

Межвидовая гибридизация у представителей рода *Trollius* (Ranunculaceae). Обзор проблемы

Interspecific hybridization in the genus *Trollius* (Ranunculaceae). The problem overview

Буглова Л. В., Козлова М. В.

Buglova L. V., Kozlova M. V.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: astro11@rambler.ru
Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Реферат. В работе приводятся условия возникновения межвидовых гибридов и основные закономерности их встречаемости в природе на основе литературных данных. Указаны сложности по выявлению природных гибридов из-за высокого внутривидового полиморфизма признаков вегетативной сферы, исключающего их использование в качестве диагностических. Описанное в литературе весьма сложное распределение морфологических форм у представителей рода *Betula* соответствует таковому у *Trollius asiaticus*.

Ключевые слова. Виды, гибридизация, популяции, формы, *Trollius*.

Summary. The work describes the conditions for the emergence of interspecific hybrids and the main patterns of their occurrence in nature based on literary data. The difficulties in identifying natural hybrids are indicated due to the high intrapopulation polymorphism of vegetative characteristics, which precludes their use as diagnostic ones. The very complicated distribution of morphological forms described in the literature in representatives of the genus *Betula* corresponds to that of the *Trollius asiaticus*.

Key words. Forms, hybridization, populations, species, *Trollius*.

Классическое понимание термина «вид» определяется различными группами свойств, от 3 по Э. Майру (1971) до 10 по К. М. Завадскому (1968), при этом репродуктивная обособленность входит в число важнейших. Репродуктивный критерий подразумевает выраженную репродуктивную изоляцию видов. Тем не менее, в царстве растений этот критерий функционирует с некоторыми особенностями. С одной стороны, агамные или облигатно клейстогамные генеты репродуктивно изолированы, с другой стороны, в природе существуют представители разных таксонов, определяемых как виды, секции и даже рода, образующие естественные гибриды.

Для успешной межвидовой гибридизации необходимы 3 основных составляющих: контакт ареалов, сочетание сроков цветения, многокомпонентная совместимость видов (Shtern, Rosh, 1974; Коропачинский, Милютин, 2006). При отсутствии хотя бы одного из этих факторов, случаи генетической близости объектов, выявляемые молекулярными методами, не будут связаны с гибридизацией. Под совместимостью видов, подразумевается, в первую очередь, сходство кариотипа, этот признак легко выявляется при микрокопировании (Mehra, 1968).

Понимание закономерностей репродуктивной изоляции и причин появления межвидовых гибридов весьма актуально для теоретической систематики, тем не менее, изучению этих вопросов применительно к травянистым растениям, уделяется недостаточно внимания, хотя проблема была сформулирована около века назад. Изучение межвидовой гибридизации трав ограничивается преимущественно изучением искусственной гибридизацией хозяйственно ценных видов. У видов, способных к перманентной естественной гибридизации «структура (подвидовая, расовая и т. д.) усложняется, его отношения с другими видами запутывается, частота (распределения – прим. авт.) признаков стирается и в результате получается та необычайно сложная картина взаимоотношений между видами ... которая препятствует установлению строгих границ между видами рода, между разновидностями вида и

т. д.» (Попов, 1927: 273). В XX в. изучение межвидовой гибридизации, выполняемое на древесных растениях остается связанным с систематикой (например, работы И. Ю. Коропачинского, М. А. Шембергера, Л. И. Милютин, J. Kleinschmit), в то время, как исследования на травянистых растениях все более уходят в теоретическую (чистую) генетику и сельское хозяйство. Хотя в последнее время наблюдается возврат интереса изучению природной гибридизации для решения вопросов, связанных с систематикой, в том числе и для трав. Иностранная литература не делит исследования, посвященные естественной гибридизации отдельно на травянистых и на древесных растениях. Доля видов, способных к гибридизации довольно высока. Так, на начало 1970 х гг. было известно 23675 естественных и искусственных отдаленных гибридов среди них древесные растения представлены 36 семействами (Милютин, 1970; Knobloch, 1972).

Репродуктивный возраст у травянистых растений наступает заметно раньше, чем у древесных, исходя из этого их естественная гибридизация, доля возвратных гибридов и соответственно, темпы интрогрессии выше. В результате должно возникать географически более сложное, по сравнению с древесными растениями, распределение частот диагностических признаков. С другой стороны, изучение гибридизации травянистых растений проходит быстрее, чем у древесных, в связи с возможностью более быстрого получения потомства, что делает актуальным метод исследования искусственных межвидовых гибридов.

Сравнительно небольшой род травянистых многолетних растений – рода *Trollius* L. насчитывает от 31 до 35 видов и является весьма сложным для систематики (Шипчинский, 1924; Цвелёв, 2001). Изучая комплекс видов в Северной и Восточной Азии, В. Н. Сипливинский (1972) отмечал высокое расовое разнообразие и неопределенность причин его возникновения. Несмотря на многочисленные региональные флористические описания, эти причины так и остаются лишь частично выясненными. Гибридизация вносит большой вклад в создание современного биоразнообразия, и в то же время, способствует растушёвыванию морфологических критериев между видами *Trollius*, многие авторы отмечают наличие межвидовой гибридизации на границах ареалов (Малышев, 1965; Сипливинский 1972; Цвелёв, 2001; Куваев, 2006). Для *T. apertus* установлено его гибридное происхождение (Игошина, 1968). Имеется спорный вид *T. ilmenensis* Sipliv., чье происхождение и степень родства с выше названным видом требует изучения. Поиск новых критериев для диагностики видов до сих пор остается актуальным (Pellmyr, 1992; Kadota, 2016). Авторы включают в число диагностических признаков видового и секционного уровня такие, которые, к сожалению, как правило, не сохраняются в гербарном материале, например, окраска околоцветника, запах, форма цветка, экология произрастания.

Попытки расширить число значимых признаков иногда только усложняют определение вида, так как число показателей, в некоторых позициях перекрывающие друг друга, увеличивается. Как результат, излишне часто выполняются локальные переопределения или выделения новых видов, признаваемые не всеми авторами, что в дальнейшем приводит к избыточной синонимике с множеством спорных видов. Это сильно усложняет анализ литературы, слабо связанной с систематикой. Например, анализируя опыты А. Doroszevska (1970), по межвидовой гибридизации, довольно таки сложно интерпретировать родительские виды поскольку указанные ею регионы их произрастания, не совпадают с современной трактовкой (Фризен, 1993), а информации о видовых признаках совсем мало. В связи с чем, приведенные здесь данные изложены в авторском варианте без перевода их на современное понимание.

А. Doroszevska (1965), изучая гибридизацию между *T. chinensis* и *T. europaeus* L. в культурных условиях, установила возможность получения межсекционных гибридов, несмотря на фенологический барьер – только различия в сроках цветения препятствуют их естественной гибридизации. Однако, между видом *T. pumilus* D. Don. имеются репродуктивные барьеры с другими видами даже при совпадающих сроках цветения (Doroszevska, 1970). Автор отмечает, что скрещивание между видами в пределах секции *Pumilotrollius* Dorosz. – *T. pumilus* × *T. ranunculoides* показало такие же результаты, как и при межсекционной гибридизации. Фактически, признак естественной репродуктивной изоляции не был использован ею для разделения *Trollius* на секции, что на наш взгляд не совсем корректно.

В Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения РАН (г. Новосибирск) проводятся исследования внутривидового полиморфизма и изучения гибридных форм рода *Trollius*. Изучение в природе проводится на основании популяционного учета основных диагностических признаков, выполненное по результатам экспедиционных сборов 2004–2023 гг. К настоящему времени описано около 100 ценопопуляций Западной Сибири.

Искусственная гибридизация, направление и степень изменчивости признаков изучаются на базе биоресурсной научной коллекции USU № 440534, где моделируются разные варианты межвидовых скрещиваний и учет диагностически значимых морфологических признаков генеративной сферы (Буглова, 2018; Буглова и др., 2019; Гусар и др., 2021; Буглова и др., 2024). Искусственной гибридизации были подвергнуты 11 (из 30 или 12 из 42) видов, относящихся к 4 секциям в понимании A. Doroszevska (1974): *T. altaicus*, *T. apertus*, *T. asiaticus* s. l. (сюда включены спорные виды: *T. kytmanovii*, *T. kolonok*, *T. vitalii*), *T. sajanensis* (Malyshev) Sipliv. (Хамар-Дабан), *T. chinensis* subsp. *macropetalus* (Regel) Luferov, *T. europaeus*, *T. ledebourii* Reichenb. var. *polysepalus* Regel et Til., *T. lilacinus* Bunge, *T. pumilus*, *T. riederianus* Fisch. et C. A. Mey. Выбор вида в качестве отцовского обосновывался более ранними сроками цветения по сравнению с материнским.

В природе гибридизация видов *Trollius* происходит при аллопатрическом или смежно-симпатрическом взаимодействии видов. Первое возникает при перекрывании ареалов видов, ранее изолированных в горизонтальной проекции, т. е. произрастающих в равнинных регионах. Оно характерно для пар *T. asiaticus* и *T. sibiricus* Schipcz., *T. asiaticus* и *T. europaeus* (в настоящее время совместно нигде не встречаются). Второе – при вертикальном взаимодействии в горных областях: *T. asiaticus* и *T. altaicus*, *T. asiaticus* и *T. sajanensis*. Остается неопределенным тип взаимодействия между видами *T. altaicus* и *T. dschungaricus* Regel, поскольку оба произрастают в высокогорьях.

Диагностика представителей рода *Trollius* усложняется еще и высоким внутривидовым полиморфизмом. Проблемы изучения межвидовых гибридов у *Trollius* заключается в сравнительно малом числе морфологических критериев, пригодных для дифференциации близких видов и которые можно в дальнейшем использовать для выявления естественных гибридов. Особенно вариабельны признаки вегетативной сферы. Так признаки листовой пластинки, успешно используемые для выявления естественных гибридов в популяциях древесных растений, очень ограниченно подходят для диагностики межвидовых гибридных форм *Trollius*. Например, из видов, способных к гибридизации своеобразная и стабильная морфология листовой пластинки у *T. dschungaricus*, но весьма полиморфная в популяциях у *T. altaicus*, *T. asiaticus* (Буглова, Жирова, 2019) и *T. europaeus* (Bulka et al., 2024), что делает этот признак непригодным для диагностики их межвидовых гибридов.

Нам удалось получить следующие жизнеспособные гибриды:

1) *T. ledebourii* var. *polysepalus* × *T. altaicus* (пыльцевые зерна собирали от природных экземпляров, Семинский перевал, высота 1740 м над ур. м.); 2) *T. ledebourii* var. *polysepalus* × *T. asiaticus*; 3) *T. ledebourii* var. *polysepalus* × *T. chinensis* subsp. *macropetalus*; 4) *T. ledebourii* var. *polysepalus* × *T. riederianus*; 5) *T. chinensis* subsp. *macropetalus* × *T. riederianus*; 6) *T. europaeus* × *T. asiaticus*; 7) *T. asiaticus* × *T. sajanensis*; 8) *T. asiaticus* × *T. apertus*.

Гибриды F1 характеризуются единообразием по основным диагностическим морфологическим признакам репродуктивной сферы во всех скрещиваниях, за исключением варианта №1. Варьирующими признаками оказались окраска стилодиев, в незначительной степени окраска чашелистиков, число лепестков и форма цветков. Это свидетельствует, по нашему мнению, об интрогрессивном состоянии одного из родителей. Для природных гибридов *T. asiaticus* × *T. altaicus* были определены довольно высокие показатели фертильности пыльцевых зерен (Буглова и др., 2019).

Не удалось получить семена от скрещивания видов *T. asiaticus* и *T. ledebourii*, опыленных пыльцой *T. lilacinus*, собранной с природных экземпляров. Так же, в природных популяциях отсутствуют растения с промежуточными признаками между *T. lilacinus* и *T. altaicus* в местах их достаточно близкого произрастания. Изучение проводилось на Курайском хребте Республики Алтай на высоте 2600 м над ур. м. Не удалось получить семена от скрещивания *T. pumilus* с *T. riederianus*, цветущих в условиях Западной Сибири одновременно. От единственного клона в результате свободного опыления в незначительном числе 10–15 шт. с плода были получены морфологически полноценные семена у *T. pumilus*. Проростки оказались нежизнеспособные, взрослые растения из них не удалось получить, поэтому тип скрещивания не установлен. Таким образом, были подтверждены и дополнены данные A. Doroszevska о репродуктивной неравноценности секций рода. Следует отметить, что у представителей рода *Betula* наблюдается аналогичная ситуация с межсекционными гибридами (Шемберг, 1993; Коропачинский, 2013).

Выводы. 1. Репродуктивная изоляция представителей разных секций оказывается неравноценной, что характерно так же для древесных растений.

2. Общий характер распределения гибридных форм относительно родительских видов и закономерности распределения признаков на древесных растениях можно использовать по отношению к травянистым видам. Например, отсутствие оснований для сохранения или выделения видového таксона в родах, склонных к естественной гибридизации, при отсутствии экологических или географических границ между видами постулированное И. Ю. Коропачинским (2013).

3. Наличие активных формообразовательных процессов у растений, склонных к межвидовой гибридизации, а так же необходимость присвоения им некоторого внутривидового таксономического статуса упрощается при использовании для таких объектов политипической концепции вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Буглова Л. В.** Естественные гибриды *Trollius asiaticus* × *T. altaicus*: признаки и распространение // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2018. – Т. 17, № 1. – С. 180–183.
- Буглова Л. В., Жирова О. С.** Диагностически значимые признаки *Trollius asiaticus* и *T. altaicus* (Ranunculaceae) и их оценка // Бот. журн., 2019. – Т. 104, №1. – С. 107–123. DOI: 10.1134/S0006813619010046
- Буглова Л. В., Гусар А. С., Дзюба О. В., Морозова А. О.** Фертильность пыльцы *Trollius* в естественных местообитаниях и условиях культуры // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2019. – Т. 18, № 1. – С. 92–96. DOI: 10.14258/pbssm.2019017
- Буглова Л. В., Козлова М. В., Васильева О. Ю., Гусар А. С.** Оценка семенной продуктивности родительских видов и гибридов *Trollius* с использованием критерия Манна-Уитни // Вестник Оренбургского гос. педагогич. ун-та. Электронный науч. журн. (Online), 2024. – № 1 (49). (25 марта 2024 г.)
- Гусар А. С., Буглова Л. В., Козлова М. В.** Оценка видов рода *Trollius* L. и гибридных форм по всхожести семян // Проблемы ботаники южной Сибири и Монголии, 2021. – Т. 20, № 1. – С. 147–150.
- Завадский К. М.** Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968. – 404 с.
- Игошина К. Н.** О видах рода *Trollius* на Полярном Урале // Бот. журн., 1968. – Т. 53, № 6. – С. 779–794.
- Коропачинский И. Ю.** Естественная гибридизация и проблемы систематики берез Северной Азии // Сибирский экологический журн., 2013. – Т. 20, № 4. – С. 459–479.
- Куваев В. Б.** Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. – М.: ТНИ КМК, 2006. – 568 с.
- Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И.** Естественная гибридизация древесных растений. – Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2006. – 223 с.
- Мальшиев Л. И.** Высокогорная флора Восточного Саяна. – М.; Л.: Наука, 1965. – 368 с.
- Майр Э.** Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971. – 455 с.
- Милютин Л. И.** Естественная гибридизация древесных растений и ее значение для лесной селекции // Лесная генетика, селекция и семеноводство. – Петрозаводск: Изд-во «Карелия», 1970. – С. 75–79.
- Попов М. Г.** Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1927. – Т. 17. – С. 221–290.
- Сипливинский В. Н.** Род *Trollius* L. на севере и востоке Азии // Новости сист. высш. раст., 1972. – Т. 9. – С. 163–182.
- Фризен Н. В.** *Trollius* L. – жарок, или купальница // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1993. – Т. 6. – С. 103–108.
- Цвелёв Н. Н.** Купальница – *Trollius* L. // Флора Восточной Европы. – СПб.: Мир и семья, 2001. – Т. 10. – С. 40–43.
- Шипчинский Н. В.** О географическом распространении видов рода *Trollius* и о генетической их связи // Изв. ГБС РСФСР, 1924. – Т. 23. – С. 55–74.
- Шемберг М. А.** Березы Сибири и Дальнего Восток (систематика, изменчивость, естественная гибридизация, интродукция): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 1993. – 33 с.
- Bylka W., Antkowiak W., Maciejewska-Rutkowska I., Witkowska-Banaszczak E., Okarma H.** Phytochemical and morphological variability of selected populations of *Trollius europaeus* L. // Flavonoids and their application. – Rzeszów, 2004. – С. 58–70. [In Polish].
- Doroszewska A.** Observations on the *Trollius chinensis* × *T. europaeus* hybrids // Acta Soc. Bot. Polon., 1965. – Vol. 34, № 3. – P. 451–469.
- Doroszewska A.** Hybrids of *Trollius pumilus* Don with other species of the same genus // Acta Soc. Bot. Polon., 1970. – Vol. 39, № 2. – P. 257–284.
- Doroszewska A.** The genus *Trollius* L.: A taxonomical study. Warszawa: Panstwowe wydawnictwo naukowe. 1974. – 184 p. (Monogr. Bot. Vol. 41)
- Kadota Y.** A revision of the genus *Trollius* (Ranunculaceae) in Japan // J. Jpn. Bot., 2016. – Vol. 91 (Suppl.). – P. 178–200.
- Knobloch I. V.** Intergeneric hybridization in flowering plants // Taxon, 1972. – Vol. 21. – P. 97–103.
- Mehra P. N.** Cytogenetical evolution of Conifers // Indian J. Genet. Plant Breeding, 1968. – Vol. 28, № 2. – P. 96–111.
- Pellmyr O.** The phylogeny of a mutualism: evolution and coadaptation between *Trollius* and its seed-parasitic pollinators // Biol. J. Linn. Soc., 1992. – Vol. 47. – P. 337–365. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1992.tb00674.x
- Shtern R., Roshe L.** Genetics of forest ecosystems. – Berlin – New York: Springer Verlag, 1974. – 330 p.