doi:10.1007/s00606-016-1333-3.