

**СВОЙСТВА ИЕРАРХИЧЕСКИХ ПОДСИСТЕМ В СИСТЕМЕ
ВИДА Н.И. ВАВИЛОВА**

// Генетические ресурсы культурных растений: Проблемы эволюции и систематики /
Международная конференция посвященная 120-летию со дня рождения Е.Н. Синской – СПб.,
2009.- С. 22-25.

Ю.Д. Сосков, А.А. Кочегина

YU.D. SOSKOV, A.A. KOCHEGINA. CHARACTERISTICS OF HIERARCHICAL SUBSYSTEMS
IN THE VAVILOV'S SYSTEM OF SPECIES

Государственный научный центр РФ, Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства им. Н.И. Вавилова, РАСХН, Санкт-Петербург, Россия

e-mail: prof_soskov@mail.ru, akochegina@rambler.ru

Наибольшие трудности при таксономическом изучении дикорастущих и культурных многолетних кормовых культур возникают при изучении полиморфных видов, которые находятся на различных стадиях активного видообразовательного процесса на уровнях подвида (географической расы), экотипа (экологической расы) или индивидуальной изменчивости. Число полиморфных видов невелико и составляет в среднем 15-20%, что поддерживается естественным отбором. На основе рассмотрения внутривидовой структуры монографически обработанных родов *Calligonum* L., *Rhaponticum* Ludw., *Medicago* L. [subgen. *Falcago* (Reichenb.) Grossh.] и подвидовой и экотипической структуры *Kochia prastrata* (L.) Schrad. на территории Средней Азии, Казахстана и Монголии, скорректирована иерархическая схема структуры вида, состоящая из трех соподчиненных подсистем, различающихся по степени их эколого-географической обособленности. За основу при разработке схемы были приняты работы Н.И.Вавилова (1931) и его школы применительно для дикорастущих и культурных многолетних кормовых культур (Синская, 1948; Суворов, 1950; Лубенец, 1972; Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986 и др.).

Первая подсистема вида. Итак, первая подсистема во внутривидовой структуре вида включает наиболее крупный таксон подвид (subspecies), который признан Международным кодексом ботанической номенклатуры и большинством систематиков животных и растений как географическая раса (Коржинский, 1892; Wettstein, 1898; Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Вавилов, 1931; Майр, Линсли, Юзингер, 1956 и др.). Первая подсистема, в отличие от вида, характеризуется частичной географической изоляцией подвидов, для идентификации которых чаще всего используется «правило 75%» (Amadon, 1949), когда с точностью до подвида можно определить только 60-90% всех особей подвидов, хранящихся в гербарных коллекциях или семенных банках. Никаких иных способов определения понятия подвида пока не существует.

Виды с подвидами принято называть «политипными видами», а без подвидов – «монотипными видами». До сего времени отсутствуют надежные критерии для разграничения подвидов и экотипов, то есть отличия географических рас от экологических. В наших таксономических обработках политипные виды всегда были представлены только двумя подвидами. Бинарность политипных видов также характерна для большинства видов и в обработках других авторов (Скворцов, 1968; Еленевский, 1978 и др.). А.П. Хохряков (1990), основываясь на работе Ч. Дарвина (1939), применил принцип дарвиновского дихотомического ветвления для классификации высших таксонов растений, назвав его законом дивергенции Ч. Дарвина. Данный закон обоснован и применен нами еще на уровне подвида (Сосков, Кочегина, 2008), что позволяет успешно решать многие спорные вопросы объема и границ видов. По схеме дивергенции Ч. Дарвина (1939, с. 353-359) видно, что он различал два типа разновидностей – дихотомические и политомические, которые, подчиняясь закону о чередовании главных направлений эволюции А.Н. Северцова (1967), сменяют друг друга. Следуя А.И. Толмачеву (1951), А.Л. Тахтаджяну (1951) и Б.С. Матвееву (1967), действие закона А.Н. Северцова (1967), разработанное для высших таксонов животного мира, было распространено нами на внутривидовые таксоны у растений. Дихотомические разновидности у Ч. Дарвина есть нечто иное, как подвиды, которых у вида может быть только два, а политомические разновидности – это экотипы или экологические расы, которых может быть много. Из классической генетики известно, что ген проявляется всегда только в двух аллелях, независимо от того, сколькими аллелями он представлен (Лобашов, 1967). На начальном этапе дивергенция осуществляется путем фиксации в противоположных частях ареала альтернативных аллелей гена (Меттлер, Грегг, 1972; Левонтин, 1978). Нам не известно ни одного случая, чтобы в пределах ареала одного вида одновременно происходила дивергенция по двум, трем и более парам альтернативных признаков. Очевидно, что вид, находящийся в состоянии подвидовой дивергенции по одному гену не допускает дивергенции по другому гену, тем более, что процесс дивергенции, согласно В.Л. Комарову (1901) и И.К. Пачоскому (1925), происходит на территории всего ареала вида с участием всех его особей, даже если вид представлен изолированными популяциями.

Вторая подсистема вида. Эта подсистема, как и первая, не обязательна, соподчинена первой. Её компоненты характеризуются только экологической изоляцией. Она соответствует экотипу, то есть экологической расе. Экологические расы встречаются по нескольку в одном ботанико-географическом районе. Ареалы их перекрывают друг друга, поскольку они занимают различные экологические ниши. Экотипы, как и подвиды, характерны только для небольшой части видов, возможно, также в пределах 15-20%. Экотип по сравнению с подвидом, менее устойчивая раса, возраст которой оценивается в среднем в 1200 лет (Гумилев, 1989), что примерно в 1000 раз меньше возраста вида или подвида (Сосков, Кочегина, 2008). Наше

многоплановое изучение подвидов *Kochia prostrata* подтверждает эти выводы. Действительно, при отсутствии в посевах изоляции между образцами экотипов, последние исчезают в результате гибридизации за три посева коллекции, а подвиды сохраняются (Дзюбенко, Сосков, Хусаинов, 2007). Такая же картина наблюдается при выращивании без изоляции экотипов и по другим многолетним кормовым культурам – люцерне, клеверу, еже, кострецу и др. Экотипическая структура вида мало характерна для родов *Rhaponticum* и *Calligonum*, но она присуща 50% видам рода *Medicago* (subgen. *Falcago*). Так, у 11 видов люцерны подрода *Falcago* были описаны 58 экотипов и 59 сортоотипов (Лубенец, 1972). Е.Н. Синская (1948, с. 39) отмечает, что экотипы хорошо выражены не только у перекрестно размножающихся видов, но и у самоопыляющихся и апомиктических видов (*Alchemilla* L., *Potentilla* L. и др.). Такой авторитет в зоологии, как Эрнст Майр (1968, с. 286-287), считает, что экологическая раса у животных в точности соответствует экотипу и, что изучением экологических рас у животных до сих пор систематики странным образом пренебрегают. Сорок один сортоотип у культурного подвида люцерны посевной *Medicago sativa* subsp. *sativa* объединены в 8 групп. Экотипы, сортоотипы и их группы составляют вторую подсистему вида, которая соответствует политомическим разновидностям Ч. Дарвина (1939, с.353-359).

Третья подсистема вида. Эта подсистема соподчинена второй подсистеме, также не обязательна. Для её компонентов характерно отсутствие как географической, так и экологической изоляции по отношению одного компонента к другому, что свойственно для индивидуальной изменчивости. Для видов родов *Rhaponticum*, *Kochia*, *Medicago* она мало характерна, но у видов рода *Calligonum* встречается часто, причем по большому количеству четких морфологических признаков (Сосков, 1989). М.Г. Попов (1925), характеризуя полиморфизм видов *Calligonum*, отметил, «что почти всякий новый сбор дает новые формы с новыми сочетаниями признаков. Что все время ботаник колеблется перед вопросом, считать ли в этих группах 2-3 весьма полиморфных вида или 20-30, может быть 50-60 или большее число видов». Действительно (Сосков, 1968, с.475) в популяциях близких видов северотуранского *Calligonum aphyllum* (Pall.) Guerke, южнотуранского *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge и зайсанского *C. rubicundum* Bunge из секции *Pterococcus* (Pall.) Guerke обнаружена гигантская индивидуальная изменчивость по 12 морфологическим признакам плода. В достаточно большой популяции каждого из этих видов количество особей с комбинациями по этим признакам теоретически может составить 8748. Причем, было обнаружено, что изменчивость по такому большому набору признаков подчиняется закону гомологических рядов Н.И. Вавилова, что является редким явлением для дикорастущих видов флоры. Не случайно, что преимущественно в первой половине XX века только по признакам индивидуальной изменчивости было напрасно описано систематиками 90 видов *Calligonum* (Сосков, 1968; 1989). По роду *Calligonum* изменчивость в потомстве одного растения была изучена на 32 образцах,

относящихся к 13 видам (Сосков, 1989). Во всех случаях восстанавливалась в потомстве одного растения уже в первом поколении величина индивидуальной изменчивости, свойственная дикорастущим популяциям. Только в этой, третьей подсистеме вида, действует закон Гарди-Вайнберга, согласно которому из семян одного растения уже в первом поколении, при достаточно большом количестве семян, теоретически можно получить все морфологическое разнообразие популяции вида, относящееся к индивидуальной изменчивости. Те же самые трудности при описании новых видов испытывают и зоологи. Так, при ревизии улиток из рода *Melania* не менее 114 видов оказались всего лишь индивидуальными отклонениями от типовой формы и их пришлось свести в синонимы. В целом, более половины всех синонимов у животных обязаны своим происхождением недооценке индивидуальной изменчивости (Майр, Линсли, Юзингер, 1956, с. 102, 118). Схема внутривидовой структуры вида поддерживается минимум 3-мя биологическими законами (рисунок).

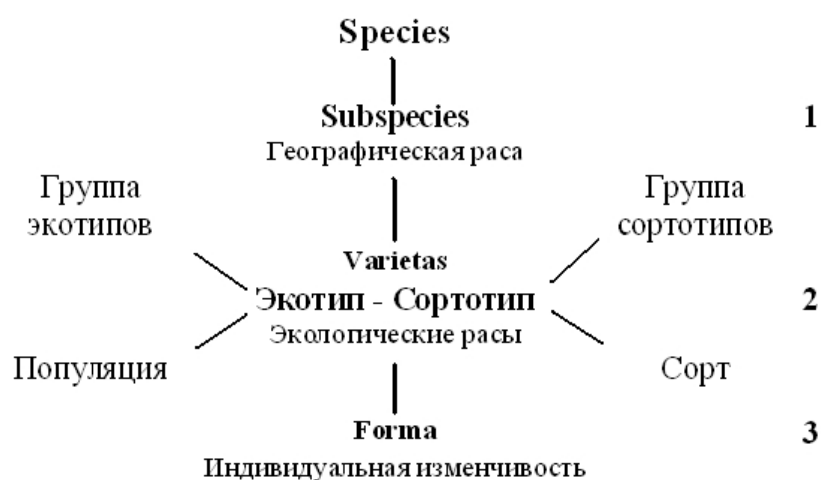


Рисунок. Три возможные иерархические подсистемы в системе вида Н.И. Вавилова

Авторы выражают благодарность проф. Н.И. Дзюбенко за консультации по внутривидовой классификации многолетних люцерн.

Литература

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система. М.;Л.: Сельколхозгиз.1931. 32 с.; Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1931.Т.26.Вып.3.С.109-134.

Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. Л.:ЛГУ.1989. 496 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь. М.; Л.:АН СССР.1939.831 с.

Дзюбенко Н.И., Сосков Ю.Д., Хусаинов С.Х. Экотипы вида *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Средней Азии, Казахстана и Монголии//Генетические ресурсы культурных растений в 21 веке:

Тез. докл. 2-й Вавиловской конф. СПб.2007.С. 21-23.

Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. М. 1978.259 с.

Иванов А.И., Сосков Ю.Д., Бухтеева А.В. Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана: Справочное пособие. Алма-Ата.1986.220 с.

Комаров В.Л. Флора Маньчжурии: Введение: 1.Вид и его подразделения//Труды СПб. бот. сада. 1901.Т.20.С. 69-85.

Коржинский С.И. Флора Востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. Т.1.Томск.1892. 227 с.

Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М.: Мир.1978.351 с.

Лобашев М.Е. Генетика. Изд-е 2-е.Л.:ЛГУ.1967.751 с.

Лубенец П.А. Люцерна - *Medicago*. Краткий обзор рода и классификация подрода *Falcago* (Rchb.) Grossh.//Труды по прикл. бот., ген. и сел..1972.Т.47.Вып.3.С.3-68.

Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М.: ИЛ.1956.352 с.

Матвеев Б.С. Значение воззрений А.Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии//А.Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса. М.,1967.С. 140-172.

Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. М.:Мир.1972.323 с. Пачоский И. Ареал и его происхождение//Журн. Русск. Бот. Общ. 1925.Т.10.№ 1-2. С.135-138.

Попов М.Г. 10 лет работы в Средней Азии//Изв. Инст. Почвоведения и геоботаники Среднеаз. гос. унив. 1925.Вып.1.С.32-34; То же. Избр. соч. Ашхабад.1958.С.112-120.

Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса: Морфологическая теория эволюции. Изд. 3-е. М.:МГУ,1967. 202 с.

Семенов-Тянь-Шанский А. Таксономические границы вида и его подразделений// Зап. СПб. Академии наук. Сер. 8.1910.Т. 25. № 1.С.1-29.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л.: Огиз, Сельхозгиз.1948.526 с.

Скворцов А.К. В.Л. Комаров и проблема вида//Комаровские чтения. 24: Сто лет со дня рождения Владимира Леонтьевича Комарова, 1869-1969.Л.1972.С. 48-81.

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

Сосков Ю.Д. Род *Calligonum* L.– Жузгун (систематика, география, эволюция): Автореф. Дис. ... докт. биол. наук. Л.,1989.34 с.

Сосков Ю.Д. Свойства трех подсистем в системе вида Н.И. Вавилова //Вклад Н.И. Вавилова в изучение растит. ресурсов Таджикистана. Душанбе. 2007.С. 64-65.

Сосков Ю.Д., Кочегина А.А., Малышев Л.Л. Закон дивергенции Чарльза Дарвина - одна

из основ географо-морфологического метода систематики//Вестник Петровской Академии.
2008. № 11.С.139-148.

Суворов В.В. Донник – *Melilotus* Mill.//Культ. флора СССР. Т.13.Вып.1.М.;Л.: Гос. изд.
с.-х. лит.1950.С.345-502.

Тахтаджян А.Л. Пути приспособительной эволюции растений//Ботан. журн. 1951. Т. 36.
№3. С.231-237.

Толмачев А.И. О приложении учения А.Н. Северцова об ароморфозе к исследованию
филогении растений//Ботан. журн. 1951. Т. 36. №3. С.225-230.

Хохряков А.П. Система двудольных на основе закона дивергенции//Бюл. Моск.
общества испытателей природы. Отд. биол.1990.Т.95.Вып.5.С.87-103.

Amadon D. The seventy-five per cent rule for subspecies//Condor.1949.N.51.P.250-258.

Wettstein R. Grundzuge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik.
Jena: von G. Fischer.1898.64 S. u. 7 Karten.