

УДК 582 + 581.9: 576.12: 576.16: 31.521

Ю.Д. Сосков, академик ПАНИ, докт. биол. наук, профессор;

А.А. Кочегина, канд. фармацевтических наук

Закон Веттштейна-Комарова как первооснова географо-морфологического метода систематики растений и его значение для селекции и генетики

// Вестник Петровской академии. Вып. 15. 2010. С. 23-34.

Yu.D. Soskov, A.A. Kochegina. Wettstein-Komarov's law as a fundamental of the geographic-morphological method of plant taxonomy and its importance for selection and genetic

ГНУ ГНЦ РФ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н.И. Вавилова. 190000 Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42-44.

E-mail: prof_soskov@mail.ru, akohegina@rambler.ru

Посвящается 140-летию со дня рождения
Владимира Леонтьевича Комарова
(13.10.1869 – 05.12.1945)

Аннотация

Закон Веттштейна-Комарова назван в честь двух выдающихся ботаников-систематиков, представителей двух имперских школ - австро-венгерской и русской. Рихард Веттштейн (Wettstein, 1898) на основе монографической обработки двух родов *Euphrasia* L. и *Gentiana* L. наглядно и убедительно закрепил в систематике понятие о ближайших родственных викарных видах, ареалы которых не налегают друг на друга, занимая разные смежные территории. Владимир Леонтьевич Комаров (1901, 1908, 1934, 1940, 1944), автор монографий по 5 родам развил далее положение Р. Веттштейна о рядах замещающих, викарных, близкородственных видов и воплотил его на практике в 30-томном издании «Флора СССР» (1934-1964). Закономерность в размещении ареалов ближайших видов, названная нами как закон Веттштейна-Комарова, согласуется с понятиями о современном географическом аллопатрическом видообразовании не только ботаников-систематиков (Попов М.Г., 1927, 1950; Культиасов, Павлов, 1972 и др.), но и зоологов-систематиков (Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Майр, Линсли, Юзингер, 1956;

Кейн, 1958; Майр..1968, 1974 и др.), а также специалистов в области эволюционного учения (Колчинский, 2006; Попов И.Ю., 1999 и др.). Материалы по обоснованию нового закона Веттштейна-Комарова собирались нами на протяжении 50 лет. Среди них: многоплановое монографическое изучение в мировом масштабе родов *Rhaponticum* Ludw. и *Calligonum* L. на уровне вида и подвида; изучение свойств и распространения 28 экотипов у нескольких видов пустынных кормовых растений Средней Азии, Казахстана и Монголии в условиях естественного произрастания и в культуре - *Calligonum leucocladum* (Schrenk) Bunge, *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. (*Eurotia ceratoides*), *Haloxylon ammodendron* (C.A. Mey.) Bunge, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Salsola orientalis* S.G. Gmelin (*S. rigida*). Закон Веттштейна-Комарова более важен для географо-морфологического метода систематики растений, чем закон дивергенции Ч. Дарвина, методологически обоснован, применим только к основному уровню организации живой материи, каким является вид (species).

Ключевые слова: закон Веттштейна-Комарова, географо-морфологический метод, географическая (подвид) и экологическая (экотип) расы, дивергенция и конвергенция.

Цель и задачи исследований. Цель настоящей статьи – теоретическое обоснование важности «положения Р. Веттштейна» для систематики, селекции и генетики, которое заслуживает, следуя В.Л. Комарову (1940, с. 130, 142,152), возведения в ранг закона. В задачи исследования входит разъяснение возможностей более легкого способа разграничения видов и экологических рас (экотипов, групп экотипов).

Материал и методика. Материалом по данной теме послужили таксономические многоплановые обработки двух родов в мировом масштабе на уровне вида, подвида, экотипа и индивидуальной изменчивости, выполненные по 11 гербариям мира и изучению изменчивости большей части видов в условиях естественного произрастания и в культуре на Приаральской опытной станции ВИР, а также изучение экотипов *Kochia prostrata* (L.) Schrad. и ряда других пустынных пастбищных кормовых видов на территории Средней Азии, Казахстана и Монголии. В качестве метода использовался усовершенствованный нами географо-морфологический метод Р. Веттштейна (1898) - В.Л. Комарова (1908, 1940) - Н.И. Вавилова (1931) и его школы. В работе использовались наряду с морфологическими, также географические, экологические, цитологические, генетические, палиноморфологические и другие признаки, которые удалось привлечь для работы путем кооперирования с другими учеными. Для названий разъединенных и реликтовых частей ареалов вида вместо прилагательных использовались существительные в именительном

падеже и при определении возраста вида, в качестве дополнительного признака, - метод флороцено типа по Р.В. Камелину (1973).

Результаты и их обсуждение

В систематике растений используются сравнительно-морфологический, географо-морфологический, эколого-географический, цитологический, палиноморфологический, иммунобиохимический, гибридологический и другие методы. Только один из них, географо-морфологический метод рассматривает вид с двух сторон, в двух измерениях - морфологическом и географическом. Принимая этот метод как основной, правильнее рассматривать некоторые методы систематики как соответствующие им признаки - цитологические, палиноморфологические, иммунобиохимические и др. Ведь, систематик делает заключение об объеме вида не по 1-3 образцам, а на основании изучения многих образцов, распространенных по всему его ареалу. Так, например, при обработке рода *Salix* L. А.К. Скворцов изучил около 100000 гербарных образцов из разных гербариев мира, по роду *Veronica* L. А.Г. Еленевский - 50000 образцов, по роду *Calligonum* L. Ю.Д. Сосков - 5700 и т. д. Основателями географо-морфологического метода систематики признаны ученики и последователи А. Энглера. Так, А. Kerner (1869), автор известной книги «Жизнь растений», впервые высказал идею о близких замещающих видах (Культиасов, Павлов, 1972). Австрийский систематик Рихард Веттштейн (Wettstein, 1898), ученик Кернера, на основе изучения родов *Euphrasia* L. и *Gentiana* L. выявил и наглядно показал на картах ареалов одну из наиважнейших особенностей этого метода, проявляющуюся в отношениях между морфологической структурой вида и его ареалом, которая вошла в литературу под названием «положения Веттштейна». Согласно этому положению ближайшие виды имеют взаимоисключающие ареалы. В России последователями этого метода были К.И. Максимович (1878, 1879, 1880, 1888), С.И. Коржинский (1892), В.Л. Комаров (1901), А. Еленкин (1903), М.Г. Попов (1927, 1950), Е.Г. Бобров (1959, 1963), И.М. Культиасов и В.Н. Павлов (1972) и др.

Специалист по лишайникам А.А. Еленкин (1903, с.2), встретивший с энтузиазмом новый метод систематики, отмечает, что «В настоящее время трудно предвидеть и оценить по достоинству то громадное значение и тот переворот, который произойдет в будущем, когда идеи Веттштейна в полном их объеме проникнут во все области систематики». И далее, «Кого из беспристрастных исследователей не повергало в глубокое уныние периодическое разъединение и воссоединение в одно целое какой-либо группы близких коллективных видов, как печальный результат применения

исключительно лишь морфологического метода, безраздельно и победоносно царившего до сих пор в систематике (1903 г.)... Сплошь и рядом результаты трудов одного поколения ученых уничтожались другим, восстанавливались третьим, опять уничтожались четвертым и т. д. В итоге получалась настоящая Сизифова работа».

В.Л. Комаров (1901, 1908, 1934, 1940, 1944), на основе таксономического монографического изучения 5 родов, предложил группировать филогенетически близкие виды (расы) с замещающими ареалами в ряды (серии) и впервые осуществил это на практике в многотомном издании «Флоры СССР». Ряд (серия) как надвидовая таксономическая категория был узаконен Международным кодексом ботанической номенклатуры (1969).

К сожалению, эта категория не была понята систематиками некоторых западных стран (Davis and Heywood, 1963), которые противопоставили ей агрегат. По Хейвуду (Heywood, 1963) надвидовая нетаксономическая категория «агрегат» может быть использована для группирования нескольких, трудно отличимых морфологически друг от друга видов, произрастающих на одной территории. В качестве компонентных видов агрегатов часто рассматриваются ими «микровиды» и «полувиды». Первые из них тяготеют к экотипам и вторые к подвидам. В России, одно время, концепция агрегата была принята известным систематиком Н.Н. Цвелевым (1976 и др.), который все компонентные виды агрегатов рассматривал в ранге подвида (*subspecies*), но позднее он от них отказался и в большинстве случаев компонентные подвиды агрегатов стал рассматривать в качестве самостоятельных видов (Цвелев, 2006 и др.). У Р. Веттштейна (1898) подвиды были двух рангов - подвиды первого ранга (настоящие подвиды - географические расы) и подвиды второго ранга, ареалы которых размещались в ареалах подвидов первого ранга и тяготели к экологическим расам (экотипам или группам экотипов). Некоторые крупные и уважаемые систематики решили отказаться от использования рядов В.Л. Комарова в своих систематических обработках родов (Скворцов, 1968; Цвелев, 1976; Еленевский, 1978; Камелин, 2004 и др.). А.Г. Еленевский вместо рядов использовал подсекции. Р.В. Камелин предложил для удобства рассматривать «вид как расу».

Известный систематик М.Г. Попов (1927, 1950), изучивший 4 рода в мировом масштабе, был склонен объединять близкие виды не только в ряды, но и в «группы уподобления» или «грексы». Виды групп уподобления, в отличие от видов, объединяемых в ряды, не имеют взаимоисключающих ареалов, произрастают на одной территории, в

результате гибридизации приобретают сходные морфологические признаки и этим как бы уподобляются друг другу. Так, М.Г. Попов считал, что первая задача систематики при обработке рода объединить аллопатрические виды в ряды, а вторая - выделить из различных рядов группы уподобленных друг другу симпатрических видов, что и отразить в примечаниях. Таким образом, еще за 13 лет до Хейвуда (1963) понятие «агрегат» было описано и теоретически обосновано Поповым под названием «группа уподобления». Только Попов, в отличие от Хейвуда, рассматривал группу уподобления (агрегат) не изолированно, а в единстве с рядом (серией), для объединения видов, а не «микровидов» и «полувидов».

Учение Ч. Дарвина (1937) о дивергенции в плане эволюции было дополнено уже в нашем столетии учением об интрогрессивной гибридизации, которое впервые было обосновано Э. Андерсоном (Anderson, 1949, 1955). В СССР это учение применительно к дикорастущей флоре развито Е.Г. Бобровым (1961, 1972), применительно к культурной флоре и селекции - П.М. Жуковским (1970), для объяснения происхождения видов культурных растений – А.И. Купцовым (1971), как явление деспециализации, необходимое для прогрессивной эволюции – Н.Н. Цвелевым (1975, 1979). Интрогрессивная гибридизация, наблюдающаяся между видами разных секций, имеет прямое отношение к географо-морфологическому методу, поскольку она дает возможность объяснить происхождение групп уподобления М.Г. Попова. Вышеизложенные отдельные стороны географо-морфологического метода часто отрицают друг друга, хотя между ними прослеживается органическая связь. Противоречивость в выводах у ряда исследователей, по нашему мнению, связана также с отсутствием критериев вида и подвида. Исследователи часто не могли определенно сказать, с таксонами какого ранга они имеют дело - с видами, подвидами или даже экотипами. В связи с этим, для совершенствования географо-морфологического метода большое значение приобретает «правило 75» (Amadon, 1949; Майр, Линсли, Юзингер, 1956), разработанное зоологами для критерия подвида.

В вопросах определения сущности вида, подвида, экотипа и разновидности мы основываемся преимущественно на их классических определениях: определение вида по В.Л. Комарову (1940, 1944) и Н.И. Вавилову (1931); определение подвида по С.И. Коржинскому (1898), Семенову-Тян-Шанскому (1910), Э. Майру, Э. Линсли и Р. Юзингеру (1956); определение экотипа по Е.Н. Синской (1948) и К.М. Завадскому (1968). Так, например, для вида должна быть обязательной полная географическая изоляция. Для подвида характерна частичная географическая изоляция. Хотя бы один из подвигов

политипного вида должен встречаться на части своего ареала в единственном числе. Экотипу, как экологической категории, свойственна только экологическая изоляция. На одной территории в пределах одного ботанико-географического района могут произрастать несколько экотипов, что характерно и для разновидностей.

Здесь уместно будет привести определение вида, разработанное нами еще в 1968 г. (Сосков, 1968: 470) и выдержавшее испытание временем: «Вид – это основная монотипическая, реже политипическая, таксономическая единица, для совокупности особей которой свойственно несколько (1-3) морфологических признаков, отличающих ее от ближайшего родственного вида, при условии эколого-географической изоляции, обеспечивающей не менее 95 % их постоянства по всему ареалу».

На основе сопоставления и изучения ареалов перекрестноопыляющихся политипных видов в родах *Calligonum* L. и *Rhaponticum* Ludw., застигнутых на различных фазах дивергенции, нами была составлена примерная схема микроаккумулятивного видообразования в этих родах (Сосков, 1989, 2007; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008), согласно которой по ареалам можно различать подвиды молодые, среднего возраста и находящиеся в стадии превращения в новые виды.

Количество политипных видов у растений в различных родах и флорах невелико, более или менее постоянно и составляет 15-20 %. Так в роде *Calligonum* (Сосков, 1989) политипных видов 15%, в роде *Rhaponticum* (Сосков, 1959) - 18%, во «Флоре Востока Европейской России» (Коржинский, 1892) - 14 %, в монографии «Злаки флоры СССР» (Цвелев, 1976) - 23 %, во «Флоре субарктической Евразии» (Куваев, 2006) - 18 %, роде *Melilotus* L. (Суворов, 1950) – 25 %, роде *Lathyrus* L. Северной Америки (Hitchcock, 1952) - 20 %, роде *Salix* L. флоры СССР (Скворцов, 1968) - 12 %, роде *Veronica* L. флоры СССР (Еленевский, 1978) - 16 %, роде *Triticum* L. (Дорофеев и др., 1979) – 30 %, роде *Hordeum* L. (Лукиянова и др., 1990) - 11 %, роде *Avena* L. (Родионова и др., 1994) - 17 % и др.

Количество политипных видов (15-20 %) совпадает с числом гамет с мутациями в одном поколении (19%) у растений (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1977), частотой возникновения мутаций (0.1411) на хромосому за поколение (Левонтин, 1978), количеством естественных гибридных образцов (15,2 %) в гербарном материале по роду *Calligonum*, хранящихся в основных гербариях мира Сосков, 1989), 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, что поддерживается естественным отбором.

Интересен отмеченный нами факт, что дикорастущие и культурные виды обладают свойством делиться только на два подвида и из одного политипного вида образуется сразу не более двух новых видов (Сосков, 1989, 2007; Сосков, Кочегина, 2008; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008). 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 фиксация альтернативных аллелей гена в противоположных частях ареала (Меттлер, Грегг, 1972; Левонтин, 1978). Очевидно, что вид, находящийся в состоянии подвидовой дивергенции по одному гену не допускает в ареале вида другой автономной 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 в настоящее геологическое время географически изолированными популяциями.

Согласно схеме дивергенции (Сосков, Кочегина, Малышев, 2008) 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. 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 и их устойчивостью, гетерозиготы становятся все менее жизненными и постепенно вытесняются гомозиготами. Наконец, наступает такое состояние, когда в средней части ареала политипного вида ни одна из гомозигот (подвидов) вследствие далеко зашедшей дивергенции и увеличения размеров ареала уже не способна существовать, а гетерозиготы (гибриды между подвидами) ставшие мало жизненными и неконкурентоспособными, вымирают, в результате чего образуется разрыв между ареалами ближайших, только что возникших видов. Таков, на наш взгляд, наиболее вероятный процесс микро аккумулятивного видообразования у перекрестноопыляющихся растений.

Наиближайшие и близкие виды с замещающими ареалами по В.Л. Комарову (1901, 1908, 1940, 1944), как уже отмечалось ранее, объединяются в ряды. Виды, стоящие в родах особняком, резко отличающиеся от других и не имеющие в настоящий геологический период более или менее близких видов, относятся также к рядам (сериям), но только к монотипным. В роде *Rhaponticum*, например, 35 % видов уже не имеют близкородственных, и естественно, каждый из них относится к самостоятельному ряду. В роде *Calligonum* образуют монотипные ряды 21 % видов, в секции *Ammodendron* Bunge рода *Astragalus* L. флоры СССР – 23 % видов (Гончаров, Попов, 1936), в роде *Acer* L. флоры СССР – 12 % видов (Пояркова, 1949). В наших обработках родов *Calligonum* и *Rhaponticum* все виды политипных рядов имеют взаимоисключающие ареалы.

Положение, что ближайшие формы (виды, подвиды) имеют разобщенные ареалы, то есть не произрастают на одной территории было выдвинуто, как уже выше отмечалось, в 1898 г. Рихардом Веттштейном. Из рассмотренной схемы видообразования видно, что положение Веттштейна применимо только к виду, одному из основных уровней организации живой материи. Оно не применимо к подвиду, так как подвиды на части занимаемого ими ареала встречаются вместе, и тем более не применимо к экотипу (разновидности). Экотипы не имеют географической определенности и произрастают в каждом ботанико-географическом районе по несколько, занимая различные экологические ниши. Конечно, данный тезис в изученных Веттштейном родах проявлялся не абсолютно, так как тогда еще не были разработаны те критерии вида и подвида, которыми мы в настоящее время располагаем. Естественно, что положение Веттштейна проявляется лишь частично в систематических группах, при изучении которых не различаются виды и подвиды, явления интрогрессивной и дивергентной гибридизации (Флора СССР, 1934-1960; Бобров, 1971, 1972, 1972а и др.). Не случайно, что Р. Веттштейн различал помимо подвидов первого ранга (географических рас), также и подвиды второго ранга, произрастающие в пределах ареалов географических рас (подвидов первого ранга). Естественно, что подвиды второго ранга есть не что иное, как экологические расы, то есть экотипы и группы экотипов (Turesson. 1922; Синская, 1948; Сосков, 1989, 2007а, 2007б; Дзюбенко, Сосков, Хусаинов, 2007; Сосков, Кочегина, 2008; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008).

В.Л. Комаров в работе «Учение о виде у растений» рассматривал «положение Веттштейна» как «закон Веттштейна» (1940: с. 130, 151,152), основанный на «дарвиновском законе расхождения признаков» (с. 60, 193, 201). На многочисленных примерах, при обзоре родов *Caltha*, *Syringa*, *Carex*, *Astragalus*, *Senecio*, *Convallaria*, *Betula*

и др., В.Л. Комаров показал целесообразность группировки ближайших видов в ряды: «Неясная картина взаимоотношений между видами в секциях и подродах... разрешается удовлетворительно, если применить единственный, основанный на дарвиновском законе расхождения признаков, метод выявления видовых рядов» (1940, с. 192).

На основании вышеизложенного мы пришли к выводу, что положение Р. Веттштейна имеет ранг частного закона, являющегося основной сущностью географо-морфологического метода систематики. Учитывая особые заслуги в развитии географо-морфологического метода двух крупных ботаников, австрийского - Р. Веттштейна и русского - В.Л. Комарова, предлагаем назвать этот закон их именем – «закон Веттштейна-Комарова».

Согласно этому закону для ближайших по морфологическим признакам видов рода характерны только взаимоисключающие (викарные) ареалы, и для относительно далеких видов рода – совпадающие ареалы. Виды древние, стоящие в роде особняком, уже потерявшие близкие родственные виды, этому закону не подчиняются.

По данным Е.Н. Синской (1948, с. 498) филогенетические ряды (серии) В.Л. Комарова просматриваются и на изученных ею экотипах полиморфных видовых систем, что подтвердилось нами на экотипах *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Как известно, экотипы относятся к другому уровню организации, чем вид, поэтому следует ожидать, что закон Веттштейна-Комарова вскоре может перешагнуть рамки организации видового уровня.

Данный закон не только определяет сущность географо-морфологического метода систематики, но и преломляется в самом понятии вида в виде аспекта «наиближайшее» философской категории «отношение». При определении вида, а их имеется несколько десятков только в отечественной ботанической литературе, необходимо сравнивать конкретный вид не просто с любым видом данного рода, а непосредственно с ближайшим по морфологическим признакам видом. Игнорирование сравнения с «наиближайшим» делает определение вида расплывчатым, неспецифическим для данного ранга, общим не только для вида, но и для ряда смежных по рангу таксонов. Например, определения «вид - это устойчивая система генов» или «морфологическая система, помноженная на географическую определенность» применимы в равной мере, как к виду, так и к экотипу, подвиду или роду и т. д. Таким образом, понятие «вид обладает самостоятельным ареалом» без рассмотрения в плане указанного аспекта «наиближайшее» философской категории «отношение», мало что объясняет. Из сказанного выше видно, что закон Веттштейна - Комарова является основой систематики

растений, основным явлением сущности вида и географо-морфологического метода систематики.

Данный закон может также использоваться в селекции при отдаленной гибридизации для подбора пар родительских видов, обладающих наименьшим порогом нескрещиваемости. Так, например, закон Веттштейна-Комарова наглядно проявляется в размещении ареалов ближайших видов, объединяемых в ряды (серии), у дикорастущих видов нескольких нам известных родов. В роде *Rhaponticum* имеют разобщенные ареалы ближайшие друг к другу виды: горный саяно-алтайский *Rh. carthamoides* (Willd.) Iljin, степной причерноморско-кулундинский *Rh. serratuloides* (Georgi) Bobr. и памироалайско-тяньшанский *Rh. lyratum* C. Winkl. ex Iljin; каратавский *Rh. karatavicum* Regel et Schmalh. и алатавский *Rh. aulieatense* Iljin; европейско-альпийский *Rh. scariosum* Lam. и кавказский *Rh. pulchrum* Fisch. et Mey. др. (Сосков, 1959, 1963, 1971).

В роде *Calligonum* имеют разобщенные ареалы следующие, объединяемые в ряды (серии), ближайшие виды: балхан-аральский *C. triste* Litv. и джунгарский *C. ebinuricum* Ivanova ex Sosk.; амударья-северо-приаральский *C. murex* Bunge и амударья-или-фергана-центральноазиатский *C. litwinowii* Drob.; северотуранский *C. aphyllum* (Pall.) Guerke, южнотуранский *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge и зайсано-черноиртышский *C. rubicundum* Bunge и др. (Мусаев, Сосков, 1977); всего 8 политипных серий, которые объединяют 22 вида или 79 % от всего видового состава рода (рис. 1).

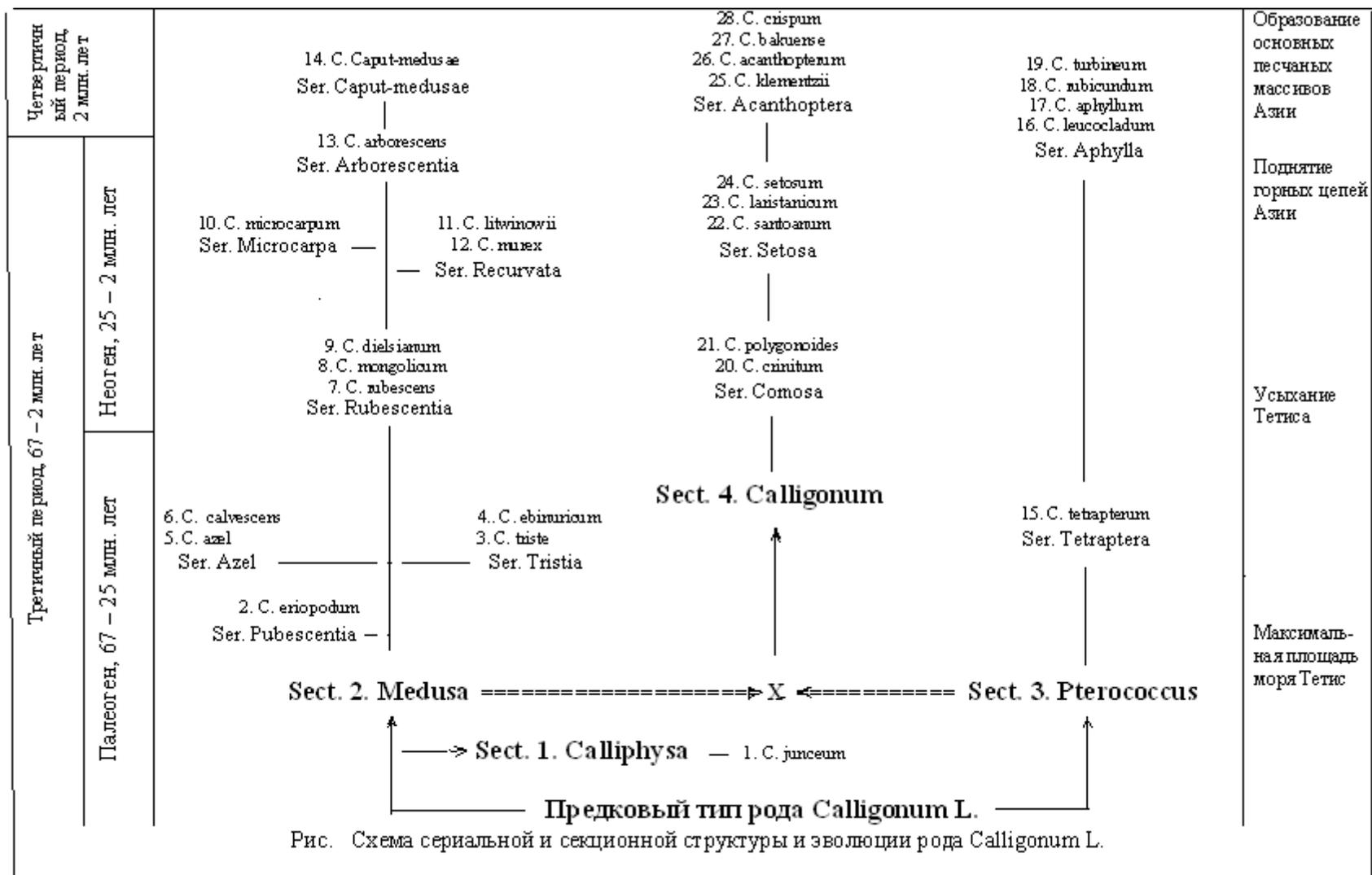


Рис. 1. Схема сериальной и секционной структуры и эволюции рода *Calligonum* L.

В роде *Medicago* L. (Лубенец, 1972; Иванов, 1977) имеют взаимоисключающие ареалы ближайшие виды: волжско-кавказский *M. quasifalcata* Sinsk., северопричерноморский *M. glandulosa* David. и центрально-европейский *M. borealis* Grossh.; среднеазиатско-кавказский *M. sativa* L. и северо-прикаспийский *M. coerulea* Less. и др. В роде *Malus* Mill. (Лихонос, 1974) имеют взаимоисключающие ареалы близкие виды: среднеазиатский *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem., иранско-кавказский *M. orientalis* Uglitzk. и европейский *M. sylvestris* (L.) Mill.

Проявляется ли закон Ветштейна-Комарова у культурных растений? Об абсолютном проявлении его у культурных растений пока рано говорить. Но нам известны несколько примеров, когда близкие друг к другу культурные виды имеют разобщенные ареалы: переднеазиатский *Triticum araraticum* Jakubz. и грузинский *T. timopheevii* (Zhuk.) Zhuk., европейско-средиземноморский *T. dicoccon* (Schrenk) Schuebl. и грузинский *T. karamyshevii* Nevski, переднеазиатский *T. carthlicum* Nevski и эфиопский *T. aethiopicum* Jakubz. и др., культурный ныне космополитный *Solanum tuberosum* L. (обыкновенный картофель) и андский *S. andigenum* Juz. et Buk., центральноперуанский *S. goniocalyx* Juz et Buk. и боливийский *S. stenotomum* Juz. et Buk. и др. (Дорофеев, Мигушова, 1979; Лехнович, 1971).

Если ближайшие виды имеют разобщенные ареалы, то какого родства виды с совпадающими ареалами? Как оказалось, на одной территории произрастают виды относительно далекого родства. Действительно, в разрезе монографических обработок по родам *Calligonum* и *Rhaponticum* нам не известно ни одного случая, чтобы растущие в одном сообществе два вида одного рода были бы филогенетически близкими друг другу, ближайшими по морфологическим признакам. Таким образом, аспект «наиближайшее» дополняется другим, противоположным ему аспектом «отдаленное», находящимся с ним в связи.

Примерами относительно далеких видов, растущих на одной территории, могут быть: *Calligonum arborescens* Litv. и *C. caput-medusae*, *C. eriopodum* и *C. caput-medusae* в Средней Азии, *Betula alba* L. и *B. pendula* Roth в Европе, *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. и *T. boeoticum* Boiss. в Закавказье и Малой Азии, *T. durum* Desf., *T. aestivum* и *T.*

polonicum L. во внетропических странах обоих полушарий (Дорофеев, Мигушева, 1979). Таким образом, закон Веттштейна-Комарова фактически проявляется на видовом уровне в отношениях между аспектами «наиближайшее» и «отдаленное».

Если дивергенция порождает виды и увеличивает их количество, то интрогрессивная гибридизация уподобляет виды, делает их похожими друг на друга, контролирует общие признаки секций и рядов и одновременно увеличивает изменчивость видов, поставляя материал для дивергенции. В этом плане интрогрессивная гибридизация - явление противоположное дарвиновской дивергенции, выполняющее функции конвергенции и гомеостаза. Гибриды, образующиеся в результате подвидовой дивергенции можно назвать дивергентными, а в результате конвергенции - конвергентными или интрогрессивными гибридами (рис. 2). Они не тождественны друг другу.

Дивергентные гибриды происходят от гибридизации ближайших географических рас (подвидов), а интрогрессивные - от гибридизации видов относительно далеких, относящихся к различным секциям или рядам. На рисунке (фиг. 2) в результате завершившегося процесса дивергенции подвиды обособились в два новых вида А₂ и Б₂. Первый вид со временем вымер, а второй (Б₃) попал в пределы ареала относительно далекого к нему вида В. Генетический барьер между ними оказался слабым и они вступили в интрогрессивную гибридизацию. Последняя встречается в природе у растений не часто (Anderson, 1949, 1953; Бобров, 1961, 1971, 1972, 1972а; Жуковский, 1970; Сосков, 1974, 1975; Иванов, 1977), а среди животных еще реже (Майр, 1968).

Для практической селекции продукты интрогрессивной гибридизации (конвергенция) имеют большое значение. Так, например, интрогрессивные гибриды желто- и синецветковых видов люцерны открыли зеленую улицу в селекции и способствовали продвижению *Medicago x varia* в степную и лесостепную зону обоих полушарий (Иванов, 1977).

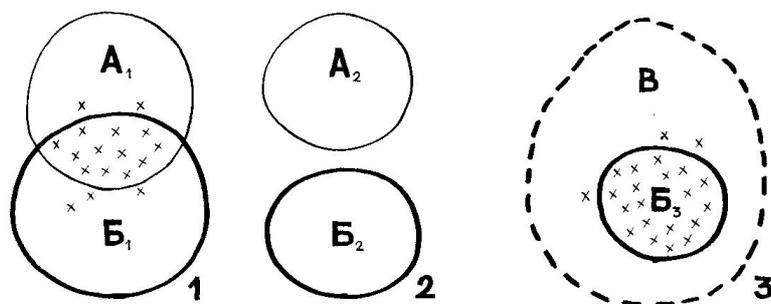


Рис. 2. Схематическое изображение ареалов видов *Rhaponticum* Ludw. и *Calligonum* L. в состоянии дивергенции и конвергенции: 1 - средняя степень дивергенции,

расхождение ареалов подвидов А1 и Б1 (*Rh. carthamoides* (Willd.) Pjin, *C. eriopodum* Bunge и др.), х - дивергентные гибриды; 2 - дивергенция закончилась с образованием двух новых молодых видов А2 (*C. crispum* Bunge) и Б2 (*C. acanthopterum* Borszcz.); 3 - вид А3 исчез, а Б3 (*C. acanthopterum*) вошел в пределы ареала вида В из другой секции, х - интрогрессивные (межсекционные) гибриды.

Дивергенция на уровне вида выражается рядом В.Л. Комарова (1908, 1934, 1940, 1944), а конвергенция - группой уподобления М.Г. Попова (1950). Как уже отмечалось выше, М.Г. Попов был склонен объединять близкие виды не только в ряды, но и в «группы уподобления» или «грексы». Виды, объединяемые рядами, следует относить к видам первичного родства, а объединяемые в группы уподобления (*grex similis*) - к видам вторичного родства. Виды групп уподобления, в отличие от видов, объединяемых в ряды, имеют налегающие ареалы, произрастают на одной территории, вследствие еще слабой обособленности гибридизируют и приобретают ряд сходных морфологических признаков и этим как бы уподобляются друг другу. Позже Хейвуд (Heywood, 1963; Davis, Heywood, 1963) обосновал в надвидовой систематике понятие агрегата, в основе своей сходного с группой уподобления М.Г. Попова. Но Хейвуд, в отличие от Попова, объединял в агрегаты не виды, а «микровиды» (экологические расы), также «полувиды», которые однозначно являются подвидами, достигнутые нами на различных стадиях видообразовательного процесса.

Одни и те же виды могут входить как в ряд, так и в группу уподобления. В роде *Calligonum*, в котором насчитывается 28 видов, группы уподобления объединяют только половину всего состава рода. В относительно древнем роде *Rhaponticum* интрогрессивная гибридизация и группы уподобления отсутствуют. Чем больший процент уподобленных видов в роде, тем более высокие темпы эволюции свойственны роду. Группы уподобления не предусмотрены кодексом, их не надо описывать, но они, как и ряды, имеют большое значение для селекции, ибо указывают на сравнительно низкий, легко преодолимый у их видов генетический барьер нескрещиваемости.

В одном сообществе, рядом друг с другом могут произрастать по несколько видов одного рода. Но не всегда такие виды будут «уподобленными» и составлять группы уподобления. К группам уподобления относятся виды, которые в результате гибридизации, в настоящем или прошлом, уподобились друг другу. В качестве примеров групп уподобления можно привести виды рода *Calligonum*: *C. arborescens* и *C. capit-medusae* в Средней Азии, *C. aphyllum* и *C. leucocladum* в Средней Азии и Казахстане, *C.*

rubescens и *C. microcarpum* в Средней Азии и Иране, которые уподобились в результате интрогрессивной гибридизации в прошлом; *C. crispum* и *C. rubicundum* в Зайсане - в результате интрогрессивной гибридизации в настоящее время. В роде *Medicago* уподобились друг другу в результате интрогрессивной гибридизации в настоящем *M. falcata* и *M. sativa* в Предкавказье, Средней Азии и Южном Казахстане (Иванов, 1977). В роде *Malus* группы уподобления на территории РФ и сопредельных стран отсутствуют, так как нигде ареалы двух видов не налегают друг на друга (Лихонос, 1974), но в юго-восточной части Северной Америки на одной территории произрастают и гибридизируют относительно близкие *M. coronaria* (L.) Mill. и *M. ioensis* (Wood) Britt. (Лангенфельд, 1970), которые можно отнести к уподобленным видам. В монографиях по отдельным родам желательнее наряду с объединением видов в ряды, указывать в примечаниях и группы уподобления.

Закон Веттштейна-Комарова, да и закон дивергенции Чарльза Дарвина (Сосков, Кочегина, Малышев, 2008) действуют только на основном уровне организации живой материи, каким является вид (*species*). Как мы видим из выше изложенных материалов, закон Веттштейна-Комарова проявляется при условии, если систематик имеет достаточно материалов, чтобы отличить виды от экологических рас, которые относятся к другому уровню организации живой материи, чем вид, отличаются от него малой степенью морфологической обособленности и устойчивости и другими свойствами.

Л.Н. Гумилев (1989) в результате обобщения материалов о развитии 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 данных по возрасту экотипов у растений, мы можем ориентировочно принять срок жизни экотипа (экологической расы) в среднем в пределах 1000-1200 лет, что, по крайней мере, намного меньше срока жизни подвидов и молодых видов четвертичного возраста.

Значение научных методологических категорий при оценке объективности закона Веттштейна-Комарова

После рассмотрения фактических данных многочисленных исследований по систематике нескольких родов в мировом масштабе и экотипической структуре нескольких видов для обоснования нового закона Ветштейна-Комарова, как первоосновы географо-морфологического метода систематики, само собой возникает потребность рассмотреть основные его положения с точки зрения центральной философской категории «противоречие». Согласно этой категории в системе знаний о природе наиболее важными являются те, которые укладываются в парные научные взаимопротивоположные понятия, обладающими тремя свойствами: взаимоотрицание, взаимопредположение и взаимопроникновение. Если рассматриваемые «противоположности» соответствуют всем этим трем свойствам, то они соответствуют паре философских категорий «противоречие и соответствие», являются диалектическими и наиболее значимыми по данному вопросу в системе знаний о природе (Панкратов, 1972, 1973; Философская энциклопедия, 1960-1970). По тематике статьи наметились следующие парные противоположности на предмет их соответствия диалектическим противоположностям по Н.И. Панкратову (1972, 1973), малоизвестному представителю советской философской школы, предложившему наиболее простую схему структуры диалектического противоречия:

1. Наилближайшие и отдаленные виды в системе рода. «Наилближайшие» аллопатрические виды с взаимоисключающими ареалами объединяются в ряды (серии) В.Л. Комарова, а симпатрические виды из разных рядов и секций с налегающими ареалами рассматриваются как «отдаленные». И те и другие виды взаимоотрицают друг друга: если есть один, должен быть и другой. «Наилближайшие» молодые виды в системе рода образуются в результате дивергенции из подвидов. Со временем у подвидов формируется более устойчивая система генов, после чего они переходят в разряд «отдаленных» симпатрических видов, которые после экотипической дифференции и занятия большого ареала в геологическом времени приобретают способность делиться на подвиды и производить из них опять аллопатрические «наилближайшие» виды. Следовательно, «наилближайшие» виды, как и отдаленные в системе рода, не могут существовать друг без друга (взаимопредположение) во избежание вымирания самого рода. Количественное соотношение их поддерживается естественным отбором. Третье свойство «взаимопроникновение» тех и других, друг в друге, явно просматривается при описании второго свойства «взаимопредположение». В понятие «отдаленных» видов не входят реликтовые, вымирающие виды, неспособные к дивергенции и заметному влиянию на эволюционный процесс. Таким образом, научные категории «наилближайшие и

отдаленные виды» обладают тремя вышеуказанными свойствами, присущими диалектическим противоположностям.

2. Дивергенция и интрогрессия в эволюции видов рода. И та и другая противоположности отрицают друг друга. Они и предполагают существование друг друга. По мере развития дивергенции и образования все новых и новых видов, родом затрачивается много энергии, который может не выдержать конкуренции и погибнет. Но этот процесс также поддерживается отбором. Ведь только 15-20% видам эволюция «разрешает» производить новые виды. Чтобы сохранить целостность и конкурентные свойства рода, существует другой, противоположный дивергенции процесс под названием «интрогрессия», которая происходит между «симпатрическими» видами, относящимися к разным секциям рода. Интрогрессия укрепляет целостность и гомеостаз рода и направлена против дивергенции. Аналогичным способом в системе рода происходит и «взаимопроникновение» этих противоположностей. Интрогрессия увеличивает индивидуальную изменчивость, которая необходима для начального процесса дивергенции, для выбора альтернативных равноценных аллелей гена (Ли, 1978), способных формировать два новых подвида (Сосков, 1989; Сосков, Кочегина, 2008). Обе эти противоположности также являются диалектическими, что свидетельствует об их одновременном существовании у видов в системе рода.

3. Географическое и экологическое видообразование в системе рода. Продуктом «географического» (аллопатрического) видообразования являются молодые аллопатрические виды, возникшие в результате дивергенции через географические расы (подвиды). Географическое видообразование обнаруживается повсеместно во всех родах у 15-20 % видов (Коржинский, 1892; Сосков, 1989 и др.). Симпатрическое видообразование, по нашим данным и ряда авторитетных систематиков, вообще невозможно. Его часто называют «экологичеким», связанным с образованием «экологических видов», «микровидов», большей части «агрегатных» видов, то есть фактически с образованием экологических рас или экотипов, которые иерархически подчиняются подвиду. Эти две противоположности, иерархически соподчиняются, не отрицают, а сопутствуют друг другу (подвиды и экотипы). «Взаимопредположение» их тоже не обязательное, так как существуют подвиды и без экотипов, а экотипы без подвидов (Сосков, 1989). Что касается третьего свойства «взаимопроникновения», то подвид никогда не может стать экотипом, а малочисленные данные по образованию подвидов и видов из экотипов, то есть симпатрического видообразования, малоубедительны (Майр, Линсли, Юзингер, 1956; Майр, 1968; Кейн, 1958 и др.). Таким

образом, эти противоположности (географическое и экологическое видообразование в системе рода) не обладают тремя вышеуказанными свойствами и не могут рассматриваться как диалектические.

Из рассмотренных трех пар противоположностей, первые две пары соответствуют формуле диалектического противоречия Н.И. Панкратова (1973), то есть являются диалектическими и свидетельствуют об объективности нового закона Веттштейна-Комарова, как первоосновы географо-морфологического метода систематики растений.

Выводы

1. На основе монографического изучения родов *Calligonum* L. и *Rhaponticum* Ludw. и обобщения литературных данных по некоторым другим родам показаны преимущества классического географо-морфологического метода перед другими методами систематики растений.

2. Восстановлено в ранге частного закона, конкретизировано и обосновано забытое положение Рихарда - Веттштейна о взаимоисключающих ареалах ближайших видов. Дана формулировка закона Веттштейна-Комарова: ближайшие родственные виды имеют взаимоисключающие ареалы, а относительно далекие - совпадающие. Показано, что новый закон проявляется у дикорастущих и культурных, перекрестно - и самоопыляющихся видов.

3. Подтвержден вывод В.Л. Комарова (1901), что в процессе образования новых видов и подвидов участвует все население вида. Подтвержден вывод И. Пачоского (1925), что процесс формирования ареалов двух новых видов происходит на месте, без миграций, в пределах ареала старого вида.

4. Доказывается невозможность одновременного образования в системе политипного вида у дикорастущих и культурных растений более двух подвидов. Обнаружено, что при дивергенции в результате образования двух новых родственных видов через подвиды, прежний политипный вид исчезает в результате частичного изменения всех его особей. Географическая изоляция двух подвидов (гомозигот) в процессе дивергенции осуществляется при помощи гетерозигот (дивергентных гибридов) и не нуждается в физических преградах – горах и водных пространствах, размеры которых несколько раз ритмично изменяются за период жизни вида.

5. Отстаиваются взгляды М.Г. Попова (1950) о необходимости одновременного использования в систематике рядов (*series*) и групп уподобления (*græx similis*). Морфологически близкие виды на основе размещения их ареалов подразделяются на виды первичного и виды вторичного родства.

6. Интрогрессивная гибридизация рассматривается как конвергенция, находящаяся в единстве с дивергенцией. Даются примеры уподобления видов, произошедших в результате гибридизации в прошлое и настоящее время.

7. Закон Веттштейна-Комарова является первоосновой географо-морфологического метода систематики растений, методологически обоснован и применим только к основному уровню организации живой материи, каким является вид (*species*) и не применим к подразделениям вида - экологическим (экотип) и географическим (*subspecies*) расам. Показано значение закона Веттштейна-Комарова и групп уподобленных видов М.Г. Попова в систематике и селекции.

8. Возведение «Положения Веттштейна» в ранг «закона Веттштейна-Комарова» теоретически и методологически обосновано. Если закон дивергенции Чарльза Дарвина действует на уровне подвида, то новый закон Веттштейна-Комарова применим на видовом уровне. Он дает возможность не только группировать филогенетически близкие виды в ряды (серии) по взаимоисключающим ареалам, но и сравнительно легко отличать от видов экологические расы, которые имеют в отличие от близких видов налегающие ареалы, а также вернуться к незаслуженно забытым рядам В.Л. Комарова.

Благодарности. Эта статья была подготовлена при содействии проф. Н.И. Дзюбенко, который обратил наше внимание на отсутствие надежных методов различения видов и экотипов и предоставил нам возможность обработать материалы прошлых лет в плане работы по написанию культурной флоры по пустынным кормовым растениям.

Литература

- Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 313-327.
- Бобров Е.Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости сист. высш. раст. 1971. Т. 7. С. 5-40.
- Бобров Е.Г. История и систематика лиственниц / Комаровские чтения. Л., 1972. 96 с.
- Бобров Е.Г. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова // Бот. журн. 1972а. Т. 57. № 8. С. 865-879.
- Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Труды по прикл. бот., ген. и сел.- 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109-134.
- Веттштейн Р. Руководство по систематике растений. Т. 1. Низшие растения / Перев. с нем. С.И. Ростовцева. М., 1903. 205 с.
- Гончаров Н.Ф., М.Г. Попов. Секция *Ammodendron* Bunge рода *Astragalus* L. // Флора СССР. 1936. Т.12. С. 752-780.
- Гудвил С.В. Предварительные результаты опытов по скрещиванию различных рас сахарной свеклы // Труды Всесоюзн. центр. НИИ сах. пром. 1929. Вып. 2. С.187-188.
- Гумилев Л.Н. Этногенез и биосфера Земли. Л., 1989. 496 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов / Перевод с шестого англ. изд. М.-Л., 1937. 762 с.
- Дорофеев В.Ф., Мигушева Э.Ф. Система рода *Triticum* L. // Вестник сельскохоз. науки. 1979. № 2. С. 18-27.
- Дорофеев В.Ф. и др. Пшеница / В.Ф. Дорофеев, А.А. Филатенко, Э.Ф. Мигушова, Р.А. Удачин, М.М. Якубцинер // Культурная флора. Т. 1. Л., 1979. 220 с.
- Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилегающих стран. М., 1978. 259 с.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.
- Иванов А.И. История, происхождение и эволюция рода *Medicago* L. подрода *Falcago* (Reichb.) Grossh. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. 1977. Т. 59. Вып. 1. С. 3-40.

- Жуковский П.М. Спонтанная и экспериментальная интрогрессия у растений, ее значение в эволюции и селекции // Генетика. 1970. Т. 6. № 4. С. 65-70.
- Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры Средней Азии. Л., 1973. 356 с.
- Камелин Р.В. Лекции по систематике растений: Главы теоретической систематики растений. Барнаул, 2004. 226 с.
- Козо-Полянский Б.М. Значение различных методов в систематике, преимущественно *Anthophyta* // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 28-69.
- 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* // Труды Имп. СПб. Бот. Сада. 1908. Т. 29. Вып. 2. С. 179-388.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений (страницы из истории биологии).- М.-Л., 1940. 212 с.; 1944. Изд-е 2-е. 244 с.
- Коржинский С.И. Флора Востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. Т.1. Томск, 1892. 227 с.
- Купцов А.И. Элементы общей селекции растений. Новосибирск, 1971. 376 с.
- Лангенфельд В.Т. Род *Malus* Mill. в СССР (биология, география, систематика и филогения): Автореф. Дис.... докт. биол. наук. Л., 1970. 33 с.
- Левонтин Р. Генетические основы эволюции / пер. с англ. В.Г. Митрофанова. М., 1978. 351 с.
- Лехнович В.С. Культурные виды картофеля // Культурная флора СССР. 1971. Т.9. С. 41-304.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М., 1978. 555 с.
- Лихонос Ф.Д. Обзор видов в роде *Malus* Mill. География и систематика // Труды по прикл. бот., ген. и сел. (плодово-ягодные культуры). 1974.- Т. 52. Вып. 3. С. 16-34.
- Лобашев М.Е. Генетика. Л., 1967. Изд. 2-е. 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. Зоологический вид и эволюция / Пер. с англ. М., 1968. 597 с.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., 1956. 352 с.
- Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция / пер с англ. М., 1972. 323 с.
- Мусаев И.Ф., Сосков Ю.Д. О географии и филогении представителей рода *Calligonum* L. // Бот. журн. 1977. Т.62. № 10. С. 1415- 1432.
- Панкратов Н.И. Основные элементы структуры диалектического противоречия // Проблемы диалектики. Вып. 3. Л., 1973. С.36-44.
- Пачоский И. Ареал и его происхождение // Журн. Русск. бот. общ. 1925. Т.10. № 12. С. 135-138.
- Попов И.Ю. Экологический и географический подходы к изучению видообразования // Наука и техника: Вопросы истории и теории. СПб., 1999. С. 45-46.
- Попов М.Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники. М.;Л., 1950. С.70-108.
- Пояркова А.И. Сем. Кленовые - *Aceraceae* Lindl. // Флора СССР. 1949. Т.14. С. 580-621.
- Синская Е.Н. Динамика вида. М.;Л., 1948. 526 с.
- Сосков Ю.Д. К систематике родов *Rhaponticum* Adans. и *Leuzea* DC. // Ботанич. матер. 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. Использование закона гомологических рядов Н.И. Вавилова в систематике на примере изучения рода *Calligonum* L. // Бот. журн. 1968. Т.53. № 4. С. 470-479.
- Сосков Ю.Д. Новая номенклатурная комбинация и ряды в роде *Rhaponticum* Adans. // Новости сист. высш. раст. 1971. Т.8. С. 254-256.

Сосков Ю.Д. О секции *Medusa* Sosk. et L. Alexandr. рода *Calligonum* L. // Новости сист. высших раст. 1974. Т.11. С. 94-109.

Сосков Ю.Д. Секция *Calligonum* рода *Calligonum* L. // Новости сист. высш. раст.- 1975а. Т.12. С.147-159.

Сосков Ю.Д. Новые серии, подвиды и гибриды в роде *Calligonum* L. (*Polygonaceae*) // Бот. журн. 1975б. Т.60. № 8. С. 1161-1163.

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

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.

Тимофеев - Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.. Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд. М., 1977. 301 с.

Философская энциклопедия. Т. 1-5. М. 1960-1970.

Флора СССР. Т. I-XXX. М.-Л., 1934-1960.

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

Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л., 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.

Цвелев Н.Н. Краткий конспект злаков (*Poaceae*) Восточной Европы: начало системы (трибы *Vambuseae- Bromaeae*) // Нов. сист. высш. раст. Т. 38. 2006.- С. 66-113.

Шептулин А.П. Категории диалектики. М., 1971. 279 с.

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

Anderson E. Introgressive hybridization. New York, 1949. 109 P.

Anderson E. Introgressive hybridization // Biol. rev. Cambridge Philos. Soc. 1953. Vol. 28. N. 3. P.280-507.

Davis P.H., Heywood V.H. Principles of Angiosperm taxonomy. Edinburgh; London, 1963. 556 p.

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

Kerner von Marilaun A. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden. Innsbruck, 1869. 48 S.

Wettstein R. Grundzuge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena, 1898. 64 S. und 7 Karten.

Yu.D. Soskov, A.A. Kochegina.

Wettstein-Komarov's law as a fundamental of the geographic-morphological method of plant taxonomy and its importance for selection and genetic

Summary

New regularities of the geographic-morphological method of plant taxonomy were confirmed and in certain cases exposed on the basis of monographic study of genus *Calligonum* L. and *Rhaponticum* Ludw. It was founded that polytypic species can form only two subspecies. M.G. Popov's ideas about necessity of use series and assimilated groups (grex similes) simultaneously were discussed. The new Wettstein-Komarov's law as a main point of the geographic morphological method of the taxonomy was formulated. Its importance for the purpose of taxonomy and selection was shown. The Wettstein-Komarov's law is more important for geographic-morphological method of plant taxonomy than Ch. Darwin's divergence law. The last one can be applied on the subspecies level. It has a methodological real application and can be used only on the base level of live matter organization that is species, and can not be used for oecotypes (ecological races), which differ from species by weak morphological isolation, sustainability, other features and above 1000 times less age.