

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

В.И. Авдеев

ОСНОВЫ СОВРЕМЕННОГО АНАЛИЗА СТЕПНОГО ФЛОРОГЕНЕЗА

Монография

Москва
ИЗДАТЕЛЬСТВО
 **ОМЕГА-Л**

2015

Оренбург
Издательский центр
ОГАУ

УДК 581.9 + 581.5
ББК 28.59 + 28.52
А18

Рекомендовано к изданию редакционно-издательским советом Оренбургского государственного аграрного университета (председатель совета – профессор В. В. Каракулев)

Рецензенты:

З. Н. Рябинина – доктор биологических наук, зав. кафедрой ботаники и физиологии растений Оренбургского государственного педагогического университета, профессор;

В. Ф. Абаймов – доктор сельскохозяйственных наук, профессор Оренбургского государственного аграрного университета, профессор.

Авдеев, Владимир Иванович.

А18 Основы современного анализа степного флорогенеза: монография / В. И. Авдеев. – М.: Издательство «Омега-Л»; Оренбург: Издательский центр ОГАУ, 2015. – 184 с.

ISBN 978-5-370-03564-7 (Издательство «Омега-Л»)

ISBN 978-5-88838-911-9 (Издательский центр ОГАУ)

Монография состоит из «Введения» и четырёх глав – «Краткая история и методы флорогенетики», «Проблемы степного флорогенеза и эволюционный возраст таксонов», «Эколого-географические факторы древнего степного флорогенеза», «Прошлое, настоящее и будущее степей» и «Списка использованной литературы». В монографии широко использованы достижения палеонтологических наук, биосистематики, ряда смежных естественных наук, а также новые данные молекулярной биологии. Это позволило ввести читателя в сферу методов флорогенетики – науки, зародившейся в России полвека назад, и показать, как при комплексном использовании достижений общеизвестных естественных наук и новейших данных молекулярной биологии можно решить ряд сложных проблем степеведения. Автор монографии – ботаник, биосистематик, ресурсовед, специалист по белковому маркированию геномов высших растений, доктор сельскохозяйственных наук, недавно опубликовавший монографию: Авдеев В. И. Абрикосы Евразии: эволюция, генофонд, интродукция, селекция. – Оренбург: ОГАУ, 2012. – 408 с.

Данная монография по флорогенезу степей рассчитана на научных работников, преподавателей, учащихся вузов и может быть использована как научное пособие.

УДК 581.9 + 581.5
ББК 28.59 + 28.52

ISBN 978-5-370-03564-7
(Издательство «Омега-Л»)
ISBN 978-5-88838-911-9
(Издательский центр ОГАУ)

© Авдеев В. И., 2015
© ООО «Издательство «Омега-Л», 2015
© Издательский центр ОГАУ, 2015

ВВЕДЕНИЕ

Степной пояс Евразии раскинулся на огромном пространстве этого континента, превышая по длине 8 тыс. км и располагаясь между 27° и 127° восточной долготы, 55° и 46° северной широты в виде сплошного пояса шириной 150–600 км [Степи Евразии, 1997]. Однако эти данные касаются самых северных степей, поэтому они далеко неполные даже для территории Евразии.

Так, в Европе степи начинаются не только с придунайских равнин Венгрии и Румынии, но и простираются западнее, встречаясь в долинах Центральных Альп и на известковом плато Коссы в Центральном горном массиве в южной части Франции; на востоке же Евразии фрагментарные степи распространены по течению Амура (Дальний Восток) и вплоть до Центральной Якутии в Восточной Сибири [Леме, 1976]. Гораздо южнее, на территории Восточной Азии, степи заходят на северо-восток Китая (провинции Ганьсу, Шэньси, Шаньси) по обширным горным участкам и крупным межгорным лёссовидным равнинам [Вульф, 1944; Мурзаев, 1952; Синицын, 1959]. Почти на той же широте, что и в Китае, около 32–33° северной широты, степи в Евразии имеются в горах в пределах Малой и Передней Азии (Турция, Иран), в Закавказье и на Кавказе, восточнее – на юго-западе, западе Туркменистана (север Передней Азии), в Средней Азии [Овчинников и др., 1973; Камелин, 1973; и мн. др.]. По известной карте растительности земного шара [Леме, 1976], северные степи, смыкаясь со средиземноморскими степями, формируют сплошной пояс на юге Евразии, проходя через Ближний Восток, всю Малую, Переднюю, Среднюю и Центральную Азию, юг Китая (до 28–30° северной широты и даже южнее).

По этой же карте и сведениям Е. В. Вульфа [1944], степи имеются на самом севере Африки, образуют целый пояс в центральной части Африки, они есть на востоке, юге Африки и в Новой Зеландии, занимают основную часть Австралии, заходят на острова Субантарктики, часто встречаются на юге Южной Америки (пампасы), распространены в центральной части Северной Америки (прерии) и на юго-западе этого континента. В итоге степи очень широко распространены не только в северном, но и в южном полушариях Земли, являясь крупнейшим типом растительности.

По этой причине, изучая другие типы растительности, неизбежно сталкиваются с видами, растущими в степях, а отсюда всегда возникают вопросы об их происхождении, генетических и флористических связях. Таким образом, степные виды становятся одним из важных объектов для сравнительного познания прошлой и настоящей истории развития флоры и растительности земного шара. Кроме того, в степной зоне сосредоточены значительная часть мирового сельскохозяйственного производства и часть промышленности. Поэтому изучение степей имеет очень важное значение для прогнозирования судьбы современного и будущего человечества.

Juss.), трудно описать, так как, якобы, почти отсутствуют палеоданные. Но более подробный анализ литературы позволил на первых порах выявить 61 палеонаходку видов этого ценного подсемейства, что дало возможность сразу разрешить целый ряд научных проблем [Авдеев, 1997]. Второй же, хемотаксономический, подход – новый и базируется на использовании во флорогенетике имеющихся на сегодня данных по биохимии, молекулярной биологии, кариологии и т.п. Необходимо, правда, сказать, что и раньше применение различных аспектов хемотаксономического анализа в теории эволюции, флорогенетике считалось весьма желательным [Камелин, 1973; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Грант, 1984; и др.], однако собранных данных на этот счёт было мало. Поэтому остановимся на этом подходе подробнее. Отправными точками для применения методов биохимии и молекулярной биологии служат два основных научных тезиса. Первый – усложнение в процессе органической эволюции генома живых организмов [Медников, 1971; Оно, 1973], второй – увеличение в эволюции двудольных растений доли белков-глобулинов в составе запасных белков семян высших растений [Благовещенский, Александрова, 1974].

1.2.1 Молекулярно-биологические, биохимические, физиологические и биометрические методы

Одним из важнейших механизмов усложнения генома является дупликации генов как вид хромосомных мутаций. В результате этих дупликаций геномы живых организмов буквально насыщены одними и теми же повторяющимися последовательностями (т.е. копиями) генов. Дупликации, как и полиплоидия, играют очень важную роль и в ходе культивируемой эволюции растений [Созинов, 1985; В. Конарев, 1998]. В результате дупликаций размер генома (количество ДНК в расчёте на n , т.е. на гаплоидный набор хромосом) увеличивается, однако при переходе на полиплоидный уровень происходит непропорциональный рост количества ДНК за счёт сброса её части [Ахундова, 1983; Авдеев, 2002а]. В книге Л. А. Лутовой с соавторами [2000] отмечается, что не существует прямой связи между величиной ДНК и сложностью организма. Например, у человека размер генома составляет 34×10^8 п.н., но в пересчёте на хромосому (а хромосом в геноме $n = 23$) этот размер равен $1,48 \times 10^8$ п.н. Судя по данным таблицы 1, видно, что человек, этот «венец природы», имеет в геноме малое количество ДНК, на уровне вида подсолнечника. Причина состоит, однако, не в сложности организации биообъекта, а в его древности. Так, если использовать данные по таким древним организмам, как виды водорослей, дрожжевой гриб (см. [Лутова и др., 2000]), то в пересчёте на хромосому получаем от $0,01 \times 10^8$ п.н. до $0,56 \times 10^8$ п.н. При этом надо иметь в виду, что у древних организмов суще-

ствуют как ранее возникшие, так и молодые виды. Это связано с постоянно текущей эволюцией их генома за счёт самых различных генетических событий (мутаций, транспозиций, трансгенеза, интрогрессий и т.д.).

Выше отмечалось, что был установлен важный тренд эволюции – быстрый рост у молодых таксонов двудольных растений в семенах доли глобулинов [Благовещенский, Александрова, 1974]. Известно, что состав глобулинов изучают с помощью общепринятого метода вертикального гель-электрофореза [Теоретические основы селекции, 1993; Авдеев, 1997; В. Конарев, 1998; и др.]. Была выдвинута следующая концепция [Авдеев, 2009б]: эволюционно молодые таксоны и генотипы двудольных должны иметь высокую долю глобулинов путём накопления высокомолекулярной их фракции, что на электрофореграмме (ЭФ) проявляется как наращивание доли «медленных, тяжёлых (ТП)» полипептидов 2S- или 7S-глобулинов и близких по молекулярной массе кислых 11S- или 12S-глобулинов или им подобных глобулинов. Чем эволюционно старше таксоны двудольных, тем выше в запасных белках семян доля «быстрых, лёгких (ЛП)», более низкомолекулярных полипептидов 11S-, 12S-глобулинов и т.п., богатых серой. У семян злаковых видов, имеющих в качестве запасных белков проламины, наоборот, эволюционно старые таксоны обязательно имеют на ЭФ высокомолекулярные ω -полипептиды (т.е. ТП), однако же у молодых таксонов содержатся только различного типа ЛП, включая сюда особо низкомолекулярные «быстрые полипептиды (БП)» [Авдеев, 2009б, 2009в, 2012б]. Из имеющихся данных по иммунохимии запасных белков семян [Теоретические основы селекции, 1993], весьма многочисленных палеоданных [Цвелёв, 1976; и мн. др.] известно, что, например, рода сорго (*Sorghum Moench*), рис (*Oriza L.*), фасоль (*Phaseolus L.*) и соя (*Glycine Willd.*), капуста (*Brassica L.*), арабидопсис, или резушка [*Arabidopsis (DC.) Heynh.*] являются древними таксонами, моложе их клевер (*Trifolium L.*), ещё моложе – горох (*Pisum L.*). Из данных таблицы 1 и ранее приведённых сведений [Авдеев, 2012б] отчётливо видно, что виды родов сорго, рис, фасоль, соя, клевер, капуста, арабидопсис, а также редька (*Raphanus L.*), персик (*Persica Mill.*), груша (*Pyrus L.*), диплоидная шелковица (*Morus L.*) имеют минимальное количество ДНК в пересчёте на хромосому: от $0,25 \times 10^8$ п.н. (арабидопсис) до $0,75 \times 10^8$ п.н. (сорго). Более высоким является этот показатель у пшеницевых, родов астровых, однако он очень высокий у изученных сравнительно молодых родов лилейных [Авдеев, 2010б] – у лилии (*Lilium L.*) и особенно у молодого рода рябчик (*Fritillaria L.*). Такой показатель, следовательно, может успешно использовать во флорогенетике для оценки эволюционного возраста различных таксонов.

Для древних родов пшеницевых (триба *Triticeae*), учитывая данные по ЭФ, присущее обязательное наличие ω -полипептидов [Авдеев, 2009б; см.

также прил. 1]. Их имеют и рода пшеница (*Triticum L.*), эгилопс (*Aegilops L.*), рожь (*Secale L.*), ячмень (*Hordeum L.*), относящиеся к этой трибе, а также род серобородник (*Spodiopogon Trin.*) из трибы бородачёвниковых (*Andropogoneae*) и рода трибы просовых (*Panicaceae*): ветвянка [*Brachiaria (Trin.) Griseb.*], осянка (*Oplismenus Beauv.*), щетинник – *Setaria Beauv.* [А. Конарев и др., 1984; Теоретические основы селекции, 1993]. Эти рода, а скорее всего, все три трибы, необходимо отнести к древнейшим злакам, что, кстати, и соответствует систематике злаков [Цвелёв, 1976]. Часть же видов родов злаков из триб свинороевых (*Cynodonteae*), овсовых (*Aveneae*), канареичниковых (*Phalarideae*), мятликовых (*Poeae*), тимофеевковых (*Phleaeae*), сеслериевых (*Seslerieae*) могут не содержать ω-полипептидов, являясь, таким образом, более молодыми таксонами. Разнообразие самих видов внутри всех этих родов, конечно, высокое; есть виды более молодые и более древние [Авдеев, 20096]. Так, В. Г. Конарев [1998] отмечал, что внутри видов мятлика (*Poa L.*), овсяницы (*Festuca L.*) встречаются отдельные популяции, у которых на ЭФ имеются только лишь самые низкомолекулярные БП (т.е. это эволюционно молодые популяции).

Таблица 1 – Содержание ДНК в растениях разных семейств
(по: [Лутова и др., 2000; Авдеев, 20126], с дополнениями, изменениями)

| Таксон | Число хромосом | | Количество ДНК ($\times 10^8$ п.н.) в расчёте на | |
|---|--------------------|-----------------|--|-------------------|
| | диплоидное (2n) | основное (x) | основное число хромосом (x) | одну хромосому |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Семейство <i>Asteraceae Dumort</i> (астровые) | | | | |
| <i>Crepis capillaris (L.) Wallr.</i> | 6 | 3 | 18,70 | 6,23 |
| <i>Helianthus annuus L.</i> | 34 | 17 | 29,85 | 1,76 |
| <i>Lactuca sativa L.</i> | 18 | 9 | 26,40 | 2,93 |
| Семейство <i>Brassicaceae Burnett</i> (капустные) | | | | |
| <i>Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.</i> | 10 | 5 | 1,45 | 0,29 |
| Семейство <i>Fabaceae Lindl.</i> (бобовые) | | | | |
| <i>Trifolium pratense L.</i> | 14 | 7 | 4,68 | 0,67 |
| <i>Trifolium repens L.</i> | 32 | 8 | 5,00 | 0,62 |
| Семейство <i>Poaceae Barnhart</i> (мятликовые, злаки) | | | | |
| <i>Sorghum bicolor (L.) Moench</i> | 20 | 10 | 7,48 | 0,75 |
| <i>Oryza sativa L.</i> | 24 | 12 | 4,15 | 0,34 |

Продолжение таблицы 1

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|-----|-----|---------|--------|
| <i>Hordeum vulgare L.</i> | 14 | 7 | 48,70 | 6,96 |
| <i>Triticum monococcum L.</i> | 14 | 7 | 57,50 | 8,21 |
| <i>Secale cereale L.</i> | 14 | 7 | 95,00 | 13,57 |
| <i>Avena sativa L.</i> | 42 | 7 | 37,67 | 5,38 |
| Семейство <i>Liliaceae</i> Juss. (лилейные) | | | | |
| <i>Lilium longiflorum L.</i> | 24 | 12 | 900,00 | 75,00 |
| <i>Fritillaria assyriaca L.</i> | 24 | 12 | 1240,00 | 103,33 |
| Виды <i>Tulipa L.</i> | 24 | 12 | 277,00 | 23,08 |
| Семейство <i>Moraceae</i> Link (тутовые) | | | | |
| <i>Morus alba L.</i> | 28 | 14 | 3,50 | 0,25 |
| <i>Morus nigra L.</i> | 308 | 154 | 14,10 | 0,09 |

Добавим, что у рода просо (*Panicum L.*) в его ЭФ-спектрах также выявлена высокая доля ω -полипептидов. Спектр вида просо посевное (*Panicum miliacium L. s.l.*), представленного посевным и сорным подвидами [Цвелёв, 1976], более близок к ЭФ-спектрам рода пшеница [Теоретические основы селекции, 1993; Авдеев, Саудабаева, 2012]. Ранее выявлено, что у полиплоидных видов трибы пшеницевых – пырея (*Elytrigia Desv.*), пырейника (*Elymus L.*), житняка (*Agropyron Gaertn.*), ещё и у диплоидного пырея – содержатся все ЭФ-фракции, подобные глиадинам (проламинам) пшеницы, включая фракцию ω -полипептидов [А. Конарев и др., 1984]. На это указывает и В. Г. Конарев [1998], но он называл глиадинами свободные и богатые серой низкомолекулярные проламины (массой 27–44 кДа), свойственные ржи, эгилопсу, пырейнику, житняку, а также из той же трибы пшеницевых характерные для так называемой хайнальдии, т.е. рода дазипирум [*Dasypyrum (Coss. et Dur.) Borb.*], произрастающего от Кавказа, соседних районов Средиземноморья, Малой Азии, далее на запад и на юг Европы, вплоть до Северной Африки.

Для выявления возраста таксонов можно использовать и данные по доле серы в семенах. Ведь отмечалось, что у молодых таксонов злаков из-за накопления низкомолекулярных полипептидов эта доля значительно выше, чем у древних таксонов. У молодых двудольных данный показатель, наоборот, гораздо ниже. Рассчитав долю серы, такой показатель можно сопоставить с ЭФ-данными, иммунохимическими сведениями [Авдеев, 2009б]. Так, учитывая имеющиеся данные по доле серы у злаков [Ю. М. и А. Ю. Мирошниченко, 1999], подтверждается воззрение Я. И. Проханова

[1965], что наиболее древними должны быть корневищные злаки. По этим данным, средневозрастными являются виды родов тростник (*Phragmites* Adans.) из трибы тростниковых (*Arundineae*); вейник (*Calamagrostis* Adans.) из трибы овсовых; а также, следуя классификации А. А. Цвелёва [1976], следующие виды: овсяница бороздчатая [*Festuca valesiaca* ssp. *sulcata* (Hack.) Schulz et R. Keller; $2n = 42$] из трибы мятликовых; прибрежница береговая [*Aeluropus littoralis* (Gouan) Part. s.l.; $2n = 20, 30, 60$] из трибы *Aeluropodeae* (прибрежнецевых); змеёвка растопыренная [*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng.; $2n = 40$] из трибы свиноевых; ряд видов родов житняк, колосняк (*Leymus* Hochst.) из трибы пшеницевых; бескильница (*Puccinellia* Parl.) из трибы мятликовых. Немного моложе их или же приблизительно одновозрастными с ними оказываются виды мортука [*Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. et Spach] из трибы пшеницевых, двулопастника (*Schismus* Beauv.) из трибы датнониевых (*Danthonieae*), ковыля (*Stipa* L.) из трибы ковылевых (*Stipeae*) и мятлика (*Poa* L.), однако мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L. s.l.; $2n = 14, 28, \text{до } 45$) – это довольно древний вид. Особенно молодым видом является ковыль сарептский (*Stipa sareptana* A. Beck s.l.), заметно старше его – ковыли Крылова (*Stipa krylovii* Roshev.), большой (*Stipa grandis* P. Smirn.) и Лессинга (*Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. s.l.), а также ковыль бородатый (*Stipa barbata* Desf.), растущий от севера Африки до Закавказья в Евразии и соседних районов горной Азии. Все эти виды ковыля имеют $2n = 44$.

В книге А. В. Благовещенского, Е. Г. Александровой [1974] показано, что в мелких семенах молодых таксонов двудольных растений, наряду с высокой долей глобулинов, накапливается повышенная доля азота. Этот факт полностью совпадает с высказанной концепцией [Авдеев, 2009б] о выраженном тренде в резком накоплении у их наиболее молодых таксонов высокомолекулярных белков (ТП). Ведь понятно, что эти сложные белки состоят из огромного числа аминокислот, несущих в совокупности увеличенную дозу азотсодержащих аминогрупп (NH_2). В этом плане крайне интересно сопоставить эти сведениями со следующими данными по запасным белкам семян: по доле глобулинов (ДГ) в общей сумме белков [Благовещенский, Александрова, 1974] и по иммунохимическим маркерам (ИМ) этих белков [Теоретические основы селекции, 1993]. Кроме того, в ранней работе А. В. Благовещенского [1965], А. В. Благовещенского, Е. Г. Александровой [1974] показано, что молодые таксоны цветковых имеют высокое качество протеолитических ферментов (КФ), что выражается в резком (в 1,5–2 раза) снижении необходимой температуры для активации этих ферментов. Эти данные учтены при определении возраста растений.

Так, исходя из работы Ю. М. и А. Ю. Мирошниченко [1999] видно, что род календула (*Calendula* L.) по доле серы и азота является таксоном больше средневозрастным. Известная в мире триба подсолнечниковых