

УДК 581.19+576.12

В. И. Авдеев

**Проблемы филогении семейства *Rosaceae* Juss.**

На основе данных по белковой и ДНК-таксономии обосновывается древность родов из подсемейств сливовых (*Prunoideae*) и яблоневых (*Maloideae*). Приводятся доказательства, что подсемейство сливовых не могло дать начало подсемейству яблоневых.

**Ключевые слова:** семейство *Rosaceae* Juss., состав белков семян, размер ДНК, эволюционный возраст подсемейств сливовых и яблоневых.

В системе семейства розовых, или розанных (*Rosaceae* Juss.), ботаники относят абрикос, сливу, вишню и т.п. к одному из пяти его подсемейств, а именно к подсемейству сливовых (*Prunoideae*). Однако до настоящего времени в происхождении сливовых, как и остальных подсемейств, остаётся много неясного. Это происходит ещё оттого, что в науке часто преувеличивают роль отдалённой гибридизации в возникновении крупных фитотаксонов. Так, была выдвинута гипотеза, основанная на подсчёте числа хромосом и на содержании в растениях гликозида амигдалина, что виды подсемейства *Prunoideae* ( $x = 8$ ) некогда гибридизировали лишь с девятихромосомными ( $x = 9$ ) представителями подсемейства спирейных (*Spiraeoideae*), что и дало начало возникновению аллополиплоидного подсемейства яблоневых (*Maloideae*,  $x = 17$ ) [1]. Ещё ранее А. Л. Тахтаджян [2], ссылаясь на ряд авторов, считал, что *Maloideae* возникло от гибридизации *Spiraeoideae* ( $x = 8$  или 9) с *Rosoideae* ( $x = 7$ , реже 8 или 9).

На эти гипотезы можно возразить следующее. Во-первых, нельзя выводить происхождение высших таксонов путём простых манипуляций с числами хромосом. У многих семейств растений эти числа сходны. Во-вторых, зная признаки спирейных, сливовых, розовых, очень трудно представить возникновение путём отдалённой гибридизации признаков, присущих родам яблоневых. При гибридизации такие гибриды получают промежуточные признаки и часто слабофертильны или стерильны. В-третьих, из гипотезы гибридизации следует, что сливовые, являясь одним из предков яблоневых, эволюционно их старше. Однако данные по фракциям запасных белков семян [3] не подтверждают таких предположений. Роды яблоневых приблизительно одновозрастны с древними родами сливовых, а молодые роды сливовых (магалебка, лавровишня и др.) их заметно моложе (табл. 1). В-четвёртых, палеоданные и данные по белковым (полипептидным) маркерам вовсе не указывают на гибридное происхождение яблоневых от сливовых [4]. На наш взгляд, яблоневые — это древнейшие автополиплоиды, затем ставшие анеуплоидами, но возникшие изначально от представителей подсемейства спирейных [5]. По данным В. Л. Витковского [6], другие авторы обычно также выводят происхождение родов сливовых через промежуточные таксоны из представителей спирейных.

В упомянутой выше работе А. В. Благовещенского, Е. Г. Александровой [3] приведены данные по исчислению коэффициента эволюционной молодости ( $A_e$ ) у ряда видов спиреи. У них эволюционный показатель  $A_e$  составил 1,0—2,1. Такой показатель является низким для высших растений, свидетельствует о древности растений, находится на уровне древнейших родов яблоневых и является даже более низким, чем у древних родов сливовых — видов миндаля, абрикоса с  $A_e$ , равным 3,0—5,7 (табл. 1). Эти данные подтверждают мнение, что роды яблоневых, будучи гипоанеуплоидными полиплоидами, никак не могли возникнуть от видов сливовых, не являющихся на самом деле древнейшими

© Авдеев В. И., 2012

представителями семейства розанных. Очевидно, что сложившиеся старые взгляды на филогению подсемейств розанных нужно пересмотреть.

Выявить уровень древности таксонов из подсемейств сливовых и яблоневых можно, если сопоставить их с другими родами, относительный эволюционный возраст которых известен. Так, например, среди капустных древними родами являются арабидопсис (резушка), среди бобовых — фасоль (*Phaseolus*), соя (*Glycine*), но моложе их — роды клевер (*Trifolium*), ещё моложе — горох (*Pisum*), среди злаков древние роды — это сорго (*Sorghum*), рис (*Oryza*), пшеницевые [7—9].

С использованием данных по размеру ДНК в диплоидных клетках этих таксонов [10] нами сделаны пересчёты этого показателя на исходный геном ( $x$ ) и на одну хромосому (табл. 2). Из этих данных хорошо видно, что у древних диплоидных таксонов размер ДНК генома в пересчёте на хромосому составляет от  $0,29 \times 10^8$  п.н. (арабидопсис) до  $0,75 \times 10^8$  п.н. (виды капустных, многие виды бобовых, сорго, рис). Древние виды пшеницевых (ячмень, пшеница, рожь) содержат уже больше ДНК — от  $8,21 \times 10^8$  п.н. до  $13,57 \times 10^8$  п.н. Из данных следует, что персик с геномом  $0,33 \times 10^8$  п.н. является очень древним родом (табл. 2).

Таблица 1

Белковые комплексы семян растений семейства розанных (по: [3] с изменениями)

Таксон	Фракции белков, % от суммы белков			Коэффициент эволюционной молодости ( $A_e$ )
	альбумины	глобулины	глутелины + остаток	
Подсемейство <i>Prunoideae</i> Focke				
<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.	68,2	11,3	20,5	3,9
<i>Louiseania ulmifolia</i> (Franch.) Pachom.	46,0	39,0	15,0	5,7
<i>Amygdalus communis</i> L.	37,8	37,0	25,2	3,0
<i>Amygdalus nana</i> L.	60,3	19,5	20,2	3,9
<i>Amygdalus fenzliana</i> (Fritsch) Lypsky	26,0	67,0	7,0	13,3
<i>Prunus</i> × <i>domestica</i> L. (в культуре)	72,1	18,3	9,6	9,4
<i>Laurocerasus officinalis</i> M. Roem.	53,0	41,2	5,8	16,2
<i>Padellus mahaleb</i> (L.) Vass.	13,7	83,3	3,0	32,3
Подсемейство <i>Maloideae</i> Focke				
<i>Malus baccata</i> (L.) Borkh.	16,5	50,0	33,5	2,0
<i>Malus</i> × <i>domestica</i> Borkh. (в культуре)	16,8	72,4	10,8	8,2
<i>Pyrus nivalis</i> Jacq.	15,4	39,2	45,4	1,2
<i>Pyrus salicifolia</i> Pall.	10,1	46,9	43,0	1,3
<i>Pyrus pyraeaster</i> Burgsd.	16,4	53,1	30,5	2,3
<i>Chenomeles japonica</i> (Thunb.) Lindl. ex Spach	7,6	62,5	29,9	2,3

**Примечание.** Изменения в таблице заключаются в пересчёте ряда неточных данных и в уточнении латинского названия видов. Знак «×» означает гибридность таксона.

Ранее выявлено, что у шелковицы (род *Morus* L.), пшеницы при переходе на полиплоидный уровень происходит сброс части ДНК, т.е. у полиплоидов рост количества ДНК происходит непропорционально росту плоидности [12]. У полиплоидов в расчёте на хромосому количество ДНК может оказаться даже меньше, чем у диплоидов (табл. 2).

Анализ этих данных также показывает, что количество ДНК у видов растений из разных семейств и внутри одного семейства может существенно различаться. Так, при диплоидном наборе хромосом  $2n = 16$  у лука ДНК в 58 раз больше, чем у персика. Точно так же при  $2n = 20$  у кукурузы ДНК больше в 3,3 раза, чем у рода сорго, а при  $2n = 14$  у ржи превосходство над пшеницей-однозернянкой составляет почти 1,7 раза, над ячменём — почти 2 раза. У приведённых в таблице 2 родов лилейных ( $2n = 24$ ) геном огром-

ный, однако эволюционно молодой род рябчик (*Fritillaria*) по размеру ДНК превышает роды лилия в 1,4 раза, тюльпан — почти в 4,5 раза, а близкий к ним и более древний род лук [13] — в 5,4 раза.

Таблица 2

Содержание ДНК в растениях разных семейств (по: [10] с дополнениями и изменениями)

Таксон	Число хромосом		Количество ДНК ( $\times 10^8$ п.н.) в расчёте на	
	диплоидное (2n)	основное (x)	основное число хромосом (x)	одну хромосому
Семейство <i>Rosaceae</i> Juss. (розанные)				
<i>Persica vulgaris</i> Mill.	16	8	2,62	0,33
<i>Pyrus pyraeaster</i> Burgsd.	34	17	4,96	0,29
Семейство <i>Brassicaceae</i> Burnett (капустные)				
<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.	10	5	1,45	0,29
<i>Raphanus sativus</i> L. (в культуре)	18	9	2,90	0,32
<i>Brassica oleracea</i> L. (в культуре)	18	9	6,32	0,70
<i>Brassica napus</i> L. (в культуре)	38	19	11,30	0,59
Семейство <i>Fabaceae</i> Lindl. (бобовые)				
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. (в культуре)	22	11	6,37	0,58
<i>Glycine max</i> (L.) Merr. (в культуре)	40	10	5,60	0,56
<i>Trifolium pratense</i> L.	14	7	4,68	0,67
<i>Trifolium repens</i> L. (см. [11])	32	8	5,00	0,62
<i>Pisum sativum</i> L. (в культуре)	14	7	39,50	5,64
Семейство <i>Poaceae</i> Barnhart (мятликовые, злаки), в культуре, природе				
<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench	20	10	7,48	0,75
<i>Oryza sativa</i> L.	24	12	4,15	0,34
<i>Zea mays</i> L.	20	10	25,10	2,51
<i>Hordeum vulgare</i> L.	14	7	48,70	6,96
<i>Triticum monococcum</i> L. (в природе)	14	7	57,50	8,21
<i>Triticum aestivum</i> L.	42	7	53,30	7,62
<i>Secale cereale</i> L.	14	7	95,00	13,57
<i>Avena sativa</i> L.	42	7	37,67	5,38
Семейство <i>Liliaceae</i> Juss. (лилейные)				
<i>Lilium longiflorum</i> L.	24	12	900,00	75,00
<i>Fritillaria assyriaca</i> L.	24	12	1240,00	103,33
Виды <i>Tulipa</i> L.	24	12	277,00	23,08
Семейство <i>Alliaceae</i> J. Adardh. (луковые)				
<i>Allium cepa</i> (в культуре)	16	8	153,00	19,12

Общий размер генома у полиплоидов, конечно, всегда выше, нежели у родственных им диплоидов. Однако то, что полиплоиды при крупном геноме в пересчёте на хромосому содержат не больше, а зачастую меньше ДНК, чем диплоиды, позволяет их эффективно различать. Среди бобовых растений у довольно молодого диплоидного рода горох количество ДНК (в пересчёте на основное число хромосом и на хромосому) оказывается в 4—8 раз выше, чем у более древних полиплоидов (табл. 2). У груши, как и всех родов яблоневых, в сравнении с древним персиком (подсемейство сливовые), число хромосом в процессе эволюции увеличилось в 2,1 раза. Количество же ДНК в расчёте на основное (базовое, x) число хромосом возросло только в 1,9 раза, а в расчёте на хромосому, наоборот, снизилось на 14%. У других растений это снижение может составлять 8—19% (см. табл. 2). Таким образом, на примере разных таксонов, в том числе и плодовых растений, подтверждается наблюдение, что полиплоидизация у видов цветковых растений приво-

дит к существенному уменьшению количества ДНК в хромосомах клеток [12]. Это связано с тем, что в их геноме содержится избыточное число повторов ДНК.

Из анализа также следует вывод, что имеется хорошее совпадение данных, полученных методами биохимии белков (табл. 1), и данных по изучению содержания ДНК (табл. 2). Время происхождения указанных выше древних таксонов бобовых, злаков, капустных и ряда других растений определяют эпохой не позднее начала третичного периода, что составляет 55...50 млн. лет назад [8, 13, 14]. Приведённая ранее датировка происхождения древних сливовых (конец мелового — начало третичного периодов) [4] довольно хорошо подтверждается данными биохимии и содержания в растениях ДНК. Учитывая эти сведения (табл. 1 и 2), можно сделать вывод, что представители яблоневых возникли не позднее этого геологического времени, они являются древними и практически одновозрастными со сливовыми таксонами семейства *Rosaceae*.

#### Список использованной литературы

1. Навашин М. С., Чуксанова Н. А. Числа хромосом и эволюция // Генетика. 1970. Т. 6, № 4. С. 71—83.
2. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Л. : Наука, 1966. 612 с.
3. Благовещенский А. В., Александрова Е. Г. Биохимические основы филогении высших растений. М. : Наука, 1974. 104 с.
4. 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.
5. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Rosaceae*, *Asteraceae* // Проблемы устойчивости биоресурсов: теория и практика : материалы 3-й междунар. науч.-практ. конф. Оренбург : ОГАУ, 2010. С. 53—60.
6. Витковский В. Л. Плодовые растения мира. СПб. [и др.] : Лань, 2003. 592 с.
7. Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л. : Наука, 1976. 788 с.
8. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Poaceae* // Известия ОГАУ. 2009. № 2. С. 59—65.
9. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Fabaceae*, *Ranunculaceae* // Известия ОГАУ. 2009. № 4. С. 191—195.
10. Лутова Л. А. [и др.]. Генетика развития растений : учебник. Л. : Наука, 2000. 540 с.
11. Авдеев В. И., Релишский А. И. Анализ белковых маркёров видов клевера Оренбургского Приуралья // Состояние, перспективы экономико-технологического развития и экологически безопасного производства в АПК : материалы междунар. науч.-практ. конф. Оренбург : ОГАУ, 2010. Ч. 1. С. 344—348.
12. Авдеев В. И. Генетика растений с основами селекции : учеб. пособие. Оренбург : ОГАУ, 2002. 228 с.
13. Авдеев В. И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Аспекты эволюции видов *Liliales*, *Iridales*, *Orchidales* // Проблемы устойчивости биоресурсов: теория и практика : материалы 3-й междунар. науч.-практ. конф. Оренбург : ОГАУ, 2010. С. 185—191.
14. Мейен С. В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 48, № 3. С. 291—309.

Поступила в редакцию 16.09.2012 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**

**The problems of the phylogeny of the family *Rosaceae* Juss.**

On the basis of data on protein and DNA taxonomy the article justifies the geni antiquity of the plum (*Prunoideae*) and apple (*Maloideae*) subfamilies. The author gives proofs that the subfamily of plum could not give rise to the subfamily of apple.

**Key words:** family *Rosaceae* Juss., proteins of seeds, size of the DNA, evolutionary age of plum and apple subfamilies.

*Vladimir Ivanovich Avdeev*, Doctor of Agricultural Sciences, Professor  
Orenburg State Agrarian University  
460014, Russian Federation, Orenburg, ul. Chelyuskintsev, 18  
E-mail: [nrem83@mail.ru](mailto:nrem83@mail.ru); [aleka\\_87@bk.ru](mailto:aleka_87@bk.ru)