

Ю.Д.СОСКОВ, М.Г. АГАЕВ

СЕРИАЛЬНАЯ СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ РОДА *CALLIGONUM* L.

Дается обоснование для объединения близкородственных видов в системе рода *Calligonum* L. в ряды с ареалами, не только взаимоисключающими (викарные ряды и виды), но и налегающими (грегарные серии и виды). Показана связь викарных рядов и видов с аллопатрическим видообразованием через подвиды и грегарных рядов и видов с симпатрическим видообразованием. Выявлена зависимость сериальной структуры от секционной эволюции рода. Рассматривается значение рядов для использования видов в селекции. Ил. — 1, библиогр. — 27 назв. Д-ра биол. наук

Одна из заслуг советской школы систематики - создание метода видовых рядов, автором которого является В. Л. Комаров [8-10]. Согласно этому методу в пределах рода, подрода, секций или подсекций близкие по морфологическим признакам виды, имеющие отдельные ареалы, объединяются в ряды. Виды одного ряда имеют общее, монофилетическое происхождение, т. е. они филогенетически наиболее близки в пределах вышестоящего таксона. В ряды объединяются по 2 близкородственных вида и более. Изолированно стоящие в системе рода виды также относятся к рядам. Если в ряде 1 вид, то такой ряд называется монотипным; при 2 и более видах — ряд политипный. Более конкретное название видов рядов — викарные, или замещающие.

Ряд (серия) принят в качестве таксона на Восьмом международном ботаническом конгрессе в 1954 г. [12]. Наименее близкими к нему надвидовыми таксонами являются подсекция и секция. Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры [13, *статья 21*], названием ряда может быть имя прилагательное во множественном числе, которое согласуется в грамматическом роде с родовым названием и пишется с прописной буквы. Обычно в качестве названия рекомендуется принимать видовой эпитет наиболее характерного вида ряда.

В. Л. Комаров при создании метода видовых рядов опирался на теоретические основы географо-морфологического метода систематики Рихарда Веттштейна [27], которые иногда рассматриваются в литературе как «закон Веттштейна» [11].

Р. Веттштейн [27] на примере монографической обработки родов *Gentiana* и *Euphrasia* впервые обосновал, что морфологически близкие виды имеют самостоятельные взаимоисключающие ареалы. Он полагал, что границы ареалов наиболее близких и молодых видов прилегают друг к другу. И, наоборот, виды отдаленного родства могут расти на одной территории или же отстоят ареалами очень далеко. По Р. Веттштейну, чем дальше отстоят ареалы близкородственных видов друг от друга, тем они старше по возрасту, и, наоборот, чем ближе ареалы близкородственных видов друг к другу, тем они моложе.

В. Л. Комаров [9] на первом этапе разработки своего метода объединял в ряды помногу видов, рассматривая их в основном как группы близких видов монофилетического происхождения. Так, в монографии рода *Caragana* 55 видов сгруппированы в 8 рядов, четыре из которых содержат по 8-12 видов. Как отмечает А. К. Скворцов [17], в данной работе ряд у В. Л. Комарова в отдельных случаях понимается очень широко, почти в объеме секции; иногда как исключение объединяются в ряды и симпатрические виды.

Позднее В. Л. Комаров и его ученики сочли необходимым выделять обособленно стоящие в системе рода и секций виды в монотипные ряды (до 12-23% видов). В целом положение В. Л. Комарова о рядах замещающих (викарных) видов как основная составная часть географо-морфологического метода прочно вошло в практику систематики через 30-томное издание «Флоры СССР».

Однако в 40—50-х годах, в период интенсивной работы над «Флорой СССР», появились работы, свидетельствующие, что в природе, кроме викарных видов с взаимоисключающими ареалами, встречаются близкородственные виды с налегающими ареалами [3, 5, 21, 22, 24]. Так, С. В. Юзепчук [21] обратил внимание на то, что существуют «элементарные таксономические единицы, стоящие, подобно викарным видам, в ближайшем родстве друг с другом, но показывающие уже совершенно иное «групповое» распространение и по отношению к которым удобно говорить о явлении «грегаризма» и о «грегарных видах». Примером родов с грегарными видами, по С.В. Юзепчуку, являются *Rubus* L., *Alchimilla* L., *Taraxacum* Wigg. и др. Процесс образования грегарных видов является до некоторой степени «антагонистическим нормальным

ходу дивергентной эволюции путем образования викарных видов». Полностью соглашается с оценкой «викаризма» и «грегаризма» последователь метапо видовых рядов Е. Г. Бобров [3, с. 1554], отметивший при этом, что С. В. Юзепчук использовал на практике для объединения грегарных видов понятие *suclus* (круг, цикл), а западноевропейские авторы—*græx* (группа).

Так появились во «Флоре СССР» наряду с рядами и циклы. Последние были использованы С. В. Юзепчуком [23] во «Флоре СССР», преимущественно при обработке родов семейства розоцветных — *Potentilla* L., *Alchimilla* L., *Rosa* L. и др. В то же время в родах *Rubus* L., *Fragaria* L., *Dasiphora* Raf., *Sibbaldia* L., *Geum* L., *Dryas* L. и других виды группировались им в ряды. В роде *Potentilla* использовались для группировки видов одновременно циклы (*sect. Aureae* Th. Wolf) и ряды (*sect. Fragarioides* Th. Wolf). В отдельных родах или в их подразделениях виды не группировались ни в ряды, ни в циклы по причине их недостаточной изученности. Анализ ареалов видов в циклах показал, что в их составе встречаются не только симпатрические, но и аллопатрические виды, для группировки которых можно было бы использовать ряды.

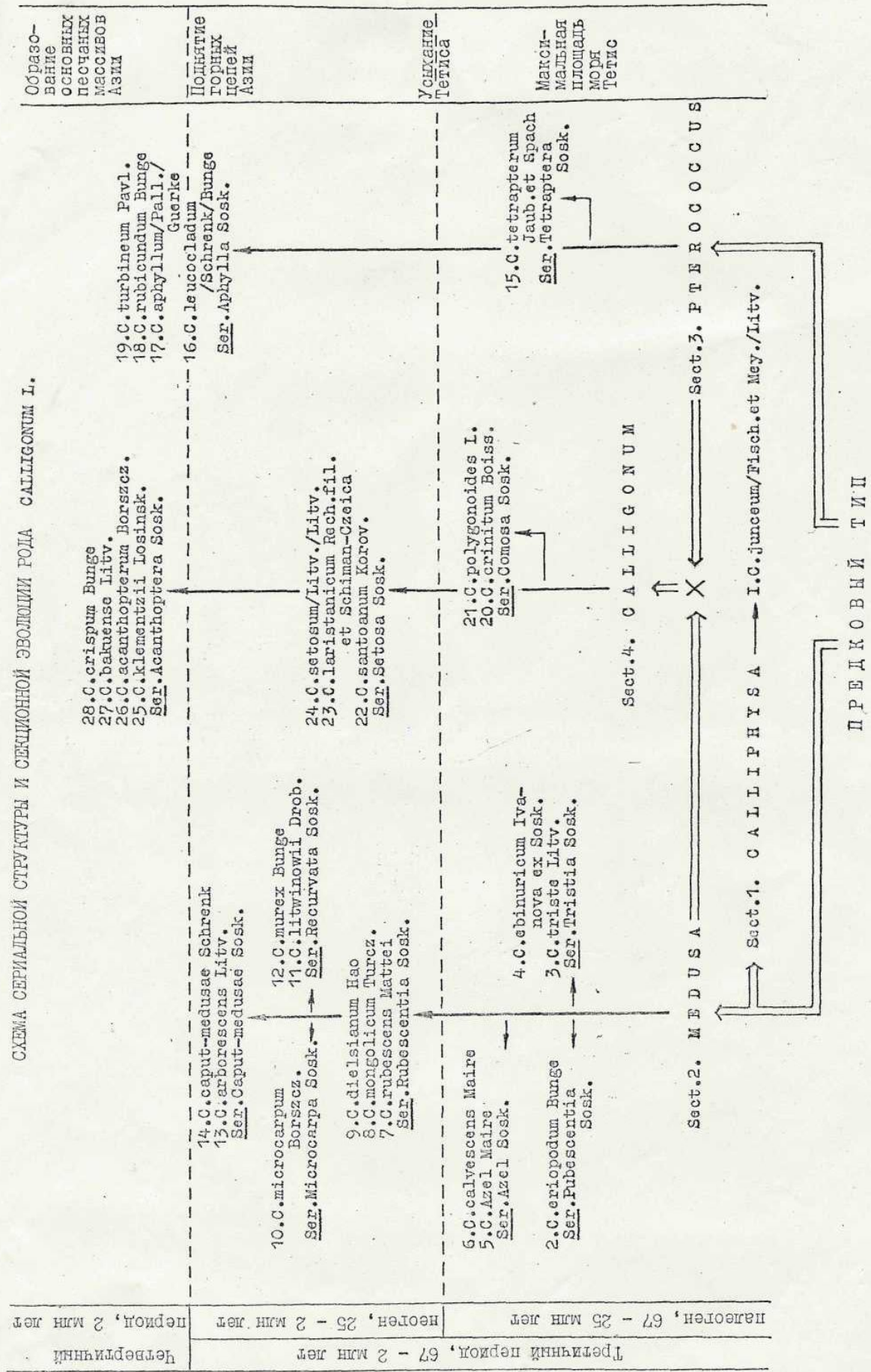
А. И. Галушко [6] в память об С. В. Юзепчуке предложил называть группы грегарных видов «юзами» (*jusa*). Он же выступает за объединение в ряды только однородных и одновозрастных викарных видов, отличающихся немногими признаками, отражающими дивергенцию. По А. И. Галушко, географические расы в ранге подвида не должны рассматриваться в качестве членов политипных рядов, поскольку это иной, по сравнению с видом, иерархический таксономический уровень.

Явления грегаризма были известны и М. Г. Попову [14, с. 76,90], который не видел в обрабатываемых группах у симпатрических видов грексов близких филогенетических связей. При обработке рода *Onosma* L. им были выявлены морфологически внешне сходные виды из разных рядов и подсекций, часть которых вступала в гибридизацию друг с другом. По М. Г. Попову, первая задача мезосистематики — выявление в пределах рода или секции морфологически близких викарных видов для объединения их в ряды; вторая задача — выделение из разных серий и подсекций симпатрических, внешне сходных видов для объединения их в группы уподобленных видов. Сходство видов в группах уподобления он объяснял гибридизационными процессами.

Западноевропейские ботаники, в отличие от советских, не могли изучать виды на больших пространствах. Естественно, что при полевых исследованиях они больше уделяли внимание изучению симпатрически близких видов. Игнорируя в большинстве случаев ряды В. Л. Комарова, они предложили объединять морфологически близкие виды в агрегаты [25, 26]. Вслед за ними Н. Н. Цвелев [20] в монографии «Злаки СССР» также последовал Хейвуду [26] и сгруппировал близкие викарные и грегарные виды в агрегаты, не придавая агрегату таксономического ранга. При этом у него члены агрегатов рассматриваются и как монотипные, и как политипные (с подвидами) виды. Используя вместо рядов агрегаты, Н. Н. Цвелев избегает описания многочисленных таксонов в ранге серии (ряда) для злаков СССР.

В последнее время и некоторые другие систематики перестали использовать ряды. Так, отсутствует сериальная группировка в обработанном А. Г. Еленевским [7] роде *Veronica* L. Он считает более целесообразным использовать вместо рядов подсекции и указание на принадлежность таксонов к «видам-близнецам». Не использовал ряды и А. К. Скворцов в работе

СХЕМА СЕРИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ И СЕКЦИОННОЙ ЭВОЛЮЦИИ РОДА *CALLIGONUM* L.



«Ивы СССР...» [16]. Таким образом, метод группировки видов в ряды стал подвергаться или сомнению, или игнорированию. И. Т. Васильченко ;[5] подмечает, что группировка видов в серии не является универсальным методом филогенетической систематики. Серийная группировка, по И. Т. Васильченко, рациональна в родах, где имеются четкие явления викаризма (роды *Cousinia* Cass., *Astragalus* L., *Scutellaria* L.). Серийная группировка затруднена в родах *Rubus* L., *Salix* L., *Calligonum* L., для которых характерны грегаризм и гибридизация, а также в родах с политипными видами. А. И. Галушко [6] публикует статью «Универсальна ли категория ряд?», в которой также ставится вопрос о необходимости совершенствования метода серийной группировки видов. Известно также, что различные типы видообразовательных процессов, хотя и осуществляются с различной скоростью, но все они с неизбежностью вели и ведут к становлению новых монофилетических групп близких видов [Г, 2], т. е. к возникновению рядов как элементарных надвидовых таксономических единиц.

Ниже приводится анализ материалов по использованию рядов при группировке видов в роде жужгун — *Calligonum* L. и его секционной эволюции.

Согласно итогам монографического изучения [18], род жужгун (*Calligonum* L.) представлен 4 секциями, 28 видами, 12 рядами и 16 межсекционными гибридами и гибридными формами. Есть основания считать, что от предкового типа рода жужгун дивергировали две первичные ветви: «*Calliphysa-Medusa*» и «*Pterococcus*». В дальнейшем от первой ветви в результате дивергенции возникли секции *Calliphysa* и *Medusa*. Секция *Calliphysa* оказалась тупиковой линией эволюции, а секции *Medusa* и *Pterococcus* продолжали самостоятельное развитие. От этих двух линий эволюции в роде жужгун путем гибридизации возникла секция *Calligonum* [18].

На рисунке представлены все таксоны рода, гипотетическая схема их филогенетических связей и предполагаемый возраст. Секции, серии и виды расположены в ней (снизу вверх) в зависимости от происхождения, степени сходства, возраста и эволюционной продвинутости по выявленным для рода 16 признакам примитивности и продвинутости [18].

Из анализа приводимых ниже ключей для определения рядов секций рода *Calligonum* видно, что серийные признаки те же, что и видовые, но различать серии, конечно, труднее, чем виды.

Ключи для определения рядов (серий) секций рода *Calligonum* L.

Sect. *Medusa* Sosk. et L. Alexandr.

1. Цветоножки и околоцветник опушенные. Орешек густо покрыт пленчатыми чешуйками Ser. 1. **Pubescentia** Sosk.
- + Признаки иные.....2
2. Орешек прямой.....Ser. 3. **Azel.** Sosk.
- + Орешек, завитый в разной степени.....3
3. Орешек в поперечном сечении округлый, с едва выступающими сглаженными ребрами. Межреберные бороздки едва заметные, нитевидные Ser. 2. **Tristia** Sosk.
- + Орешек в поперечном сечении фигурный из-за выступающих ребер и хорошо выраженных межреберных бороздок.....4
4. Орешек сильно завитый, на угол 180—270°, с плотно сдвинутыми высокими, выпуклыми, гладкими ребрами. Межреберные бороздки глубокие и узкие Ser. 5. **Microcarpa** Sosk.
- + Орешек, завитый на угол 30—90 (120)°. Ребра орешка расставленные, межреберные бороздки широкие.....5
5. Щетинки мягкие и тонкие.....Ser. 4. **Pubescentia** Sosk.
- + Щетинки жесткие и толстые6
6. Конечные веточки щетинок колючие, горизонтально распростерты или даже книзу отогнутые. Плоды 9—15 мм длины.....Ser. 6. **Recurvata** Sosk.
- + Конечные веточки щетинок вверх и косо вверх направленные. Плоды 20—50 мм длины...Ser. 7. **Caput-medusae** Sosk.

Sect. *Pterococcus* (Pall.) Borszcz.

1. Крылья плодов односторончатые.....Ser. 1. **Tetraptera** Sosk.
- + Крылья плодов двусторончатые.....Ser. 2. **Aphylla** Sosk.

Sect. *Calligonum*

1. Крылья узкие, 1—3 мм ширины, часто едва заметные, на поверхности обычно голые. Щетинки мягкие, большая часть их расположена по краю крыльев Ser. 1. *Comosa* Sosk.
 + Крылья широкие, 4—7 мм ширины, хорошо выраженные, на поверхности с 1 (2) рядами ветвистых щетинок. Щетинки жесткие; если они мягкие, то по краю крыльев имеются также короткие игольчатые щетинки. 2
 2. Щетинки на крыльях разные: на поверхности ветвистые и мягкие, по краю простые и игольчатые. Ser. 2. *Setosa* Sosk.
 + Щетинки на крыльях одинаковые: все на поверхности крыльев, жесткие. Ser. 3. *Acanthoptera* Sosk.

Как видно из схемы (см. рисунок), монотипных серий в роде 4, или 14% *. Все они имеют третичный возраст [18]. В политипные ряды объединены по 2-4 вида. Политипные ряды с наибольшим количеством видов имеют четвертичный возраст (ser. *Aphylla* Sosk., ser. *Acanthoptera* Sosk.). Серии палеогенового возраста представлены 1-2 видами.

Десять серий из 12 викарные (ser. *vicaria*), объединяющие только викарные виды. Одна серия гregarная (ser. *gregaria*) — ser. *Caput-medusae* Sosk. Она представлена 2 ближайшими гregarными видами — амударьинско-каракумским *C. arborescens* Litv. и туранским *C. caput-medusae* Schrenk. Ареалы их полностью совпадают. И, наконец, ser. *Aphylla* объединяет 4 вида. Она смешанная, викарно-гregarная (ser. *vicario-gregaria*). Действительно, в ней 2 викарных вида — северотуранский *C. aphyllum* (Pall.) Guerke и зайсано-черноиртышский *C. rubicundum* и 2 гregarных. Ареалы гregarных видов южнотуранского *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge и муонкумо-прибалхашского *C. turbineum* налегают частично друг на друга и на викарные виды. Все они морфологически близкие виды. *C. leucocladum*, *C. aphyllum* и *C. turbineum* имеют совершенно идентичные плоды. Характерно, что обе серии с гregarными видами сформировались относительно недавно, в начале четвертичного периода и в конце неогена (третичный период). Преобладающая же часть серий, возникших в палеогене и неогене, представлена викарными сериями и видами.

В этой связи уместно обратиться к работе Е.Г. Боброва [4, с. 1737], который установил связь интрогрессивной гибридизации с такими историческими событиями, как расширение и сокращение площади горного оледенения, сокращение Арало-каспийского бассейна, разрушение естественного покрова под антропогенным воздействием. В то же время, как отмечалось выше, явления гregarизма тесно связаны с явлениями гибридизации. Согласно В. М. Синецкому [15], четвертичный период — новейший в геологической истории. Он во много десятков раз меньше других периодов. Однако, несмотря на кратковременность, этот период ознаменовался рядом величайших палеогеографических преобразований и событий, таких, как ледниковый период, интенсивное горообразование, разрушение горными потоками третичного плато, образование основных песчаных массивов Азии. Все эти события, естественно, могли вызвать мощные гибридизационные процессы, которые продолжаются и по настоящее время. Последние, по видимому, и послужили причиной возникновения гregarных видов и серий. Характерно, что единственный гибридогенный вид в роде жузгун — *C. turbineum*, который произошел в прошлом в результате гибридизации *C. leucocladum* и *C. aphyllum*, также связан с явлениями гregarизма и четвертичным периодом.

Возникает вопрос: правомочно ли расширять комаровское понятие ряда? Мы считаем, что это вполне допустимо по ряду причин. Особого внимания заслуживает то, что дополнение к викарным рядам гregarных и викарно-гregarных рядов позволяет решить ряд вопросов: устранить трудности, возникающие при серийной группировке видов и разногласия между советской и западноевропейской школами систематики; связать ряды с различными типами видообразовательных процессов (аллопатрическим и симпатрическим); показать, что в систематических группах происходят одновременно различные типы видообразовательных процессов.

Викарные и гregarные ряды у растений обнаруживают в известной мере сходство с надвидами и видами — двойниками, как их трактуют А.Г. Еленевский [7] и Л.С. Степанян [19]. В этом смысле группировки видов растений и животных постепенно «сближаются», если виды не смешиваются с подвидами и экотипами.

Что касается гипотезы гибридогенного и более позднего возникновения секции *Calligonum* (см. рисунок), то ее подтверждают, помимо итогов анализа морфологических и географических признаков [18], более высокие темпы эволюции, отсутствие в этой секции монотипных серий, относительно большое число видов (2-4) в

сериях и, несомненно, четвертичный возраст наиболее молодой серии *Acanthoptera* Sosk. Таким образом, можно говорить о том, что чем активнее и интенсивнее идет процесс эволюции в том или ином роде растений, тем сложнее будет его сериальная структура, равно как будут сложнее и сами серии. Сериальная группировка видов в секциях и рядах, особенно подразделение рядов на викарные и грегарные, дает возможность целенаправленно подбирать виды для скрещивания. По-видимому, следует ожидать, что легче будут скрещиваться виды молодых политипных рядов, представленных большим количеством видов, синхронных современной геологической обстановке. Труднее будут вступать в скрещивание виды монотипных древних рядов и рядов, представленных небольшим количеством видов, сформировавшихся на древних элементах рельефа. Наибольшего гетерозисного эффекта можно ожидать при скрещивании викарных видов одного ряда и видов викарных рядов, что согласуется с основным принципом отдаленной гибридизации. Квалифицированная сериальная группировка — наиважнейшее звено в разработке географических аспектов гетерозиса. В роде жузгун наиболее успешная гибридизация в условиях естественного произрастания происходит между симпатрическими молодыми видами четвертичного возраста, относящихся к различным типам рядов.

Итак, типично аллогамный род *Calligonum* L. обладает четко выраженной сериальной структурой. Среди выявленных 12 серий этого рода десять оказались викарными, одна грегарной и одна викарно-грегарной. Эти данные позволяют заключить, что в роде *Calligonum* наряду с широко распространенными процессами аллопатрического видообразования отчасти имеет место и симпатрическое видообразование. Установлено, что у рода *Calligonum* существует зависимость между сериальной структурой и его секционной эволюцией.

Есть основания считать, что в таксономической структуре других родов растений с иными типами размножения доля грегарных и викарно-грегарных серий может быть значительно выше, чем у рода *Calligonum*.

* При наличии только одного вида в вышестоящем таксоне серия не описывается.

ЛИТЕРАТУРА

1. Агаев М. Г. О многообразии видообразовательных процессов//Бот. журн. 1968. Т. 53, № 1. С. 23—38. 2. Агаев М. Г. К классификации форм видообразования//Тр. Ленинградского о-ва естествоиспыт., 1971. Т. 77—80, вып. 1. С. 47—48.
3. Бобров Е. Г. Развитие учения о расе и метода видовых рядов в русской систематической школе//Бот. журн. 1959. Т. 44, № 11. С. 1553—1566.
4. Бобров Е. Г. Состояние и перспективы изучения отечественной флоры//Бот. журн. 1963. Т. 48, № 12. С. 1729—1740.
5. Васильченко И. Т. О видовых сериях (рядах)//Бот. журн. 1959. Т. 44, № 10. С. 1491—1499.
6. Галушко А. И. Универсальна ли категория рядов?//Учен. зап. Кавказского гос. ун-та. Сер. биол. 1962. Вып. 16. С. 23—30.
7. Еленевский А. Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М., 1978. 259 с.
8. Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. 1: Вид и его подразделения//Тр. СПб. Бот. сада, 1901. Т. 20. С. 69—85.
9. Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии: Монография рода *Saragana*//Тр. СПб. Бот. сада, 1908. Т. 29, вып. 2. С. 179—388.
10. Комаров В. Л. Предисловие//Флора СССР. Л., 1934. Т. 1. С. 5—8.
11. Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.; Л., 1940. 212 с.
12. Международный кодекс ботанической номенклатуры. Париж, 1954. М.; Л., 1959. 91 с.
13. Международный кодекс ботанической номенклатуры. Л. 1980. 284 с.
14. Попов М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений//Пробл. ботаники. М.; Л., 1950. Зык. 1. С. 71—108.
15. Синицын В. М. Палеогеография Азии. М.; Л., 1962. 268 с.
16. Скворцов А. К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор. М., 1968. 262 с.
17. Скворцов А. К. В. Л. Комаров и проблема вида//Комаровские чтения. Л., 1972. С. 48—81.
18. Сосков Ю. Д. Род *Calligonum* L. — Жузгун (систематика, география, эволю-

ция): Автореф. дис. ... д-ра биол наук. Л., 1989. 34 с.

19. Степанян Л. С. Надвиды и виды — двойники в авифауне СССР. М., 1983.

20. Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

21. Юзепчук С. В. Новые данные по систематике среднеазиатских видов рода *Cousinia* Cass.//Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1. 1936. Вып. 3. С. 293—326.

22. Юзепчук С. В. Проблемы вида в свете учения Дарвина//Совет. ботаника. 1939. № 6—7. С. 12—34.

23. Юзепчук С. В. Подсем. *Rosoideae* Focke//Флора СССР. Т. 10. М.; Л., 1941. С. 1—508.

24. Юзепчук С. В. Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во «Флоре СССР»//Проблем. вида в ботанике. 1. М.; Л., 1958. С. 130—204.

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

26. Heywood V. H. The «species aggregate» in theory and practice//Regnum Vegetabile. 1963. V. 27. P. 26—37.

27. Wettstein R. Grundzuge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Yena, 1898. 64 S. 7 Kart.

Yu. D. SOSKOV, M. G. AGAEV

SERIAL STRUCTURE AND EVOLUTION OF THE GENUS CALLIGONUM L.

S u m m a r y

Evolution of the genus *Calligonum* L. as related to its serial structure is discussed. 28 species of the genus are included in 12 series, 10 of which are vicarious, 1 series — gregarious and 1 — vicarious-gregarious. Grounds are given for including closely affined species within the genus system into series not only with interexcepting areals (vicarious series and species), but also with overlapping areals (gregarious series and species). On the hypothetic scheme of taxa of the "genus *Calligonum* the sections, series and species are disposed as influenced by the origin, degree of similarity, geological age and evolutionary advance, based on 16 characters of primitive and advanced nature discovered for the genus. According to the scheme monotype series are of the Tertiary age. Polytypic series with the largest quantity (2—4) of species are of The Quaternary age. The series of the Paleogenic age are presented by 1—2 species. The origin of gregarious species and genera is associated with the Quaternary period. Vicarious and gregarious series in plants manifest similarity with supersedes and twin-species in animals. Addition of gregarious and vicarious-gregarious to vicarious species contributed to obviate difficulties, which had arisen in serial grouping of species in the genus *Calligonum*. Relation of vicarious series and species with allopatric speciation through subspecies and gregarious species with sympatric speciation is shown. Dependence of serial structure on sectional evolution of the genus is discovered. The value of series for using the species in the breeding is considered.