



УДК 57

ОСОБЕННОСТИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Р.В. Камелин

Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, ул. проф. Попова 2, 197376, Санкт-Петербург, Россия.

Среди важнейших отличий растений и животных на разных уровнях организации растительного мира особо важно подчеркнуть и различия на популяционно-видовом уровне организации. Это значительно большее разнообразие расовых структур или «эйдологических единиц» у растений в связи с широким распространением гибридизации и специфическими особенностями биологической изоляции рас (и видов) – полиплоидией разного происхождения, бесполо-семенным и клональными типами размножения и др. После краткого исторического обзора работ ботаников по этим проблемам подчеркивается, что в эволюции растений значительно различаются и микроэволюционные преобразования в популяциях (где зачастую популяции – гибридогенные, дву-, многовидовые) и, собственно видообразование. Основными природными единицами эволюционного процесса у растений являются не только виды (монотипные или политипические), но и длительно существующие комплексы популяций разных видов, взаимодействующие друг с другом (вплоть до сложных сингамеонов, объединяющих виды рода в целом или даже разных родов). Первым, кто определенно различил виды и комплексы, был В.Л. Комаров. Сейчас можно различать у сосудистых растений довольно много типов видов (до 7) и комплексов (т. е. основных эйдологических единиц, реально эволюционирующих в природе), поэтому можно говорить и о большей свободе для эволюционных преобразований у сосудистых растений, чем у большей части позвоночных животных.

Ключевые слова: видообразование у растений, гибридизация, систематика растений

THE PECULARITIES OF FLOWERING PLANTS SPECIATION

R. W. Kamelin

Komarov botanical institute, Russian Academy of Sciences, Prof. Popova, 2, 197376, St. Petersburg, Russia.

Among the fundamental distinctions between plants and animals at the different levels of organization of the plant kingdom it is especially important distinctions on a population – species level of organization. This is a higher-order variety of racial structures or «eidologic» units typical of plants in connection with multiplicative processes as hybridization and specific features of biological isolating mechanisms of races (and species), polyploidy of different origin, agamic-and clonal types of asexual breeding etc. After the brief historical review of botanical works on these problems it is emphasized, what of diversity of plants the nature of micro-evolutionary transformations to populations has unequal basis (where frequently populations considerably hybrid breakdown, two ore more species etc.) and, actually, the speciation. Basic natural units of evolutionary process at plants are not only species (mono- or polytypical), but also it is long existing complexes of populations of the different species, interacting with each other (down to complex of syngameons uniting species of a genus or even different genera). The first who has definitely distinguished species and species-complexes was Wladimir Komarov. Now it is possible to distinguish at vascular plants some types of species (up to 7), and species-complexes (i.e. the basic eidological units, it is real evolving in the nature). Consequently it is possible to discuss about the greater potentiality for evolutionary transformations for a vascular plants, than one at a vertebrate animals.

Key words: hybridization, plant speciation, plant taxonomy, polyploidy

«Особенности видообразования у цветковых растений» – условное название; правильное, пожалуй, говорить о сосудистых растениях (т.е. включая и голосеменные), а, в известной мере, и о мохообразных и даже харовых водорослях. Эти отделы растений господствуют на Земной суше. По общему мнению ботаников, это – вершины эволюции растений (и вообще, большая часть всех известных нам растений, включая и ископаемые). Это – около 400000 видов.

Уместно напомнить, прежде всего, об отличиях растений от животных. Растения (и особенно сосудистые растения, а это примерно 350000 видов) отличаются от животных на всех уровнях организации живого. **На молекулярном уровне** их отличает тип биосинтеза, связанный с основным процессом их жизнедеятельности – фотосинтезом и сопровождающими его процессами синтеза вторичных метаболитов, подавляющая часть которых не синтезируется в животном царстве, да и в грибах и бактериях. **На клеточном уровне** особенно важно наличие сложных клеточных оболочек при одновременном развитии у многоклеточных организмов плазмалеммы, связанных с сетью эндоплазматического ретикулума и общего для любой особи потока продуктов клеточного синтеза. **На организменном уровне** – это почти всегда прикрепленное к субстрату тело с особым типом роста: системами непрерывно растущих в течение жизни особи сегментов (у сосудистых растений – фитомеров) и специализированными генеративными побегами с многочисленными органами размножения. Большая часть растений – гермафродиты (но есть и исключения). Системы регуляции роста и развития всего две – фототропно-гравитационная и гуморальная (кровеносная и нервная системы отсутствуют, специальных органов чувств нет, следовательно, нет и поведенческих механизмов).

Уже это определяет ряд важных отличий растений в эволюционных процессах – быстрое нарастание объема популяций на ограниченных пространствах, большую плотность популяций, большее время для панмиктического выравнивания популяций. К тому же растения – значительно более ценотические структуры. Большая часть сосудистых растений обладает микоризами, поставляющими растениям ряд необходимых для жизни веществ, а, главное, закольцовывающими на небольшом пространстве вокруг корней рас-

тений ресурсы энергии. В ризосферах растений обитает большое число видов – консортов – грибных организмов, бактерий, многих групп нематод, членистоногих.

Фитоценозы являются основным звеном элементарных экосистем – биогеоценозов, в которых все другие организмы благодаря растениям используют единственный доступный для них источник космической энергии и органического вещества. Но это значит, что эволюция растений канализована и ценотическими взаимоотношениями при ограниченном ресурсе косной среды и перенасыщенности конкурирующих особей своего вида или видов-компенсаторов на ограниченных пространствах биотопов (типов местообитаний фитоценозов или отдельных особей растений).

Естественно, что многие ботаники (и генетики, работавшие с растениями) вполне осознавали и осознают, что эволюция растений совершается весьма отлично от других живых организмов. **На популяционно-видовом уровне** организации растениям свойственно особое разнообразие расовых («эйдологических») структур, обусловленное, в первую очередь, широчайшим развитием гибридизации (в том числе – межвидовой) и важнейшим (но не единственным) механизмом, обеспечивающим биологическую изоляцию рас (и видов) – полиплоидией.

Гибридизация у сосудистых растений известна со времен Линнея и Кельрейтера. В середине XIX века огромную роль сыграли экспериментальные работы и обобщения Ш. Нодэна, работавшего с тыквенными, а также А. Жордана (они есть в русских переводах), доказавшие плодотворность межвидовой гибридизации. Знаменитая работа Г. Менделя, давшая начало гибридологическому анализу (и вообще – генетике), основанная на гибридизации разных сортов гороха, еще в 1874 г. обсуждалась И.Ф. Шмальгаузенем в магистерской работе по гибридизации видов в природной флоре Санкт-Петербургской губернии (по теме, предложенной А.Н. Бекетовым). В 1877 г. появилась монография В.-О. Фокке по систематике рода *Rubus*, где разнообразие видов ежевик в Европе прямо связывалось с гибридизацией. Несколько ранее Э.Регель в Цюрихе работал с гибридами видов *Triticum* и *Aegilops*. В 1891 г. А. Кернер опубликовал сводку по более чем 1000 природных межвидовых и межродовых гибридов во флоре Европы. В 1916 г. вышел большой труд Я. Лотси

«Эволюция посредством гибридизации». Лотси впервые заявил, что основной путь эволюции сосудистых растений – это гибридизация. В начале 20-х годов XX века в России и Германии были возобновлены работы по гибридизации видов *Triticum* и *Aegilops*, которые позднее привели к пониманию сложных геномов важнейших культурных пшениц (не известных в диком виде). В эти же годы в Ташкенте М.Г. Попов исследует гибридные формы от скрещиваний в культуре видов *Papaver* и *Roemeria* и природные гибриды во флоре Средней Азии (в 1927 г. он публикует в трудах ВИРа большую работу: «Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе». В ней есть важный вывод: «*Всякий вид в различных местах ареала подвергается различным гибридизационным влияниям со стороны других, в первую очередь, близких видов... его структура (подвидовая, расовая) усложняется*» (Попов, 1983а, с. 63). В то же время С.В. Юзепчук, работая с ежевиками Кавказа, выдвигает гипотезу о «периферическом гибридогенезе» на границах гибридизирующих видов, где гибриды обособляются в местообитаниях иной природы, чем исходные виды, в том числе антропогенно-измененных. Попов в дальнейшем стал убежденным сторонником Лотси, считая, что основной путь эволюции растений – гибридизация, и особенно – **отдаленная гибридизация**, частота и продуктивность которой снижается по мере родства. Но в масштабах геологического времени по Попову и эти события вполне реальны.

В конце 20-х – начале 30-х годов Г.Д. Карпеченко получил амфиплоидный межродовой гибрид *Raphanobrassica*, А. Мюнцинг ресинтезировал природный сорный вид *Galeopsis tetrahit* (Labiatae), а Н.В. Ковалев изучил на Северном Кавказе дикорастущие гибриды терна и алычи, на базе чего В.А. Рыбин затем ресинтезировал культурную (гексаплоидную) сливу, в диком виде неизвестную.

Огромную роль в оценке возможностей гибридизации у растений сыграли селекционные работы с обширным ассортиментом культурных растений. Замечательных результатов в межвидовой (межродовой) гибридизации достигли Л. Бербанк в США, И.В. Мичурин в России, но и селекционеры фирмы Вильморенов во Франции и др. Бербанк, после получения серии гибридов абрикоса и китайской иволистной сливы (Пломкотов), затем последовательным скрещива-

нием 6 разных видов сливовых получил «шестерной» гибрид, т.н. «Альгамбру». Мичурин получил боярышничково-рябиновые и арониево-рябиновые гибриды, и в дальнейшей работе с ними – «черноплодку» (*Aronia*) или *Sorbaronia mitschurinii*.

Знание большого числа подобных фактов позволило В.Л. Комарову в 1931 г. в работе «Происхождение культурных растений» сделать вывод о том, что большая часть культурных растений возникла в результате гибридизации (с последующим отбором).

В это же время появилась и так называемая «динамическая» (иллюстрирующая идею сетчатой эволюции) система цветковых растений японского ботаника Б. Хаята.

Детальнейший разбор проблем отдаленной гибридизации (на базе культурных растений) дал в 1935 г. Г.Д. Карпеченко в сводке под ред. Н. И. Вавилова «Теоретические основы селекции растений». Он показал, что следует говорить о конгруэнтной и неконгруэнтной гибридизации (сейчас можно сказать – о геном-совместимой и геном-несовместимой гибридизации). Во втором случае формообразовательные возможности много шире, но большая часть форм – маложизненны или стерильны (хотя иногда это компенсируется вегетативным размножением или партенокарпией). Он также привел строго доказанные примеры тройных и четверных гибридов (вполне фертильных) и очень детально разобрал факты доказанной несовместимости при гибридизации (можно сказать, что уже в это время было ясно, что причины несовместимости очень различны, но совершенно определено, что они по большей части гено-регулируемые).

Ведущиеся в это время работы по гибридизации культурных злаков в СССР, США, Канаде, Германии, Швеции охватили и гибридогенные межродовые комплексы *Triticale*, *Tritoelytrigia*, *Elymotrigia* (т.е. пшенице-ржаные, пырейно-пшеничные, элимусо-пырейные гибриды), для части которых были обнаружены и дикорастущие аналоги.

В 30-х годах начали заниматься гибридизацией растений в природе (и отчасти в культуре) многие выдающиеся генетики растений: Дж.Л. Стеббинс (Stebbins G.L.), Э. Бэбкок (Babcock E.), Э. Андерсен (Anderson E.), Ж. Клаузен (Clausen J.), Д. Левин и др. – в Америке, А. Мюнцинг (Münt-

zing A.), М. Скалинская, – в Европе и др. Объем знаний резко возрастал. В 1949 г. С. В. Хейсер, сам занимавшийся ресинтезом гибридогенных видов *Helianthus*, дал обзор гибридов и интрогрессивных гибридов во флоре Северной Америки.

В СССР в это время генетики работали преимущественно с культурными растениями и их сородичами, и лишь немногие ботаники продолжали изучать гибридизацию растений в природе. Это были М.Г. Попов, С.В. Юзепчук, а позднее интрогрессивную гибридизацию хвойных начал исследовать Е.Г. Бобров.

М.Г. Попов в ряде своих монографических работ по разным группам (*Cicer*, *Eremostachys*, различные роды и семейство *Boagipaseae* в целом) дал оригинальные системы, иллюстрирующие и гибридизацию на разных уровнях родства, а также оригинальную концепцию происхождения цветковых растений и схему новой системы их, демонстрирующую этапы гибридизации на самых ранних стадиях развития этой группы (первичные и вторичные семейства, затем – роды). Представления Попова жестко критиковали (с «философских» позиций) или замалчивали, но появились все же и последователи.

В настоящее время гибридизация детально изучена в культуре и природе во многих семействах цветковых растений. Все больше и больше исследователей признает и выдающуюся роль гибридизации в эволюции растений. По мнению нашего выдающегося агростолога Н.Н. Цвелева, а также ряда генетиков, работавших со злаками, – не менее трети родов злаков имеет гибридное происхождение.

В двух подсемействах розоцветных представлены группы из многих родов, почти полностью объединяемых в сетчатые системы по данным как природной, так и искусственной гибридизации. Причем в обоих случаях мы знаем, что между видами одного и того же рода здесь наблюдаются случаи как полной совместимости видов, географически резко разделенных, так и полной несовместимости, вне зависимости от характера ареала. И в то же время роды *Prunus*, *Cerasus*, *Armeniaca*, *Persica*, *Amygdalus*, *Aflatunia*, *Louiseania*, *Emplectocladus*, отчасти *Padus*, *Laurocerasus* связаны друг с другом и через гибридизацию в природе, и через доказанную геном-совместимость в культуре. Другая группа посложнее, представляет основную часть подсемейства *Maloideae*. Это –

роды *Sorbus* (до 80 рас), *Hahnia* (около 100 видов и нотовидов), *Aronia* (3 вида), *Pyrus* (около 70 видов), *Cotoneaster* (до 250 видов), *Mespilus* (1 вид), *Cydonia* (1 вид), *Pseudocydonia* (1 вид), *Pyracantha* (до 10 видов), а также отчасти и *Crataegus* и *Malus* (55 видов). При этом, наряду с известными межродовыми гибридами, в ряде этих родов есть сложные группы гибридизирующих друг с другом (*Hahnia*, *Cotoneaster*) и особенно *Crataegus* (1000 описанных рас главным образом в Сев. Америке, хороших же видов – около 250). Надо сказать, что в этой группе есть еще и значительное число родов, которые не вовлекались в скрещивания (главным образом, северо- и южноамериканские).

В новой системе семейства я решаю проблемы разделения родов в этих двух группах по-разному (опять-таки по данным и гибридизации). В первом случае (подсемейство *Prunoideae*), я соединяю в крупный род *Prunus* – до 9 ранее считавшихся самостоятельными родов, но черемухи и лавровишни считаю за иной самостоятельный род. Во втором случае (подсемейство *Maloideae*) принимаю за самостоятельные 11 хорошо изученных родов (около 1600 видов). При том для этой группы в целом есть гипотеза, что она целиком гибридогенная ($2n = 34$). Но в этом семействе еще немало хорошо изученных групп, где широко развита гибридизация в природе, это – роды *Rubus* (более 700 видов и нотовидов), *Rosa* (до 330 видов), *Potentilla* (до 450 видов), *Geum* (до 46 видов) и его родство в целом, *Alchemilla*, *Sanguisorba* и др.

Хорошо изучена гибридизация в семействах орхидных, ирисовых, рутовых (подсемейство цитрусовых), чайных, амарантовых, крестоцветных, кактусовых, фиалковых, синюховых, пасленовых (особенно – в огромном, до 900 видов, роде *Solanum* и в роде табак – *Nicotiana*), норичниковых (*Verbascum*, *Antirrhinum*, *Veronica*, *Hebe*), губоцветных, сложноцветных (прежде всего в трибе *Heliantheae* – подсолнечниковые, но и в других группах). Множество хорошо изученных групп с широко развитой гибридизацией – это древесные растения. Таковы многие группы дубов (*Quercus*), буки, южные буки, ивы, тополя, березы, липы, платаны, эвкалипты и др.

Замечательные проявления гибридизации в природе (но и в культуре) мы знаем у многих групп хвойных голосеменных (ели, тсуги, лиственницы, виды крупнейшего тропического рода *Podocarpus* и др.). Исключительно полно изучена

гибридизация в ряде групп папоротников – группа родства *Asplenium*, *Ceterach*, *Phyllitis* с фертильными межродовыми гибридами, но и *Dryopteris* – *Polystichum*, *Pteris*, *Polypodium* и мн. др. Гибриды, бедно представленные в современной флоре хвощей (около 35 видов), известны и в Евразии и в обеих Америках.

Гибридизация как процесс, обратный нормальной «дарвиновской» дивергенции, во многих случаях резко усложняет группы, в которых хорошо представлены именно процессы классической дивергенции (и в том числе такие отношения между видами, которые лежат в основе нашего классического метода практической систематики – эколого-географо-морфологического метода). Почему же это возможно у растений?

Во-первых, потому что у растений широко проявляется такой способ обособления природных рас (в том числе и гибридных), как **полиплоидия**.

Полиплоидия у растений – очень разнообразна. Еще в конце 20-х годов возникновение новой обособленной расы у растений **при гибридном удвоении числа хромосом, т.е. амфилоидии** было экспериментально доказано Г.Д. Карпеченко в создании *Raphanobrassica*, Р.Е. Клаусеном и Т.Х. Госпидом (Clausen, Goodspeed, 1925) и независимо Дончо Костовым при гибридизации табаков (*Nicotiana*) и т.д. Амфилоидия выявлялась и у природных видов. Одновременно были получены данные об удвоении числа хромосом и без гибридизации – **аутополиплоидии**. Сейчас мы знаем очень много о распространении кратной и некратной полиплоидии в разных группах растений, хотя далеко не всегда удается строго разделить собственно амфилоидию, аутополиплоидию и различные случаи аллоплоидии (удвоение числа хромосом за счет равного числа бивалентов и унивалентов).

Полиплоидия свойственна большому числу семейств цветковых растений, большинству папоротников (у уховниковых папоротников зафиксированы предельно высокие числа соматических хромосом – до 1480); проявляется она и у плаунов, хвощей, листостебельных мхов. Проще выделить группы, где полиплоидия неизвестна: это – голосеменные гинкго, саговники, вельвичия; практически нет ее у хвойных. Известно несколько семейств цветковых, где полиплоидии тоже нет (*Balsaminaceae*, *Tamaricaceae*, *Grossulariaceae*) или она относительно редка (*Proteaceae*, *Aceraceae*,

Annonaceae, *Cactaceae*, *Mimosaceae*, ряд групп *Myrtaceae*, *Ericaceae* и т.д.). Совершенно ясно, что полиплоидия намного более развита у многолетних трав, чем у однолетних. У деревьев же мы знаем две большие группы: **группа**, где проявляются полиплоидные ряды, например, *Quercus*, *Fagus*, *Castanea*, *Ficus*, *Diospyros*, *Camelia*, *Salix*, *Drymis* – *Pseudowintera* и др. и **группа**, где соматические наборы хромосом стабильны (но на высоком уровне) – *Trochodendron*, *Tetracentron*, *Cercidiphyllum*, *Populus*, *Chosenia* – $2n = 38$; *Fraxinus*, *Ligustrum*, *Osmanthus*, *Olea* – $2n = 46$; *Tilia* – $2n = 82(164)$, (но *Magnoliaceae* s.str. – $2n = 38, 76, 114$). Для второй группы объяснение предлагал Дж. Л. Стеббинс: гибридизация на ранних стадиях развития цветковых, и, следовательно, это – классическая амфилоидия.

Во многих случаях мы наблюдаем и некратные ряды набора хромосом – **анеуплоидию**. Повидимому, в этом случае есть и восходящие ряды (например, очень длинные ряды в сложных группах – «коллективных видах» крестоцветных из родов *Cardamine*, *Dentaria*). Особым типом восходящей анеуплоидии можно считать агаматополидию, где хромосомы – с диффузным центромером, а мейоз – постредукционный (большая часть семейства осоковых, часть семейств ситниковых). В очень полиморфном роде *Carex* – полиплоидный ряд от $n = 6$ до $n = 48$ и далее с перерывами до $n = 56$ ($2n = 112$).

Но есть определенно и нисходящие ряды анеуплоидии ($n = 6, 5-4, 3, 2$ – в роде *Strepis* и, видимо, в родах *Aster*, *Haplorappus* – тоже до $n = 2$), в роде *Crocus* (от $n = 32$ до $n = 3, 2$). У одного вида рода *Crocus* известны числа хромосом от $2n = 10-12$ до $2n = 18, 23$.

Совершенно особым типом обособления является **облигатная непарная полиплоидия** (у тетраплоидных, пентаплоидных и гексаплоидных видов рода *Rosa*, у ряда видов рода *Rubus* и т.д.). В мейозе у них проявляется разнокачественность хромосом – бивалентов (обязательно конъюгирующих) и унивалентов (конъюгирующих лишь частично), причем как в микроспороцитах (мужских клетках), так и в мегаспороцитах (женских клетках). Но в этом случае передаются в потомство лишь униваленты женских клеток(!) – в числе 14, 21, 28 у разных цитотипов.

Более редкими случаями обособления гетерозиготных рас в мейозе у растений являются

закольцовывание или двойное закольцовывание, образование сложных цепочек хромосом или восьмерок. Во всех этих случаях в мейозе происходит сегментный обмен между негомологическими хромосомами. Так происходит обособление видов и гибридных форм в родах *Oenothera*, *Datura*, и у гибридов в роде *Polemonium*.

Но не только полиплоидия способствует биологической изоляции гибридогенных форм. Барьеры совместимости могут быть связанными со структурными перестройками хромосом в мейозе без изменений собственно цитотипа (набора хромосом), а также при переходе продуктов гибридизации на различные формы вегетативно-клонального или агамного размножения. Для цветковых растений особенно характерны случаи развития апомиктических рас, размножающихся семенами, развивающимися не только без оплодотворения, но и без опыления (пыльца не формируется или недоразвита).

Классический апомиксис был изучен впервые на видах двух различных групп рода *Alchemilla* – манжетка. Разнообразие рас этих групп (*A. vulgaris* L. и *A. alpina* L. с числами хромосом от 64, 96 до более чем 230, при особенно выделяющихся диапазонах плоидности от 100 до 110 в первой группе и от 120–128 и около 140 – во второй) было открыто впервые Р.Бузером, а объяснено Х.О. Юэлем и С.С. Мурбеком, показавшими, что семена здесь развиваются именно апомиктически. Р. Бузер же предполагал, что это – следствие прошлой гибридизации (внутри каждой группы). Как правило, в этом случае на одной территории (иногда значительной) обитают по несколько хорошо различимых рас. В дальнейшем оказалось, что апомиксис в этих группах может быть облигатным (чаще) и факультативным (с развитием некоторого количества зрелой пыльцы и возможностью оплодотворения хотя бы немногих особей, видимо, нерегулярной, флуктуационной). Апомиксис хорошо представлен во многих родах *Rosaceae* [*Rubus*, *Potentilla*, *Malus*, *Cotoneaster*, *Crataegus* (главным образом в Америке), *Sorbus*, *Hahnia* (в Евразии)], очень распространен у злаков, в ряде родов лотиковых, крестоцветных, лилейных, орхидных, луковых, и совершенно особо – в семействе сложноцветных (*Taraxacum*, *Hieracium*, *Crepis*, *Chondrilla* и др. – в Евразии; *Solidago*, *Aster*, *Erigeron*, *Eupatorium*, *Parthenium* – в обеих Америках) и т.д. Для флоры России это особенно важно,

так как *Hieracium* (включая близкий род *Pilosella*) и *Taraxacum* – это крупнейшие по числу рас роды нашей флоры, к тому же число видов и рас в них точно не установлено.

Но и сам апомиксис в разных группах весьма различен, и есть еще ряд типов бесполо-полового размножения, близких к апомиксису, но далеко не идентичных; например, адвентивная эмбриония – развитие зародышей после нормального оплодотворения или без него из соматических клеток семязачатка (нуцеллуса, интегументов). Они играют огромную роль в подсемействе цитрусовых семейства рутовых, в миртовых и ряде других семейств.

Конечно, можно сказать, что во всех этих случаях разнообразие процессов гибридизации и постгибридного обособления приводит лишь к тому, что у растений значительно более разнообразный материал для микроэволюционных изменений (популяции более гетероморфны, в них – множество изолированных гетерозиготных особей, что, несомненно, ведет и к очень значительной роли «дрейфа генов»), но отбор должен в известной мере исключать продукты гибридизации; частично же они поглощаются в возвратных скрещиваниях и т.д. Все это так, и в ценозах мы это в общем наблюдаем. Но несомненно и то, что есть множество местообитаний, которые занимают в природе именно гибридами, а в преобразованной природе это обособление новообразований особенно заметно.

В связи с этим небесполезно пересмотреть некоторые аксиомы в учении о видообразовании у растений. Подробнее я обсуждаю это в своей книге «Лекции по систематике растений» (Камелин, 2004), а здесь я попытаюсь конспективно представить результаты этого обсуждения.

1. Ясно, что в эволюции растений в природе огромную роль играют микроэволюционные процессы в популяциях не только одновидовых, но и дву-многовидовых гибридогенных, где действие естественного отбора, в связи с разнообразием изоляционных механизмов и форм размножения, может и усиливаться, и уменьшаться.

2. На стадиях адаптивной радиации новообразованных форм у растений в смешанных популяциях, кроме конкурентных отношений, происходит и гибридный обмен не только с подобными себе особями, но и с особями разных рас и видов (родительских и не родительских), еще не

вполне несовместимыми или совместимыми. Отбор в этом случае идет на различном материале и в разных направлениях.

3. На завершающих стадиях видообразования у растений мы не всегда имеем дело с одним изолированным видом, но и с комплексами в разной степени (но не полностью) изолированных рас.

Следовательно, эволюционными природными единицами у растений являются не только виды (монотипные или политипические), но и весьма долго существующие комплексы популяций разных видов, взаимодействующих друг с другом, и **очень разные по природе.**

Не могу не прокомментировать это экскурсом в историю.

Первым, кто определенно сказал об этом, был В.Л. Комаров. Конечно же, он использовал и разработки Я. Лотси (труды которого он проработал до полной ясности всего строя мыслей этого ученого). Лотси считал, что и линнеоны и жорданоны – субъективные обобщения. Истинные виды [выделяемые объективно, в анализе – это гомогенные сингамеоны (совокупности свободно скрещивающихся гомозиготных особей видов с нормальным половым размножением)]. Но в природе есть и гетерогенные (гетерогамные) сингамеоны (из гетерозиготных особей, скрещивающихся между собой), да еще и скрещивающиеся с другими сингамеонами.

Комаров в своей последней книге «Учение о виде у растений» (ныне, к сожалению, забываемой и нечитаемой, но и тогда, в 1940 г., непонятой даже многими его учениками), представлял эволюционирующие единицы у растений следующим образом:

Во-первых, виды – природная реальность, причем, и виды монотипные – результаты нормальной дивергенции с географическим обособлением, и виды мелкие – экологические расы, и **виды гибридного происхождения.** Но есть и иное, он пишет: *«Гибридные циклы врываются в общий строй природы, живущей обычно видами, каким-то диссонансом. Если гибридогенный вид – все же вид, то гибридный цикл и агамная раса – не виды. Судьба вида, судьба цикла и судьба агамной расы неодинаковы. Последние – не проходят той же сложной истории, которую проходит вид. Это группы межвидовые, и существование их – более быстротечно. Гибриды и гибридные циклы – не виды, а образования, как бы параллельные видам,*

как и их агамное потомство» (Комаров, 1940, с. 135). Эти суждения Комарова поняты были немногими (и лишь В.И. Полянский (1944) специально отметил это!), но они у Комарова – не единственны. В книге его есть и такое заключение: *«Большое искушение – предположить, что процесс возникновения новых видов, приспособленных к новым условиям, идет по пути известной гегелевской триады – от исходного единообразия через максимально возможное разнообразие к конечному единообразию. Возможно, однако, что это далеко не единственный тип становления видов, лишь – один из них...»* *«Нельзя увлекаться стрижкой по одну гребенку всего, что мы встречаем в природе»* (Комаров, 1940, с. 136).

Эти мысли Комарова по-разному развивали М.Г. Попов и выдающийся украинский систематик М.В. Клоков.

Клоков еще в 1947 г. заявил о необходимости создания теории «биологических отдельностей» и особой науки – биоэйдологии (εἶδος – древнегреч. – вид, образ, облик; у Платона – идея). Кроме реальных географических рас, Клоков различал еще и «совидия» («syneidon») – группы рас (причем разновозрастных «предков-потомков»), которые могут быть разного объема и происхождения. (Клоков, 1973, с. 7–8). Но вид Клоков считал формальной (логической) категорией. Попов же в идеях Комарова нашел важные для себя как для сторонника идей «сетчатой эволюции» суждения о стадиях развития видов, и в 1940–1944 гг. сам изложил их так: *«От зарождающегося и константного – через обогащенный гибридогенно-комплексный вид («вид – филогенетический комплекс») до реликтового вида и исчезающего (монорморфного) вида»* (Попов, 1983б, с. 311

При первой публикации этой рукописи Попова я подчеркнул, что весь восходящий ряд усложнения вида теперь доказан, но стадии утраты полиморфизма пока никаких подтверждений у растений не находит.

Многие наши биологи, не зная всего этого, познакомились с подобными представлениями через книги В. Гранта, переведенные благодаря стараниям Б.М. Медникова и А.Л. Тахтаджяна в 80-х годах. Грант – известный генетик, но и ботаник (монограф сем. *Polemoniaceae*), сторонник сетчатой эволюции и как генетик – концепции биологического вида. Как и у Лотси, основная эволюционирующая единица у Гранта – гомогам-

ные гибридные комплексы (их или их части он приравнивал к биологическим видам).

Принято сознавать, что хотя Грант не читал (или не цитировал) ни Комарова, ни Попова, ни Юзепчука, но общее направление его поиска было близким к ним (он ведь и Лотси, и Вавилова тоже почти не цитирует...).

Начиная с 70-х годов я – сторонник идей о разнообразии эйдологических единиц у растений. Постепенно накапливавшаяся информация заставила меня различать все большее разнообразие и хорошо обособленных видов, и различных по природе комплексов с участием гибридов и их производных.

Сейчас я различаю до семи различных по особенностям видообразовательных процессов типов видов: **клональные, автогамные** (в том числе строго клейстогамные), **дивергентно-амфигамные монотипические** (как правило, с обширным ареалом, но изменчивость не упорядочена эколого-географически, и лишь в некоторых случаях возможны гибридогенные обмены с близкими видами), **дивергентно-амфигамные политипические** (ареалы обширны; иногда наблюдается расчленение на экологические или географические расы; могут быть и различные цитотипы, как правило, вследствие аутополиплоидии, но цитотипы эти обычно до известной степени совместимы и дают плодотворные гибриды), **сальтационные** (резко и чаще всего строго обособленные, лишь иногда вступают в гибридизацию с другими видами), **гибридогенные** (это – довольно пестрая группа видов, иногда хорошо обособленных географически или биологически от родительских форм, иногда способных с ними скрещиваться, иногда скрещивающихся и с иными видами), **вторично-слившиеся** (занимают, как правило, очень большой ареал, но образовавшие их исходные расы, ныне совершенно не различимы по геному).

Среди межвидовых комплексов я сейчас выделяю 9 очень различных типов. Характеристика их дана в моей книге. Я хотел бы обратить особое внимание на два совершенно противоположных типа, один из которых часто бывает лишь частным выражением другого (по охвату участвующих в комплексе видов). Это – **гибридные сингамеоны** (в позднем понимании Лотси и Дю Рие), комплексы, охватывающие целые роды или большое количество видов в многовидовых родах, которые все потенциально геном-совместимы (и

в этом отношении хорошо изучены генетиками). Между тем в природе они показывают и эколого-географическую изоляцию видов и (нередко) образование стерильных или совершенно не способных к гибридизации с родительскими типами форм (рас), иногда – очень сильные морфологические изменения. И это – **интрогрессивно-межвидовые комплексы**, не осложненные сколько-нибудь выраженной изоляцией от родительских форм (поскольку эти виды – обычно части именно обширных сингамеонов). Взаимоотношения этих очень различных комплексов еще необходимо детально изучать, равно как и выявлять другие типы комплексов (а я практически уверен, что в тропиках таковые окажутся).

Во всяком случае на этих примерах, я надеюсь, вы могли убедиться в том, что видообразовательные процессы у цветковых растений очень разнообразны, а это иллюстрирует в том числе и большую свободу для эволюционных преобразований (как говорил К. Ван-Стенис, у цветковых растений более обширный «patio lugens» («пространство для игры»), чем у большей части позвоночных животных).

Нельзя не сказать в заключение еще и о том, что если мы принимаем значительную роль сетчатой эволюции в разнообразии сосудистых растений, то тем самым мы фактически должны отказаться от применения в анализе родства методов кладистического анализа, и это хорошо понимали (или чувствовали) многие крупные систематики растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Камелин Р.В.** 2004. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений, Издательство «Азбука», Барнаул, 228 с.
- Клоков М.В.** 1973. Расообразование в роде тимьянов на территории Советского Союза. Издательство «Наукова думка», Киев, 189 с.
- Комаров В.Л.** 1940. Учение о виде у растений. Страница из истории биологии. Издательство Академии наук СССР, Москва – Ленинград, 212 с.
- Полянский В.И.** 1944. Книга В.Л. Комарова «Учение о виде у растений» и ее значение в развитии теоретической ботаники. *Советская ботаника*. **6**: 30–38.
- Попов М. Г.** 1927. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе. *Труды по прикладной ботанике и селекции*. **17**.

- № 1: 221–290. Цит. по изданию: М.Г. Попов. 1983а (см. ниже).
- Попов.М.Г.** 1983а. *Филогения, флорогенетика, флорография, систематика*. Избранные труды. Часть 1. Издательство «Наукова Думка», Киев: 1–280 .
- Попов М.Г.** 1983б. *Теория систематических единиц (категорий)*. М.Г. Попов. 1983 б. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избранные труды. Часть 2. Издательство «Наукова думка», Киев: 281–478.
- Clausen R.E. and Goodspeed T.H.** 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid glutinosa – tabacum hybrid, an experimental verification of Winge's hypotesis. *Genetics*, **10**: 278–284.