

Сетчатая эволюция в роде *Rosa* L.: палеоботанические находки, морфологическая систематика и молекулярные данные

И.А. Шанцер

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276 Москва, Ботаническая ул., 4
ischanzer@gmail.com

Род *Rosa* представлен многолетними, преимущественно кустарниковыми растениями, распространенными по всей внетропической части северного полушария. Усилиями систематиков разных стран в течение XVIII–XXI веков было дано более 3000 названий видов и внутривидовых таксонов шиповников (IPNI, <http://www.ipni.org>), синонимизация которых находится пока в зачаточном состоянии [Wissemann, 2003]. К объективным причинам, затрудняющим разграничение видов и создание стабильной системы рода *Rosa*, относятся:

1) слабые морфологические различия между видами и наличие внутривидового полиморфизма;

2) отсутствие значительных генетических различий между многими видами, вероятно, связанное с их недавним возникновением;

3) способность многих видов к гибридизации;

4) распространенность полиплоидии, свидетельствующая о сетчатой эволюции во многих группах шиповников;

5) особый тип мейоза и система размножения, получившая название сбалансированной гетерогамии, характерные для крупнейшей секции рода *Caninae*, свидетельствующие об ее аллополиплоидном происхождении.

В ископаемом состоянии род *Rosa* известен из среднего и верхнего эоцена (свиты Грин-Ривер и Флориссант в штате Колорадо) по остаткам листьев и шипов [Becker, 1963; Smith, 2008], описанным под названием *Rosa hilliae* Lesquereux. Возникновение рода, вероятно, связано с быстрой дифференциацией и адаптивной радиацией розоцветных в эоцене [De Vore, Pigg, 2007]. Уже в олигоцене находки листьев, шипов, побегов с шипами и плодов роз известны из Северной Америки, Европы и Китая [Becker, 1963]. Однако, как и в случае с современными видами, различие ископаемых роз преимущественно по остаткам листьев оказалось более чем проблема-

тичным. В том числе и недавняя попытка анализа характера жилкования листьев ископаемых и современных роз [Kellner et al., 2012], позволившая авторам сделать вывод о том, что семикраспедодромное жилкование характерно только для теплолюбивых видов секции *Synstylae*, показывает только недостаточное знакомство авторов с первичным материалом. Такой характер жилкования характерен и для представителей некоторых видов секции *Rosa*, например, *R. acicularis* Lindley, имеющей преимущественно бореальное распространение. Это дезавуирует попытки оценить время происхождения этой секции и родственных ей групп роз по молекулярным данным [Fougere-Danezan et al., 2015].

Молекулярно-филогенетический анализ семейства Rosaceae [Potter et al., 2007] помещает род *Rosa* среди базальных таксонов подсемейства Rosoideae. Тем не менее, все сделанные до настоящего времени попытки выявить филогенетические отношения видов этого рода оказались не вполне удачными. Деревья, построенные с помощью различных алгоритмов и по разным маркерам, как ядерным, так и хлоропластным, неизменно оказывались плохо разрешенными и имеющими низкую поддержку большинства внутренних узлов. Причиной этого обычно считают недавнее происхождение большинства современных видов шиповников и широкое распространение межвидовой гибридизации среди них [Wissemann, Ritz, 2005; Bruneau et al., 2007; Шанцер, Кутлунина, 2010].

Современные методы реконструкции филогенетических основываются на различных компьютерных алгоритмах, разработанных в рамках кладистики и нумерической систематики. Общим для них всех является конечный продукт – дерево, то есть древовидный граф, в котором все исследуемые единицы (операциональные кладистические единицы) располагаются на концах ветвей, а внутренние узлы соответствуют гипотетическим

предкам или гипотетическим событиям видообразования. При использовании для анализа данных первичной структуры ДНК принято различать «деревья генов» и «деревья таксонов» [Doyle, 1992; Page, Charleston, 1997]. Между ними могут быть различные, в том числе и довольно значительные несовпадения, так как в процессе эволюции мутационные изменения, накапливающиеся в ДНК, происходят не одновременно с событиями видообразования [Rosenberg, Nordborg, 2002].

Молекулярно-филогенетические исследования рода *Rosa*, проводившиеся в последние 10–12 лет разными исследовательскими группами на различном материале и по разным системам маркеров, позволяют прийти к следующим двум выводам. Во-первых, существующая система рода *Rosa*, основанная на морфологических признаках, не отражает филогенетических связей и родства видов и требует пересмотра. Во-вторых, используемые кладистические алгоритмы анализа молекулярных данных, априори нацеленные на построение дихотомически ветвящихся деревьев, не адекватны сложным сетчатым филогенетическим отношениям и модусам эволюции в роде *Rosa*, так как не в состоянии учесть гибридационные события. Как неизбежное следствие этого, филогенетические деревья, построенные разными авторами для рода *Rosa* на разных выборках таксонов и по разным маркерам ДНК, оказываются неконгруэнтны друг другу. Общей для них всех характеристикой оказывается только низкая поддержка внутренних узлов дерева, не позволяющая сколько-нибудь определенно оценить состав и родственные отношения крупных клад. Даже в последней по времени и наиболее сбалансированной, как по составу выборки таксонов, так и по числу и полиморфизму использованных маркеров (хлоропластные спейсеры *psbA-trnH*, *trnL-F*, *trnS-G* и интроны *trnL* и *trnG*; ядерный ген *GAPDH*), попытке построения филогении рода *Rosa* [Fougere-Danezan et al., 2015] полностью преодолеть эти недостатки не удалось.

В последние два десятилетия активное развитие получили альтернативные конструированию деревьев методы построения филогенетических сетей [Crandall, Templeton, 1993; Bandelt et al., 1999; Posada, Crandall, 2001; Cassens et al., 2003; Huson, Bryant, 2006], основанные именно на «деревьях генов». Главным отличием сетей от деревьев является то, что исследуемые операциональные единицы (типы последовательностей ДНК, или гаплотипы, или аллели) в сетях могут располагаться не только на концах ветвей, но и во внутренних узлах. По сути, деревья генов

представляют собой схемы семофилиза отдельных признаков в конкретных таксономических группах. Модели же эволюции последовательностей ДНК, лежащие в основе построения таких схем, в известном смысле, если рассматривать последовательность ДНК как мерон, соответствуют рефренам С.В. Мейена [2009].

Теоретическим обоснованием этих методов служит разрабатываемая с 1980-х годов *теория коалесценции* [Hudson, 1991; Hein et al., 2005] – область популяционной генетики, математически описывающая процесс исторического происхождения аллелей. Принципиальным отличием этого подхода от традиционных кладистических методов является развитие представлений о возможности одновременного сосуществования в популяциях предковых и производных последовательностей ДНК (гаплотипов). Математическое обоснование представления о том, что наиболее широко распространенный в популяциях вида гаплотип, имеющий наибольшее число связей с производными гаплотипами, вероятно, является и наиболее древним, послужило обоснованием полной естественности парафилиетических отношений, по крайней мере, на внутривидовом уровне. Представления, развитые в рамках теории коалесценции, наиболее широко применяются в филогеографии при построении и интерпретации внутривидовых генеалогий гаплотипов [Avice et al., 1987; Crandall, Templeton, 1993]. Однако рядом исследователей была обоснована возможность использования разработанных в рамках теории коалесценции и филогеографии подходов и на надвидовом уровне [Templeton, 2001; Rosenberg, Nordborg, 2002].

Такой подход оказывается весьма продуктивным в отношении расшифровки филогенетических связей в роде *Rosa* [Шанцер, 2013]. Конечно, он не дает возможности построить традиционное «филогенетическое дерево», но позволяет очертить группы близкородственных гаплотипов и оценить последовательность и направление их эволюционных изменений. Косвенно это позволяет говорить и о группах родства таксонов, а также о последовательности их возникновения в ходе эволюции рода. Результаты анализа сетей гаплотипов ядерных последовательностей *ITS1* и хлоропластного спейсера *trnL-trnF* позволяют сделать целый ряд согласованных выводов об эволюции рода. Так *R. minutifolia* Engelmann и *R. stellata* Wootton из подрода *Hesperhodos*, занимающие реликтовые ареалы на юге и западе Северной Америки, во всех анализах оказываются базальными по отношению ко всем остальным видам рода. Нельзя исключить, что эта морфологически крайне своеобразная группа является

непосредственным производным исходной группы роз. Эти данные указывают также на вероятное североамериканское происхождение этого рода, что не противоречит и палеонтологическим данным.

Если эта гипотеза верна, то группа видов секции *Rosa*, распространенных на востоке Азии и западе Северной Америки, установленная по данным хлоропластной последовательности *trnL-trnF*, представляет собой ближайшего потомка первичной группы роз, остатком которой является подрод *Hesperhodos*. От нее происходят две группы видов той же секции, распространившиеся по всей северной Евразии и восточной Северной Америки.

Отдельно выделяется группа гаплотипов, характерных для представителей европейской секции *Caninae* и восточноазиатских представителей секций *Synstylae*, *Banksianae*, *Chinenses* и *Laevigatae*, которая представляет собой одно из наиболее поздних производных в этой генеалогической линии. Последнее свидетельствует о том, что розы-лианы субтропических регионов, рассматривавшиеся В.Г. Хржановским [1958] как остатки наиболее древних представителей рода, напротив, представляют собой молодое образование.

Последний вывод в отношении видов секции *Synstylae* выглядит вполне логичным с точки зрения морфологии, так как характерное для всех

видов секции плотное слипание стилодиев в единую колонку, несомненно, является вторичным состоянием этого признака, производным от свободного положения стилодиев у плодолистиков апокарпного гинецея.

Интересно, что анализ обоих типов данных указывает на базальное положение западноазиатских видов секции *Synstylae* (*R. moschata* Herrmann, *R. phoenicia* Boissier, *R. arvensis* Hudson) по отношению к остальным видам этой секции, распространенным преимущественно в Восточной Азии. Это противоречит традиционному существующим представлениям [Хржановский, 1958] о большой древности восточноазиатских видов *Synstylae* и их третичных миграциях на запад вдоль Гималаев. Наши данные указывают на то, что все происходило с точностью до наоборот, и распространение видов этой секции шло с запада на восток. В пользу этого свидетельствует также изолированное положение ITS гаплотипов *R. abyssinica* R. Brown ex Lindley, единственного представителя секции, распространенного в северо-восточной Африке. С западными же видами *Synstylae* связаны гаплотипы единственного североамериканского представителя секции – *R. setigera* Michaux. Таким образом, дизъюнкция ареала секции оказывается не классической – восточная Северная Америка – Восточная Азия, а указывающей на связи Европы и Западной Азии с Северной Америкой.

Литература

- Meißen C.B. Теоретические основы палеоботанических исследований (неизданные главы к «Основам палеоботаники» [М., Недра, 1987]) – М., ГЕОС, 2009. – 108 с.
- Хржановский В.Н. Розы. Филогения и систематика. Спонтанные виды Европейской части СССР, Крыма и Кавказа. Опыт и перспективы использования. – М.: Советская наука, 1958. – 497 с.
- Шанцер И.А. Филогения и систематика недавно дивергировавших групп на примере рода *Rosa* // Современные проблемы биологической систематики. Тр. Зоол. института РАН. Прил. №2. – М: КМК, 2013. – С. 202–216.
- Шанцер И.А., Кутлунина Н.А. Межвидовая гибридизация у шиповников (*Rosa* L.) секции *Caninae* DC. // Изв. РАН. Сер. биол. – 2010. – №5. – С. 564–573.
- Avisé J.C., Arnold J., Ball R.M., Bermingham E., Lamb T., Neigel J.E., Reeb C.A., Saunders N.C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1987. – Vol. 18. – P. 489–522.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. – 1999. – Vol. 16. – №1. – P. 37–48.
- Becker H.F. The fossil record of the genus *Rosa* // Bull. Torrey Bot. Club. – 1963. – Vol. 90. – №2. – P. 99–110.
- Bruneau A., Starr J.R., Joly S. Phylogenetic relationships in the genus *Rosa*: new evidence from chloroplast DNA sequences and an appraisal of current knowledge // Syst. Bot. – 2007. – Vol. 32. – №2. – P. 366–378.
- Cassens I., Van Waerenbeek K., Best P.B., Crespo E.A., Reyes J., Milinkovitch M.C. The phylogeography of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*): a critical examination of network methods and rooting procedures // Mol. Ecol. – 2003. – Vol. 12. – P. 1781–1792.
- Crandall K.A., Templeton A.R. Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction // Genetics. – 1993. – Vol. 134. – P. 959–969.
- DeVore M.L., Pigg K.B. A brief review of the fossil history of the family Rosaceae with a focus on the Eocene Okanogan Highlands of eastern Washington State, USA, and British Columbia, Canada // Pl. Syst. Evol. – 2007. – №266. – P. 45–57.
- Doyle J.J. Gene trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy // Syst. Bot. – 1992. – Vol. 17. – №1. – P. 144–163.
- Fougere-Danezan M., Joly S., Bruneau A., Gao X.F., Zhang L.B. Phylogeny and biogeography of wild roses with specific attention to polyploids // Ann. Bot. – 2015. – №115. – P. 275–291.
- Hein J., Scheirup M.H., Wiuf C. Gene genealogies, variation and evolution. A primer in coalescent theory. – N.Y.: Oxford University Press, 2005. – 276 pp.
- Hudson R.R. Gene genealogies and the coalescent process // Oxford Surv. Evol. Biol. – 1991. – Vol. 7. – P. 1–44.

Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // *Mol. Biol. Evol.* – 2006. – Vol. 23. – №2. – P. 254–267.

Kellner A., Benner M., Walther H., Kunzmann L., Wissemann V., Ritz C.M. Leaf Architecture of Extant Species of *Rosa* L. and the Paleogene Species *Rosa lignitum* Heer (Rosaceae) // *Int. J. Plant Sci.* – 2012. – Vol. 173. – №3. – P. 239–250.

Page R.D., Charleston M.A. From gene to organismal phylogeny: reconciled trees and the gene tree/species tree problem // *Mol. Phylogenet. Evol.* – 1997. – Vol. 7. – №2. – P. 231–240.

Posada D., Crandall K.A. Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks // *Trends Ecol. Evol.* – 2001. – Vol.16. – №1. – P. 37–45.

Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., Kerr M., Robertson K.R., Arsenault M., Dickinson T.A., Campbell C.S. Phylogeny and classification of Rosaceae // *Pl. Syst. Evol.* – 2007. – Vol. 266. – P. 5–43.

Rosenberg N.A., Nordborg M. Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms // *Nature rev. Genetics.* – 2002. – Vol. 3. – P. 380–390.

Smith D.M. A comparison of plant-insect associations in the middle Eocene Green River Formation and the Upper Eocene Florissant Formation and their climatic implications // *Paleontology of the Upper Eocene Florissant Formation, Colorado.* – Boulder, 2008. – P. 89–103. (Geological Society of America. Special Paper 435).

Templeton A.R. Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes // *Mol. Ecol.* – 2001. – Vol. 10. – P. 779–791.

Wissemann V. Classification/Conventional taxonomy (wild roses) // A.V. Roberts, T.Debener, S.Gudin (eds). *Encyclopedia of rose science.* – London: Academic Press, 2003. – P. 111–117.

Wissemann V., Ritz C. The genus *Rosa* (Rosoideae, Rosaceae) revisited: molecular analysis of *nrITS-1* and *atpB-rbcL* intergenic spacer (IGS) versus conventional taxonomy // *Bot. J. Linn. Soc.* – 2005. – Vol. 147. – P. 275–290.