

Индивидуальная изменчивость видов рода *Calligonum* L. и её свойства

(на основе монографического изучения рода
Жузгун – *Calligonum* L.)

Юрий Дмитриевич Сосков

Отдел генетических ресурсов многолетних кормовых
культур

ВНИИ растениеводства
имени Н.И. Вавилова, сайт: www.vir.nw.ru

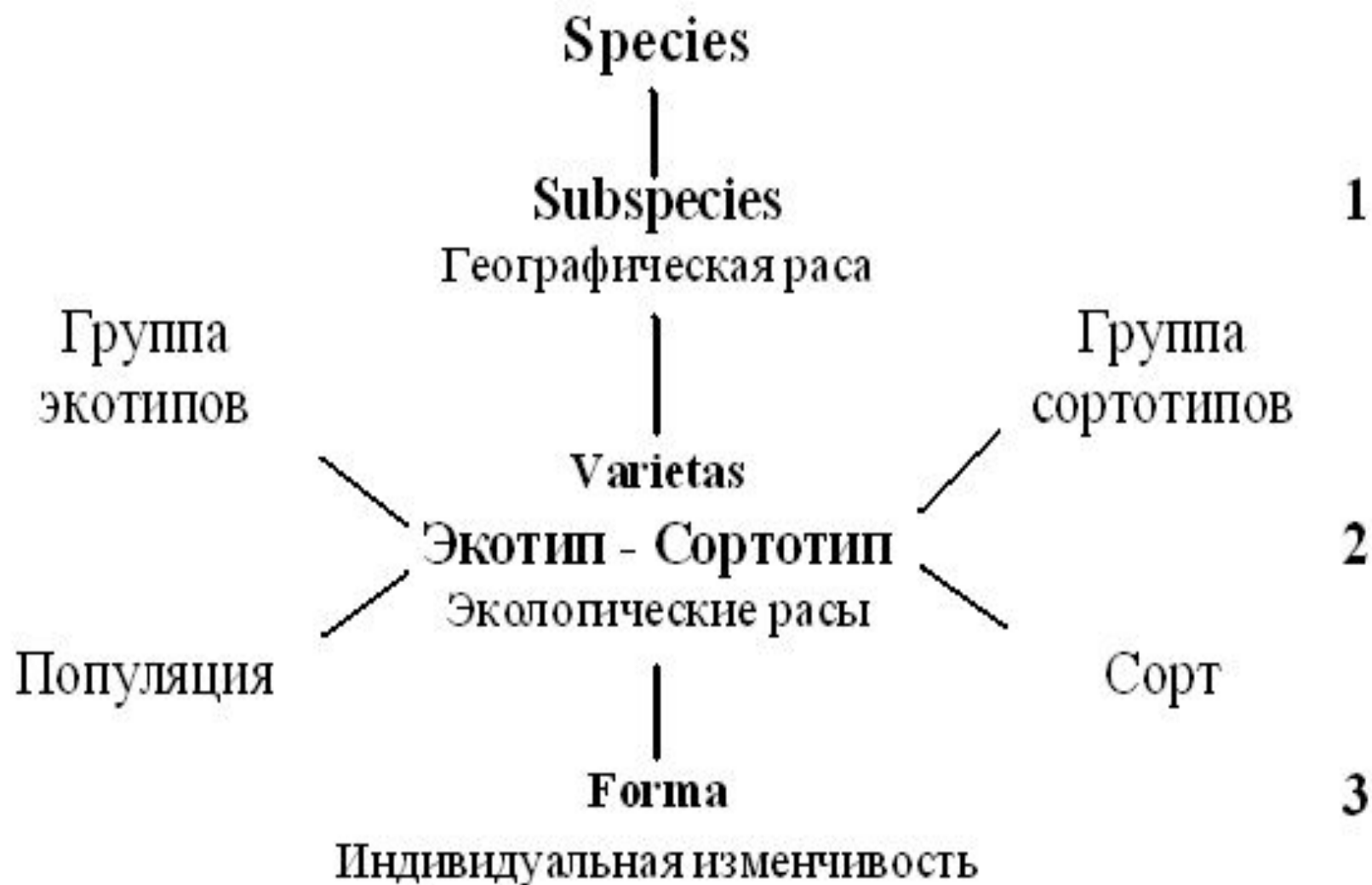
Род Жузгун – *Calligonum* L. из семейства Polygonaceae, голарктический, афро-азиатский, крайне полиморфный, представлен 4 секциями и 28 кустарниковыми видами – пионерами закрепления песков.

Виды сгруппированы в ряды близкородственных видов В.Л. Комарова с взаимоисключающими ареалами.

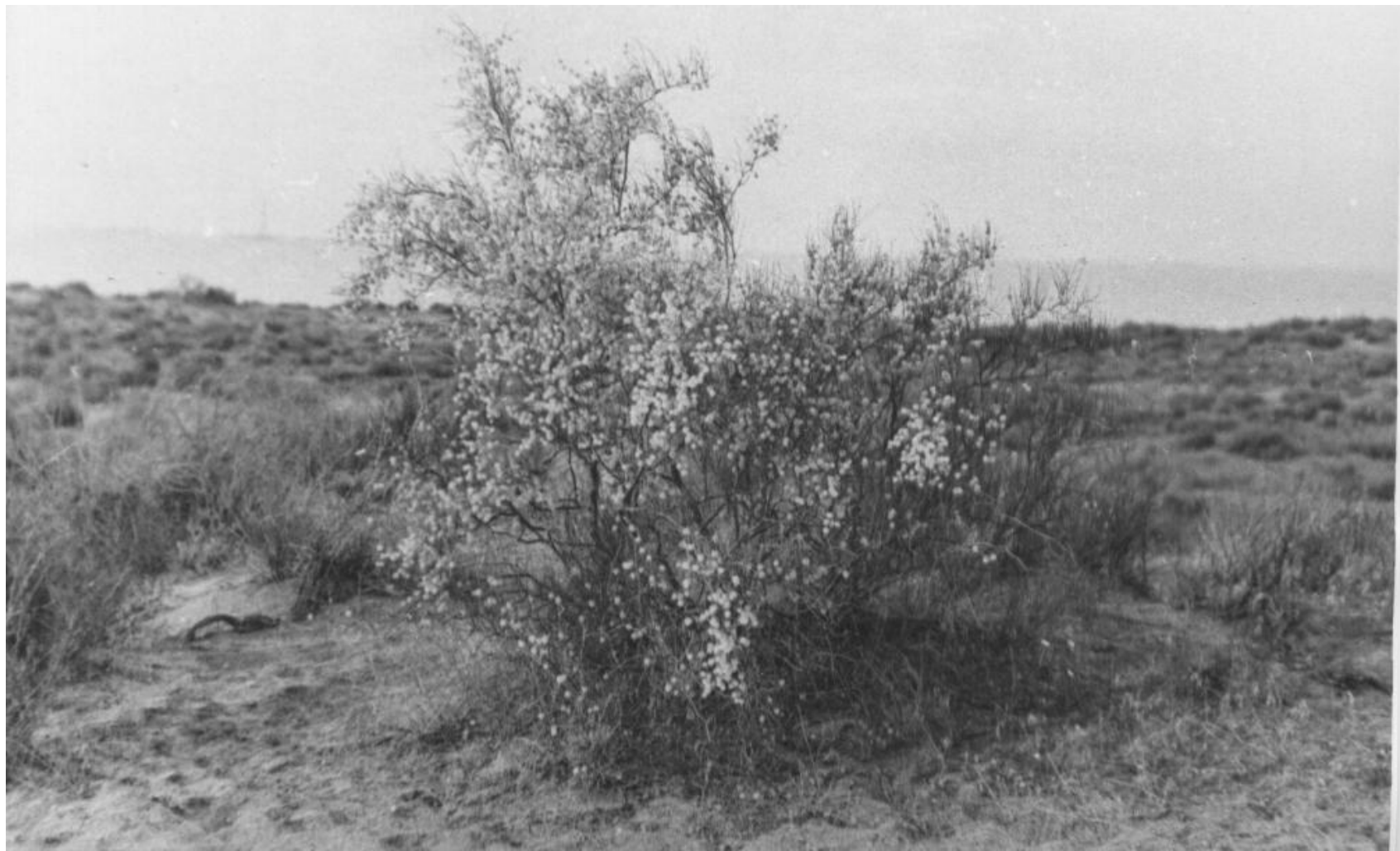
5 видов находятся в стадии видообразования через подвиды. Экотипы практически отсутствуют. Гибридогенных видов -1. Межсекционных гибридов – 8.

- Тема нашего сообщения касается только третьей подсистемы вида, с которой начинается изучение любого вида, а именно с индивидуальной изменчивости, для которой характерно отсутствие экологической и географической обособленности.

Структура полиморфного вида у растений разработана коллективом ученых школы систематики Н.И. Вавилова во ВНИИ растениеводства.



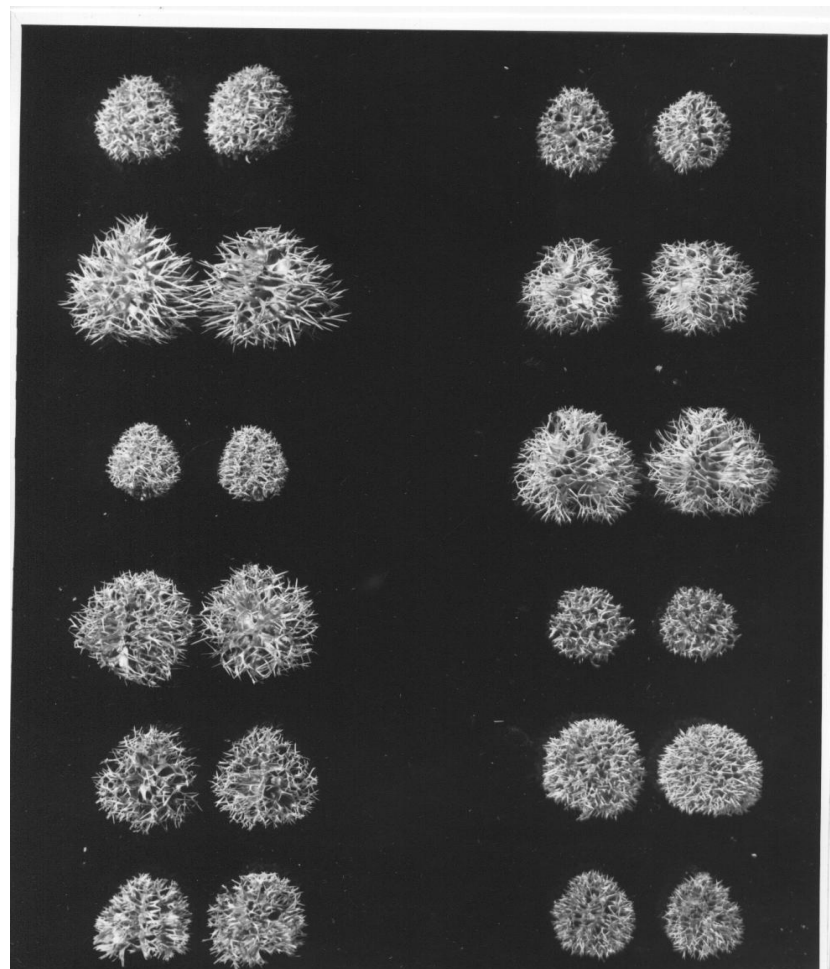
Жузгун бакинский – *Calligonum bakuense* Litv. На берегу Каспийского моря у пос. Дуванный на п-ве Апшерон



Calligonum bakuense Litv. Эндем Апшеронского
полуострова на Кавказе



Индивидуальная изменчивость плодов дикорастущей популяции *Calligonum bakuense* Litv. Азербайджан, 59 км юго-западнее г. Баку, по берегу Каспийского моря возле пос. Дуванный

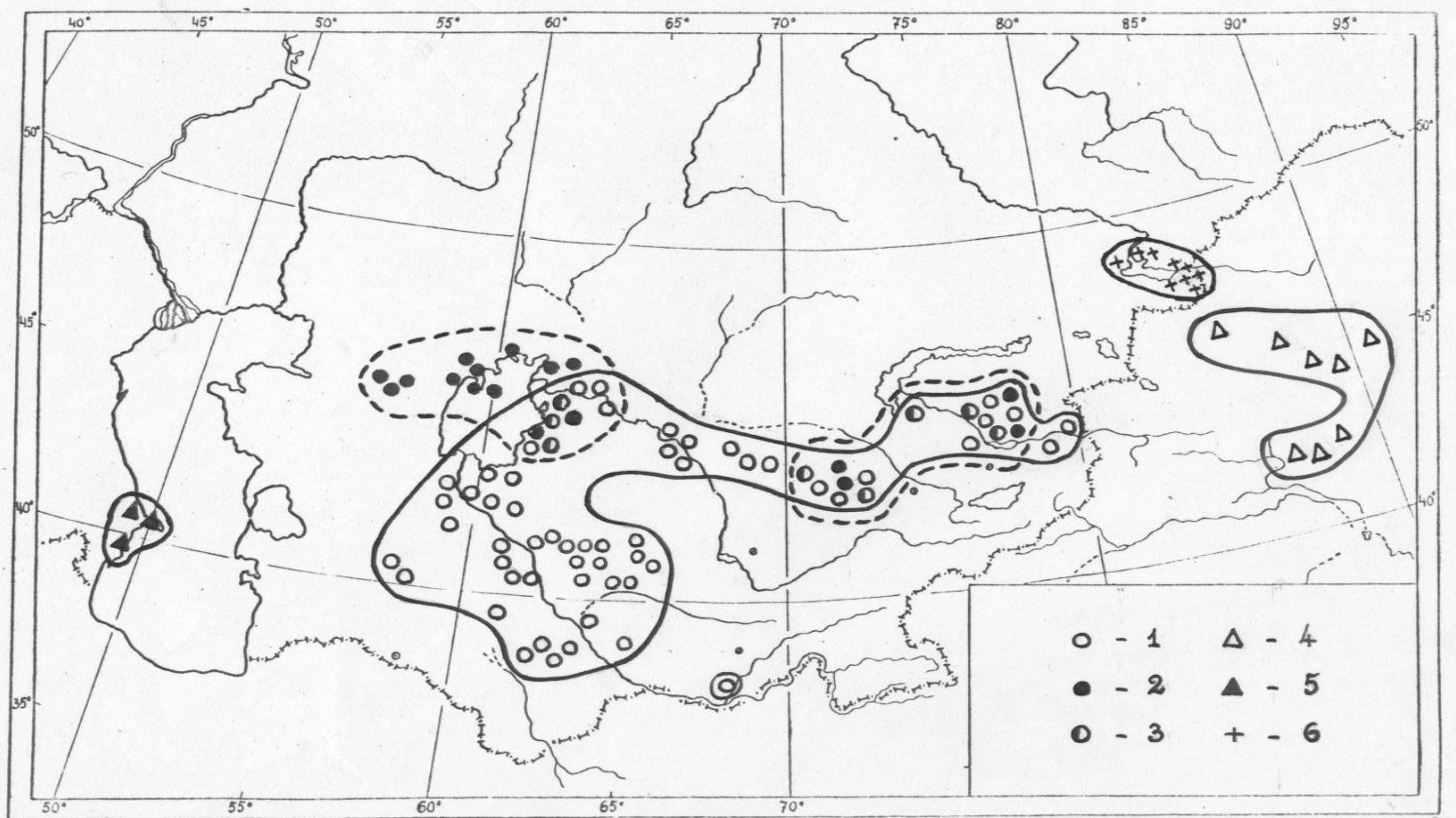


Частота встречаемости разностей признаков и их комбинаций (фенов, морфодемов) в популяции *Calligonum bakuense* Litv. на Каспийском побережье Азербайджана у пос. Дуванный (Сосков, Ахмед-Задэ, 1974):

Проанализировано в популяции 84 растения по 10 морфологическим признакам – окраске околоцветника и плода, форме крыльев, щетинок и орешка плода:

- Соотношение альтернативных разностей признаков составило от «1 : 99» до «46 : 54».
- Выявлено 62 комбинации (фена) с частотой встречаемости в популяции от 4,8 % до 1%.
- Число теоретически возможных комбинаций (фенов) из разностей 10 признаков составило $2 \times 2 \times 2 \times 3 \times 2 \times 2 \times 2 \times 2 \times 2 = 1536$.
- Чрезмерно большая изменчивость отмечена и в других популяциях ареала вида.

Ареалы видов ser. Acanthoptera Sosk.: 1 - *Calligonum acanthopterum* Borszcz. subsp. *acanthopterum*, 2 - *C. acanthopterum* subsp. *smirnovii* (Drob.) Sosk., 3 - *C. acanthopterum* subsp. *acanthopterum* x *smirnovii*, 4 - *C. klementzii* Losinsk., 5 - *C. bakuense* Litv., 6 - *C. crispum* Bunge.



Зайсанский *C. rubicundum* Bunge

В ареале этого вида, в Зайсанской котловине, где произрастают только 2 вида разных секций, было описано по индивидуальным признакам 45 «новых видов»



Туранский *Calligonum acanthopterum* Borszcz.
Ярко выраженный фен (морфодем)



Южнотуранский *C. setosum* (Litv.) Litv.
Два куста с различной окраской и величиной плода



Кодовая схема изменчивости видов рода жузгун - *Calligonum* L. по индивидуальным морфологическим признакам репродуктивной сферы

- 1. Окраска околоцветника:** 1.1 - белая; 1.2 – красная.
- 2. Величина плода:** 2.1 - мелкий; 2.2 - средний; 2.3 – крупный.
- 3. Окраска плода:** 3.1 - светло-желтая; 3.2 - светло-желтая х красная; 3.3 – красная.
- 4. Завитость орешка плода:** 4.1 - очень слабая (до 10°) или орешек не завитый; 4.2 - слабая (11-30°); 4.3 - сильная (91-120°).
- 5. Положение краев крыльев плода относительно друг друга:** 5.1 - сомкнуты по всей длине; 5.2 - отставлены снизу; 5.3 - отставлены сверху; 5.4 - отставлены с обоих концов; 5.5 – отставлены по бокам; 5.6 - отставлены со всех сторон.

Кодовая схема ... Продолжение

6. Ширина гребня крыла, мм: 6.1 - узкий (1-3 мм); 6.2 - широкий (4-8 мм).

7. Край крыла: 7.1 - цельный или мелкозубчатый;
7.2 - удвоенно-зубчатый.

8. Сращенность концов половинок крыла:

8.1 - не сросшиеся или очень слабо сросшиеся; 8.2 - сросшиеся снизу; 8.3 - сросшиеся сверху; 8.4 - сросшиеся с обоих концов.

9. Ориентация края крыла относительно плоскости

гребня крыла: 9.1 - в одной плоскости с поверхностью гребня; 9.2 - загнуты кверху; 9.3 - пригнуты книзу; 9.4 - искривлены винтообразно.

10. Гофрированность поверхности крыла: 10.1 - отсутствие;

10.2 - наличие.

11. Простые выросты на поверхности крыла: 11.1 - отсутствие;

11.2 - наличие.

Кодовая схема...Продолжение

12. Плотность стояния щетинок: 12.1 - редкое; 12.2 - среднее; 12.3 - густое.

13. Количество рядов щетинок на ребре или крыле орешка: 13.1 - один ряд; 13.2 - два ряда; 13.3 - три ряда.

14. Местоположение щетинок на крыле:

14.1 - по краю крыла (крылья голые);

14.2 - по краю крыла и на его поверхности.

15. Размер конечных веточек щетинок: 15.1 - короткие;

15.2 - длинные.

16. Угол ветвления конечных веточек щетинок:

16.1 - 10-20° или веточки почти параллельны; 16.2 - 31-60° (90°).

Имеют изменчивость по 1-2 признакам виды неогенового возраста:

Calligonum junceum, *C. eriopodum*, *C. triste*, *C. ebinuricum*, *C. azel*,
C. arborescens, *C. klementzii*

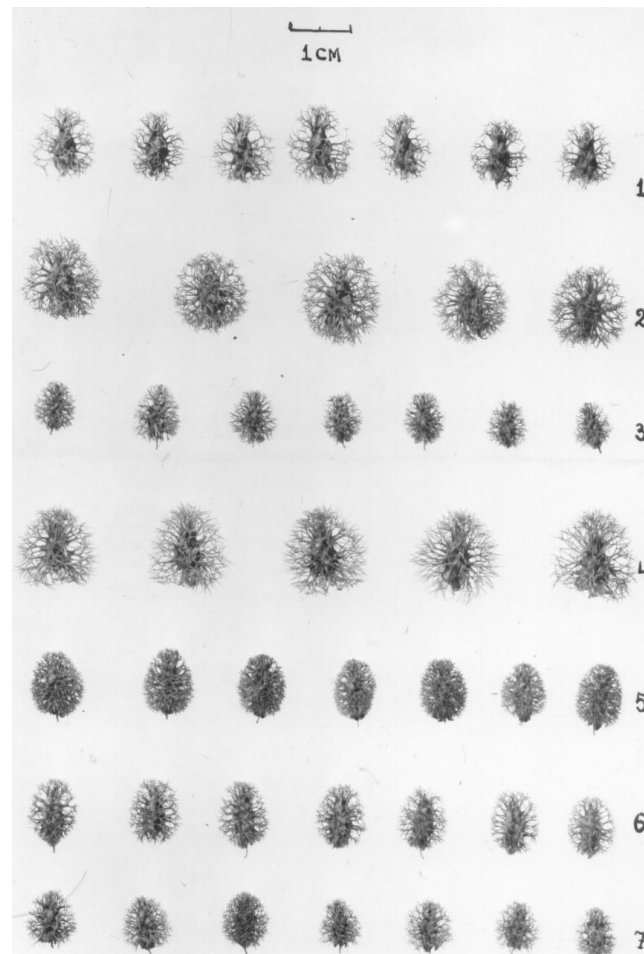
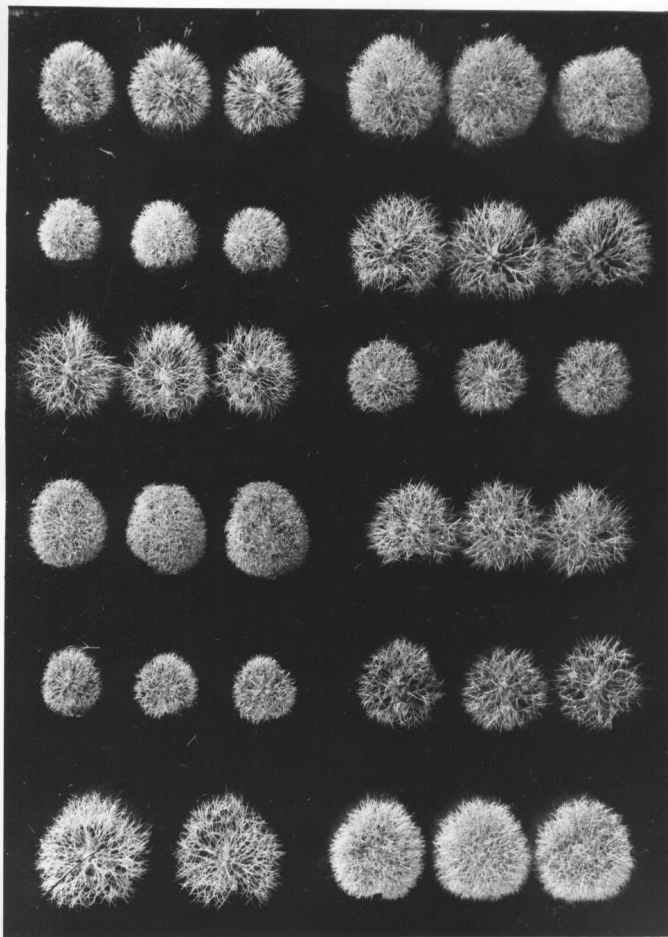
По 9-11 признакам - виды четвертичного возраста:
C. leucocladum, *C. aphyllum*, *C. rubicundum*, *C. turbineum*, *C. polygonoides*, *C. setosum*, *C. acanthopterum*, *C. bakuense*, *C. crispum*.

Из 27 изученных основных видов рода жузгун имеют индивидуальную изменчивость:

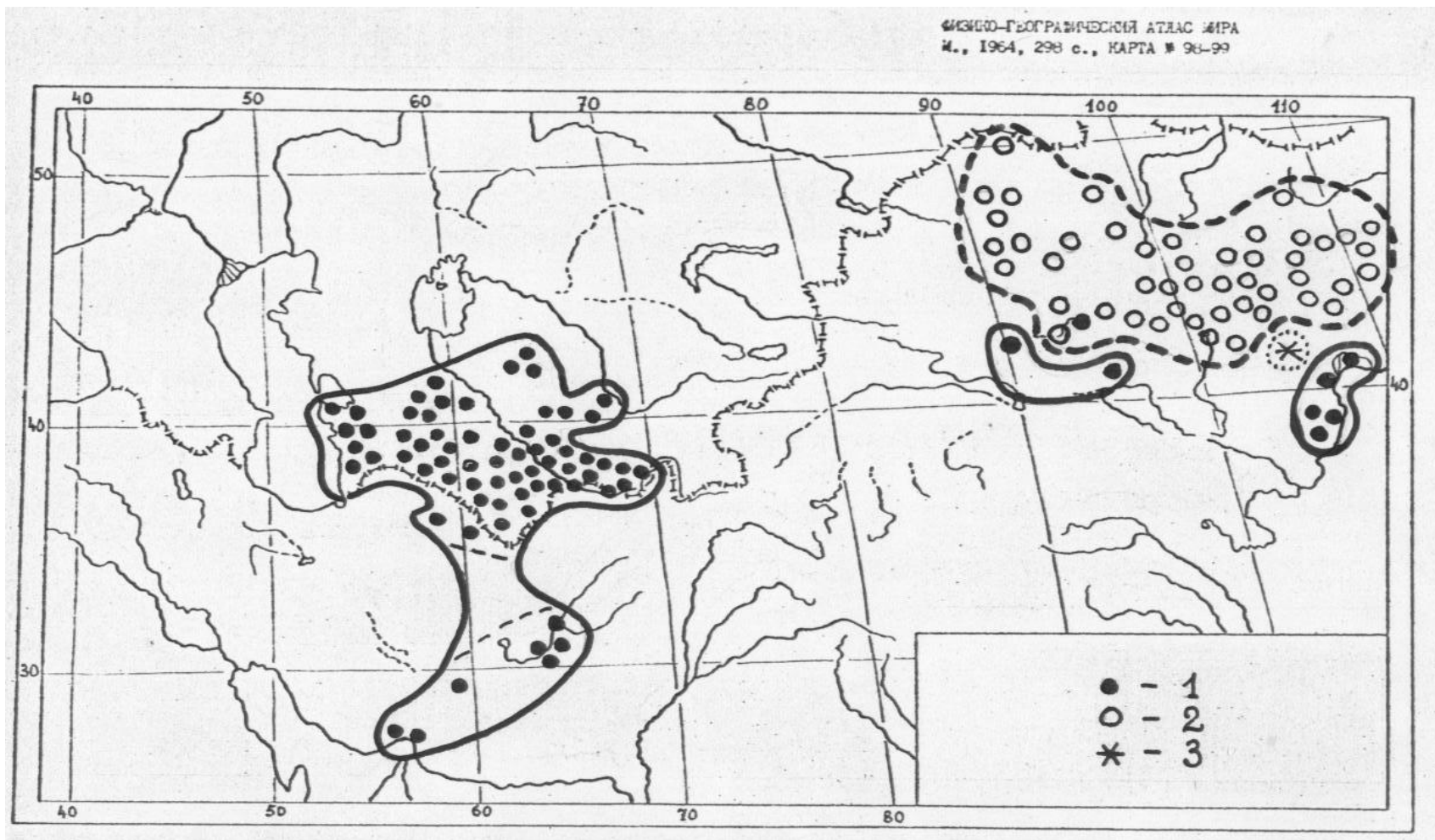
по окраске околоцветника и плода и величине плода 17-22 видов;
по степени завитости орешка плода – 14 видов,
по расположению крыльев плода относительно друг друга, ширине гребня крыла и плотности стояния щетинок – 11 видов
и т.д.



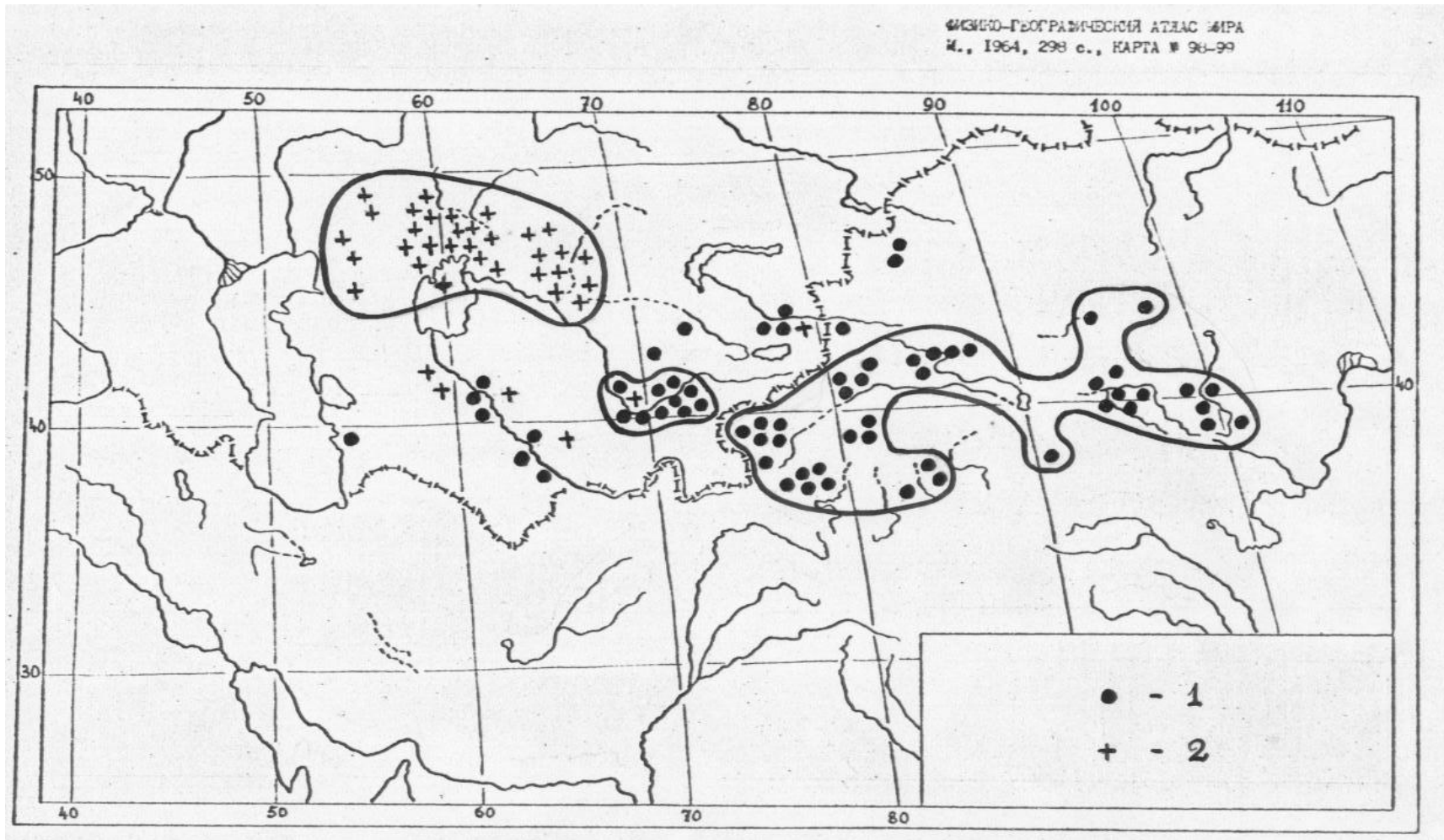
Изменчивость дикорастущих популяций: *C. rubescens* Mattei и *C. litwinowii* Drob.



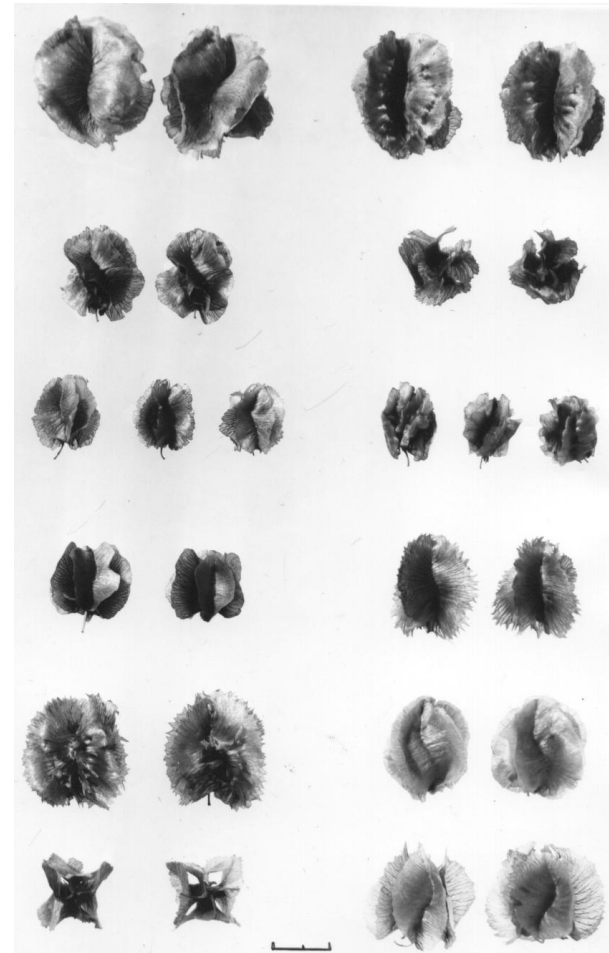
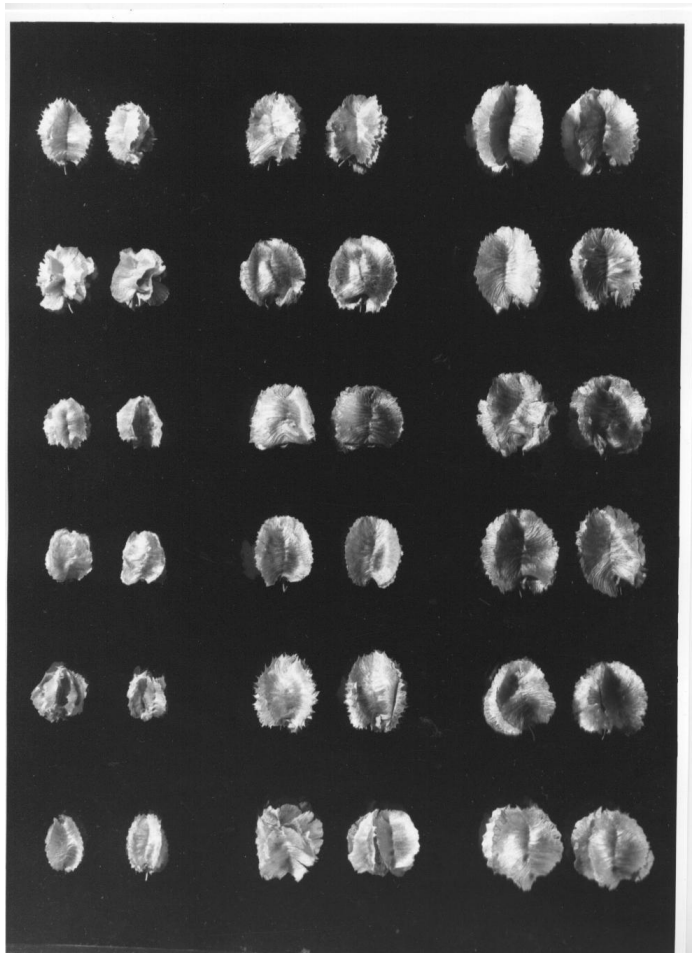
Ареалы видов ser. Rubescentia Sosk.:
1 - *Calligonum rubescens* Mattei, 2 - *C.*
mongolicum Turcz., 3 - *C.* *dielsianum* Hao.



Ареалы видов ser. *Recurvata* Sosk.:
1 - *Calligonum litwinowii*, 2 - *C. murex* Bunge.



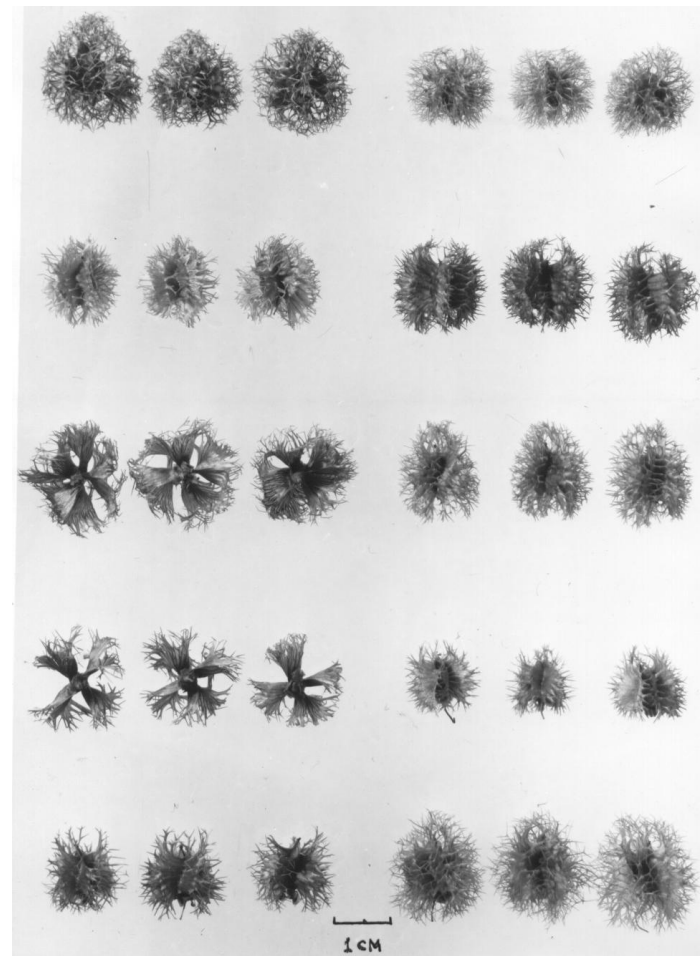
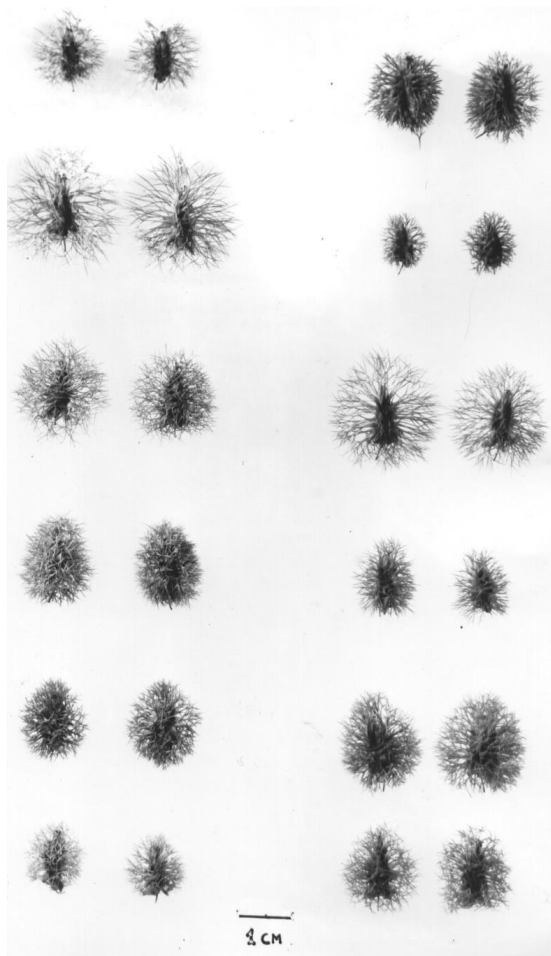
Изменчивость дикорастущих популяций *C. leucocladum* (Schrenk.) Bunge и *C. aphyllum* (Pall.) Guerke



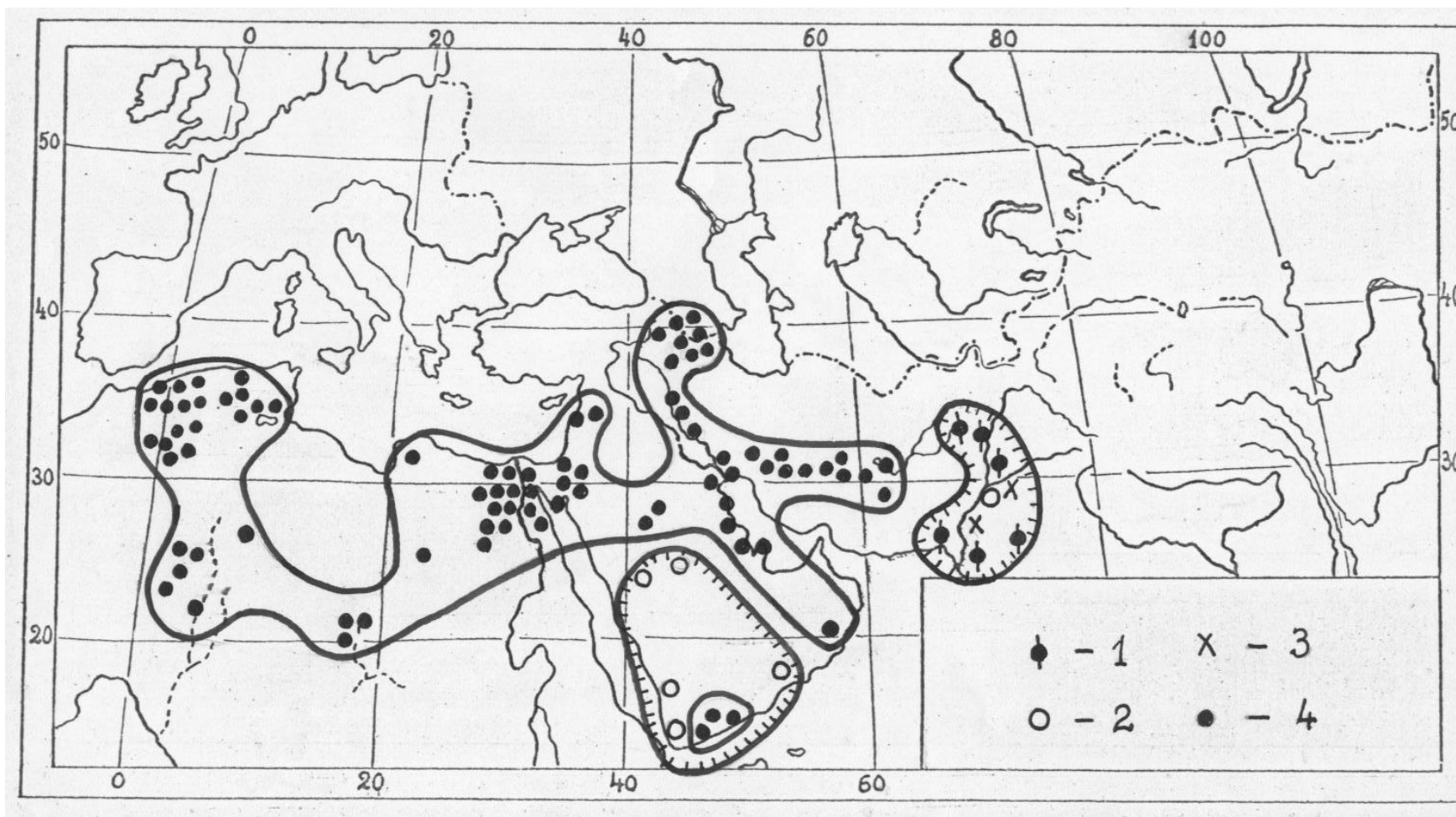
Сверотуранский *Calligonum aphyllum* (Pall.) Guerke



Изменчивость дикорастущих популяций *C. polygonoides* L. и *C. acanthopterum* Borszcz.



Ареалы видов ser. Comosa Sosk.: 1 - *Calligonum crinitum* Boiss. subsp. *crinitum*, 2 - *C. crinitum* subsp. *arabicum* (Sosk.) Sosk., 3 - *C. crinitum* subsp. *arabicum* x *crinitum*, 4 - *C. polygonoides* L.



- Без выяснения ареалов у видов в роде *Calligonum* L. было напрасно описано только по наиболее часто встречающимся индивидуальным морфологическим признакам (не принимая в расчет подвиды, гибриды и повторно описанные виды с взаимно отдаленных частей ареала) в общей сложности 90 видов (Н.В. Павлов, 1936; В.П. Дробов, 1941, 1953; М.И. Годвинский, 1961, 1965 и др.).
- Более половины всех синонимов (у животных) обязаны своим происхождением и недооценке индивидуальной изменчивости. В одной только орнитологии было напрасно описано около 100 таких видов. При ревизии улиток из рода *Melania* не менее 114 видов оказались всего лишь индивидуальными отклонениями и их пришлось свести в синонимы разных видов (Майр, Линсли, Юзингер, 1956, с.102, 118).

В то же время, отдельные индивидуальные признаки, перечисленные в кодовой таблице могут менять свой ранг и служить в качестве диагностических видовых, если они не переменны и константно представлены на всем ареале вида, например:

- белая окраска околоцветника (*C. junceum* и др. , всего 10 видов),
- величина плодов (8 видов),
- степень завитости орешка (*C. junceum*, *C. azel*, *C. calvescens*, *C. microsarpum* и др., всего 13 видов),
- размер конечных веточек щетинок (*C. junceum*, *C. eriopodum* и др., всего 16 видов) и т. д.

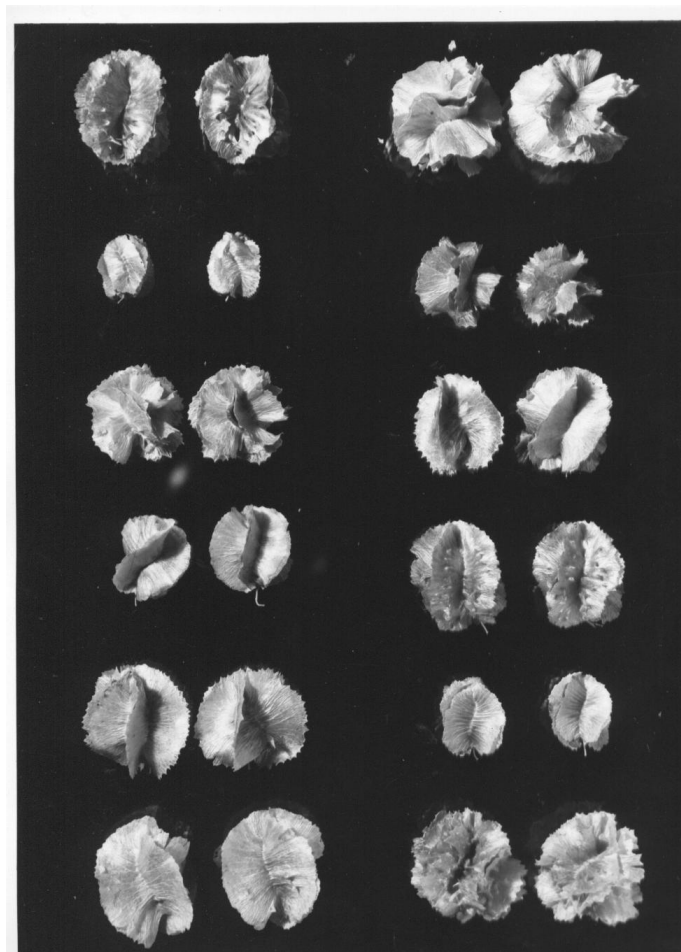
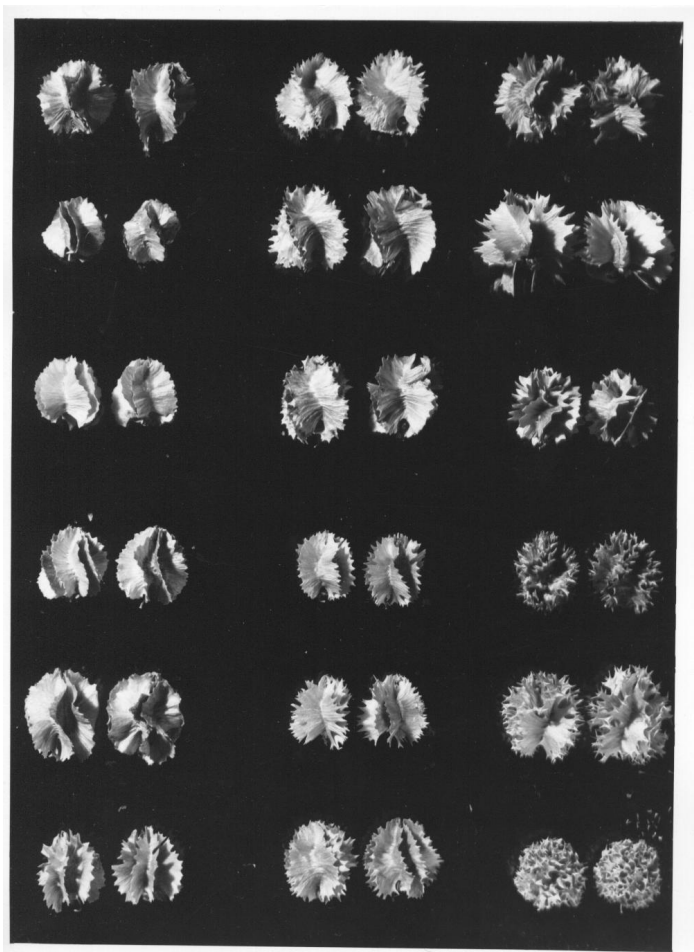
- Коэффициент вариации по индивидуальным морфологическим (качественным) признакам у наиболее полиморфных видов рода *Calligonum* находится в пределах $V_p = 35-97\%$
- Нарушение целостности растительного покрова и наличие межвидовой (интрогрессивной) гибридизации в популяциях приводят к увеличению индивидуальной изменчивости на 11-18 % (Сосков, 1988).



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

- Согласно закона Гарди-Вайнберга (Лобашев, 1967, с. 613-616; Ли, 1978, с.11; Яблоков, 1980, с. 86 и др.) все разнообразие индивидуальной изменчивости популяции вида может быть воспроизведено в потомстве одной особи, что является решающим моментом для определения – является ли разнообразие форм популяции индивидуальной изменчивостью или это образования более высокого таксономического уровня.
- У 32 образцов, относящихся к 12 видам рода *Calligonum* в потомстве отдельных растений, как правило, восстанавливалась в прежнем объеме величина индивидуальной изменчивости и отчасти частота встречаемости разностей индивидуальных признаков, независимо от того, с какими признаками выбирался исходный образец (растение) для изучения (Сосков, 1989).

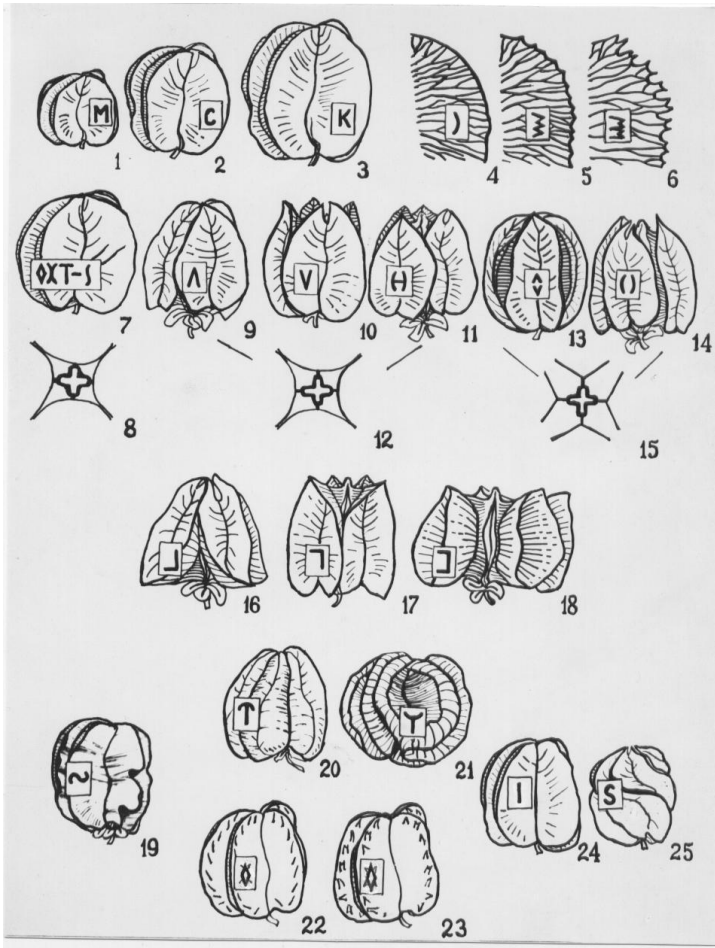
Изменчивость в потомстве одного растения зайсанского *C. rubicundum* (слева) и северотуранского *C. arhyllum* с песков Кумторкале (справа)



- Коэффициент вариации в условиях естественного произрастания у крайне полиморфных видов *C. acanthopterum*, *C. aphyllum*, *C. rubicundum* составил $V_p = 79-95\%$ и в потомстве одного растения у этих же видов – $V_p = 83-98\%$, что согласуется с законом Гарди-Вайнберга (Сосков, 1988).

- . Для видов с высоким уровнем индивидуальной изменчивости характерен и высокий уровень гомологической изменчивости, которая проявляется у близких видов по 7-10 индивидуальным признакам. Вся выявленная у видов жузгуна гомологическая изменчивость связана с индивидуальными признаками (Сосков, 1968).
- Таким образом, как показало многоплановое монографическое изучение рода *Calligonum* L., в третьей подсистеме вида (индивидуальной изменчивости) проявляются закон Гарди-Вайнберга и закон гомологических рядов Н.И. Вавилова (Сосков, Кочегина, 2009).

Гомологическая изменчивость



- Данная таблица, согласно закона гомологических рядов Н.И. Вавилова, отражает параллельную изменчивость по 8 признакам плода у трех близких видов ser. *Aphylla* Sosk. четвертичного возраста:
 - *C. leucocladum* $2n = 18$
 - *C. aphyllum* $2n = 36$
 - *C. rubicundum* $2n = 36$
- (Сосков, 1968)

- На основании литературных данных можно сделать заключение, что в области индивидуальной изменчивости действуют также три закона Менделя:

--- Первый закон Менделя о единообразии гибридов первого поколения при **аллельных** скрещиваниях.

--- Второй закон Менделя о характере расщепления гибридов второго поколения при **аллельных** скрещиваниях.

--- Третий закон Менделя о чистоте гамет, по которому гены мужских и женских гамет при соединении в зиготы не смешиваются и в дальнейшем такими же отдельностями передаются потомкам.

(Лобашев, 1967; Гуляев, Дубинин, 1980):

Северотуранский *Calligonum aphyllum*



Северотуранский *Calligonum aphyllum*



C. aphyllum (цв.) и *C. rubescens* (пл.)



C. turbineum Pavl. - муюнкумский гибридогенный высокорослый вид, в налегающей части ареалов исходных видов – *C. aphyllum* и *C. leucocladum*



C. x dubianskii nm. *androssowii*
(*C. acanthopterum* x *C. leucocladum*)



C. x spinulosum (*C. acanthopterum* x *C. aphyllum*)



Южнотуранский *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge,
экотип низкорослый извилистый, симпатрический по отношению к
другому экотипу – высокорослому прямому



Южнотуранский *S. eriopodum* Bunge –
многочисленные деревца
на заднем плане



Североприаральский *S. turex* Vunge – большой
песчаный бугор в центре с многочисленными
парциальными кустами. Малые Барсуки.



Североприаральский *S. junceum* subsp. *junceum* – два экземпляра стелющегося кустарничка в бедлендовой пустыне Северного Приаралья, чинк Алтыншокысу



Коллекция жузгуна на Приаральской опытной
станции ВИР, ст. Челкар, 1972 г.



Спасибо за внимание