

ВСЕСОЮЗНАЯ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ТРУДОВОГО
КРАСНОГО ЗНАМЕНИ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ
НАУК имени В. И. ЛЕНИНА
ВСЕСОЮЗНЫЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ РАСТЕНИЕВОДСТВА
имени Н. И. ВАВИЛОВА

На правах рукописи

СОСКОВ
ЮРИЙ ДМИТРИЕВИЧ

УДК 582.657.2:582.001.4:581.9:576.1(100)

РОД CALLIGONUM L. — ЖУЗГУН
(систематика, география, эволюция)
(03.00.05 — ботаника)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук

ЛЕНИНГРАД

1989

Работа выполнена в Институте ботаники АН Таджикской ССР и Всесоюзном научно-исследовательском институте растениеводства им. Н. И. Вавилова в 1963-1988 гг.

Официальные оппоненты — доктор биологических наук, профессор В. М. Шмидт; доктор биологических наук, профессор Н. А. Базилевская; доктор биологических наук, профессор В. Б. Куваев.

Ведущее учреждение — Главный ботанический сад АН СССР.

Защита диссертации состоится « » 1989 г в 14 часов на заседании Специализированного совета Д 020.18.01 при Всесоюзном ордена Дружбы народов научно-исследовательском институте растениеводства им. Н. И. Вавилова по адресу: 190000 г., Ленинград, ул. Герцена, 44.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института.

Автореферат разослан « » 1989 г.

Ученый секретарь Специализированного совета,

доктор сельскохозяйственных наук

Л. В. Сазонова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В постановлении XXVII съезда КПСС об "Основных направлениях экономического и социального развития СССР на 1986-1990 годы и на период до 2000 года" сказано, что необходимо на основе полевого и лугопастбищного кормопроизводства существенно увеличить производство грубых и сочных кормов, усилить работу по защите сельскохозяйственных угодий в пустынных и полупустынных районах от ветровой эрозии и по созданию пастбищезащитных полос. Для укрепления кормовой базы в условиях аридной зоны заслуживают внимания более тщательное изучение и рациональное использование местных засухоустойчивых видов дикорастущих кормовых растений. К одному из таких растений относится кустарниковое пастбищное кормовое растение-жузгун (*Calligonum* L.) из семейства гречишных (*Polygonaceae* Juss.), виды которого широко распространены в пустынях Азии и Африки. Кроме того, жузгуны используются для закрепления песков, как топливные и медоносные растения (Палецкий, 1894; Ходжаев, 1913; Новиков, 1942; Работнов, 1951; Сабиров, 1972 и др.). Высокое содержание в ряде видов дубильных веществ (до 10-12%), лимонной кислоты (до 5%), алкалоидов (до 1,3%), флавоноидов (0,31-0,61%) и лейкоантоцианидинов с противоопухолевыми и противовоспалительными свойствами, большие запасы сырья в природе - позволяют рассматривать жузгуны как возможные источники технического сырья, на основе которого можно развивать комбинированные производства, обеспечивающие комплексное его использование (Энден, 1941; Нечаева, 1944; Кокина, Кокин, 1947; Соколов, 1956, 1961; Шалыт, 1951; Абдусаламов, 1964; Аллаяров и др., 1965; Куkenов, 1968; Воровский, Дубинин, Драник, 1975, 1976, 1977; Дубинин и др., 1975; Кабиев, 1975 и др.).

В то же время род жузгун относится к одному из самых изменчивых, сложных и слабо изученных в систематическом отношении родов пустынной флоры Средней Азии и Казахстана, определение видов которого стало практически невозможным из-за описания в качестве их многих

морфологических разностей, не имеющих географической определенности (Попов, 1925; Бочанцев, Лишпиц, 1955; Бобров, 1963 и др.). Все эти положения определили актуальность темы и послужили основанием для выбора данного рода в качестве объекта исследования.

Цель и задачи исследований. Цель настоящего исследования - разработать новую филогенетическую систему рода жузгун в полном его объеме и дать первичную агробиологическую оценку его видам как кормовым растениям. В задачи исследований входило: изучение морфологических и биологических признаков, изменчивости и географического распространения представителей рода жузгун по гербарным коллекциям, в условиях естественного произрастания и в культуре; определение числа хромосом, выделение перспективных для использования в селекции видов и образцов по основным хозяйственно-ценным признакам.

Научная новизна исследований. Получены следующие результаты, отличающиеся новизной. Разработана новая система рода жузгун (*Calligonum* L.) в полном его объеме включительно до подвида. Впервые описаны 20 таксонов: серий - 12, видов - 1, подвидов - 3, гибридов - 4. Показано, что трудности в определении объема вида связаны с гибридизацией видов различных секций, их гигантской индивидуальной и гомологической изменчивостью по морфологическим признакам. Вычерчены ареалы всех таксонов рода. Выявлены филогенетические связи секций, рядов и видов, выявлены основные типы видообразовательных процессов. Выделены перспективные для селекции виды и образцы по хозяйственным признакам.

Практическая ценность. В результате проведенных исследований разработана новая система рода жузгун в полном его объеме, создана коллекция (74 образца, 16 видов и гибридов), выделены перспективные для селекции виды и образцы.

Апробация работы. Результаты исследований неоднократно докладывались на совещаниях (Ленинград, 1967; Алма-Ата, 1983), симпозиумах (Ленинград, 1970; Алма-Ата, 1974), на заседаниях секций Всесоюзного ботанического общества (Ленинград, 1972, 1973, 1975; Ставрополь, 1979), селекцентрах (Самарканд, 1979, 1982), научно-производственных заседаниях ботанических учреждений (Ленинград, 1974; Ашхабад, 1982; Алма-Ата, 1983; Улан-Батор, 1987 и др.).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 30 работ общим объемом 19 авторских листов. Доля участия соискателя – 85%.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 472 страницах машинописного текста. Состоит из введения, 6 глав, выводов, предложений для научно-производственного использования и приложения (203 с.), содержит 27 таблиц и 69 рисунков, в том числе 25 карт ареалов. Специальная часть по систематике рода жузгун вместе с ареалами вынесена в приложение. Список использованной литературы включает 489 наименований, в том числе 81 - на иностранных языках.

Условия проведения работы, материал и методы исследований. Работа выполнена на основе изучения рода жузгун по гербарным материалам, в условиях естественного произрастания, в культуре и лабораторных условиях. Изучены гербарные материалы 9 отечественных и 6 зарубежных гербариев в количестве свыше 5700 гербарных образцов. Совместно с лабораторией фитохорологии кафедры ботаники Ленинградского государственного университета составлены точно-контурным методом (Толмачев, 1974; Мусаев, 1978) карты ареалов представителей рода жузгун. Площадь ареалов в тыс. кв. км подсчитывалась путем наложения на вычерченный ареал миллиметровой бумаги. При этом учитывались и площади, расположенные между изолированными частями ареала. Способы наименования типа ареала и установления принадлежности вида к флороцено типу даны по Р.В. Камелину (1973, 1979, 1987). В лаборатории цитологии Ботанического института им. В.Л. Комарова цитологами Е.М. Валович и Л.А.

Александровой под руководством О.И. Захарьевой определены по М.С. Навашину (1936) числа хромосом в 136 образцах видов и гибридов рода. Качественная оценка 82 образцов сырья (ветви и травянистые побеги) видов жузгунов на содержание алкалоидов проводилась по П.С. Массажетову (1947), описание поперечных спилов древесины у 66 образцов - по А.А. Яценко-Хмелевскому (1954), парусность плода у 202 образцов определялась по А.И. Мальцеву (1925). В условиях естественного произрастания производилось описание сообществ жузгунников по Б.А. Быкову (1957, 1962) и Е.М. Лавренко (1959), раскопка подземных органов (8 видов) по М.С. Шалыту (1960). Собраны в полевых условиях свыше 1500 номеров гербария и плодов, образцы семян, пыльцы, древесины и растительного сырья. Изучена интрогрессивная и индивидуальная изменчивость по качественным признакам в 27 дикорастущих популяциях 11 наиболее изменчивых видов и в потомстве отдельных растений у 47 образцов 12 видов. При разработке новой системы рода жузгун был принят за основу географо-морфологический метод (Kerner, 1869; Коржинский, 1892; Wettstein, 1898; Комаров, 1901, 1908, 1927, 1934, 1940; Вавилов, 1931; Попов, 1950; Агаев, 1987); использовались также цитологический, биохимический, генетический, математический и другие методы. Полевые опыты проводилась в 1971--1980 гг. на Приаральской опытной станции ВИР, расположенной в зоне пустыни Северного Приаралья (г. Челкар Актюбинской области), где выпадает в течение года в среднем 177 мм осадков (Агроклиматический справочник по Актюбинской области, 1960). Изучена изменчивость семенных потомств у 62 отдельных растений, относящихся к 19 видам и гибридам. Наблюдения и учеты проводились согласно "Методическим указаниям по изучению коллекции многолетних кормовых трав" отдела кормовых культур ВИР (1973), статистическая обработка экспериментальных данных - по П.Ф. Рокицкому (1961), Б.А. Доспехову (1979) и Г.Ф. Лакину (1980).

На защиту выносятся следующие положения:

1. Наши исследования показали, что роду жузгун свойственны - наличие широкой гибридизации между видами различных секций, огромная индивидуальная изменчивость по морфологическим признакам плода и гомологические ряды Н.И.Вавилова в изменчивости признаков у близких видов.

2. Количество видов в роде жузгун значительно меньше, чем считалось ранее. Некоторыми систематиками ошибочно описывались в качестве видов растения с наиболее часто встречающимися комбинациями индивидуальных морфологических признаков или межсекционные гибриды.

3. Предложенная новая система рода *Calligonum* L. включает 28 видов и 16 межсекционных гибридов и гибридных форм (нотоморф). Она представлена 3 основными линиями развития - секцией *Medusa* Sosk. et L. Alexandr. с тупиковой монотипной секцией *Calliphysa* (Fisch. et Mey.) Borszoz., секцией *Pterococcus* и производной от них секцией *Calligonum*.

МОРФОЛОГИЯ *CALLIGONUM* L.

Одна из основных морфологических особенностей видов рода жузгун - это относительно слабая дифференциация морфологических признаков деревянистых и травянистых побегов, листьев, цветков и сильная - плодов. Признаки плодов были положены в основу для различения секций и видов (Borszczow, 1860; Engler, Prantl, 1893; Литвинов, 1913; Mattei, 1925; Павлов, 1936 и др.). Сильный полиморфизм и межвидовая гибридизация затруднили распознавание объема вида, вследствие чего каждый вид или гибрид были описаны и названы в среднем по 6-7 раз. В результате последних обработок этого рода (Сосков, 1968б, 1974, 1975а, 1975б; Набиев, 1971) была пересмотрена таксономическая значимость морфологических признаков (Седов, Сосков, Кабулов, 1968; Сосков, 1968б; Кабулов, Сосков, Уразбаев, 1969; Сосков, 1969а; Сосков, Додабаев, Убаев, 1971; Сосков, Иванов, Козуля, 1973; Сосков, Ахмед-Заде, 1974 и др.) с позиций географо-

морфологического метода, что привело к сокращению числа видов в несколько раз.

Жузгуны представлены только древесными жизненными формами – кустарниками, реже деревьями (*C. eriopodum*, *C. azel*, *C. calvescens*, *C. arborescens*) или кустарничками (*C. junceum* subsp. *junceum*, *C. triste*, *C. mongolicum*), для которых характерен ксерогенный тип симподиального нарастания побегов. В отличие от настоящих полукустарников и полукустарничков, они теряют в зимний период лишь небольшую часть годового прироста, но несколько больше, чем обычные деревья и кустарники лесной зоны (Коровин, 1961, 1962; Серебряков, 1962, 1985; Никитин, 1966, 1968; Ротов, 1969; Нечаева, Василевская, Антонова, 1970, 1973 и др.).

По степени геофилии жизненные формы подразделяются на аэроксильные (*C. junceum*, *C. eriopodum*, *C. arborescens*, *C. leucocladum* и др.) и геоксильные (*C. murex*, *C. rubicundum*, *C. acanthopterum*, *C. bakuense*, *C. crispum* и др.). У геоксильных кустарников в местах выхода на поверхность ветвистых корневищ образуется 3-7 и более парциальных кустов.

Серая окраска коры одревесневших побегов свойственна большей части видов. С возрастом у основания ветвей кора грубеет и окрашивается в бурый цвет. Кора ряда видов на северной окраине ареала рода окрашена в красно-бурый цвет (*C. aphyllum*, *C. rubicundum*, *C. crispum*) или темно-серый с продольными бурыми штрихами (*C. turbineum*, *C. bakuense*). У некоторых видов она изменяется в пределах ареала от светло-серой до бурой (*C. junceum*, *C. eriopodum*, *C. leucocladum*, *C. acanthopterum*). Годичные зеленые травянистые веточки однообразные, обычно голые, но у туркменского *C. eriopodum* subsp. *turkmenorum* Sosk. et Astan. и внутрнемонгольского *C. dielsianum* они опушены.

Листья мелкие, 1-35 мм длины, линейные, цилиндрические, мясистые или суховатые, сросшиеся с раструбом; очень редко плоские, вальковатые,

ланцетно-линейные (*C.junceum*). Хорошо развитые, 13-35 мм длины, мясистые листья свойственны

C.junceum, *C.eriopodum*, большинству видов секции *Pterococcus*, *C. crinitum*, *C. polygonoides*, *C. santoanum* и др. Короткие, 1-3 (12) мм длины, суховатые, быстро засыхающие и опадающие листья характерны преимущественно молодым видам секции *Medusa*.

По 15 тычинок в цветках обнаружено у 5 видов рода (*C. junceum*, *C. arphyllum* и др.), по 10 тычинок - у 10 видов (*C. rubescens*, *C. leucocladum* и др.), по 12-14 тычинок - у 9 видов (*C. microcarpum*, *C. rubicundum* и др.). Окраска пыльников обычно красная и розовая, но у трех видов она светло-желтая (*C. junceum*, *C. eriopodum*, *C. setosum*).

Плод четырехреберный орешек, ребра которого несут щетинки (sect. *Medusa*) или крылья (sect. *Pterococcus*), но иногда окончания щетинок переходят в пузыревидную пленку, которая окутывает весь орешек (sect. *Calliphysa*). Нередко крылья сами покрыты щетинками (sect. *Calligonum*). Плоды жужунов различаются по величине, форме и окраске; орешки по длине, диаметру, форме, степени завитости, отсутствию или наличию опушения, ширине и глубине межреберных бороздок, форме и рельефу ребер; крылья - по структуре (одно-двугребенчатые), консистенции, форме и другим, всего по 12 признакам; щетинки по типу строения, длине, плотности стояния и другим, всего по 16 признакам. В.Н. Ворошилов (1982, с.4, 26) такое свойство в проявлении изменчивости - появлений гипертрофического разнообразия какого-либо органа называет "односторонней изменчивостью" и отмечает ее наличие в родах *Calligonum*, *Ceratophyllum* L. , *Tropa* L. Причина высокой изменчивости плодов и низкой изменчивости по признакам вегетативной сферы, связана, по-видимому, с высокой специализацией вегетативных органов к экстремальным условиям пустыни. По А.П. Хохрякову (1975, с. 53) для органа, приспособленного к неблагоприятным условиям, любое изменение жизненной формы будет неблагоприятным,

поскольку оно потребует от них дополнительных затрат энергии на изменение их адаптивных норм.

В результате изучения морфологических признаков вегетативной и репродуктивной сфер намечены их морфологические ряды. Из признаков вегетативной сферы выявлены признаки, имеющие диагностическое значение: принадлежность к жизненной форме, окраска коры, величина и консистенция листа. Диагностические признаки репродуктивной сферы, будут рассмотрены в следующем разделе, так как их выявление осложнено наличием огромной индивидуальной изменчивости по морфологическим признакам.

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ

Необычайно сильная изменчивость, свойственная каждому второму виду жужгуна, является его характерной особенностью. Анализ изменчивости в условиях естественного произрастания и в потомстве отдельных растений показал, что преобладающая часть ее может быть отнесена к индивидуальной. Впервые наиболее полное представление об индивидуальной изменчивости, ее классификации и отличии от групповой было дано Ю.А. Филипченко (1923, 1978). Она подразделялась им на количественную и качественную (альтернативную) изменчивости, и связывалась с количественными и качественными признаками, характеризующими изменчивость отдельных растений в популяции. Индивидуальная: изменчивость по качественным признакам широко вошла в литературу под названием "полиморфизм" и "внутрипопуляционный полиморфизм" (Ford, 1940; Шепард, 1970; Майр, 1974; Еленевский, 1980, с.94; Чудный, 1981 и др.), затем в этом значении как "полиморфическая" (Яблоков, 1966; Сосков, 1984) и "дисперсная" изменчивости (Сосков, Иванов, Козуля, 1973; Сосков, Ахмед-Заде, 1974; Витковский, Сосков, 1975; Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986). Индивидуальная изменчивость у видов жужгуна связана с индивидуальными морфологическими признаками. Особи с этими

признаками не имеют ни географической, ни экологической изоляции по отношению друг к другу, могут быть выявлены в любой популяции на всем протяжении ареала вида или экотипа, но различаются по частоте встречаемости в популяции, Индивидуальная изменчивость проявлялась в популяциях видов жужгуна по 1-11 дискретным морфологическим признакам. В потомстве отдельных растений в большинстве случаев величина ее восстанавливалась за одно поколение (табл.1). У наиболее изменчивых видов (*C. leucocladum*, *C. aphyllum*, *C. turbineum*, *C. acanthopterum*, *C. bakuense*, *C. crispum* - Vp-66,6-97,3%) выявлена гомологическая изменчивость (Сосков, 1968б) по 7-10 индивидуальным признакам, которая является следствием действия закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И.Вавилова (1920).

Сопоставляя признаки видов с данными по изучению их изменчивости, можно констатировать, что при описании многих видов жужгуна были использованы не видовые, а не связанные с ареалом индивидуальные признаки. Так, были ошибочно описаны в ранге вида растения; с различной величиной плода (*C. minimum* Lipsky, *C. orthotrichum* Pavl., *C. potaninii* Losinsk., *C. roborowskyi* Losinsk., *C. cancellatum* Mattei, *C. elegans* Drob., *C. alatiforme* Pavl., *C. molle* Litv., *C. petunnikowii* Litv. и др.), окраской плода (*C. flavidum* Bunge), с различной степенью завитости орешка (*C. orthocarpum* Drob., *C. undulatum* Litv., *C. tortile* Drob. и др.), положением краев крыльев относительно друг друга (*C. obtusum* Litv., *C. patens* Litv., *C. physopterum* Pavl., *C. alatum* Litv., *C. humile* Litv. и др.),

с различной шириной гребня крыла (*C. petunnikowii*) и структурой края крыла (*C. alatiforme*, *C. gracile* Litv., *C. lipskyi* Litv., *C. quadripterum* Korov. ex Pavl., *C. borszczowii* Litv., *C. oxicum* Drob. и др.), с различной степенью сращения концов половинок крыла (*C. patens*, *C. batiola* Litv., *C. androssowii* Litv., *C. pseudohumile* Drob., *C. rotula* Borszcz. и др.), ориентации края крыла относительно плоскости гребня крыла (*C. lanciculatum* Pavl., *C. falcilobum* Godw., *C. involutum* Pavl., *C. rusanovii* Pavl. и др.), наличием гофрированности

поверхности (*C.gypsacum* Drob., *C.durum* Godw. и др.) и простых выростов на поверхности крыльев (*C. lamellatum* (Litv.) Mattei, *C. josephii* Godw. и др.), различной плотностью стояния щетинок (*C. matteianum* Drob., *C.pellucidum* Pavl., *C. comosum* Гер. и др.) и по другим признакам. Таким образом, описано только по наиболее часто встречающимся индивидуальным признакам в общей сложности 90 "видов".

В качестве видовых диагностических признаков репродуктивной сферы наиболее надежными и удобными в ключах для определения видов являются следующие: количество тычинок (10, 15) и окраска пыльников (красная, светло-желтая); количество рядов щетинок на каждом ребре орешка (1, 2, 3, 4, 5); длина, толщина, строение, угол ветвления и степень жесткости щетинок и др.; длина, толщина и ориентация в пространстве конечных веточек щетинок; одно-двугребенчатость и консистенция крыльев плода; наличие или отсутствие на поверхности крыльев щетинок; длина, диаметр и форма орешка плода; форма, величина и рельеф рёбер орешка; величина межреберных бороздок; наличие опушения из пленчатых чешуек на орешке и другие признаки. Перечисленные видовые признаки характерны для всех особей на протяжении всего ареала каждого вида. В то же время отдельные индивидуальные признаки могут у ряда видов менять свой ранг и служить в качестве диагностических видовых, если они связаны с ареалом. Например,

Таблица I

Величина индивидуальной изменчивости по морфологическим признакам дикорастущих популяций видов жузгуна в условиях естественного произрастания и в культуре (Северное Приаралье)

Вид	Происхождение образца	В условиях естественного произрастания				В культуре (потомство отдельного растения в первой репродукции)			
		изученных растений ¹⁾	учтенных признаков	выявленных комбинаций признаков	коэффициент вариации, Vp %	изученных растений ¹⁾	учтенных признаков	выявленных комбинаций признаков	коэффициент вариации, Vp %
<i>Calligonum acanthopterum</i>	Кзыл-Ординская обл., п-ов Куланды	36	5	20	79,40 ±9,35	43	5	25	83,23 ±8,97
<i>C. aphyllum.</i>	Дагестанская АССР, Кумторкале	100	10	66	84,69 ±5,99	43	10	29	89,70 ±9,67
<i>C. aphyllum</i>	Кзыл-Ординская обл., возле ст. Майлибас	29	10	21	89,19 ±11,71	23	10	21	96,33 ±14,19
<i>C. rubicundum</i>	Восточно-Казахстанская обл., левобережье Черного Иртыша	100	10	84	94,45± 6,68	15	10	14	98,08 ±17,91

1) В популяциях изучалось максимально имеющееся количество растений (n<=100)

только белая окраска околоцветника характерна для 10 видов жузгуна, величина плода постоянна у 8 видов, степень завитости орешка - 13 видов, размер конечных веточек щетинок - 16 видов.

СИСТЕМА РОДА CALLIGONUM L.

В результате монографического изучения рода жузгун, в котором ранее было описано 174 вида, на основе изучения видов по гербарным материалам, в условиях естественного произрастания и в посевах в потомстве отдельных растений, последовательного использования географо-морфологического метода, выявлено 49 реальных таксонов, в том числе: видов 28, подвидов - 5, межвидовых гибридов и гибридных форм (нотоморф) - 16. Впервые описано 20 таксонов:

Таблица 2

Система рода CALLIGONUM L.

Секция, серия, вид, подвид	Тип ареала
<p>Sect . 1. Calliphysa (Fisch. et Mey.) Borszcz. 1. Calligonum junceum (Fisch. et Mey.) Litv. Subsp. junceum Subsp. ludmilae Sosk.</p>	<p>Туран-или-джунгарский</p>
<p>Sect. 2. Medusa Sosk et L. Alexandr. Ser.1. Pubescentia Sosk. 2. C. eriopodum Bunge, typus</p>	<p>Южнотуранский</p>

<p>sectionis</p> <p>Subsp. eriopodum</p> <p>Subsp. turkmenorum Sosk. et Astan.</p> <p>Ser. 2. Tristia Sosk., ser. vicaria</p> <p>3. C. triate Litv.</p> <p>4. C. ebinurioum Ivanova ex Sosk. Ser. 3. Asel Sosk., ser. vicaria</p> <p>5. C. asel Maire</p> <p>6. C. calvescens Maire</p> <p>Ser. 4. Rubescentia Sosk., ser. vicaria</p> <p>7. C. rubescens Mattei</p> <p>8. C. mongolicum Turcz.</p> <p>9. G. dielsianum Hao</p> <p>Ser. 5. Microcarpa Sosk.</p> <p>10. C. microcarpum Borszcz. Ser. 6. Recurvata Sosk., ser. vicaria</p> <p>11. C. litwinowii Drob.</p> <p>12. C. murex Bunge Ser. 7. Sosk., ser. gregaria</p> <p>13. C. arborescens Litv.</p> <p>14. C. caput-medusae Schrenk</p>	<p>Балхан-аральский, два местонахождения</p> <p>Джунгарский</p> <p>Южно-приатласский</p> <p>Алжиро-тунисский</p> <p>Алашань-гащунь-иран- южнотуранский</p> <p>Гобийский</p> <p>Внутренне-монгольский, одно местонахождение</p> <p>Афгано-иран-южнотуранский</p> <p>Амударья-или-фергана- центрально-азиатский</p> <p>Амударья-североприаральский</p> <p>Амударьинско-каракумский</p> <p>Туранский</p>
--	---

<p style="text-align: center;">Sect. III. Pterococcus (Pall.)</p> <p style="text-align: center;">Borszcz.</p> <p style="text-align: center;">Ser. 1. Tetraptera Sosk.</p> <p>15. <i>C. tetrapterum</i> Jaub.et Spach</p> <p style="text-align: center;">Ser.2. Aphylla Sosk., ser. vicario- gregaria</p> <p>16. <i>C. leucocladum</i> (Schrenk) Bunge</p> <p>Subsp. <i>leucocladum</i></p> <p>Subsp. <i>persicum</i> (Boiss. et Buhse) Sosk.</p> <p>17. <i>C. aphyllum</i> (Pall.) Guerke, typus sectionis</p> <p>18. <i>C. rubicundum</i> Bunge</p> <p>19. <i>C. turbineum</i> Pavl.</p>	<p style="text-align: center;">Ирак-иранский</p> <p style="text-align: center;">Южнотуранский</p> <p style="text-align: center;">Северотуранский</p> <p style="text-align: center;">Зайсано-черноиртышский</p> <p style="text-align: center;">Муюнкумо-прибалхашский</p>
<p style="text-align: center;">Sect. IV. Calligonum</p> <p style="text-align: center;">Ser. 1. Comosa Sosk., ser. vicaria</p> <p>20. <i>C. crinitum</i> Boiss.</p> <p style="text-align: center;">Subsp. <i>crinitum</i></p> <p style="text-align: center;">Subsp. <i>arabicum</i> (Sosk.) Sosk.</p> <p>21. <i>C. polygonoides</i> L., typus generis et sectionis</p> <p style="text-align: center;">Ser. 2. Setosa Sosk., ser. vicaria</p> <p>22. <i>C. santoanum</i> Korov.</p>	<p style="text-align: center;">Аравия-индский</p> <p style="text-align: center;">Сахаро-переднеазиатский</p> <p style="text-align: center;">Ферганский</p>

23. <i>C. laristanicum</i> Rech. fil. et Schiman-Czeika	Ларестано-белуджистанский
24. <i>C. setosum</i> (Litv.) Litv. Ser. 3. <i>Aoanthoptera</i> Sosk., ser. <i>vicaria</i>	Южнотуранский
25. <i>C. klementzii</i> Losinsk.	Кашгаро-джунгаро- притяньшанский -
26. <i>C. acanthopterum</i> Borszcz. Subsp. <i>acanthopterum</i> Subsp. <i>smirnovii</i> (Drob.) Sosk.	Приаральско-южнотуранский
27. <i>C. bakuense</i> Litv.	Апшеронский
28. <i>C. crispum</i> Bunge	Зайсанский

серий - 12, видов - I, подвидов - 5, гибридов и гибридных форм - 4. Подразделение рода на 4 секции дошло до нас в неизменном виде с прошлого века (Borszczow, 1860). В секциях виды сгруппированы в 12 рядов (серий), из которых 9 политипных и 3 монотипных (табл. 2, 3). Политипные серии представлены преимущественно викарными видами с взаимоисключающими ареалами и реже (ser. *Caput-medusae* Sosk.) гregarными видами с налегающими ареалами. Один ряд (ser. *Aphylla*.Sosk.) смешанный - викарно-gregarный.

Таблица 3

МЕЖСЕКЦИОННЫЕ ГИБРИДЫ В РОДЕ *CALLIGONUM* L.

Sect. *Medusa* x sect. *Pterococcus*

1. *Calligonum* x *barsukiense* Sosk. (*C. aphyllum* x *C. murex*):
nm. *barsukiense*, nm. *pseudotetrapterum* Sosk.

Sect. *Calligonum* x sect. *Medusa*

2. *C. x densum* Borszcz. (*C. acanthopterum* x *C. caput-medusae*):

nm. densum, *nm. platyacanthum* Borszcz.

3. *C. x paletzianum* Litv. (*C. rubescens* x *C. setosum*):

nm. paletzianum, *nm. cordatum* Korov. ex Pavl.

4. *C. x squarrosus* Pavl. (*C. acanthopterum* x *C. murex*)

Sect. *Calligonum* x sect. *Pterococcus*

5. *C. x calcareum* Parl. (*C. leucocladum* x *C. santoanum*)

6. *C. x dissectum* T. Pop. (*C. crispum* x *C. rubicundum*): *nm. dissectum*, *nm. zaissanomuravljanskyi* Sosk.

7. *C. x dubianskyi* Litv. (*C. acanthopterum* x *C. leucocladum*): *nm. dubianskyi*, *nm. androssowii* Litv., *nm. bubyrii* B. Fedtsch. ex Pavl., *nm. muravljanskyi* Pavl.

8. *C. x spinulosum* Drob. (*C. acanthopterum* x *C. aphyllum*): *nm. spinulosum*, *nm. pseudomuravljanskyi* Sosk.

Установлена ошибочность включения в состав флоры СССР ирак-иранского *C. tetrapterum* с простыми, нераздвоенными крыльями (Павлов, 1936; Набиев, 1971 и др.), в состав флоры Индии - сахаро-переднеазиатского *C. polygonoides* (Hooker, 1886. Flora of Rajastan, 1964 и др.), где произрастает на самом деле *C. crinitum* (Сосков, 1975а). Показано, что во флоре Туркмении отсутствует северотуранский *C. aphyllum*. Исключены из флоры Прибалхашья зайсанские *C. rubicundum* и *C. crispum* с жесткими крыльями. Объем *C. microarum* подкреплён биохимическими анализами, выявившими только в нём и его синонимах высокое содержание алкалоидов (Сосков, Додабаев, Убаев, 1971). Подтверждён установленный нами объём видов *C. leucocladum* и *C. aphyllum* путем определения чисел хромосом у их основного внутривидового разнообразия.

Показана несостоятельность объединения в виды групп особей из различных таксонов с наиболее часто встречающимися параллельными признаками под такими названиями, как *C. aralense* с широко расставленными по всей длине крыльями, *C. borszczowii* с удвоенно-зубчатым краем крыла, *C. involutum* с завернутыми внутрь краями крыльев,

C. patens с широко расставленными краями крыльев в нижней части орешка, *C. undulatum* с сильно завитым орешком и гофрированными крыльями (Набиев, 1971). Как оказалось, перечисленные признаки встречаются у нескольких близких видов секции *Pterococcus*, что наглядно иллюстрирует закон гомологических рядов Н.И. Вавилова (Сосков, 19686). Ошибочно описаны и вошли в качестве видов в состав "Флоры СССР" и флор союзных республик 12 межсекционных гибридов (*C. densum* Borszcz., *C. platyacanthum* Borszcz., *C. calcareum* Pavl., *C. dissectum* T. Pop., *C. dubianskyi* Litv. и др.), которые в соответствии с положением статьи Н.Ю Международного кодекса ботанической номенклатуры (1980) рассматриваются в качестве гибридов с бинарными названиями и гибридных форм или нотоморф (табл. 3). Активные гибридизационные процессы выявлены между 10 видами трех секций. Гибриды представлены в природе малочисленными, разрозненными, далеко отстоящими друг от друга местонахождениями. Близкие друг к другу гибриды не имеют резких морфологических различий, самостоятельного ареала и экологической определенности, не образуют популяций, то есть не имеют элементарных признаков, свойственных виду (Завадский, 1968, с. 167). В потомстве отдельных растений у гибридов выщеплялись оба родительских вида, исходный гибрид и другие переходные особи между родительскими видами. Из родительских видов в потомстве, как правило, преобладал тот вид, к которому наиболее близок изучаемый гибрид.

При определении объема и границ видов в роде жузгун использовались, главным образом, морфологические и географические критерии, которые при совместном их использовании составляют основу географо-морфологического метода систематики. При выделении подвидов принято за основу классическое понимание этого главного внутривидового таксона (Коржинский, 1892, с. 23; Семенов-Тян-Шанский, 1910), которое сохраняет основное содержание до настоящего времени (Васильченко, 1958, с. 148). Если виды - вполне сформированные географические расы с вымершими

промежуточными формами, не смешивающиеся между собой на площади их общего обитания, то подвиды - географические расы, находящиеся в стадии формирования, смешивающиеся между собой в области их общего распространения, дающие массу плодовитых промежуточных форм. Ареалы часто налегают друг на друга своими краями. В зоне перекрывания ареалов (зона интерградации) произрастают особи обоих подвидов и гибриды между ними. В роде жузгун выделены подвиды по альтернативным морфологическим признакам у 5 видов (табл.2). Анализ признаков и ареалов подвидов (рис.1) показывает, что избранный нами способ определения подвидов сходен в большинстве случаев с более или менее обоснованными способами идентификации их как у видов животных (Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Amadon, 1949; Майр, Линсли, Юзингер, 1956; Pimental, 1959; Bigelow, 1965; Майр, 1968, 1974; Крыжановский, 1968, с.408; Dobzhansky, 1970 и др.), так и у растений (Коржинский, 1892, с.23; Васильченко, 1958; Huxley, 1963, р.174; Davis, Heywood, 1963, р. 99; Скворцов, 1968, с. 24; Сосков, Астанова, 1971; Грант, 1980; Ворошилов, 1982; Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986, с.14; Кожевников, 1987 и др.).

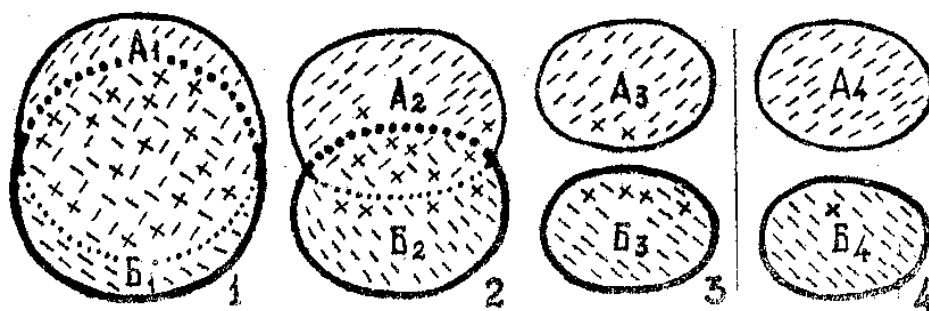


Рис.1. Схема ареографических связей подвидов и викарных видов в роде *Calligonum* L.: 1 - политипный вид с молодыми подвидами (A₁B₁), 2 - политипный вид с подвидами среднего возраста (A₂B₂), 3 - политипный вид с подвидами на завершающей стадии видообразования (A₃B₃), 4 - ряд (серия)

из двух только что возникших молодых викарных видов (А₄Б₄); "/" , "\" - типичные особи, "х" - переходные особи.

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА CALLIGONUM L.

Ареал рода голарктический, древнесредиземноморский, сплошной. Почти, все разнообразие рода (26 видов из 28) встречается в Ирано-Туранской флористической области. В пределах ее, в Туранской провинции, представлены все секции и 18 видов или 64% всего видового состава рода. Полидизъюнктивный ареал монотипной секции *Calliphysa* преимущественно туранский, сокращающийся. Ареал секции *Medusa* простирается от западных до восточных границ ареала рода, но он разъединен на территории Сахаро-Аравийской области на протяжении 3700 км. Ареал ирано-туранской секции *Pterococcus* в основном совпадает с ареалом секции *Calliphysa*. Обе они занимают центральное положение в ареале рода жузгун. Ареал секции *Calligonum* занимает юго-западную часть ареала рода. Таким образом, дизъюнктивный характер ареалов секций *Calliphysa* и *Medusa*, большая площадь ареала второй секции, центральное положение обеих секций в ареале рода, где представлены все секции, свидетельствует о их древнем возрасте, и наоборот, более или менее сплошные компактные ареалы секций *Pterococcus* и *Calligonum*, фактическое отсутствие их на территории Центральной Азии являются подтверждением их более позднего происхождения.

. Имеют очень малые (5-58 тыс. км²) ареалы 8 видов, из них 5 видов во флоре СССР (*C. bakuense*, *C. crispum*, *C. rubicundum*, *C. santoanum*, *C. triste*) и 3 - за рубежом (*C. calvescens*, *C. dielsianum*, *C. ebinuricum*). Они подлежат охране. Разъединения ареалов у ряда видов составляют 800-1800 км: балхан-аральский *C. triste* (разъединение 1000 км), алашань-гашунь-иран-южнотуранский *C. rubescens* (1800 км), ирак-иранский *C. tetrapterum* (800 км), аравия-индский *C. crinitum* (1700 км). По количеству видов с

разъединенным ареалом секции рода также образуют эволюционный ряд от наиболее примитивной sect. *Calliphysa*, через секции *Medusa* и *Pterococcus*, к наиболее продвинутой секции *Calligonum* (100%, 38%, 20%, 11%). В этом же ряду секций количество викарных видов, наоборот, возрастает (0%, 62%, 40%, 100%), что свидетельствует о более полных рядах викаризма в молодых секциях (табл. 3).

Половина всех видов рода жузгун (14 видов) обитает на равнинах в песчаных пустынях, другая половина (13 видов) - в предгорьях. Местообитания предгорных видов связаны с различными лито-эдафическими типами пустынь (Петров, 1969, 1973): щебнистым гипсированным (*C. junceum*, *C. santoanum*), бедлендовым (*C. triste*), песчано-галечным (*C. mongolicum*, *C. litwinowii*, *C. tetrapterum*, *C. crinitum*, *C. klementzii*) и песчаным (*C. azel*, *C. rubescens*, *C. microcarpum*, *C. leucocladum*, *C. polygoneides*). Большая древность предгорных видов жузгуна, по сравнению с равнинными, отмечена рядом исследователей (Лозина--Лозинская, 1927; Никитин, 1946; Дробов, 1952; Базилевская, 1955 и др.). Действительно, наиболее древняя секция *Calliphysa* распространена в предгорьях, а остальные три в равной степени как в предгорьях, так и на равнинах. Для предгорных видов жузгуна (включая и виды предгорных песчаных пустынь) характерны такие примитивные признаки, как большая морфологическая обособленность в системе рода, разъединенный ареал, приуроченность к более древним типам пустынь. Общеизвестно, что бедлендовый, щебнистый гипсированный и песчано-галечный типы пустынь - более древние, чем песчаные. Первые пустыни имеют в основном третичный возраст, а вторые (песчаные) преимущественно четвертичный (Попов, 1925а, 1925б, 1940; Никитин, 1948; Коровин, 1961; Петров, 1969, 1973 и др.). Возраст видов в определенной мере связан и с возрастом пустынь, в которых они обитают.

Виды жузгунов можно условно разделить по степени ксерофильности, в связи с различными типами местообитаний, по их влагообеспеченности. Низкой степенью ксерофильности отличается наиболее древняя секция

Calliphysa, в которой отсутствуют виды с высокой степенью ксерофильности (0%). В секции Medusa количество видов с высокой степенью ксерофильности доходит до 67%, а в секциях Pterococcus и Calligonum, наоборот, количество их снижается до 40-44%. По-видимому, секция Calliphysa сформировалась во влажный период истории Земли, секция Medusa - в ксеротермический период, а последние две секции опять во влажный период, но уже в меньшей степени влажный по сравнению с периодом, в котором сформировалась первая секция.

Вторичное цветение, или цветение в поздние осенне-летние сроки, отмечено у 13 наиболее древних видов секций Calliphysa, Medusa и Calligonum, отсутствует в секции Pterococcus и у молодых видов секции Calligonum. Вторичное цветение проявляется в засушливые годы после необычных обильных летних осадков. В конце неогена, когда Средняя Азия отгородилась горами от океанических муссонов, климат ее изменился в сторону континентальности (Синицын, 1962, 1967). Если ранее, в третичном периоде, в зоне пустыни осадки выпадали и в летнее время, то в четвертичном периоде на территории Средней Азии они стали носить сезонный характер с максимумом в осенне-зимне-весенний период. В Центральной Азии и в настоящее время максимальное количество осадков выпадает в летние месяцы года (Мурзаев, 1966). Логично допустить, что виды жузгуна, обладающие свойством вторичного цветения, сформировались в третичный период, когда преобладали летние осадки. И, наоборот, виды, не обладающие таким свойством, возникли в четвертичный период, когда в Средней Азии летний максимум осадков сменился осенне-зимне-весенним.

ЭВОЛЮЦИЯ В РОДЕ CALLIGONUM L.

Вопросы эволюции рода жузгун, наряду с систематикой, разрабатывались различными ботаниками, преимущественно с целью установления в нем исходных и производных секций (рис.2). Кроме того, с помощью рода жузгун ряд ботаников пытались выяснить на основе флорогенетических исследований происхождение и возраст как самого рода, так и флоры

песчаных пустынь Средней Азии (Дубянский, 1928; Попов, 1940; Дробов, 1952; Коровин, 1960, 1961; Лавренко, 1962; Быков, 1968; Камелин, 1973, 1979 и др.).

Большинство ученых (Borszozow, 1860; Лозина-Лозинская, 1927 и др.) рассматривали эволюцию секций рода жузгун в направлении от секции *Pterococcus*, как наиболее примитивной и исходной, с крыловидными выростами на ребрах орешка, к секции *Calligonum* (*Pterygobasis*) с выростами в виде коротких крыльев с сидящими на них ветвистыми щетинками, от нее к секции *Medusa* (*Eucalligonum*) с ветвистыми щетинками на ребрах орешка и далее - к секции *Calliphysa*, у которой конечные веточки щетинок срослись и образовали пленчатый мешочек (рис. 2, фиг. 1). Такой генезис секций рода предполагал, что под воздействием возрастающей сухости климата пластинки крыльев птерококков были рассечены на отдельные сегменты, которые затем постепенно превратились в щетинки.

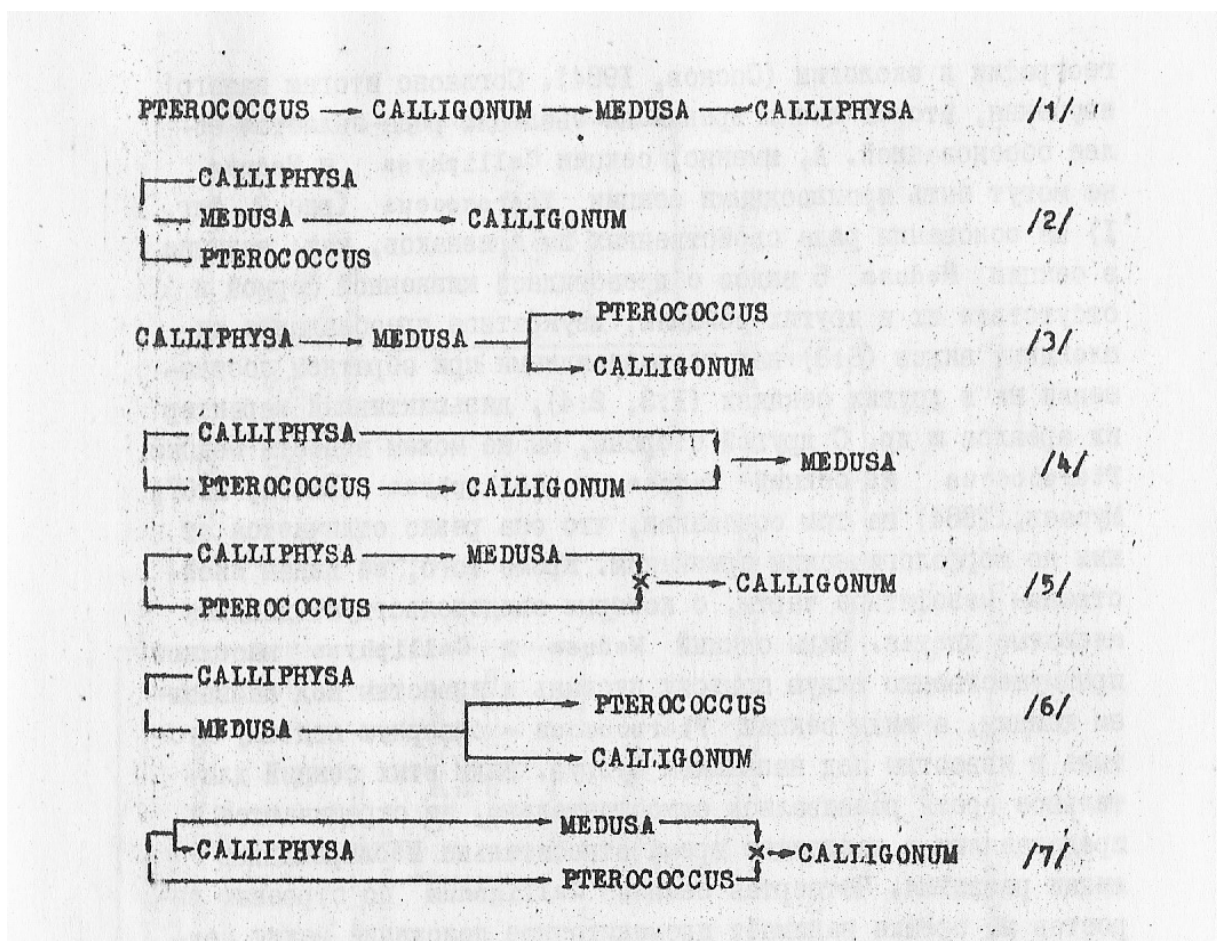


Рис. 2. Предлагаемые схемы филогенетических связей секций рода *Calligonum* L. (по литературным данным):

1 - Borszczow, 1860; Лозина-Лозинская, 1927; Павлов, 1936, 1937; Дробов, 1952, 1953; Байтенов, Павлов 1960; Сосков, 1968а; Набиев, 1971.

2 - Mattei, 1925.

3 - Быков, 1967.

4 - Закиров, Парпиев, 1971.

5 - Мусаев, Сосков, 1977.

6 - Мусаев, 1984.

7 - Сосков, 1984.

Сращение конечных веточек щетинок плода в пленчатый мешочек у каллифизы рассматривалось как верх совершенства жизненной формы для

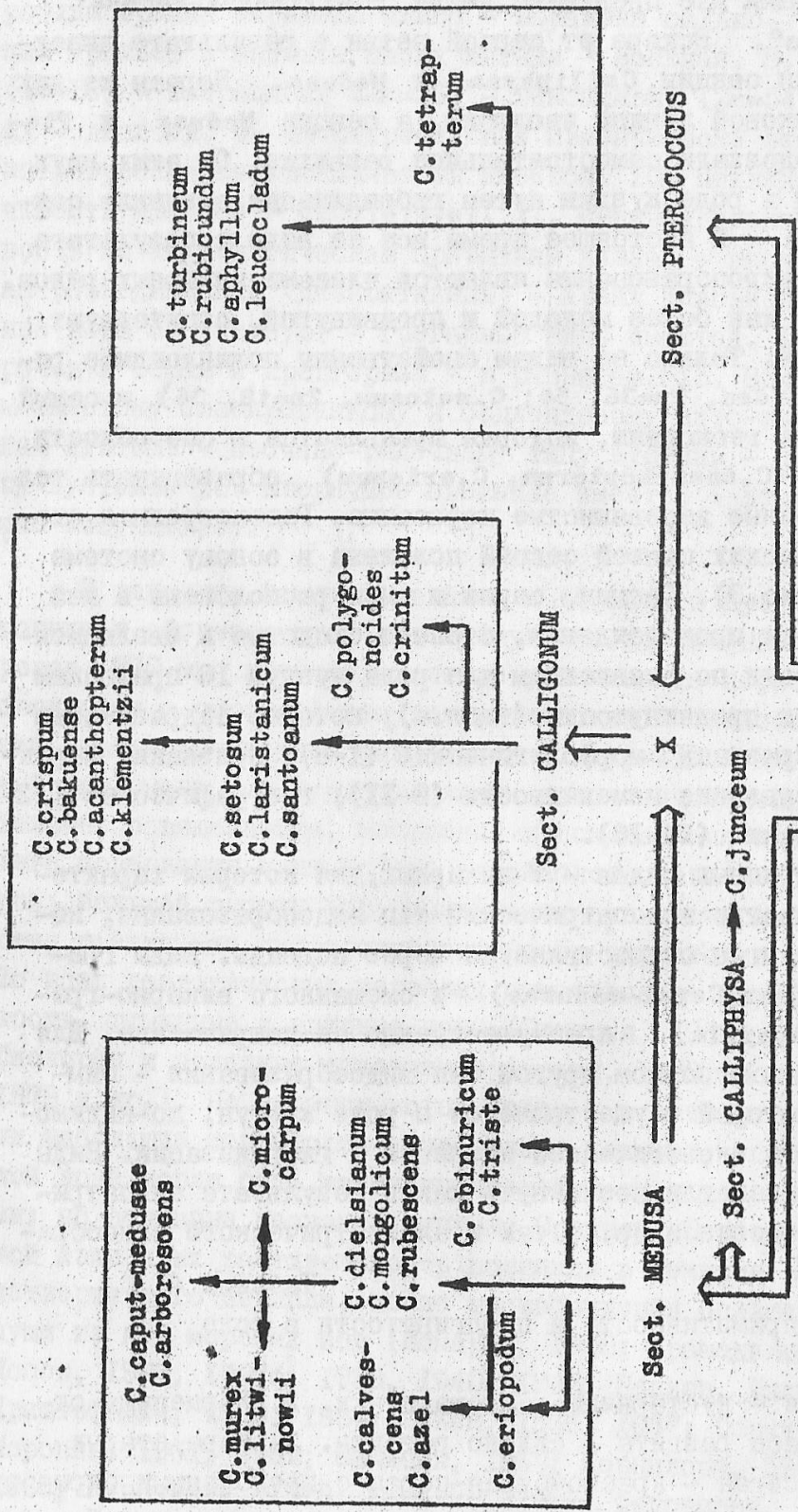
обитания в условиях пустыни (Лозина-Лозинская, 1927). Другая группа ученых (Mattei, 1925; Быков, 1967 и др.), наоборот, принимала в качестве исходных секции *Calliphysa* и *Medusa* в виде различных вариантов с участием секции *Pterococcus* (рис.2, фиг. 2-7). Объяснение такому генезису секций жузгуна было дано М.Г. Поповым (1940), который выводил род жузгун из древесных гречишных с сочными плодами, и подкреплено позднее данными по морфологии, географии и экологии (Сосков, 1984). Согласно итогам нашего изучения, вторая точка зрения на эволюцию рода является более обоснованной. А, именно, секции *Calliphysa* и *Medusa* не могут быть производными секции *Pterococcus* (рис. 2, фиг. 1) на основании ряда свойственных им признаков, как: наличие в секции *Medusa* 5 видов с древовидной жизненной формой и отсутствие их в других секциях; двукратное преобладание диплоидных видов (6:3) над тетраплоидными при обратном соотношении их в других секциях (1:3, 2:4), дизъюнктивный характер их ареалов и др. С другой стороны, мы не можем вывести секцию *Pterococcus* из секций *Medusa* и *Calliphysa* (Быков, 1967; Мусаев, 1984) на том основании, что она резко отличается от них по морфологическим признакам. Кроме того, ее видам свойственны мезофитные черты о которых свидетельствуют длинные мясистые листья. Виды секций *Medusa* и *Calliphysa* населяют преимущественно южную подзону пустынь и известны под названием кандым, а виды секции *Pterococcus* - северную подзону пустынь и известны под названием жузгун. Виды этих секций длительное время развивались самостоятельно, не скрещиваются и представляют в настоящее время относительно изолированные линии развития. Четвертая секция *Calligonum* по строению выростов на орешке занимает промежуточное положение между секциями *Medusa* и *Pterococcus*. Так, ребра орешка у видов этой секции несут крылья (признак секции *Pterococcus*), которые снабжены ветвистыми щетинками (признак секции *Medusa*). Единственный, редко встречающийся гибрид между видами секций *Medusa* и *Pterococcus* - *C. x barsukiense* nm. *barsukiense* (*C.aphyllum* x

C. murex) по морфологическим признакам выходит за пределы секционной принадлежности обоих родительских видов и на основании наличия на ребрах орешка одновременно и крыльев и ветвистых щетинок отнесен к иной секции - *sect. Calligonum*. В то же время, виды секций *Medusa* и *Pterococcus* активно вступают в гибридизацию с видами четвертой секции *Calligonum*. Таким образом, происходит обмен генами между секциями *Medusa* и *Pterococcus* через секцию *Calligonum*, имеющую промежуточные между ними признаки, и поддерживается целостность системы рода жужгун. Из всех предложенных вариантов схем филогенетических связей секций рода жужгун, последний вариант (рис. 2, фиг. 7) относится к числу наиболее вероятных и доказанных (Сосков, 1984). Согласно нашей схеме, от предкового типа рода жужгун дивергировали две предковые ветви «*Calliphysa-Medusa*» и «*Pterococcus*». Вскоре от первой ветви в результате дивергенции возникла секция *Calliphysa* и *Medusa*. Первая из них оказалась тупиковой линией эволюции, а секции *Medusa* и *Pterococcus* продолжали самостоятельное развитие. От этих двух линий эволюции в роде жужгун путем гибридизации возникла секция *Calligonum*. В настоящее время все ее виды в результате дивергентного видообразования являются членами викарных рядов. В этой секции, как более молодой и продвинутой, отсутствуют монотипные ряды. Только ее видам свойственны полиплоидные ряды (*C. polygonoides*, $2n=36, 54$; *C. setosum*, $2n=18, 36$) и самый высокий уровень геоксилии, которая проявляется в способности ряда ее видов (*C. acanthopterum*, *C. crispum*) образовывать толстые плагиотропные деревянистые корневища.

Рассмотренная схема филогенетических связей секций положена в основу системы рода жужгун (рис. 3.). Секции, серии и виды расположены в ней в зависимости от происхождения, степени сходства и эволюционной продвинутости по выявленным для рода жужгун 16 признакам примитивности и продвинутости (табл. 4), которые подразделены на 4 группы: признаки морфологические (1-8); признаки, характеризующие

проявление изменчивости (9-II); географические (I2-13); экологические (14-16).

Из 9 политипных рядов - 7 викарных, для которых характерен преимущественно аллопатрический тип видообразования, который в роде жузгун осуществляется через подвиды. Виды гregarного ряда (ser. *Carut-medusae*) и смешанного викарно-гregarного (ser. *Aphylla*) преимущественно симпатрические. Для них характерен в основном другой тип видообразования - симпатрический, который осуществляется в роде жузгун, по-видимому, в результате экологической изоляции и гибридизации. Виды монотипных серий могли возникнуть как в результате симпатрического (тератогенез и др.), так и аллопатрического видообразования.



ПРЕДКОВЫЙ ТИП

Рис. 3. Предполагаемая схема филогенетических связей таксонов в системе рода *Calligonum* L.

Признаки примитивности и продвинутости в роде *Calligonum* L.

1. Деревья - кустарники - кустарнички.
2. Корневища отсутствуют - слабо развиты - сильно развиты.
3. Кора старых ветвей светло-серая - красно-бурая - серая с продольными бурыми полосками.
4. Пыльники желтые - розовые - красные.
5. Масса плода малая - масса плода большая.
6. Межреберные бороздки орешка выражены слабо - выражены сильно.
7. Консистенция крыльев и щетинок плода мягкая - жесткая.
8. Диплоид ($2n=18$) - тетраплоид ($2n=36$) - гексаплоид ($2n=54$); тетраплоид - диплоид.
9. Интрогрессивная изменчивость отсутствует - интрогрессивная изменчивость имеется.
10. Подвидовая изменчивость имеется - отсутствует.
11. Индивидуальная изменчивость по морфологическим признакам низкая - высокая.
12. Ареал разъединенный (дизъюнктивный) - ареал сплошной.
13. Грегарные виды отсутствуют - грегарные виды имеются.
14. Вид приурочен к горам и предгорьям - к равнинам.
15. Вид приурочен к щебнистому гипсированному и бедлендовому лито-эдафическим типам пустынь - песчано-галечному типу пустынь - песчаному типу пустынь.
16. Вторичное цветение имеется - вторичное цветение отсутствует.

В развитии ландшафтов Азии и Африки, в пустынях которых возник и сформировался род жузгун, на протяжении всего фанерозоя (570 млн. лет) определенно установлена периодичность, связанная с чередованием

теократических и талассократических (трансгрессивных) фаз, аридных и гумидных климатов. Каждый раз смена фаз происходила на новом качественном уровне: большей освещенности, иссушения и похолодания климата, меньшего содержания в атмосфере углекислого газа и водяных паров, большей высоты гор, уменьшения вулканической деятельности, увеличения дифференцированности территории и климата. Во всех геологических периодах существовала широтная зональность, гумидные и аридные зоны (Синицын, 1962; Мурзаев, 1966; Геология и полезные ископаемые Африки, 1973; Мониин, Шишков, 1979 и др.). По берегам морей, озер и в устьях рек всегда были небольшие территории с песчаными почвами, которые в аридной зоне могли быть заселены ксерофитами и даже псаммофитами. Но основные песчаные пустыни Средней, Передней и Центральной Азии и их растительность возникли в течение неогена и четвертичного периода, после высвобождения больших участков суши из под морских вод (Комаров, 1908; Крашенинников, 1921; Попов, 1923, 1927, 1938, 1940, 1963; Павлов, Липшиц, 1934; Криштофович, 1936, 1954; Ильин, 1936, 1937; Обручев, 1951; Коровин, 1961, 1962; Синицын, 1962; Корнилова, 1963; Быков, 1968; Курочкина, 1978; Камелин, 1979; Федорович, 1983 и др.).

В вопросе о месте возникновения рода жузгун большинство авторов придерживается точки зрения о происхождении видов рода на месте их современного наибольшего видового разнообразия, вначале (палеоген) на островах и южном берегу Тетиса, то есть в современном Северном Иране и позднее (неоген-голоцен) в пустынях Каракумы и Кызылкум по Амударье, к югу от Аральского моря. Отсюда виды рода распространились в Центральную Азию и Северную Африку (Borszozow, 1865, S. 157-158; Краснов, 1888, с. 247; Лозина-Лозинская, 1927; Благовещенский, 1941; Дробов, 1952; Базилевская, 1955; Лавренко, 1962; Мусаев, Сосков, 1977; Мусаев, 1984 и др.). Согласно второй точке зрения, род жузгун сформировался на более древней суше с аридным климатом - в Центральной Азии (Кузнецов, 1936, с. 210, 216; Культиасов, 1946 и др.). На территории Средней Азии и Ирана,

которые в палеогене покрывало море, произрастает 21 вид жужгуна, в том числе 16 эндемичных видов. В Центральной Азии, которая на протяжении всей истории была сушей, произрастает 7 видов, в том числе 2 эндемичных кустарниковых вида - *C. mongolicum*, *C. dielsianum*. Двумя древними эндемичными видами (*C. azel*, *C. calvescens*) с древовидной жизненной формой представлен род и в Северной Африке. Таким образом, в каждом из этих районов произрастают древние виды. Следовательно, происхождение и формирование рода жужгун происходило на территории пустынь всего Древнего Средиземья, а не в его отдельной части.

Универсальный и в то же время более дифференцированный метод в решении вопросов о месте и времени возникновения и первичной экологической нише различных систематических групп растений разработан Р.В. Камелиным (1979, 1982), который на основе флорогенетического анализа подразделил пустынную растительность Средней Азии на несколько флороценотивов и отметил, при этом, наиболее характерные для них виды жужгуна. Привязка видов жужгуна к классификации флороценотивов Р.В. Камелина позволила отнести их к 5 флороценотивам и наметить предполагаемый их возраст: флороценотип субтропико-средиземноморская реликтовая растительность пестроцветов (*C. junceum*, *C. triste*, *C. tetrapterum*, *C. santoanum*); иранотуранская псаммосаванна (*C. eriopodum*, *C. ebinuricum*, *C. rubescens*, *C. microcarpum*, *C. arborescens*, *C. laristanicum*, *C. setosum*); аналоги иранотуранской псаммосаванны Северной Африки и Южной Азии (*C. azel*, *C. calvescens*, *C. crinitum*, *C. polygonoides*); центральноазиатская гаммада (*C. litwinowii*); туранский псаммофитон (*C. mongolicum*, *C. murex*, *C. caput-medusae*, *C. leucocladum*, *C. aphyllum*, *C. rubicundum*, *C. turbineum*, *C. klementzii*, *C. acanthopterum*, *C. bakuense*, *C. crispum*). Виды жужгуна, относящиеся к растительности пестроцветов и иранотуранской псаммосаванны, имеют преимущественно третичный возраст, а виды туранского псаммофитона - четвертичный возраст.

В целом род жузгун имеет неоген-палеогеновый, возраст, что подтверждается рядом литературных сведений (Попов, 1923, 1938, 1940; Ильин, 1946; Дробов, 1952; Коровин, 1961; Лавренко, 1962 и др.) и согласуется с данными по ископаемой пыльце, которая была обнаружена в осадочных породах трех геологических эпох третичного периода - верхнем эоцене (Заклинская, 1954), нижнем и среднем миоцене (Корнилова, 1963) и верхнем плиоцене (Гладкова, Самойлович, 1954).

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ВИДОВ РОДА CALLIGONUM L. В НАРОДНОМ. ХОЗЯЙСТВЕ

Виды жузгунов - ценные полезные растения, у которых могут комплексно использоваться все части растения - кора, древесина, зеленая масса, цветки и плоды. В условиях естественного произрастания и в культуре у различных видов жузгунов неоднократно изучались пескоукрепительные свойства (Палецкий, 1894, 1901, 1908; Ходжаев, 1913, 1914; Петров, 1963; Петров В.И., 1981 и др.), продуктивность зеленой массы и кормовые достоинства (Боровокий и др., 1940; Работнов, 1951; Нечаева, Приходько, Башкатова и др., 1959; Родин, 1961; Парпиев, 1964а, 1964б, 1967; Сосков, Козуля, Хусаинов, 1979; Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986; Schoenenberger, 1967 и др.); химический состав - дубильные вещества (Энден, 1942; Кокина, Кокин, 1947; Соколов, 1956, 1961; Садыков и др., 1968), витамины (Шутов, 1944; Чаплина, 1959; Ионесова, 1964), лимонная кислота (Шалыт, 1951), алкалоиды (Абдусаламов, Садыков, 1961; Абдусаламов, 1964; Адылов и др., 1967; Денлиев и др., 1969; Сосков, Додабаев, Убаев, 1971 и др.), флавоноиды и фенолкарбоновые кислоты (Аллаяров и др., 1965; Кукенов, 1968; Кукенов, Михайлова, 1971; Дубинин и др., 1975; Боровский, Дубинин, Драник, 1975, 1976, 1977 и др.), белки (Шевченко, Гаврилюк, Конарев, 1981) и др.; морфологические и биологические особенности (Петров М.П., 1933, 1935; Сулова, 1935; Порская, 1955; Гомолицкий, 1956, 1963; Нардина, 1957, 1965; Парпиев, 1962, 1970, 1971, 1972б, 1974а; Ищенко, 1969, 1975; Ротов, 1969; Иванов, Сосков, 1970; Тогызаев, Сейидова, 1982 и др.); способы размножения

и выращивания (Желтикова, 1946а, 1946б; Проволович, 1955; Парпиев, 1964а, 1964б; Петров В.И., 1981 и др.); медоносные свойства (Сабилов, 1972, 1980); запасы древесины и дубильного сырья в природе (Новиков, 1942; Нечаева, 1944).

Заслуживают введения в культуру на песчаных почвах в северной подзоне пустынь виды *C. arphyllum* и *C. turbineum* как пастбищные кормовые растения, мелиоративные для закрепления песков, топливные, медоносные, лекарственные противоопухолевые (флавоноиды). Для южной подзоны пустынь перспективны следующие виды: *C. carput-medusae* как пастбищное кормовое, мелиоративное, таннидоносное, топливное и медоносное растение; *C. leucocladum* - пастбищное кормовое, мелиоративное, медоносное, техническое для получения лимонной кислоты, лекарственное противоопухолевое (флавоноиды кемпферол, кверцетин, аромандрин, астрагалин, гиперин) и желчегонное (фенолкарбоновые кислоты); *C. microcarpum* - таннидоносное, топливное, медоносное, лекарственное гипотензивное (алкалоид каллигонин и др.) и противоопухолевое (лейкоантоцианидины).

В условиях пустыни Северного Приаралья на Приаральской опытной станции ВИР в результате первичного агробиологического изучения в течение 5 лет (1971-1975 гг.) 34 образцов жузгуна, относящихся к 14 видам и межвидовым гибридам, при ограниченном поливе выделены перспективные образцы для селекции в северной подзоне пустынь, обладающие рядом хозяйственно-ценных признаков: высокой зимостойкостью (100%) - *Calligonum acanthopterum* из Кзыл-Ординской (к-190, 191), *C. x densum* из Джамбулской (к-79, 80, 81, 82), *C. rubicundum* из Восточно-Казахстанской (к-173), *C. x spinulosum* из Джамбулской (к-77) и Кзыл-Ординской (к-193) областей; коротким межфазным периодом (отрастание - начало цветения, 30-35 дней) - *C. leucocladum* из Кзыл-Ординской (к-181), *C. acanthopterum* из Каракалпакской АССР (к-184, 188), *C. santolanum* из Ленинабадской (к-183), *C. setosum* из Чарджоусской (к-182) областей; устойчивостью к мучнистой

росе (поражение 1-3 балла) - *C. x densum* (к-79, 80, 81); высоким урожаем воздушно-сухой кормовой массы (141-149% к стандарту, 177 г/м²) - *C. x densum* (к-79, 80, 81); высоким урожаем плодов (154-211% к стандарту, 65 г/м²) - *C. acanthopterum* (к-190, 191), *C. x spinulosum* (к-77, 193); высоким урожаем плодов, сравнимым по величине с урожаем воздушно-сухой кормовой массы (примерно 1:1) - *C. acanthopterum* (к-190, 191) и *C. x spinulosum* (к-77,193).

ВЫВОДЫ

1. На основе монографического изучения систематики и географии рода жузгун (*Calligonum* L.) разработана новая система рода, в которой 49 реальных таксонов, в том числе: видов -28, подвидов - 5, естественных межвидовых гибридов и гибридных форм (нотоморф) - 16.

2. Ареал рода *Calligonum* голарктический, древнесредиземноморский, сплошной, за исключением южных частей ареалов двух видов (*C. crinitum*, *C. laristanicum*), расположен в пределах Древнесредиземноморского подцарства Голарктического царства, точнее в его трех флористических областях - Ирано-Туранской (24 эндемичных вида), Сахаро-Аравийской (2) и Средиземноморской (1). В СССР произрастает 19 видов рода и все известные гибриды. Восемь видов имеют малые ареалы площадью 5-58 тыс. км², из них 5 видов распространены в СССР (*C. bakuense*, *C. crispum*, *C. rubicundum*, *C. santoanum*, *C. triste*) и 3 - за рубежом (*C. calvescens*, *C. dielsianum*, *C. ebinuricum*). Они подлежат охране и занесению в "Красную книгу".

3. В пределах секций виды рода объединены в 12 рядов (серий), из которых 9 политипных и 3 монотипных. Политипные серии представлены преимущественно викарными видами с взаимоисключающими ареалами и реже (ser. *Caput-medusae*) греггарными видами с налегающими ареалами. Один ряд (ser. *Aphylla*) смешанный - викарно-греггарный.

4. Установлено, что гибридизационные процессы в условиях естественного произрастания происходят между молодыми видами, преимущественно четвертичного возраста, относящихся к различным

секциям при совместном их произрастании. Наиболее часто вступают в гибридизации виды секций *Medusa* (*C. caput-medusae*) и *Pterococcus* (*C. leucocladum*, *C. aphyllum*, *C. rubicundum*) с видами секции *Calligonum* (*C. acanthopterum*, *C. crispum*), через которую происходит обмен генами между секциями и поддерживается целостность системы рода.

5. Пять (18%) видов рода - политипные (*C. junceum*, *C. eriopodum*, *C. leucocladum*, *C. crinitum*, *C. acanthopterum*), каждый из которых представлен двумя подвидами. Остальные 23 вида рода - монотипные, без подвидов. Виды с подвидовой структурой у жузгуна имеют большие ареалы (893-4813 тыс. км²), средний и старый возраст.

6. Составлена предполагаемая схема связей ареалов подвидов и викарных видов в роде жузгун, которая отражает наиболее характерный для данного рода процесс аллопатрического видообразования через стадию подвида.

7. У ряда видов рода жузгун выявлена гигантская индивидуальная изменчивость по морфологическим признакам, на основе которой было ошибочно описано 90 видов. Для особей с индивидуальными признаками характерны прерывистость в изменчивости

и отсутствие географической и экологической изоляции. Слабая степень индивидуальной изменчивости (по 1-2 признакам) свойственна 5 видам третичного возраста - *C. junceum*, *C. azel*, *C. triste*, *C. ebinuricum*, *C. arborescens*; сильная изменчивость (по 6-10 признакам, коэффициент вариации $V_p = 40,5-97,3\%$) - 14 видам четвертичного и третичного возраста.

8. В потомстве отдельных растений, как правило, восстанавливается приблизительно в прежнем объеме, за одну репродукцию индивидуальная изменчивость по морфологическим признакам, свойственная дикорастущим популяциям, из которых происходят исходные растения, независимо от того, о какими индивидуальными признаками они выбирались.

9. Выявленная гомологическая (параллельная) изменчивость у видов рода жузгун связана с индивидуальными морфологическими признаками. У наиболее изменчивых видов отмечен и наиболее высокий уровень (по 7-10

признакам) гомологической изменчивости, которая проявляется у близких грегарных и викарных видов, главным образом, четвертичного возраста: *C. leuccladum*, *C. aphyllum*, *C. turbineum* и *C. rubicundum*; *C. acanthopterum*, *C. bakuense*, *C. crispum* и др.

10. Числа хромосом определены у 18 видов. Основное число в роде жузгун - 9. Диплоидных ($2n=18$) видов - 8, тетраплоидных ($2n=36$) - 10. У двух видов отмечен полиплоидный ряд без заметных различий в морфологических признаках: $2n = 18, 36$ (*C. setosum*), $2n = 36, 54$ (*C. polygonoides*). Повышенная плоидность у них приурочена к периферийной части ареала.

11. С помощью корреляционного анализа альтернативных качественных признаков по всей системе рода и визуального анализа его частей выявлено 16 признаков примитивности и продвинутости, которые с данными о происхождении, степени сходства и родства по секциям и рядам, принадлежности к флороценотипу и возраста видов послужили основой для разработки новой филогенетической системы рода жузгун.

12. В основу системы рода жузгун положен новый вариант схемы филогенетических связей секций, согласно которому секция *Calligonum* (sect. *Pterygobasis*) является производной от секций *Medusa* (sect. *Eucalligonum*) и *Pterococcus*, что подтверждается данными по морфологическому, географическому, экологическому и цитологическому изучению видов секций.

13. В целях возможного комплексного использования заслуживают первоочередного введения в культуру на песчаных почвах в качестве пастбищных кормовых растений, мелиоративных для закрепления песков, топливных, медоносных, технических для получения таннинов и лимонной кислоты, лекарственных противоопухолевого и желчегонного действия следующие виды жузгунов: в северной подзоне пустынь - *C. acanthopterum* subsp. *smirnovii*, *C. aphyllum*, *C. x densum*, *C. x spinulosum*, *C. turbineum*; в южной подзоне пустынь - *C. caput-medusae*, *C. x densum*, *C. x dubianakyi*, *C. microcarpum*.

14. Комплексом хозяйственно-ценных признаков для селекции в условиях северной подзоны пустынь - высокой зимостойкостью (100%) и способностью к вегетативному разрастанию, коротким и средним межфазным периодам (отрастание - начало цветения, 34-41 дней), высокорослостью (122-142 см), слабой поражаемостью мучнистой росой (1-3 балла), высоким урожаем воздушно-сухой кормовой массы (112-149% к стандарту) и плодов (92-211% к стандарту) обладают образцы *C. x densum* (к-79) и *C. x spinulosum* (к-77) из Джамбулской (южный Муюнкум) и *C. acanthopterum subsp. smirnovii* (к-190, 191) из Кызыл-Ординской (п-ов Куланды) областей.

ПРЕДЛОЖЕНИЯ ДЛЯ НАУЧНО-ПРОИЗВОДСТВЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

1. Предлагается использовать новую систему рода *Calligonum* L. в ботанических центрах страны при подготовке флор и определителей, переданные Ботаническому институту им. В.Л. Комарова АН СССР 12 видов и гибридов древесины (66 образцов) и пыльцы (92 образца) для изучения и пополнения обменного фонда, 24 карты ареалов для справок при составлении геоботанических и ресурсных карт.

2. Выделенные из коллекции перспективные образцы жузгуна - *C. acanthopterum subsp. smirnovii* из Кызыл-Ординской (к-190, 191), *C. x densum* (к-79) и *C. x spinulosum* (к-77) из Джамбулской областей, обладающие комплексом хозяйственно-ценных признаков, рекомендуются в качестве исходного материала для создания сортов, пригодных для закрепления разбитых песков и превращения их в продуктивные пастбища.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Сосков Ю.Д. Род Кандым, Жузгун - *Calligonum* L. // Флора Таджикской ССР. - Л., 1968а. - Т. 3. - С. 224-242.

2. Сосков Ю.Д. Использование закона гомологических рядов Н.И. Вавилова в систематике на примере изучения рода *Calligonum* L. // Ботан. журн. - 1968б, - Т. 53, № 4. - С. 470-479.

3. Седов В.В., Сосков Ю.Д., Кабулов С.К. Значимость некоторых признаков в систематике рода *Calligonum* L.// Ботан. журн.- 1968. - Т.53, № 7. - С. 947-951.
4. Александрова Л.А., Сосков Ю.Д. Хромосомные числа видов рода *Calligonum* L. в связи с систематикой рода//Ботан. журн. - 1969. - Т.54, № 2.- С. 196-201.
5. Кабулов С.К., Сосков Ю.Д., Уразбаев Д.У. Изменчивость плодов *Calligonum cristatum* Pavl. в культуре.//Изв. АН ТССР.- Сер. биол. наук. - 1969, № 2. - С. 75-79.
6. Сосков Ю.Д. Предварительные данные об окраске коры видов рода *Calligonum* L.// Изв. АН ТССР. - Сер. биол. наук. - 1969а. - №5. - С. 17-21.
7. Сосков Ю.Д. Новый вид рода *Calligonum* L. из Джунгарии, родственный *C. triste* Litv.// Изв. АН ТССР. - Сер. биол. наук. – 1969б. - № 6. - С. 55-57.
8. Иванов А.И., Сосков Ю.Д. Эколого-морфологические предпосылки к выделению хозяйственно-ценных форм жузгуна//Пятой симпозиум по новым силосным растениям: Материалы науч. сообщ.-Л., 1970. - Ч.2. - С. 66-67.
9. Сосков Ю.Д., Дускабилов Т.Д. Жузгун улитка в песках Большие и Малые Барсуки//Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1971. - Т.44, вып. 2. - С. 299-304. 10. Сосков Ю.Д., Додабаев О.Т., Убаев Х.У. Материалы к хемотаксономии рода *Calligonum*// Растит. ресурсы. - 1971. - Т.7, № 2. - С. 170-175.
11. Сосков Ю.Д., Астанова А. Новый подвид *Calligonum eriopodum* Vge.// Изв. АН ТССР. - Сер. биол. наук. - 1971. - № 4.- С. 20-24.
12. Сосков Ю.Д. *Calligonum*: №№ 5163-5170//Список растений Гербария флоры СССР. - Л, 1972. - Кн.19, вып.104. - С. 20-24.
12. Сосков Ю.Д. *Calligonum*: №№ 5163-5170//Список растений Гербария флоры СССР. – Л., 1972. – Кн. 19, вып.104. – С.29-33.

13. Бухтеева А.В., Сосков Ю.Д. Многолетние дикорастущие кормовые растения пустыни Муюнкум//Тр. до прикл. ботанике, генетике и селекции. - 1972. - Т.49, вып.1.-С. 52-63.
14. Сосков Ю.Д. Новый вид рода *Calligonum* L. из Аравии//Новости систематики высш. растений.- Л., 1973а. - Т. I0. - С. 134-135.
15. Сосков Ю.Д. Род *Calligonum* L. в Передней Азии// Изв.АН ТССР. - Сер. биол. наук. - 1973б, № I, - С. 20-25.
16. Валович Е.М., Сосков Ю.Д. Хромосомные числа видов рода *Calligonum* L.// Ботан. журн. -1973. - Т.58, № 4. - С. 554-561.
17. Сосков Ю.Д., Иванов А.И., Козуля И.Е. Изменчивость *Calligonum arphyllum* (Pall.) Guerke в культуре//Ботан. журн.- 1973. - Т.58, № 6. - С. 784-793.
18. Сосков Ю.Д., Ахмед-Заде Ф.А. Характеристика мест произрастания и полиморфизм азербайджанского эндема *Calligonum bakuense* Litv.// Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. - Отд. биол. - 1974. - Т.79, вып.2. - С. 109-114.
19. Сосков Ю.Д. О секции *Medusa* Sosk. et L. Alexandr. рода *Calligonum* L.// Новости систематики высш. растений. - Л., 1974. - Т.XI. - С. 94-109.
20. Сосков Ю.Д. Секция *Calligonum* рода *Calligonum* L.// Новости систематики высш. растений. - Л., 1975а. - Т. I2. - С. 147-159.
21. Сосков Ю.Д. Новые серии, подвиды и гибриды в роде *Calligonum* L.// Ботан. журн. - 1975б. - Т.60, № 8. - С. 1162-1163.
22. Сосков Ю.Д. Род Кандым, жузгун - *Calligonum*// А.Н. Беркутенко. Определитель растений Репетекского заповедника (Туркменская ССР). - Ашхабад, 1975в.- С. 25-28.
23. Мусаев И.Ф., Сосков Ю.Д. О географии и филогении представителей рода *Calligonum* L.// Ботан. журн. - 1977. -Т.62, № 10. - С.1415-1432.
24. Сосков Ю.Д., Козуля И.Е., Хусаинов С.Х. Агробиологическое изучение аридных кормовых растений в Северном Приаралье//Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. - 1979. -Т.65, вып.2. - С. 79-86,

25. Сосков Ю.Д., Мусаев И.Ф. Род. *Calligonum* L. - Жузгун//Ареалы деревьев и кустарников СССР. - Л., 1980. - Т.2. -С. 7-14.- Приложение: карты 3-5.
26. Сосков Ю.Д. Род *Calligonum* L. - Кандам//Определитель растений Туркменистана. - Ашхабад. 1980. - Т.2. - С.23-35.
27. Иванов А.И., Сосков Ю.Д. Теоретические основы интродукции многолетних кормовых растений//Бюл. ВНИИ растениеводства. - 1983. - Вып.133. - С. 13-20.
28. Сосков Ю.Д. Род жузгун - *Calligonum* L. (систематика, география, эволюция, интродукция). - Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. - Л., 1984. - 31 с.
29. Иванов А.И., Сосков Ю.Д., Бухтеева А.В. Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана: Справочное пособие. - Алма-Ата: Кайнар, 1986. - 220 с.
30. Буренин В.И., Иванов А.И., Сосков Ю.Д., Дауд Насер. Засухоустойчивые кормовые растения//Генофонд кормовых растений и его использование в селекции: Сб. научн. тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции.- Т. 120. - Л., 1988. - С. 5-11.

РТП. Тип. ВИР, Зак. 272. Тир. 150. М-21043. 01.03.89. Бесплатно.