

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ПИХТ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

© С.А. Семерикова

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
г. Екатеринбург  
E-mail: s.a.semerikova@ipae.uran.ru

Эволюционная история и генетическое разнообразие пихт северо-восточной Азии были изучены в контексте молекулярно-филогенетического исследования рода *Abies*. Полученные с помощью маркеров ядерной ДНК и цитоплазматической ДНК (митохондриальной и хлоропластной) филогенетические реконструкции позволили сделать вывод о неоднократной миграции пихт из Северной Америки в Азию, сопровождавшихся интрогрессивной гибридизацией. Следы гибридизаций и интрогрессивного захвата генов особенно характерны для пихт приморских регионов, в зоне предполагаемых межконтинентальных миграций. В то же время показано, что изоляции на островах способствовала сохранению нескольких древних линий рода *Abies*.

**Ключевые слова:** *Abies*, молекулярная филогения, биогеография, гибридизация и интрогрессия, молекулярная систематика.

### Введение

Род *Abies* Mill. (пихта) – второй по величине род семейства Pinaceae (около 50 видов), широко распространенный в трех дизъюнктивных областях Северного полушария: Северная и Центральная Америка, Восточная Азия, Южная Европа и Средиземноморье с Кавказом.

Восточная Азия по количеству видов пихт (25–27) превосходит другие области (Liu, 1971; Farjon, Rushforth, 1989). Условия обитания восточноазиатских пихт весьма неоднородны. Для приморских областей характерны стабильные климатические условия, что способствовало сохранению во время холодных и сухих фаз плейстоцена повышенного разнообразия пихт, по сравнению с континентальными районами. С другой стороны, определенная степень изоляции на островах также способствовала сохранению разнообразия видов, включая несколько древних линий рода *Abies*.

В тихоокеанском регионе обитают несколько дивергентных линий пихт, которые, согласно принятой таксономической классификации, относятся к секциям *Balsamea*, *Momi* и *Amabilis* (Farjon, Rushforth, 1989). Пять видов пихт произрастают на островах (Курилы, Сахалин, Япония): *A. mariesii* Mast., *A. homolepis* Sieb. et Zucc., *A. firma* Sieb. et Zucc., *A. veitchii* Lindl., *A. sachalinensis* (F. Schmidt) Mast. В непосредственной близости на материке обитают родственные им виды: *A. nephrolepis* (Trautv. ex Maxim.) Maxim., *A. koreana* E. H. Wilson., *A. holophylla* Maxim., *A. gracilis* Kom. Особенностью региона является еще и то, что некоторые виды произрастают симпатрически и в ряде случаев образуют смешанные популяции, хотя чаще их местообитания соответствуют разной высоте над ур. м. (Isoda et al., 2000; Nakamura, Krestov, 2005). Для некоторых видов описаны случаи современной гибридизации и интрогрессии, в том числе между видами различных секций,

также есть свидетельства вторичных гибридных контактов в прошлом (Tsumura, Suyama, 1998; Isoda et al., 2000; Semerikova et al., 2011).

### Материалы и методы

С целью изучения филогении, эволюционной истории и молекулярной систематики пихт нами была проведена филогенетическая реконструкция рода *Abies*. В работе использовались несколько типов генетических маркеров с различным характером наследования и с разной скоростью мутирования. Филогенетическое дерево рода *Abies*, построенное на основании секвенирования 10 ядерных генов (изучено 40 таксонов *Abies* и *Keteleeria*, 66 образцов, 488 изменчивых признаков) было конгруэнтно дереву, полученному с помощью маркеров AFLP (полиморфизм длин амплифицированных фрагментов) (изучено 39 таксонов, 84 образца, семь комбинаций праймеров, 553 полиморфных локусов). Оно с высокой поддержкой выявляет взаимоотношения основных групп видов пихт. В комбинации с филогенетическими реконструкциями, основанными на изменчивости хлоропластной и митохондриальной ДНК (изучен 41 таксон, 76 образцов), был проведен биогеографический анализ эволюции рода.

### Результаты и обсуждение

Показано, что ядерная филогения в целом конгруэнтна хлоропластному дереву (Semerikova, Semerikov, 2014a). При этом обнаружены значительные несоответствия между ними и деревом митохондриальной ДНК (Semerikova, Semerikov, 2014b), что обусловлено наследованием митохондриальной ДНК (мтДНК) у видов Pinaceae по материнской линии и, как следствие, к повышенной способности к межвидовому переносу при гибридных контактах, а также возможностью рекомбинации мтДНК.

Результаты анализа распределения мтДНК поддерживают гипотезу неоднократной миграции пихт из Северной Америки в Евразию через берингийский мост. Ни одного митохондриального гаплотипа/мутации, характерных для евроазиатских видов, не было найдено в Америке, но довольно много мутаций, характерных для американского кластера, отмечено у видов северо-востока Азии. Кроме островных видов *A. mariesii*, *A. sachalinensis* и *A. veitchii*, имеющих митотипы, относящиеся к американскому кластеру, еще у нескольких таксонов (*A. koreana*, *A. nephrolepis*, *A. holophylla* и др.) присутствуют гибридные митотипы, в которых, кроме типично «азиатских», выявлены «американские» мутации. Причем большинство упомянутых видов обитают в северо-западной части ти-

хоокеанской арки, на линии возможных миграций между континентами. Следовательно, митохондриальная ДНК островных и дальневосточных видов пихт, вероятно, является результатом интрогрессии при гибридном замещении видов американского происхождения азиатскими.

По нашему предположению, группа северо-восточных азиатских видов секции *Balsamea* (*A. nephrolepis*, *A. koreana*, *A. sachalinensis*, *A. gracilis*, *A. veitchii*, *A. sibirica* и *A. semenovii*) возникла в Азии путем древней гибридизации предков американских видов секции *Balsamea* (*A. lasiocarpa*, *A. balsamea*) с азиатскими видами, произошедшей в ходе повторной миграции пихт из Америки в Евразию, с вытеснением при этом «американских» геномов хлоропластной и частично митохондриальной ДНК (Семерикова, Семериков, 2016).

В результате вновь возникшие виды северо-востока Азии имеют хпДНК азиатского происхождения, а ядерный геном – смешанного, преимущественно американского происхождения. Митохондриальный геном также заместился у большинства видов азиатским, однако митотипы ряда видов все еще несут отдельные признаки мтДНК американских видов, причем островные дальневосточные виды *A. sachalinensis* и *A. veitchii* имеют в своей мтДНК гораздо больше признаков американского кластера.

Группа северо-восточноазиатских видов секции *Balsamea* разделяется на две сестринские субклады: ветвь *A. sibirica*–*A. semenovii*, и ветвь дальневосточных видов (*A. nephrolepis*, *A. koreana*, *A. veitchii*, *A. sachalinensis*, *A. gracilis*). Виды внутри субклад близкородственны, но обладают характерными отличительными признаками, при этом отмечены случаи интрогрессивной гибридизации. Было показано существование переходной гибридной зоны между *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis* на о-ве Сахалин. Переходная зона, выявленная в структуре изменчивости мтДНК в популяциях пихты на Сахалине, подтвержденная изменчивостью аллозимных и AFLP маркеров (Semerikova et al., 2011), соответствует гипотезе миграций пихты между континентом, Сахалином, Южными Курилами и Японскими островами, которые могли происходить благодаря колебаниям климата в плейстоцене.

Согласно результатам аллозимного и AFLP анализов популяций (Semerikova et al., 2011, 2012), пихта изящная *A. gracilis* является древним автохтонным видом на Камчатке, родственным как *A. nephrolepis*, так и *A. sachalinensis*. По данным полученных нами молекулярных филогений рода, ядерная и хлоропластная ДНК у *A. gracilis* ближе к *A. sachalinensis*, однако мтДНК совпадает с материковым видом *A. nephrolepis*.

По данным популяционно-генетических исследований (Semerikova et al., 2012) и настоящей филогенетической реконструкции, пихта Семенова *A. semenovii* В. Fedtsch, обитающая на Тянь-Шане, должна рассматриваться в ранге отдельного вида, родственного *A. sibirica*.

Впервые результаты филогенетического анализа показали сходство материкового вида *A. holophylla* с островными японскими видами *A. homolepis* и *A. firma*. Анализ ядерной филогении определяет кладу *A. holophylla*–*A. homolepis*–*A. firma* (виды секции *Momi*) как родственную более южной ветви, состоящей из китайских и гималайских видов секций *Momi* и *Pseudopicea*, однако при этом данная кладка (*A. firma* и др.) является в большой группе

юго-восточноазиатских видов наиболее дивергентной ветвью, в то время как китайские и гималайские виды разошлись относительно недавно. Все три вида хорошо различаются большим количеством видоспецифичных мутаций. Островная *A. homolepis* оказалась ближе к континентальной *A. holophylla* как по ядерным, так и по хлоропластным маркерам. Другой островной вид *A. firma* сильнее отличается от них по ядерным генам и образует отдельную ветвь внутри азиатской клады на хлоропластном дереве. При этом у совместно произрастающих на о. Хонсю *A. firma* и *A. homolepis* обнаружены совпадающие митотипы. Митотип материковой *A. holophylla* значительно отличался от островных видов и оказался идентичным митотипу *A. nephrolepis*, видом другой секции, но обитающим с *A. holophylla* на одной территории, что очевидно указывает на генетический поток между этими видами в прошлом.

Наиболее дивергентный вид Японских островов – произрастающая на о. Хонсю *A. mariesii* (вид относится к секции *Amabilis*). Ближайшим, согласно ядерной филогении, её родственником является американская пихта *A. amabilis*, которая в настоящее время из числа южных, «небореальных» американских видов дальше всего заходит на север вдоль западного побережья Сев. Америки. Очевидно, была и третья, отдельная волна миграции пихт из Америки – предков *A. mariesii*, отделение которой от *A. amabilis*, согласно ядерным данным, произошло в конце миоцена ~ 7.5 млн. лет назад, при разбросе до плиоцена (12–3.5 млн. лет назад). На хлоропластной филогении *A. mariesii* близка к кладе *A. amabilis*–*A. procera*. Однако митотип *A. mariesii* оказался родственным мтДНК «бореальных» североамериканских видов и значительно отличался от митотипа *A. amabilis*, что говорит о возможной интрогрессии митохондриального генома во время миграции предка *A. mariesii* с юго-запада Северной Америки через северные области.

Мы благодарим Орлову Л.В., Крестова П.В., Сорокина А.Н., Рейникайнена Ю. и др., а также сотрудников арборетумов Мустила, Кью, Сочи, Никитского ботсада за помощь в сборе образцов пихт. Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ, грант №14-04-00848а.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Farjon A., Rushforth K.D. A classification of *Abies* Miller (Pinaceae) // Notes of the Royal Botanic Garden. – 1989. – Vol. 46. – P. 59–79.
2. Isoda K., Shiraishi S., Watanabe S., Kitamura K. Molecular evidence of natural hybridization between *Abies veitchii* and *A. homolepis* (Pinaceae) revealed by chloroplast, mitochondrial and nuclear DNA markers // Mol. Ecol. – 2000. – Vol. 9. – № 12. – P. 1965–1974.
3. Liu T.S. A monograph of the genus *Abies*. Department of Forestry, College of Agriculture, National Taiwan University, Taipei, Taiwan, China, – 1971. – 608 p.
4. Nakamura Y., Krestov P.V. Coniferous forests of the temperate zone of Asia. Coniferous forests. In: Andersson F (ed) Ecosystems of the World, – 2005. Elsevier Academic Publishing, Paris et al., – Vol. 6. – pp. 163–220.
5. Semerikova S.A., Semerikov V.L. Molecular phylogenetic analysis of the genus *Abies* Mill. (Pinaceae) based on the chloroplast DNA nucleotide sequences // Rus. J. Genetics. 2014a. – Vol. 50. – № 1. – P. 7–19.
6. Semerikova S.A., Semerikov V.L. Mitochondrial DNA varia-

- tion and reticulate evolution of the genus *Abies* // Russian J. Genetics. 2014b. – Vol. 50. – № 4. – P. 366–377.
7. *Semerikova S.A., Semerikov V.L., Lascoux M.* Post-glacial history and introgression in *Abies* (Pinaceae) species of the Russian Far East inferred from both nuclear and cytoplasmic markers // J. Biogeography. – 2011. – Vol. 38. – P. 326–340.
8. *Semerikova S.A., Lascoux M., Semerikov V.L.* Nuclear and cytoplasmic genetic diversity reveals long-term population decline in *Abies semenovii*, an endemic fir of Central Asia // Canad. J. Forest. Res. – 2012. – Vol. 42. – № 12. – P. 2142–2152.
9. *Tsumura Y., Suyama Y.* Differentiation of mitochondrial DNA polymorphisms in populations of five Japanese *Abies* species // Evolution. – 1998. – Vol. 52. – № 4. – P. 1031–1042.
10. *Семерикова С.А., Семериков В.Л.* Филогения пихт (род *Abies*, Pinaceae) по данным мультилокусных ядерных маркеров (AFLP) // Генетика. – 2016. – Т. 52. – № 11, в печати.

Доклад представлен на седьмой научной конференции с международным участием «Растения в муссонном климате: острова и растения» (26-29 сентября 2016 г., г. Южно-Сахалинск)

## THE ORIGIN OF DIVERSITY OF FIRS IN NORTHEAST ASIA

**S.A. Semerikova**

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Science, Ekaterinburg*

The evolutionary history and genetic diversity of firs of Northeast Asia were studied in the context of molecular phylogenetic investigation of the genus *Abies*. Phylogenetic reconstructions obtained using nuclear DNA markers and cytoplasmic DNA (mitochondrial and chloroplast) led to the conclusion that there were repeated migration of firs from North America to Asia, accompanied by introgressive hybridization. Traces of hybridization and gene capture are particularly common in the firs of coastal regions, in the area of suggested intercontinental migrations. At the same time it was shown that isolation on islands contributed to the preservation of some of the ancient lineages of *Abies*.

**Key words:** *Abies*, molecular phylogeny, biogeography, hybridization and introgression, molecular systematics.

Bibl. 10