

## ГИБРИДИЗАЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ ВИДОВ РОДА *PAEONIA* L. В ПРИРОДЕ И ИХ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

© М.С. Успенская, В.В. Мурашев

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова

E-mail: ms-uspenskaya@yandex.ru

Пионы — древняя, тупиковая ветвь эволюции растений с крайне несовершенным аппаратом размножения (медленное развитие семян, длительное формирование почек возобновления, отсутствие однолетних форм) — требуют тщательного изучения и охраны. Наблюдаемый в роде *Paeonia* полиморфизм без сомнения создан древними и современными гибридизациями; он представляет результат гибридного расщепления и перекомбинаций признаков исходных видов.

**Ключевые слова:** род *Paeonia*, гибридизация, эволюция

### Введение

В настоящее время нет единого мнения о значении гибридизации в эволюции покрытосеменных растений. Невнимание исследователей к явлениям гибридизации и стремление их подогнать все формы к жёстким рамкам классификации обедняют наши представления о природе и извращают истинные отношения, существующие в ней (Бобров, 1961). В 1916 году Лотси (Lotsy) выдвинул гипотезу о том, что эволюция осуществляется только путем гибридизации, следствием которой является рекомбинация генетического материала. В дальнейшем эта гипотеза была поддержана М.Г. Поповым (1927, 1954) в основе его флорогенетических концепций, связанных с данными палеогеографии. Эволюционная судьба вида, его модифицирование, зависит от того с какими видами иной структуры он приходит в соприкосновение. Последнее же определяется условиями среды и изменчивым ходом геологических процессов. Резюмируя, можно сказать, что всякий вид в различных местах своего ареала подвергается различным гибридным влияниям со стороны других, в первую очередь, близких видов, вследствие чего его структура (подвидовая, расовая и т.д.) усложняется, его отношение к другим видам запутывается, чистота признаков стирается, и, в результате, получается та необычайно сложная картина взаимоотношений между видами, которая хорошо известна каждому систематику, особенно монографу, и которая препятствует установлению строгой границы между видами рода, между разновидностями вида т.д. Усложнения вызываются также в немалой степени физико-географическими причинами, определяющими способ и характер расселения каждой расы, и результаты её контактов с другими, действующими на неё гибридно-расами. Поэтому динамика каждого вида с его миллионами и миллиардами особей представляет необычайно сложную и многогранную картину. Крайне интересным должно явиться детальное исследование динамики какого-нибудь вида в природе, проведенное под знаком тщательного учёта гибридных процессов и их влияний на состав этого вида. Например, полиморфизм берёз в Забайкалье М.Г. Попов объясняет следующим образом: в каждом горном массиве, даже в каждом горном ущелье наблюдаются свои комбинации признаков, свои формы берёз. Нет никакого сомнения в том, что весь этот полиморфизм создан гибридизациями современными и древними; он представляет результат гибридного расщепления, пе-

рекомбинациями признаков исходных видов. Род *Paeonia* горного происхождения, и низкие числа хромосом свидетельствуют о его древности (Тахтаджян, 1966).

### Материалы и методы

Объектами наших исследований были травянистые дикорастущие виды пионов: *P. lactiflora* Pall., *Paeonia peregrina* Mill., *P. mlokosewitchii* Lomak., *P. daurica* Andrews., *P. kavachensis* Asnav, *P. anomala* L., *P. tenuifolia* L. флоры России и СНГ привезенные из естественных мест обитания и высаженные на территории ботанического сада МГУ на Ленинских горах, а также коллекция древовидных пионов *P. suffruticosa* (L.) Andrews., *P. lutea* Franch., *P. delavayi* Franch.

Мы проводили межвидовые скрещивания и получили гибриды от *P. lactiflora* × *P. peregrina*, из которых отселектированы сорта «Иван Горожанкин», «Звездочка» и «Огонёк». Из гибридов *P. mlokosewitchii* × *P. daurica* отобран сорт «Нежность» с фертильными семенами, а гибриды *P. mlokosewitchii* × *P. kavachensis* окраской цветка удивительно напоминают древовидный пион *P. suffruticosa*.

Пион желтый и пион Делавея стали родоначальниками появления межсекционных гибридов (ИТО-гибриды) между кустарниковыми и травянистыми формами пионов. Внешне полученные нами Ито-пионы проявляют признаки травянистых и древовидных пионов — это сорта «Куинджи» и «академик Садовничий». Получение новых устойчивых форм и гибридов пионов для условий Нечерноземной зоны России, а также наблюдения за морфогенезом родительских видов и новых сортов и являлись основой нашей работы.

### Результаты и обсуждение

Первичными в роде *Paeonia*, по-видимому, следует считать диплоидные виды, возникшие в конце мелового периода, а позднее расселившиеся по ряду горных систем. К четвертичному периоду приурочено вторичное расселение диплоидных видов в районах, не подвергшихся оледенению, и они быстро завоевали большую территорию после отступления ледника. Палеодиплоидными видами, по всей вероятности, является группа эндемичных видов, произрастающих на Кавказе, островах Средиземного моря, севере Атласских гор и Пиренеев. Неополитойды, вероятно возникли на границе ареалов диплоидных видов в результате оледенения. Происходящие вследствие изменения климата миграции нередко способствовали появлению гибридных форм и видов. В настоящее время нет единого мнения о значении гибридизации в эволюции покрытосеменных растений. По мнению Вагнера (Wagner, 1968) гибриды имели лишь небольшое значение в общей дивергентной эволюции. Н.Н. Цвелёв (1972) считает, что эволюционное значение гибридизации зависит не столько от частоты или лёгкости образования, сколько от возможности стабилизации вновь образующихся гибридов. Согласно Стеббинсу (Stebbins, 1959), одним из основных путей стабилизации

гибридов является амфиплоидия, что было впервые доказано Винге (Winge, 1917). Путем удвоения хромосом многие межвидовые гибриды могут дать начало вполне фертильным амфиплоидным видам, которые обычно с самого начала оказываются генетически изолированы от родительских форм. Е.В. Вульф (1937) считает полиплоидию одним из факторов видообразования. То, что в роде *Paeonia* имели место гибридационные процессы, подтверждается работами Стеббинса и Эллертона (Stebbins, Ellerton, 1933). Ими было установлено, что тетраплоидный кавказский вид *P. tomentosa* Lomak. – амфиплоид. Л.П. Жгенти (1969), изучая макроспоргенез *P. caucasia* Schipcz., склоняется в пользу гибридогенного происхождения данного вида. По данным А.П. Меликяна (1971) *P. lagodechiana* Kem.-Nath. оказался также гибридогенного происхождения. Аналогом его является *P. chameleon* Troitsky., спонтанно возникший на коллекционном участке живой флоры Института ботаники АН Грузии. По мнению С. Берга (1950), вся ботаническая номенклатура может быть сведена на нет неправильным пониманием ботаниками понятия вид. Очень часто любую наследственную форму, как бы она ни была близка к соседней, можно описывать как особый вид. Так ботаники и делают, непрерывно описывая новые и новые виды. Этому процессу бесконечного увеличения видов никогда не будет конца, ибо следует твердо помнить, что в каждом новом местообитании – своя особая форма растения. Между двумя видами должен всегда существовать диагностический перерыв – hiatus. В результате распыления видов теряется возможность установить филогению форм. Поэтому **ботаники хорошо сделают, отказавшись от описания каждой новой наследственной географической формы в качестве особого вида.** Вслед за В.Л. Комаровым (1940) мы придерживаемся представления, что вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существования обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид – определённый этап в процессе эволюции. Вид в пространстве, его территория, его ареал конечно результат его истории. *Paeonia* является одним из древних родов, поэтому можно предполагать, что в условиях горной страны, при неоднократных климатических переменах и связанных с ними сменах растительного покрова гибридные потомки могли найти для себя экологические ниши и тем самым обеспечить своё будущее существование. Наличие стабилизированных тетраплоидных видов подтверждает, что гибридогенные процессы несомненно имели место в эволюции рода *Paeonia*. На современном этапе процесс видообразования продолжается, на что указывают находки естественных гибридов на Кавказе: *P. majko* Ketsch. (*P. tenuifolia* L. x *P. kavachensis* Asnav.); *P. lagodechiana* Kem.-Nath. (*P. kavachensis* Asnav. x *P. mlkosewitschii* Lomak.) и гибрид *P. tenuifolia* L. x *P. daurica* Andrews, описанный В.П. Малеевым (1947) в Крыму. М.Г. Попов (1940) считал, что каждый этап развития по универсальной, для покрытосеменных схеме, (основной редуционный ряд: дерево – лиана (кустарник) – многолетняя трава – однолетник), вызывался гибридизацией между типами, предшествующего этапа, географически и экологически разошедшимися по различным флористическим областям.

#### Выводы

Гибридизация между разобщёнными типами была механизмом (причиной) редуционных превращений покрытосеменных, что в настоящее время вновь нашло подтверждение в появлении межсекционных гибридов: между травянистыми и кустарниковыми видами пионов – Ито-гибриды, комбинирующими признаки обеих родительских форм.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л.С. О ботанической номенклатуре и понятии вида у ботаников // *Природа*, 1950. – № 9. – С. 30–33.
- Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири // *Бот. журн.*, 1961. – №3. – С. 313–327.
- Жгенти Л.П. К палинологическому изучению некоторых видов рода *Paeonia* L. // *Тр. инст. ботаники АН Груз. ССР*, 1969. – Т. 26. – Вып. 3. – С. 49–54.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений. – М.–Л., 1940. – 212 с.
- Малеев В.П. Род *Paeonia* L. // Вульф Е. В. Флора Крыма. – М.–Л., 1947. – Т. 2. – Вып. 1. – С. 173.
- Меликян А.П., Аствацатурян Н.З. Сравнительная анатомия спермодермы представителей рода *Paeonia* L. в связи с их филогенией // *Биолог. Журнал Армении*. – 1971. – Т. 24. – №2. – С. 54–60.
- Попов М.Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридационные процессы в природе // *Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции*. – Л., 1927. – Т. 17. – Вып. 1. – С. 221–290.
- Попов М.Г. Растительный покров Казахстана. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – 216 с.
- Попов М.Г. Система покрытосеменных растений в связи с проблемой их эволюции // *Бот. журн.* – 1954. – Т. 39. – №6. – С. 867–881.
- Тухтаджян А.Л. Систематика и филогения цветковых растений. – М.–Л.: Наука, 1966. – 611 с.
- Цвелёв Н.Н. О значении гибридационных процессов в эволюции злаков (*Poaceae*) // *История флоры и растительности Евразии*. – Л., 1972. – С. 5–16.
- Lotsy J.P. Evolution by means hybridization // *The Hague: M. Nijhoff*, 1916. – V. 38. – I. 1. – P. 1–36.
- Stebbins G.L. The role of hybridization in evolution // *Proc. Amer. Philos. Soc.* – 1959. – V. 103. – №2. – P. 231–251.
- Stebbins G.L. and Ellerton S. Structural hybridity in *P. californica* and *P. brownie* // *Journ. of Genet.*, 1939. – V. 38. – P. 1–36.
- Wagner W.H. Hybridization, Taxonomy and Evolution // *Modern Methods in Plant. Taxonomy*. – London – New-Jork : Acad. Press., 1968. – P. 312.
- Winge O. The chromosomes. Their number and general importance // *Compt. Rend. Trav. Lab. – Carlsberg.*, 1917. – №13. – P. 131–175.

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

#### HYBRIDIZATION IN THE GENUS *PAEONIA* L. IN THE NATURE AND THEIR EVOLUTION

M.S. Uspenskaya, V.V. Murashev  
Moscow State University, Moscow, Russia

*Peonies* — an ancient, deadlock branch of plants evolution with extremely incomplete device process of reproduction (slow development of seedlings, the long formation of buds of restoration, absence of annual forms) — require careful study and protection. The observed polymorphism in the genus *Paeonia* is undoubtedly created by ancient and modern hybridizations. This is the result of hybrid decomposition and recombination of signs features of the initial types.

**Keywords:** genus *Paeonia*, hybridization, evolution

Bibl. 16