

УДК: 582: 581.9: 576.16 (100);

ББК: Е 09+ Е 69+Е 59в+ Е 585.22 (0)

Ю.Д. Сосков, член-корр. ПАНИ,
докт. биол. наук, профессор;
А.А. Кочегина, канд. фармац. наук;
Л.Л. Малышев, канд. с.-х. наук

Закон дивергенции Чарльза Дарвина – как одна из основ географо-морфологического метода систематики

*Санкт-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова, e-mail: prof_soskov@mail.ru, akohegina@rambler.ru.
Посвящается 200-летию со дня рождения Чарльза Дарвина (12.02.1809 - 9.04.2009)*

Аннотация

В систематике растительного и животного мира в настоящее время сложилась тупиковая ситуация, заключающаяся в отсутствии разграничительных признаков между географическими и многочисленными экологическими расами, которые свойственны лишь небольшой части всех видов, находящихся в стадии видообразования. В результате, одними описываются в системе вида, в лучшем случае, многочисленные подвиды, агрегаты и микровиды, другие же рассматривают их в ранге вида. Систематики пытаются различать виды по неисчерпаемым биологическим свойствам вида и белка, а между тем классиками систематики разработаны простые понятия, как закон дивергенции Чарльза Дарвина, правило Ветштейна и видовые ряды В.Л. Комарова, которые составляют классический географо-морфологический метод систематики. На основе глубокого монографического изучения родов *Rhaponticum* Ludw., *Calligonum* L. и ряда отдельных видов, с использованием географо-морфологического метода систематики и методов дифференциальной систематики Н.И. Вавилова, выявлены диагностические признаки географических и экологических рас, в том числе и их отличия от вида. Развито представление о законе дивергенции Ч. Дарвина, выдвинутого А.П. Хохряковым, согласно которому из одного таксона может возникнуть одновременно не более двух новых таксонов. Показано, что дихотомия проявляется только на основных таксономических уровнях, какими в наших исследованиях являются вид (*species*) и подвид (*subspecies* или географическая раса). Не подчиняются закону дивергенции экотип (*varietas*), ряд (*series*), подсекция (*subsectio*) и секция (*sectio*), которые являются второстепенными уровнями по отношению к главным - виду и подвиду. Доказывается невозможность одновременного образования в системе политипного вида Н.И. Вавилова более двух подвидов. Таким образом, у одного политипного вида может быть только два подвида, а экотипов (разновидностей) - 2-3 более. Данные выводы согласуются с законом А.Н. Северцова и диаграммой видообразования Ч.

Дарвина, на которой чередуются политомический и дихотомический способы образования разновидностей в геологическом времени.

Ключевые слова: закон дивергенции Ч. Дарвина, закон чередования основных направлений эволюции А.Н. Северцова, политомический и дихотомический способы образования таксонов, подвид, географическая раса, экотип, экологическая раса, географо-морфологический метод систематики.

Содержание

До сего времени диаграмма дивергенции Чарльза Дарвина в книге «Происхождение видов ...» (Дарвин, 1937, 1939) продолжает привлекать внимание ученых разных специальностей. Работе Ч. Дарвина придавали большое значение основоположники теоретической систематики двух школ в СССР - академики В.Л. Комаров и Н.И. Вавилов, под редакцией которых вышло первое издание «Происхождение видов». Н.Н. Воронцов (2004, с. 40) воспроизводит в подлиннике диаграмму дивергенции Дарвина, но не анализирует ее. А.П. Хохряков (1986, 1990 и др.), основываясь на принципе дихотомических диаграмм кладистического метода систематики W. Henning (1950), обосновал закон дивергенции Дарвина, по которому каждый родительский таксон (класс, подкласс, порядок, семейство) разделяется (дивергирует) в процессе развития лишь на два соподчиненных таксона. Ранее мы пришли к этому же выводу на уровне вида при анализе политипных видов, содержащих подвиды. Свойство образовывать только два подвида при дивергенции подтвердилось при монографическом изучении родов *Rhaponticum* Ludw. и *Calligonum* L. (Сосков, 1959, 1963, 1989, 1991, 2007, 2007а), видов *Trigonella foenum-graecum* L. (Сосков, Байрамов, 1990) и *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (Сосков, Синяков, 1990), при обработке 14 родов для «Флоры Таджикской ССР, 3-4 тт.», анализе политипных видов у многолетних пустынных кормовых растений (Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986) и монографий других авторов. Так, в монографии А.Г. Еленевского (1978) по роду *Veronica* L. в пределах СССР и сопредельных стран из 30 политипных видов только 4, еще недостаточно изученных вида, как выражается сам автор, содержат более двух подвидов. Анализ, например, политипного вида *Veronica spicata* L. s.l. с 6 подвидами и *V. anagallis-aquatica* L. с 5 подвидами показал, что несколько подвидов в объеме этих видов вероник не являются географическими расами, то есть подвидами.

На основе сопоставления и изучения ареалов перекрестноопыляющихся политипных видов в родах *Calligonum* и *Rhaponticum*, достигнутых на различных фазах дивергенции, нами была составлена примерная схема микроаккумулятивного видообразования в этих родах. Рассмотрим данную схему (рис. 1).

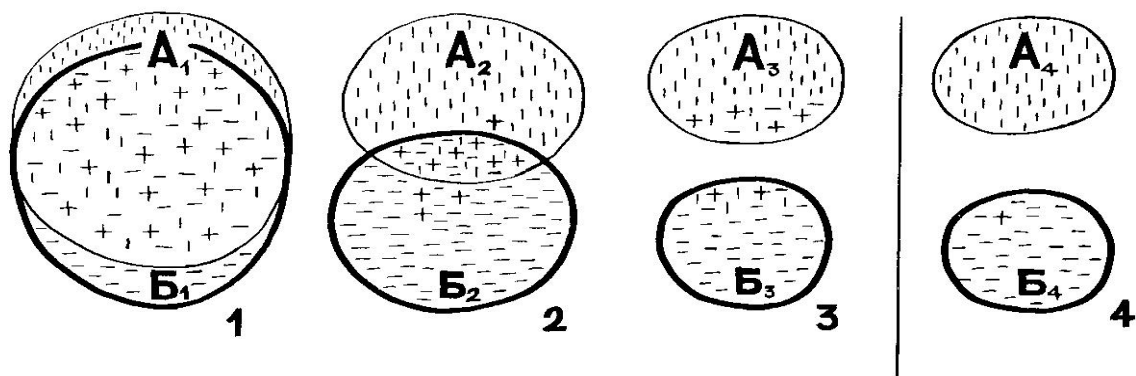


Рис. 1. Схема процесса микроаккумулятивного видообразования в родах *Calligonum* L. и *Rhaponticum* Ludw.: 1 – политипный вид с молодыми подвидами, 2 – политипный вид с подвидами среднего возраста, 3 – политипный вид с подвидами на завершающей стадии видообразования, 4 – политипный вид из двух только что появившихся молодых видов, «1» – особи подвида А, «-» – особи подвида Б, «+» – особи переходные между подвидами А и Б.

Согласно рисунку I, в ареале одного вида имеется две морфологически очень близкие популяции, которые мы определяем как подвиды (А₁ и Б₁). Популяция А₁ тяготеет к северу, популяция Б₁ – к югу. В чистом виде обе популяции представлены только по краям ареала. На большей же части ареала та и другая популяции налегают друг на друга и гибридизируют. Число чистых (негибридных) особей значительно меньше числа гибридных. Этот факт наводит на предположение, что первому этапу дивергенции должна предшествовать массовая гибридизация каких-то экологических образований на всем ареале вида. Иначе, откуда могут взяться столь многочисленные гибриды? Таким экологическим образованием, стоящем в соподчинении ниже подвида является экотип или экологическая раса. Нам известно несколько примеров массовой гибридизации экотипов кохии простертой *Kochia prostrata* (L.) Schrad. и других многолетних кормовых культур при совместном выращивании (Сосков, 2007). Такая гибридизация экотипов может происходить каждый раз на Земле с периодичностью 18,5 веков, что соответствует открытому А.В. Шнитниковым (1957) периода общей увлаженности материков Земли, который периодически смещает и приводит к гибридизации и перестройке экотипы и растительные сообщества. Согласно Н.Н. Цвелеву (1975) для начала видообразования необходима деспециализация таксонов путем отдаленной гибридизации. В нашем случае происходит деспециализация первого соподчиненного по рангу образования до элементов популяции, из которых в течение десятков тысяч поколений формируются подвиды и виды.

Начальный этап дивергенции с образованием географических рас (подвидов), описанный выше, наиболее наглядно представлен у южнотуранского вида *Calligonum leucocladum* (Scnrenk) Bunge (Мусаев, Сосков, 1977). Подвиды у указанного вида на начальной стадии дивергенции отличаются друг от друга только по одному признаку. У *C. leucocladum*

популяция *A*₁ (subsp. *leucocladum*) с желтыми плодами тяготеет к северу, а популяция (subsp. *persicum* (Boiss. et Buhse) Sosk.) с красными плодами тяготеет к югу. На начальной стадии подвидообразования (рис. 1, фиг. 1) дивергентные признаки немногочисленны и выражены очень слабо, настолько, что в ряде случаев затруднен учет переходных между подвидами форм.

На рисунке I (фиг. 2) то же самое, но только популяции *A*₁ и *B*₁ уже меньше налегают друг на друга. Число особей с переходными признаками уменьшается, а число особей, типичных для каждой популяции, увеличивается. Данный уровень дивергенции близок к среднему, хорошо выражен у казахстанско-сибирского горного *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin (Сосков, 1959; 1963) и кызылкумско-каракумского вида *Calligonum eriopodum* Bunge (Мусаев, Сосков, 1977). Восточно-казахстанский подвид *R. carthamoides* subsp. *carthamoides* отличается от южносибирского subsp. *orientalis* (Serg.) Sosk. формой и консистенцией листочков обертки, шириной лопастей листа и степенью ксероморфности всего растения. Каракумский подвид *C. eriopodum* subsp. *turkmenorum* Sosk. et Astan. отличается от кызылкумского subsp. *eriopodum* наличием опушения на зеленых веточках. Дивергентные признаки на этой средней стадии дивергенции выступают уже как четкие маркерные признаки, хорошо сохраняющиеся в любой фазе развития. Число отличительных признаков между подвидами также возрастает. Происходят на этой стадии дивергенции не только количественные изменения, но и заметные качественные, которые указывают на серию мелких скачков в системе большого скачка, знаменующего переход от одного вида к двум новым.

На фигуре 3 (рис. 1) то же самое, что и на фигурах I и 2, только ареалы популяций *A*₁ и *B*₁ разобщенные. В каждой или в одной из них по периферии к соседней популяции встречаются растения другой популяции, а также немногочисленные гибриды между дивергирующими популяциями. Популяции близки к превращению их в самостоятельные виды с взаимоисключающими ареалами. Данный, последний этап дивергенции вида отмечен нами у относительно древних видов с реликтовым ареалом – туран-или-джунгарского *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Litv. и аравия-индского *C. crinitum* Boiss. Северный подвид *C. junceum* subsp. *junceum* четко отличается от широкораспространенного южного subsp. *ludmilae* Sosk. наличием пленчатых раструбов и распростертой формой куста (Мусаев, Сосков, 1977). Подвид *C. crinitum* subsp. *arabicum* (Sosk.) Sosk. отличается от раджастанского subsp. *crinitum* отсутствием крыльев в нижней части орешка, трехрядными щетинками и прямым орешком (Сосков, 1975). Эти два древних вида в ближайшее геологическое время могут потерять редко встречающиеся подвиды – subsp. *junceum* и subsp. *arabicum* Морфологические гиатусы (разрывы) между подвидами значительно большие, чем у подвидов на средней стадии дивергенции. При всем этом нельзя отрицать морфологическую и биологическую близость популяций *A*₁ и *B*₁. Скачок у них сильно затянулся и может быть, даже не приведет к становлению, у каждого из них, двух новых

видов. Виды по-прежнему останутся монотипными, но, тем ни менее, в некотором новом качестве.

Таким образом, на первых трех фигурах (рис. 1) представлен процесс видообразования путем дивергенции через подвиды. Наименьший уровень дивергенции представлен на фигуре 1, наибольший - на фигуре 3.

На фигуре 4 (рис. 1) популяции A_1 и B_1 уже очистились от растений соседней популяции, а также и от гибридов. Если гибриды и остаются, то численность их не превышает 1-3 %, Завершился процесс видообразования: политипный вид превратился в два близких монотипных вида с разобщенными ареалами. Произошел переход количественных изменений в качественные путем крупного скачка. Старый вид исчез. Вместо него, в пределах его ареала появились два молодых, близких к нему, ближайших вида, которые по большинству признаков сходны с исчезнувшим видом. В изученных нами родах *Calligonum* и *Rhaponticum* процесс видообразования завершается всегда подобным образом через подвиды, даже, если бы ему предшествовала интрогрессия, то есть отдаленная гибридизация между видами разных секций. Образовавшиеся два ближайших новых вида с разобщенными ареалами образуют новый ряд (серию) или пополняют количество видов в старом ряду В.Л. Комарова (1908, 1934).

Между тем, согласно Н.Н. Цвелеву (1979, с. 24-27) в семействе злаков (fam. Poaceae) при дивергенции население исходного вида на части ареала остается почти неизменным, то есть «почти не эволюционирует». При монографическом изучении рода *Calligonum*, имеющего третичный возраст, вопреки прогнозам И.Т. Васильченко (1959) о широком распространении в этом чрезвычайно полиморфном роде явлений грегариизма, то есть симпатрических близких видов, все виды без исключения были сгруппированы нами наилучшим образом только в ряды (Сосков, 1989).

Интересен отмеченный нами факт, что дикорастущие и культурные виды обладают свойством делиться только на два подвиды и из одного политипного вида образуется сразу не более двух новых видов. Из классической генетики известно, что ген проявляется всегда только в двух аллелях, независимо от того, сколькими аллелями он представлен (Лобашев, 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. Примером тому может служить процесс дивергенции у *Calligonum junceum* с огромным диффузно-реликтовым ареалом, расчлененным на десятки изолированных популяций (Мусаев, Сосков, 1977).

Из рисунка I видно, что вновь возникшие два новых вида имеют одинаковый возраст, наиболее близки друг другу, и в то же время они имеют взаимоисключающие ареалы. Если ареалы подвидов не разъединятся в процессе дивергенции, то они никогда не смогут достичь видового уровня. Для нормального развития процесса дивергенции, обособления подвидов и новых видов не нужны никакие физические преграды, о чем свидетельствует внимательное изучение ареалов политипных видов. Все население вида участвует в образовании двух новых подвидов и видов. Процесс формирования ареалов двух новых видов на первом этапе видообразования происходит на месте, без миграций, в пределах ареала старого вида, что и было отражено еще до нас в литературе (Комаров, 1901; Пачоский, 1925).

Разъединение подвидов (гомозигот) осуществляется при помощи гибридов между подвидами (гетерозигот). Гомозиготы более приспособлены к полярным частям ареала, а гетерозиготы к средней части ареала, с развитием процесса дивергенции и увеличением различий между гомозиготами, гетерозиготы становятся все менее жизнеспособными и постепенно вытесняются гомозиготами. Наконец, наступает такое состояние, когда в средней части ареала ни одна из гомозигот (подвидов) вследствие далеко зашедшей дивергенции уже не способна существовать, а гетерозиготы (гибриды между подвидами) ставшие маложизненными и неконкурентоспособными, вымирают, в результате чего образуется разрыв между ареалами ближайших, только что возникших видов. Таков, на наш взгляд, наиболее вероятный процесс видообразования у перекрестноопыляющихся растений.

Число политипных видов у растений обычно более или менее постоянно в различных родах и семействах и составляет 15-20 %. Так, по нашим данным в роде *Calligonum* политипных видов 15% и роде *Rhaponticum* - 18%; в роде *Hordeum* L. (Лукьянова и др., 1990) - 11 %, роде *Avena* L. (Родионова и др., 1994) - 17 %, роде *Melilotus* Mill. (Суворов, 1950) - 25 %, роде *Triticum* L. (Дорофеев и др., 1979) - 30 %, в роде *Veronica* L. флоры СССР (Еленевский, 1978) - 16 %, у родов в семействе злаков СССР (Цвелев, 1976) - 23 %, в субарктической флоре Евразии - 18 % (Куваев, 2006), роде *Lathyrus* L. Северной Америки (Hitchcock, 1952) - 20 % и т. д.

Количество политипных видов (в среднем 15-20 %) совпадает с числом гамет (19 %) с мутациями в одном поколении у растений (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977), частотой возникновения мутаций (0.14II) на хромосому за поколение (Левонтин, 1978), количеством естественных гибридных образцов (15 %) в гербарном материале по роду *Calligonum*, хранящемся в гербариях мира, с количеством гибридов у свеклы (18 %) с гетерозисным эффектом (Гудвил, 1929).

Складывается впечатление, что существует у растений в природе оптимальный уровень гетерозиготности, который в свою очередь определяется оптимальным уровнем частоты мутаций. Таким образом, количество политипных видов у растений невелико, колеблется в разных систематических группах в пределах 11- 30 % и, видимо, поддерживается

естественным отбором в среднем на уровне 18 %. Роды, в которых насчитывается большое количество политипных видов затрачивают больше энергии, чем роды с малым их количеством, в процессе эволюции не выдерживают конкуренции и погибают, поэтому в природе установился некий оптимальный процент политипных видов, также поддерживаемый естественным отбором.

В то же время удалось отметить, что не на всех изученных нами уровнях таксонов проявляется закон дивергенции, а только на главных. Таксоны разновидности, ряд и секция являются второстепенными таксономическими уровнями и не подчиняются закону дивергенции. В пределах некоторых видов или подвидов (географических рас) отмечаются многочисленные экологические расы – экотипы или группы экотипов (Синская, 1948; Дзюбенко, Сосков, Хусаинов, 2007 и др.), которые также не подчиняются этому закону.

Ч. Дарвин (1937; 1939: 353-359) в известной диаграмме дивергенции рассматривал образование разновидностей у 11 стартующих видов (А, В, С, D, E, F, G, H, I, K, L) за период 10000 поколений (рис. 2). Через каждые 1000 поколений рассматриваются предполагаемые итоги расхождения признаков, выживания наиболее приспособленных крайних разновидностей и вымирания промежуточных разновидностей, не выдержавших конкуренции. Прошли весь путь в 1000 поколений без образования новых видов только два вида E и F. Виды А и I дали начало новым видам. Остальные виды вымерли.

У видов А и I на диаграмме дивергенции Ч. Дарвина (рис. 2) подсчитано число случаев дихотомического деления в течение 10000 поколений и число случаев утраты одной из двух дихотомических ветвей. У вида А отмечено 25 случаев (100 %) дихотомии и 18 случаев (72 %) утраты одной из двух дихотомических ветвей; у вида I, соответственно 15 (100 %) и 12 (80 %). Следовательно, Ч. Дарвин предполагал, что при дихотомическом ветвлении с образованием двух новых «разновидностей» (видов, родов, семейств...) одна из ветвей в результате борьбы за существование может исчезнуть. Таким образом, согласно диаграммы из вновь образующихся таксонов может исчезать в процессе эволюции 72-80 таксонов (таблица).

Таблица. Дихотомическое расхождение признаков (разновидностей) у двух видов А и I в схеме дивергенции Чарльза Дарвина (рис. 2) и происхождение новых видов от старых за гипотетический период 10 тысяч поколений (Дарвин, 1939, с. 353-359).

Поколений	Вид А, число случаев		Вид I, число случаев	
	дихотомия	утрата одной из ветвей	дихотомия	утрата одной из ветвей
10000	3	2	2	2
9000	3	3	2	2
8000	3	3	2	2
7000	4	3	2	1
6000	3	2	2	2
5000	2	1	1	0

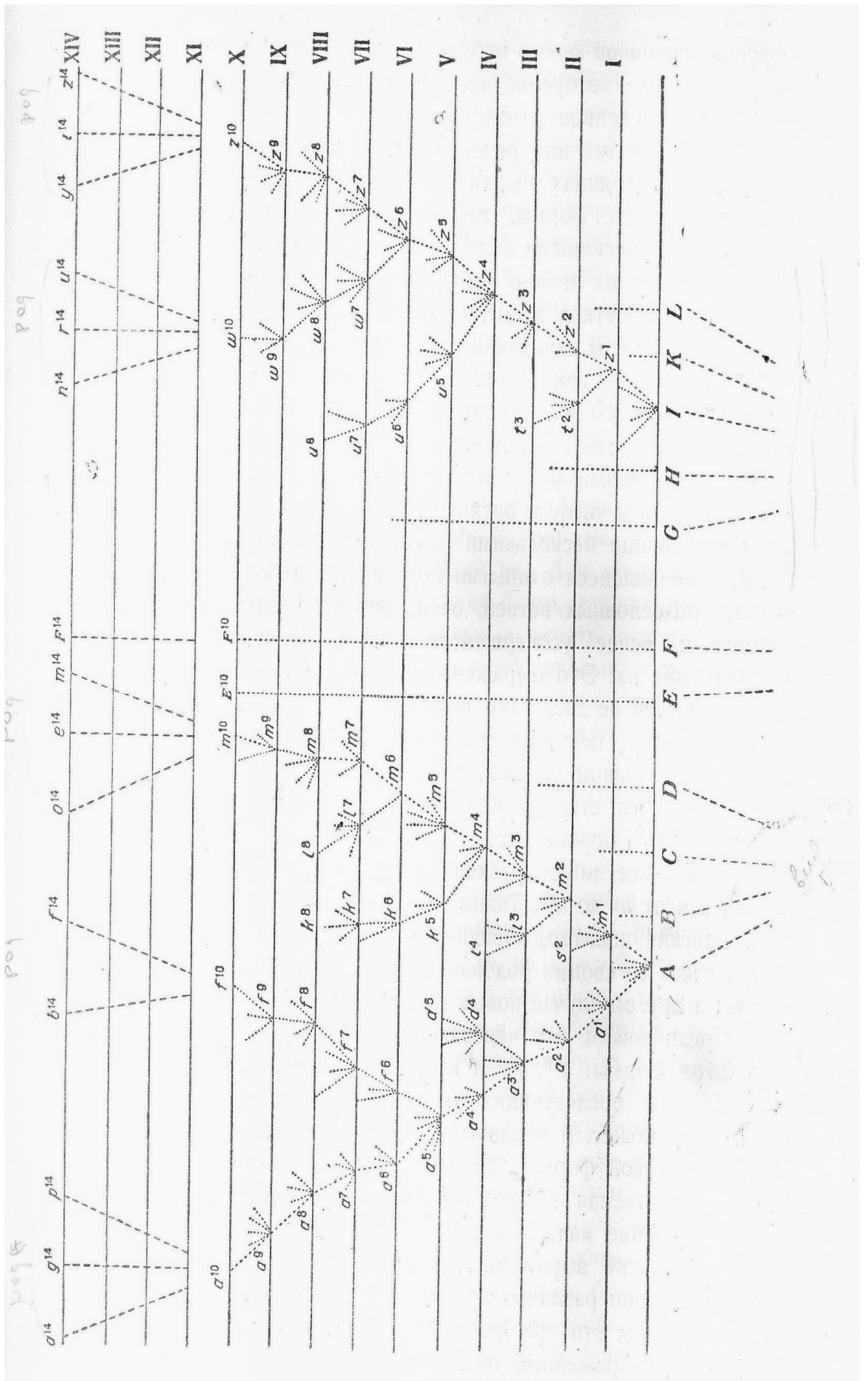
4000	2	1	1	1
3000	2	1	1	1
2000	2	2	1	0
1000	1	0	1	1
Количество случаев	25	18	18	12
%	100	72	100	80

При тщательном анализе схемы дивергенции Дарвина (рис. 2) у двух видов (А, I) обнаружены два типа разновидностей. Первый тип образующихся разновидностей представлен в виде многочисленных коротких пунктирных веточек, которые отмирают не доходя до очередной отметки в 1000 поколений; второй тип разновидностей связан с дихотомическим ветвлением, представлен двумя ветвями, которые доходят, как правило, до очередной отметки в 1000 поколений с образованием двух новых видов.

На диаграмме (рис. 2) показано, что первый тип разновидностей на протяжении 10000 поколений 10 раз чередуется со вторым типом разновидностей. Наблюдается поочередная смена этих двух основных типов изменчивости. Первый тип разновидностей (политомия) не дает начало новым видам, но, видимо, способствует расширению ареала и процветанию вида и тем самым подготавливает вид для дивергенции. В первом типе разновидностей четко просматриваются экотипы (Синская, 1948; Дзюбенко, Сосков, Хусаинов, 2007), а во втором типе (дихотомия) – подвиды. Чередование же этих двух типов изменчивости (экотипов и подвидов) согласуется с законом А.Н. Северцова (1967) о чередовании главных направлений эволюционного процесса на высших таксономических уровнях у животных – идиоадаптаций и ароморфозов. А.Н. Северцов и Б.С. Матвеев (1967) неоднократно подчеркивали, что правило смены главных направлений эволюционного процесса должно проявляться и на более низких таксономических уровнях, таких как вид, род, семейство. Н.Н. Воронцов (2004) рассмотрел действие закона Северцова и на молекулярном уровне. По А.Л. Тахтаджян (1951) и А.И. Толмачеву (1951) у растений просматриваются также два главных направления прогрессивного развития – идиоадаптации, то же аллогенез и ароморфозы, то же арогенез (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977).

Ч. Дарвин (1937, 1939) считал, что необязательно рассматривать итоги дивергенции за принятый им период 10 000 поколений. Это может быть и больший промежуток времени. На основе диаграммы дивергенции Дарвина нами составлена более понятная диаграмма (рис. 3) за промежуток времени в 1,8 млн. лет четвертичного периода (600 000 поколений) для многолетних растений, которые плодоносят с третьего года жизни (600 000 репродуктивных поколений \times 3 года / поколение = 1 800 000 лет).

Рис. 2. Диаграмма дивергенции Ч. Дарвина (Дарвин, 1939), см. на с. 9.



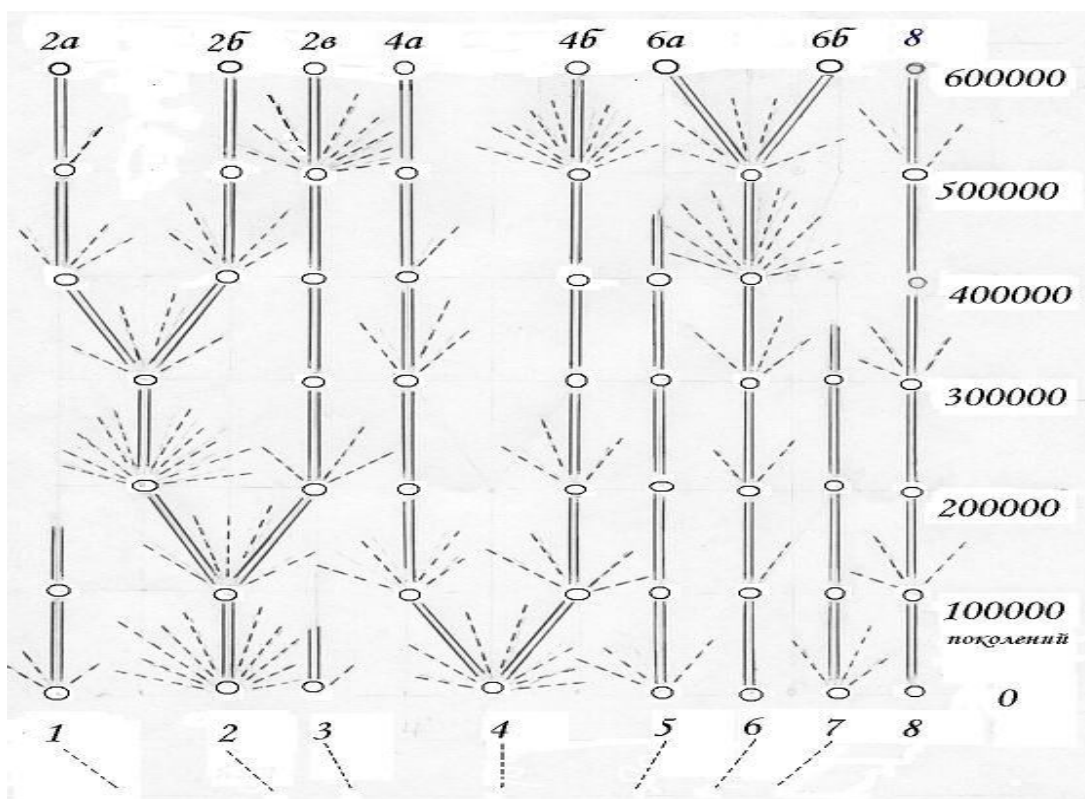


Рис. 3. Диаграмма дивергентного развития видов рода «n» в четвертичный период за 600 000 поколений в соответствии с воззрениями Ч. Дарвина (1939) на дивергенцию, в нашем варианте, плодоношение с 3-го года жизни: 1-8 – виды рода «n» в стартовом состоянии 1,8 млн. лет назад; ○ – виды рода «n» и их потомки через каждые 100 000 поколений; 2а, 2б, 2в, 4а, 4б, 6а, 6б, 8 – новый состав рода «n» через 600 000 поколений или 1,8 млн. лет назад (600 000 поколений × 3 г. / поколение); пунктирные тонкие веточки – экотипы и группы экотипов (идеоадаптации); дихотомические разветвления – образование двух новых видов через подвиды, то есть сама дивергенция по Ч. Дарвину (ароморфозы).

В секции или виде «n» 1,8 млн. лет назад (рис. 3) стартовали 8 видов (1-8). Итоги дивергенции рассматриваются через каждые 100 000 поколений. Вид 1-й закончил свое развитие и вымер не дойдя до второй отметки 200 000 поколений. Вид 2-й с многочисленными разновидностями (экотипами) подготовил базу для дивергенции и на первой отметке 100 000 поколений дивергировал, то есть из шести разновидностей две оказались наиболее благоприятными для вида. Они сначала преобразовались в два подвиды, и на второй отметке – в два новых вида: один из них с 11 разновидностями и другой - с 4. Первый из них на третьей отметке снова дивергировал через подвиды и преобразовался на четвертой отметке в два новых ближайших вида, близкородственных к исходному виду. Вскоре оба вида (2а и 2б)

финишировали на шестой отметке через 600 000 поколений. Вернемся ко второй дихотомической ветви 2-го вида на второй отметке, где мы оставили его с четырьмя разновидностями. Далее он равномерно развивался, успешно дошел до шестой отметки и образовал новый вид 2в. На предпоследней отметке 500 000 поколений он произвел девять разновидностей и надо полагать, что в ближайшем будущем геологическом времени, видимо, будет дивергировать. Таким образом, вид 2-й финишировал в виде трех новых видов (2а, 2б, 2в), которые могут быть объединены в новый самостоятельный ряд (серию), а, может быть даже в новую секцию. Вид 3-й с двумя разновидностями не дошел до первой отметки и вымер. Вид 4-й сразу дивергировал на два вида, которые не делясь, с небольшим количеством разновидностей, мало изменяясь, дошли до финиша в виде двух новых близкородственных видов (4а, 4б). Вид 5-й стартовал с четырьмя разновидностями, сразу потерял их и не доходя пятой отметки вымер. Вид 6-й постепенно набирал изменчивость, на четвертой отметке внезапно у него появилось много разновидностей и уже на пятой отметке он преобразовался через подвиды в два новых близкородственных вида (6а, 6б). Вид 7-й вымер не доходя до четвертой отметки. Вид 8-й мало изменчив, ни разу не дивергировал и достиг финиша почти не меняясь (рис. 3).

Л.Н. Гумилев (1989) в результате обобщения материалов о развития этносов мира за три тысячи лет, пришел к заключению, что новые близкородственные народы (этносы), по Семенову-Тянь-Шанскому (1910) – национальности (экологические расы), возникают довольно быстро, в среднем всего за 300 лет, то есть за 15 репродуктивных поколений ($300 \text{ лет} : 20 \text{ лет/поколение} = 15 \text{ поколений}$), достигают апогея в своем развитии через 600 лет после зарождения и еще через 600 лет завершают развитие, проходя весь цикл в среднем за 1200 лет, или за 60 поколений ($1200 : 20 = 60$). Пока, за неимением других данных, мы можем ориентировочно принять срок жизни экотипа в среднем в пределах 1200 лет.

Таким образом, из диаграммы и выше приведенных данных видно, что экотип (экологическая раса) и подвид (географическая раса) являются совершенно разными внутривидовыми соподчиненными категориями, различающимися по продолжительности жизни, способам образования, устойчивости к факторам среды, роли в эволюционном процессе и по другим свойствам, что было отражено многократно в литературе и не опровергнуто (Майр, Линсли, Юзингер, 1956; Davis, Heywood, 1963, p.100-101,423; Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986, с. 15; Сосков, 1991, с. 128; Дзюбенко, Сосков, Хусаинов, 2007; Сосков, 2007, 2007а и др.). Отличия экотипов от подвидов поддерживаются двумя законами - законом дивергенции Ч. Дарвина и законом А.Н. Северцова, которые являются сущностью географо-морфологического метода систематики, наряду с правилом Р. Ветштейна (Wettstein, 1898) и видовыми рядами В.Л. Комарова (Комаров, 1908).

Как оказалось «раздвоение» или дихотомия, более правильно назвать «дивергенция», проявляется в природе повсюду, но по нашим данным только на основных уровнях организации материи, как, например: атом (протон и

электрон), электричество (+ и -), молекула в неорганической химии (катион и анион), пространственная изомерия молекул (лево – и правовращающие); ген (две аллели), хромосома (мейоз и митоз), клетка (делится только на две новые), пол организмов (мужской и женский), вид, подвид; философские категории и диалектические противоположности (всегда парные), компьютер (0 и 1) и т.д. В области астрономии в последнее время обнаружены тесные двойные звезды и тесные двойные галактики, но нет тесных тройных, ... пятерных и т. д. звездных систем (Киселев, 1996; Черепашук, 1996; Косинов, 2000; Сурдин, 2001). Таким образом, закон дивергенции Ч. Дарвина является частью общего закона - «фундаментальной бинарности», как его обосновал и назвал Н.В. Косинов.

Авторы не претендуют на исключительность своих познаний в области основного классического метода систематики – географо-морфологического метода, но мы акцентируем внимание систематиков именно на географо-морфологическом методе, с использованием которого был описан и подтвержден фактически весь видовой состав всех царств природы. В царстве «Грибы», например, количество ежегодно описываемых видов в настоящее время приобретает угрожающие для систематики размеры. По прогнозам известного испанского специалиста по грибам Д. Хоксворса (Hawksworth, 2001) количество видов грибов в ближайшее время, при нынешних темпах описания новых видов, должно возрасти с 1,5 млн. до 9,9 млн. видов. В то же время трудно себе представить видообразование в любом из царств природы без закона дивергенции Чарльза Дарвина.

Выводы

1. В диаграмме дивергенции Ч. Дарвина представлены два типа разновидностей. Многочисленные, коротко живущие разновидности, не дающие начало новым видам, являются экотипами или группами экотипов (экологические расы), а дихотомически ветвящиеся, длительно живущие, дающие начало новым видам являются подвидами (географические расы).

2. Закон дивергенции Ч. Дарвина проявляется не на всех таксономических уровнях, как это рассматривает А.П. Хохряков, а только на главных, какими являются изученные нами уровни – подвид (subspecies) и вид (species). Таксоны разновидность (varietas), ряд (series), секция (sectio) и подсекция (subsectio) являются второстепенными таксономическими уровнями и не подчиняются закону дивергенции.

3. В диаграмме дивергенции видов Ч. Дарвина четко просматриваются два закона – закон дивергенции Ч. Дарвина и закон А.Н. Северцова о чередовании главных направлений эволюции – идеоадаптации (аллогенез) и ароморфозы (арогенез).

4. На основе анализа ареалов политипических видов в изученных в мировом масштабе родах *Calligonum* L. и *Rhaponticum* Ludw. дается наиболее вероятная схема микроаккумулятивного видообразования, которая подтверждает закон дивергенции Чарльза Дарвина.

5. Доказывается невозможность одновременного образования в системе политипного вида более двух подвидов.

6. Подтвержден вывод В.Л. Комарова (1901), что в процессе образования новых видов и подвидов участвует все население вида.

7. Подтвержден вывод И. Пачоского (1925), что процесс формирования ареалов двух новых видов на первом этапе видообразования происходит на месте, без миграций, в пределах ареала старого вида.

8. Обнаружено, что при дивергенции в результате образования двух новых родственных видов прежний вид исчезает путем отрицания, в результате некоторого изменения всех его особей.

9. Географическая изоляция подвидов (гомозигот) в процессе дивергенции осуществляется при помощи гетерозигот (дивергентных гибридов) и не нуждается в физических преградах - горах и водных пространствах.

10. Закон дивергенции Чарльза Дарвина является частью более общего закона Н.В. Косинова – закона фундаментальной бинарности, который проявляется на основных уровнях организации материи.

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.

Васильченко И.Т. О видовых сериях (рядах)// Бот. журнал. 1959. Т. 44, №10. С. 1491-1494.

Воронцов Н.Н. Эволюция, видообразование, система органического мира. Избр. тр. М.: Наука, 2004.- 365 с.

Гудвил С.В. Предварительные результаты опытов по скрещиванию различных рас сахарной свеклы// Тр. Всес. ЦНИИ сахар. промышлен. 1929. Вып. 2. С. 187-188.

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

Дарвин Ч. Происхождение видов. М.;Л.: Огиз, Сельхозгиз, 1937.- 608 с. (пер. и вводная статья К.А. Тимирязева, под ред. Н.И. Вавилова и В.Л. Комарова).

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 конфер. СПб., 2007. С. 21-23.

Дорофеев В.Ф. и др. Пшеница/ В.Ф. Дорофеев, А.А. Филатенко, Э.Ф. Мигушова, Р.А. Удачин, М.М. Якубцинер// Культ. Флора. Т. 1. - Л.: Колос, 1979.- 348 с.

Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. М.: Наука, 1978.- 259 с.

- Иванов А.И., Сосков Ю.Д., Бухтеева А.В. Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана: Справочное пособие. Алма-Ата: Кайнар, 1986.- 220 с.
- Киселев А.А. Двойные звезды и значение их наблюдений в астрономии//СОЖ.1996.№4.С.69-83.
- Комаров В.Л. Флора Маньчжурии: Введение: 1. Вид и его подразделения// Труды СПб. бот. сада. 1901. Т.20. С. 69-85.
- Комаров В.Л. Введение к флорам Китая и Монголии: Монография рода *Caragana*//Тр. Имп. СПб. Ботан. сада. 1908. Т. 29,вып. 2. С.179-388.
- Косинов Н.В. Фракталы во внутренней структуре элементарных частиц// Физический вакуум природы.2000.№3.С.98-110.
- Куваев В.Б. Флора субарктических гор Евразии и высотное распределение ее видов. М.: Товар. КМК, 2006.- 568 с.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции/ перевод с англ. В.Г. Митрофанова. М.: Мир, 1978.- 351 с.
- Лобашев М.Е. Генетика. Изд-е 2-е. Л. : ЛГУ, 1967.-751 с.
- Лукьянова М.В. и др. Ячмень./ М.В. Лукьянова, А.Я. Трофимовская, Г.Н. Гудкова, И.А. Терентьева// Культ. Флора. Т. 2, ч. 2. –Л.: Агропромиздат, 1990.- 421 с.
- Майр Э., Линсли Г., 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. (перевод с англ. Б.В. Шиленко).
- Мусаев И.Ф., Ю.Д.Сосков. О географии и филогении представителей рода *Calligonum* L. //Бот.журн. 1977. Т. 62, № 10. С. 1415- 1432.
- Пачоский И. Ареал и его происхождение// Журн. Русск. Бот. Общ. 1925. Т. 10, № 1-2. С. 135-138.
- Родионова Н.А. и др. Овес/ Н.А. Родионова, В.Н. Солдатов, В.Е. Мережко, Н.П. Ярош// Культ. флора Т.2, ч. 3.- М.: Колос, 1994.- 367 с.
- 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.
- Сосков Ю.Д. К систематике родов *Rhaponticum* Adans. и *Leuzea* DC. // Ботан. материалы Гербария БИН АН СССР. 1959. Т. 19. С. 396-407.
- Сосков Ю.Д. Род Рапонтикум - *Rhaponticum* Adans. // Флора СССР. 1963. Т. 28. С. 308-322.
- Сосков Ю.Д. Секция *Calligonum* рода *Calligonum* L.//Новости сист. высш. раст. 1975. Т. 12. С. 147-159.

Сосков Ю.Д. Новые серии, подвиды и гибриды в роде *Calligonum* L. (*Polygonaceae*)// Ботан. журн.1975. Т. 60, №8. С. 1162-1163.

Сосков Ю.Д. Род *Calligonum* L. – Жузгун (систематика, география, эволюция): Автореф. Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1989. 34 с.

Сосков Ю.Д. Новые пустынные кормовые культуры Средней Азии и Казахстана// Мобилизация, изучение. и использование. генет. ресурсов растений: Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Т.140. Л.,1991. С.123-131.

Сосков Ю.Д. Методы разграничения видов, подвидов и экотипов при разработке систематики рода *Calligonum* L.// Генетические ресурсы культурных растений в 21 веке: Тез. докл. 2-й Вавиловской междунар. конф. СПб., 2007. С. 196-198.

Сосков Ю.Д. Свойства трех подсистем в системе вида Н.И. Вавилова //Вклад Н.И. Вавилова в изучение растит. ресурсов Таджикистана: Матер. научн. конф., посвященной 120-летию со дня рождения акад. Н.И. Вавилова. Душанбе, 2007а. С. 64-65.

Сосков Ю.Д., Байрамов С.С. Подвиды пажитника сеного// Научно-техн. бюлл. ВИР. - 1990 - Вып. 198. - С. 23-26.

Сосков Ю.Д., Синяков А.А. Подвиды костреца безостого// Научно - техн. бюлл. ВИР. 1990. Вып. 198. С. 10-13.

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

Сурдин В.Г. Рождение двойных звезд// Сорооковский Общеобр. Журнал. 2001 (СОЖ). № 8. С.68.

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

Тимофеев - Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. - 302 с.

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

Хохряков А.П. Дихотомическая система высших таксонов растительного мира// Современные проблемы филогении растений. М., 1986. С. 26-29.

Хохряков А.П. Система двудольных на основе закона дивергенции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 5. С. 87-103.

Цвелев Н.Н. О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticaceae* семейства злаков (*Poaceae*) // Журнал общей биологии. 1975. Т.36, № 1, С. 90-99.

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976.- 788 с.

Цвелев Н.Н. О значении дивергенции и конвергенции в эволюции организмов//Вопросы развития эволюционной теории в 20 веке. Л., 1979. С. 23-31.

Черепашук А.М. Тесные двойные звезды на поздних стадиях эволюции// СОЖ. 1996. №8. С.84-92.

Шнитников А.В. Изменчивость общей увлажненности материков Северного полушария. М.;Л., 1957.- 337 с.

Davis P.H., Heywood V.H. Principles of Angiosperm taxonomy. Edinburgh, London: Oliver a. Boyd, 1963.- 556 p.

Hawksworth D.L. The magnitude of fungal diversity: the 1,5 million species estimate revisited// Mycol. Res. 2001. Vol. 105, pt. 12. P. 1422-1432.

Henning W. Grundzuge einer Theorie der phylogenet. Systematic. Berlin, 1950.- 370 S.

Hitchcock C. Leo. 1952. A revision of the North American species of Lathyrus// Biology. Vol. 15. P. 1-104.

Wettstein R. Grundzuge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena: von G. Fischer, 1898.- 64 S. u. 7 Karten.

Yu.D. Soskov, A.A. Kochegina, L.L. Malyshev
The divergence law of Ch. Darwin as one of fundamentals of
geographic morphological method in taxonomy

Summary

At present taxonomy of vegetable and animal world endures impasse situation, consisting in the absence of discriminated signs between geographical and numerous ecological races, which are peculiar only to the little part of all species (15-20 %) under stage of the formation of species. As a result, some botanists describe, at the best, numerous subspecies, agregats and microspecies in the system of species, others consider them in the class of species. The taxonomists try to distinguish species by inexhaustible biological characters of the species and protein. Meanwhile, in the the classic systematic. simple concepts are elaborated, such as the divergence law of Ch. Darwin, the R. Wettstein's rule and the specific series of V.L. Komarov, which are classic geographic-morphological method of the taxonomy. Diagnostic indicators of the geographic and ecological races, including their differences from the species were exposed on the basis of deep monographic study of genus *Rhaponticum* Ludw., *Calligonum* L. and a row of separate species with the use of geographic morphological method of taxonomy and methods of the intraspecific taxonomy of N.I. Vavilov. The divergence law of Ch. Darwin was developed by A.P. Chochryakov, according to that, from one taxon in the process of divergence can arise simultaneously not more than two new taxons. This idea was developed in our investigations and it was showed, that dichotomy could appear only on the basic taxonomic levels, such as species and subspecies (geographic race). Oecotypus (varietates), raws (seria), subsectio and section are not subordinated to the divergence law of Ch. Darwin, because they are secondary taxonomic levels in relation to the main levels, which are species and subspecies. Impossibility of the simultaneous formation in the system of the polytypic species more than two subspecies is proved. Mainly, one of the polytypic species can form only two subspecies, but the number of the oecotypus (varietas) can be 3-5 and more. The given conclusions are coordinated with the law of A.N. Severtzov and the diagram of species fonation of Ch. Darwin, which includes alternated polytomic and dichotomic ways of variety formation in geologic time.