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

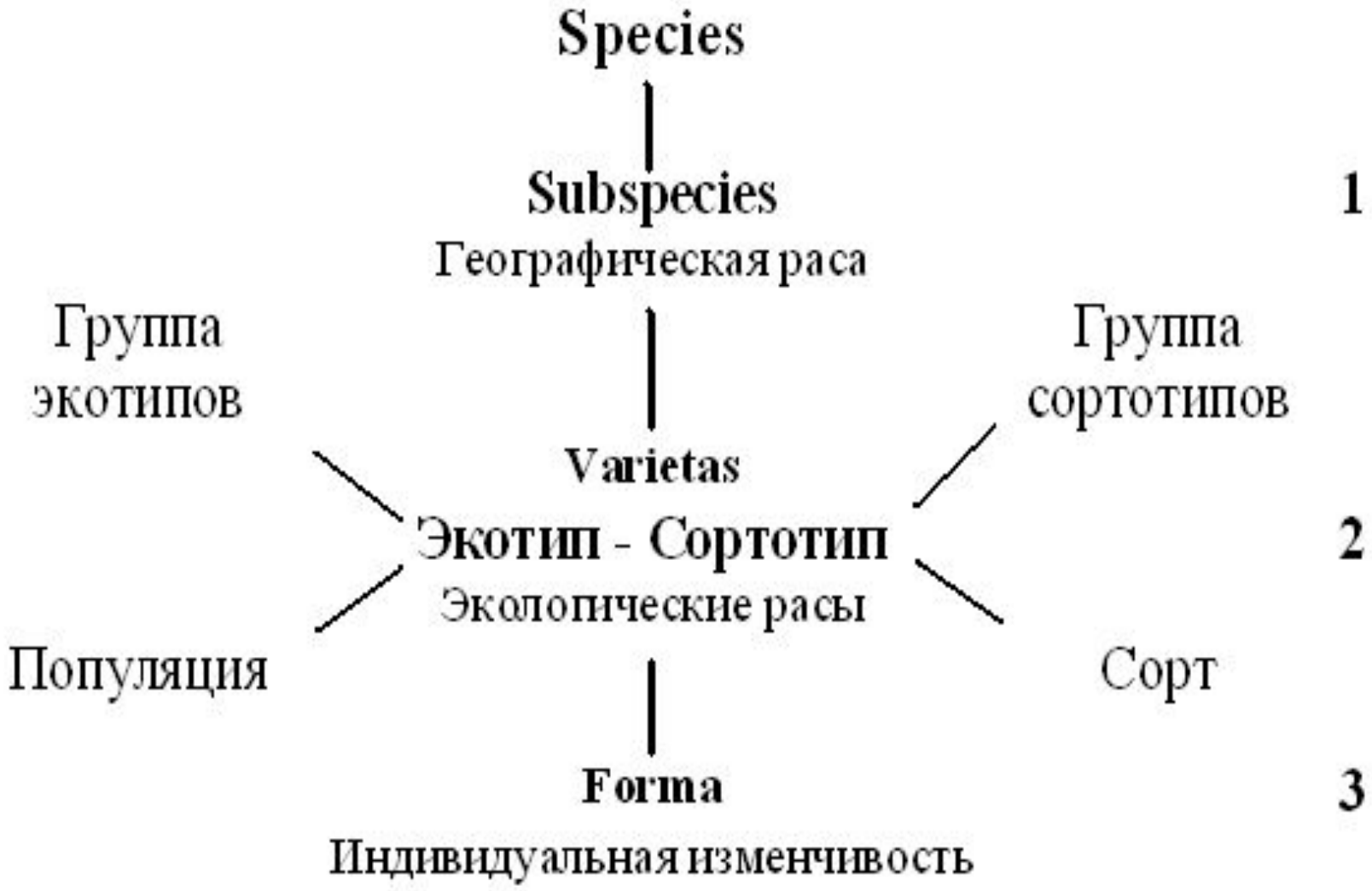
Род Жузгун – Calligonum L. из семейства Polygonaceae, голарктический, афро-азиатский, крайне полиморфный, представлен 4 секциями и 28 кустарниковыми видами – пионерами закрепления песков.

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.

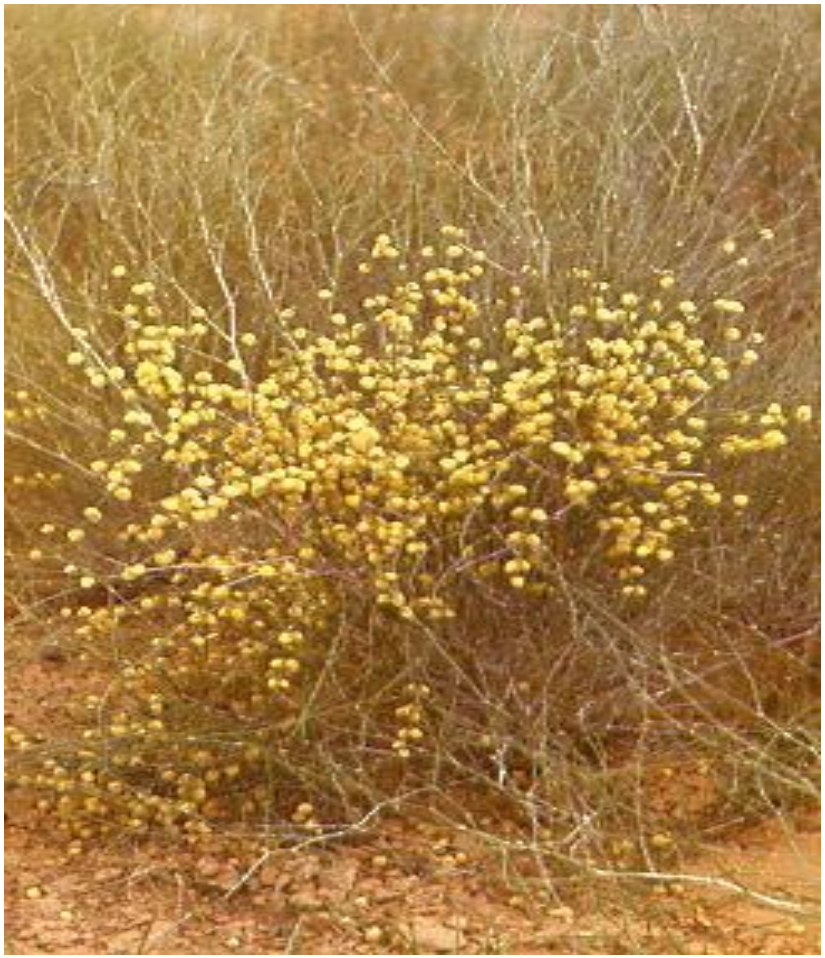
Структура полиморфного вида у растений разработана коллективом ученых школы систематики Н.И. Вавилова во ВНИИ растениеводства.

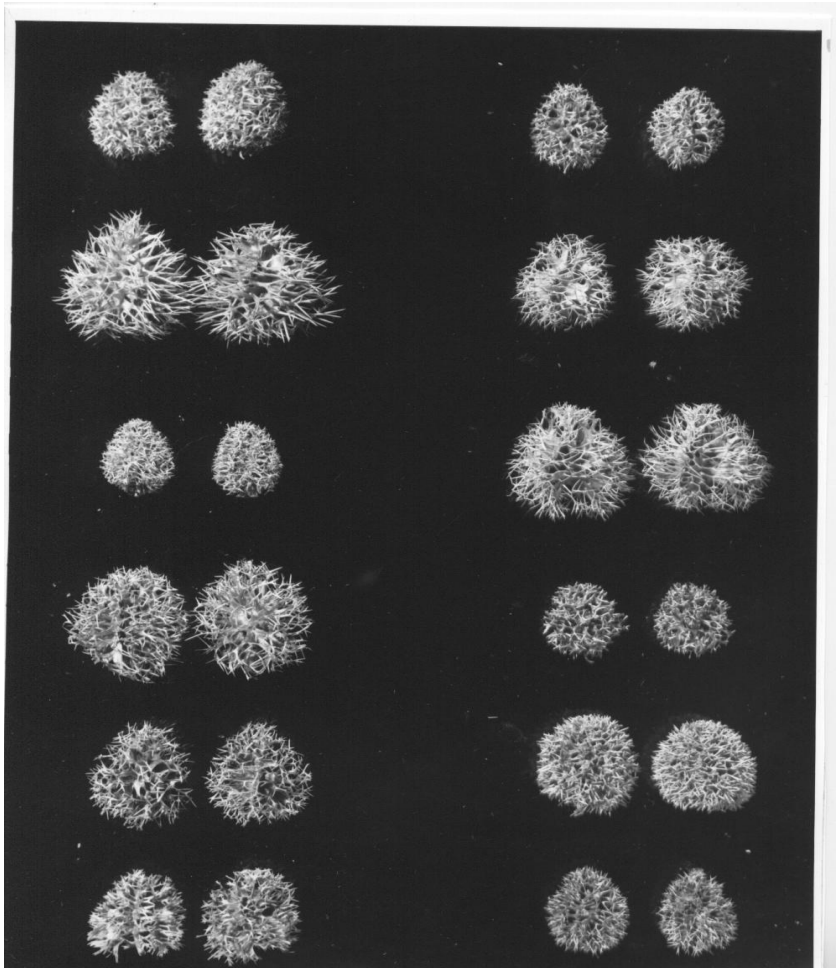

Species
Subspecies
Географическая раса
1
Группа
экотипов
Группа
сортотипов
Varietas
Экотип - Сортотип
Экологические расы
2
Популяция
Сорт
Forma
3
Индивидуальная изменчивость

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



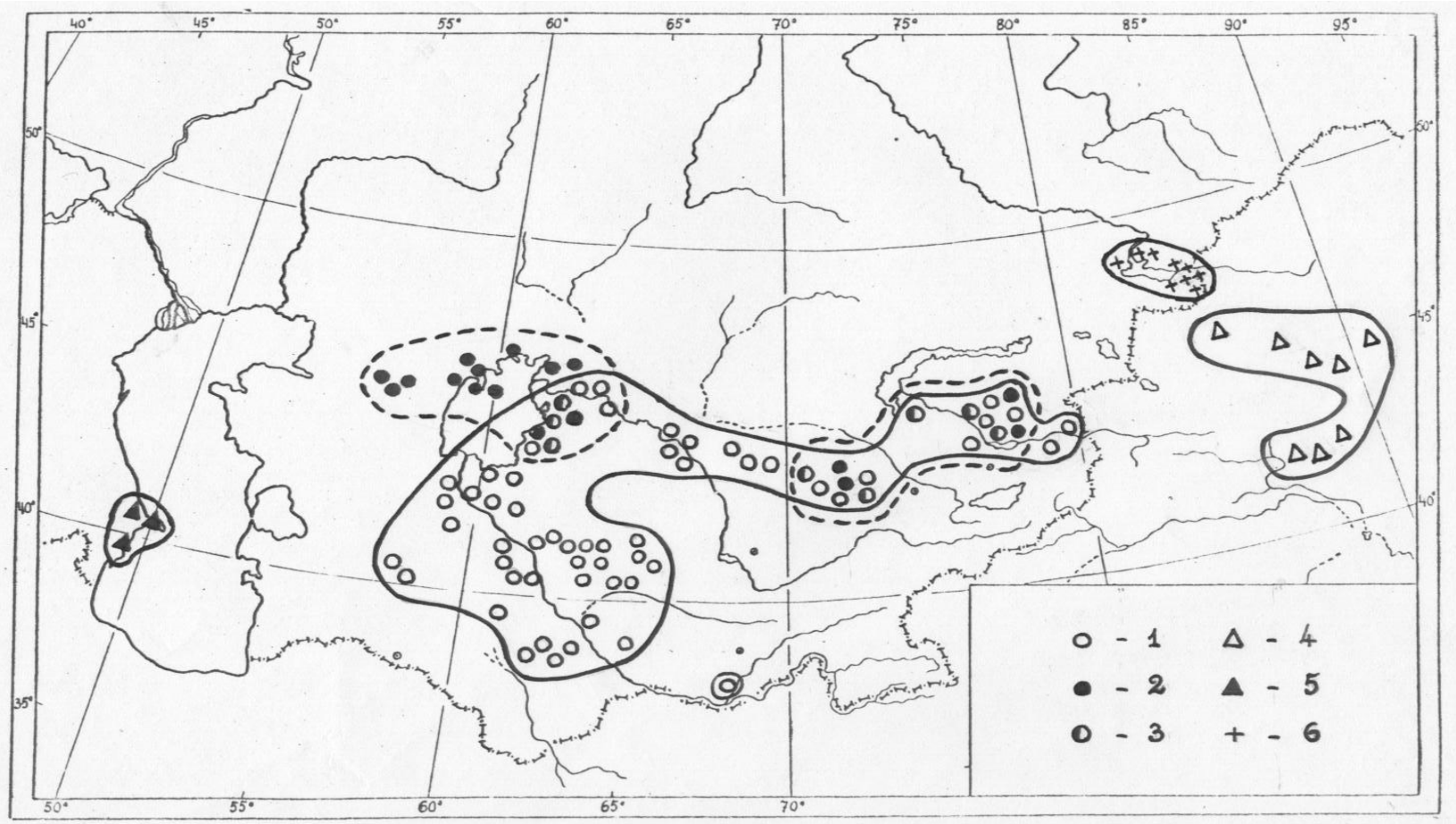


Частота встречаемости разностей признаков и их комбинаций (фенов, морфодемов) в популяции Calligonum bakuense Litv. на Каспийском побережье Азербайджана у пос. Дуванный (Сосков, Ахмед-Задэ, 1974):

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 2x2x2x3x2x2x2x2x2x2 =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 друта: 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. Гофрированностъ 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.

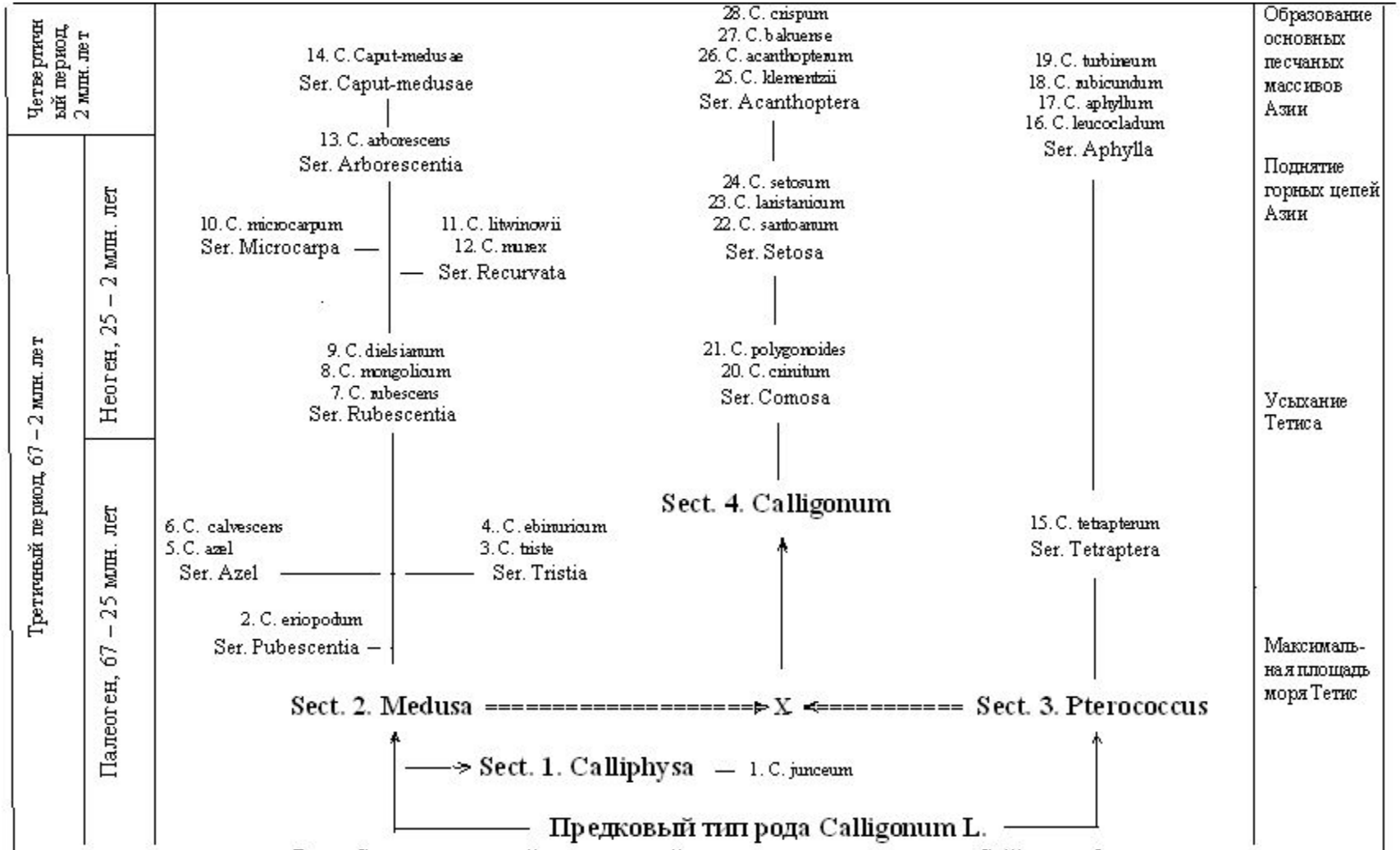
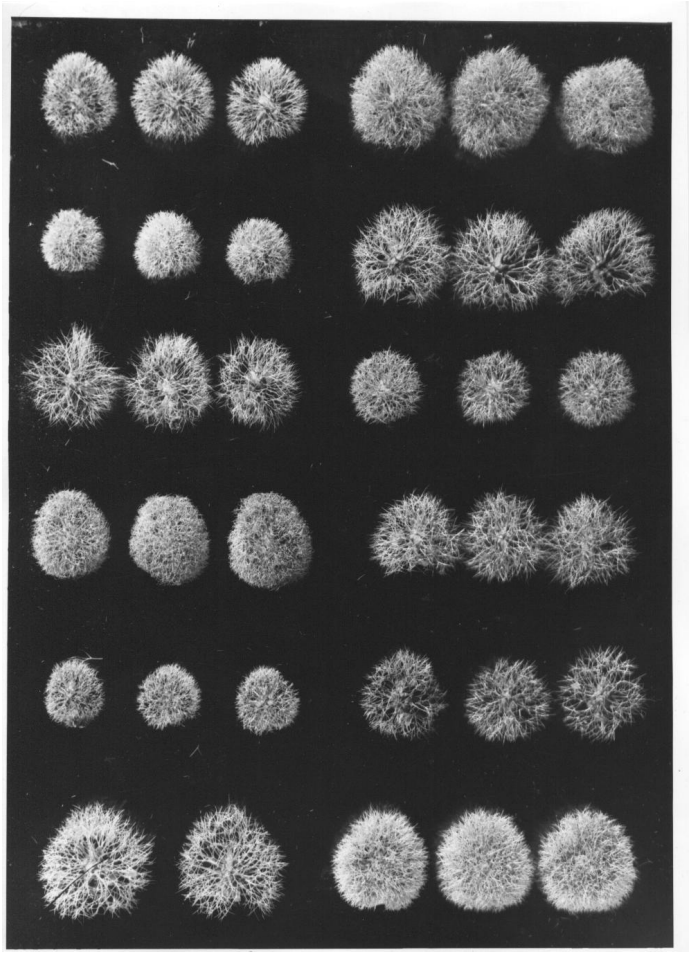
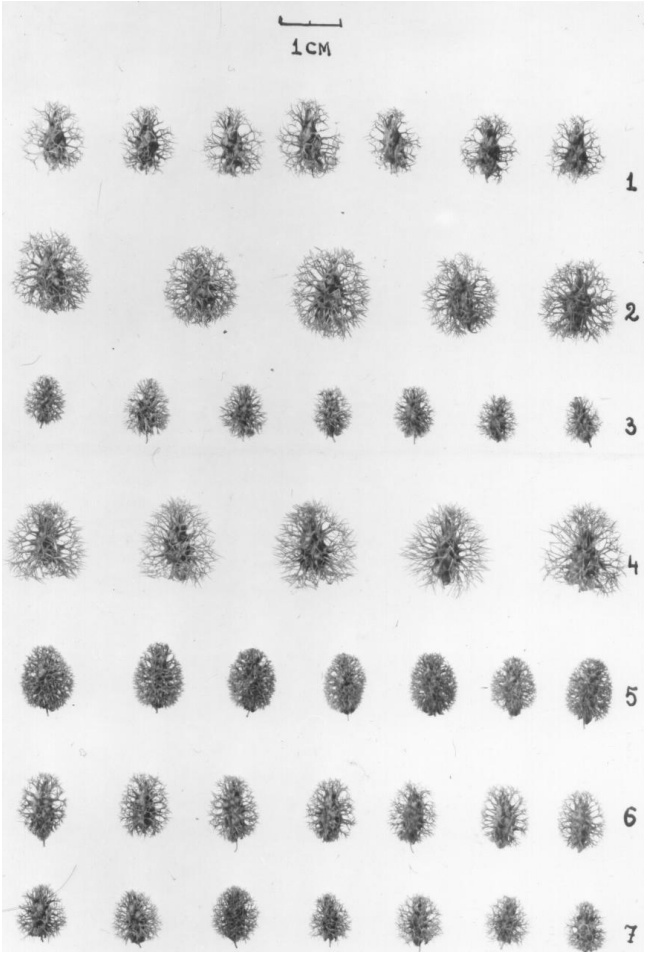


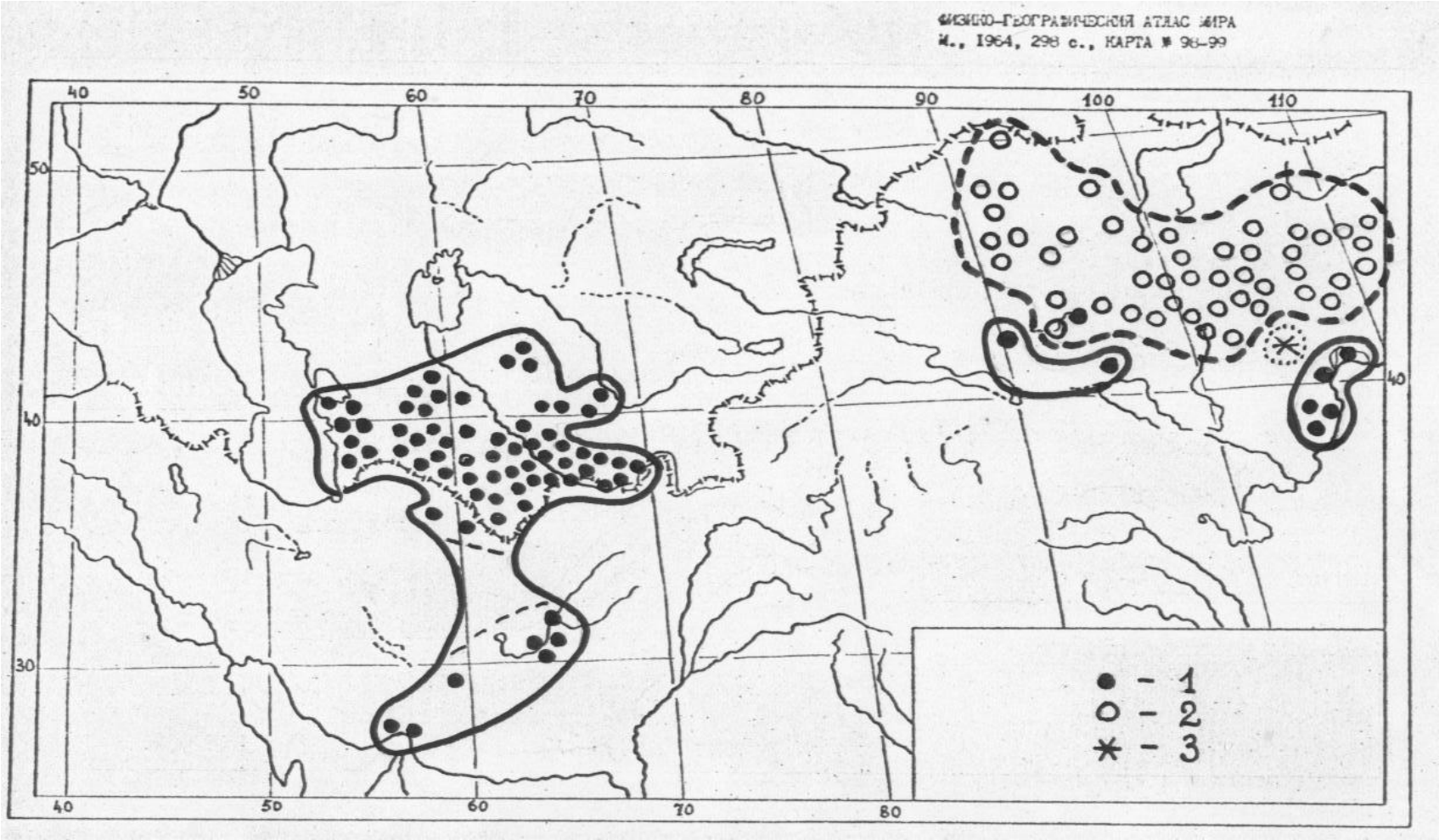
Рис. Схема сериальной и секционной структуры и эволюции рода Calligonum L.

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

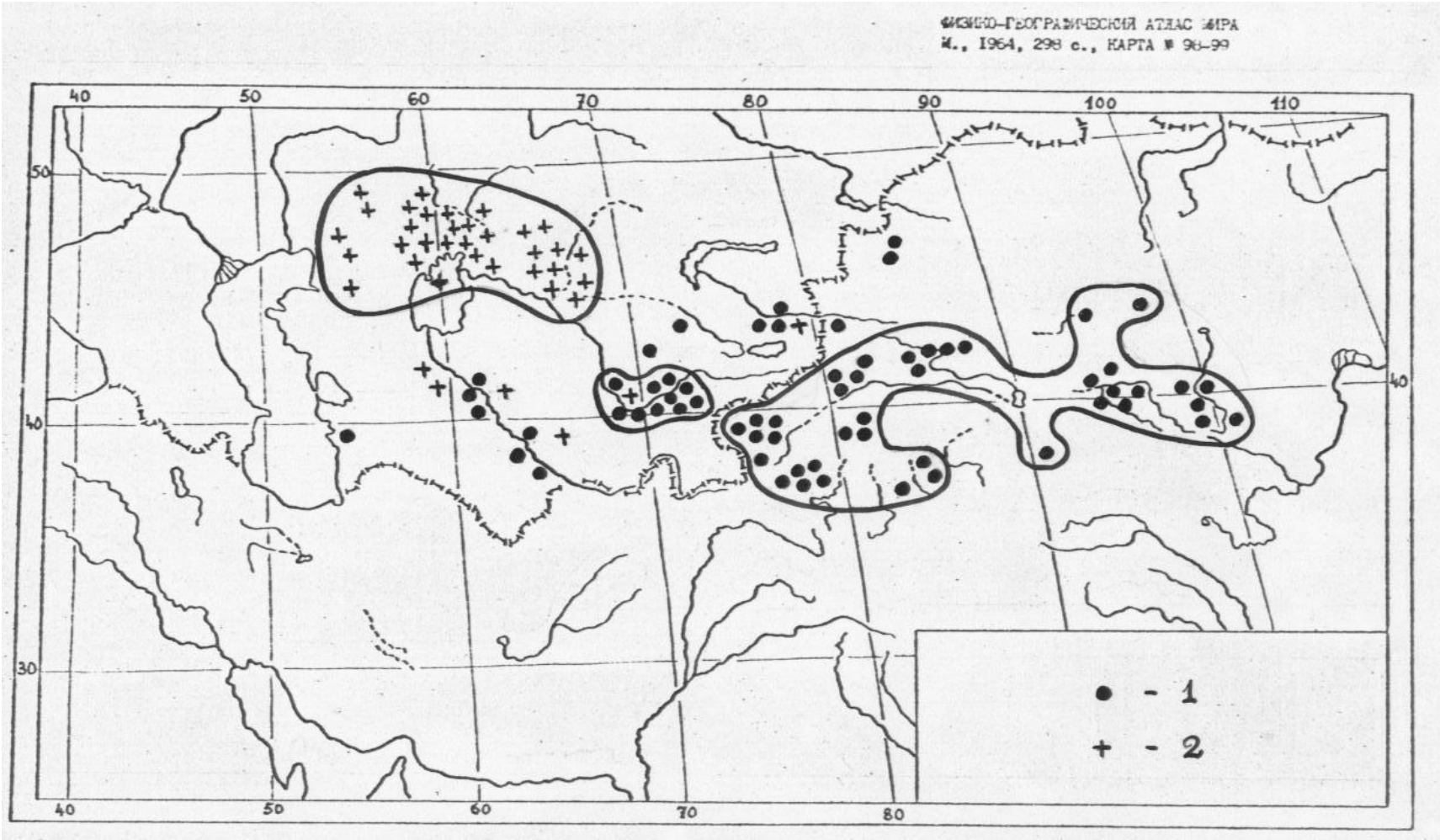




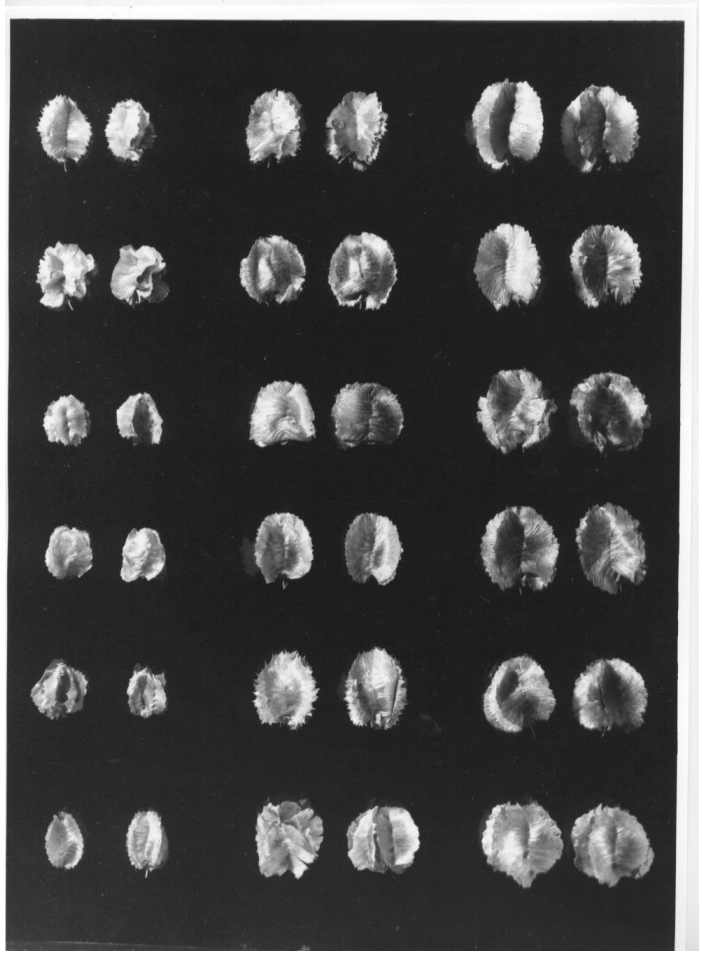
Ареалы видов ser. Rubescentia Sosk.: 1 - Calligonum rubescens Mattei, 2 - C. mongolicum Turcz., 3 - C. dielsianum Hao.



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

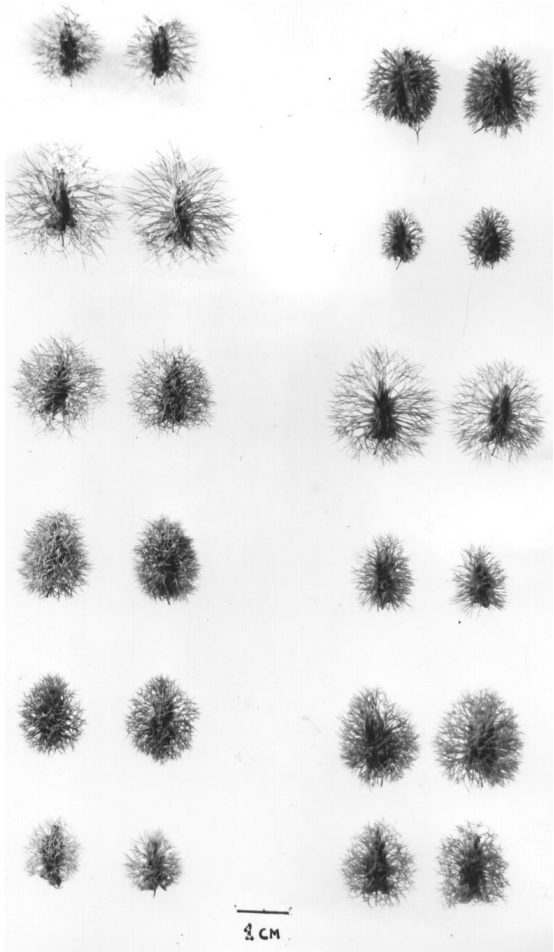


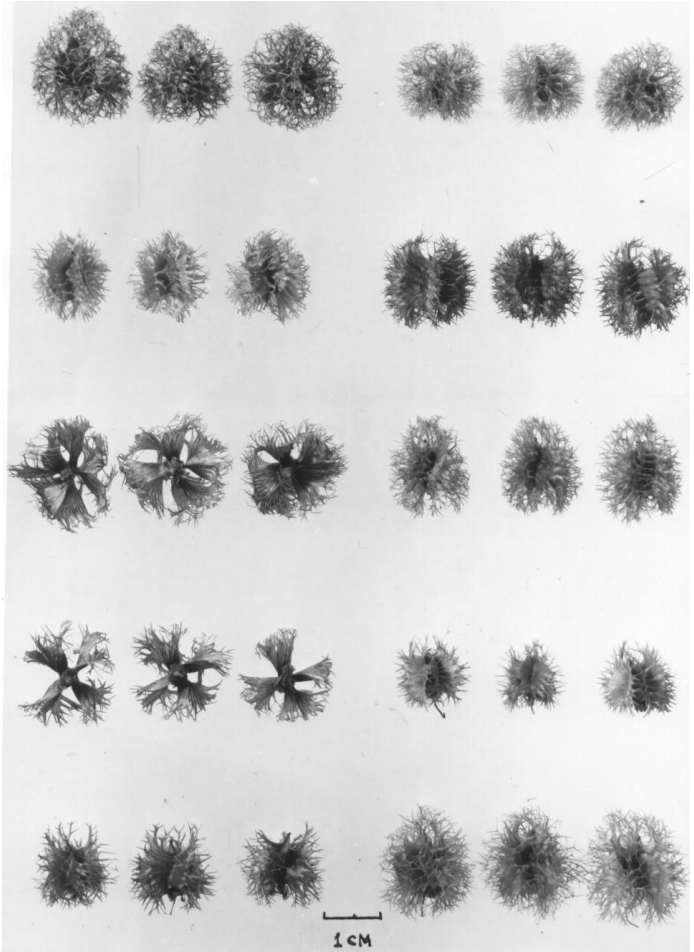
Изменчивость дикорастущих популяций C. leucocladum (Schrenk.) Bunge и C. aphyllum (Pall.) Guerke



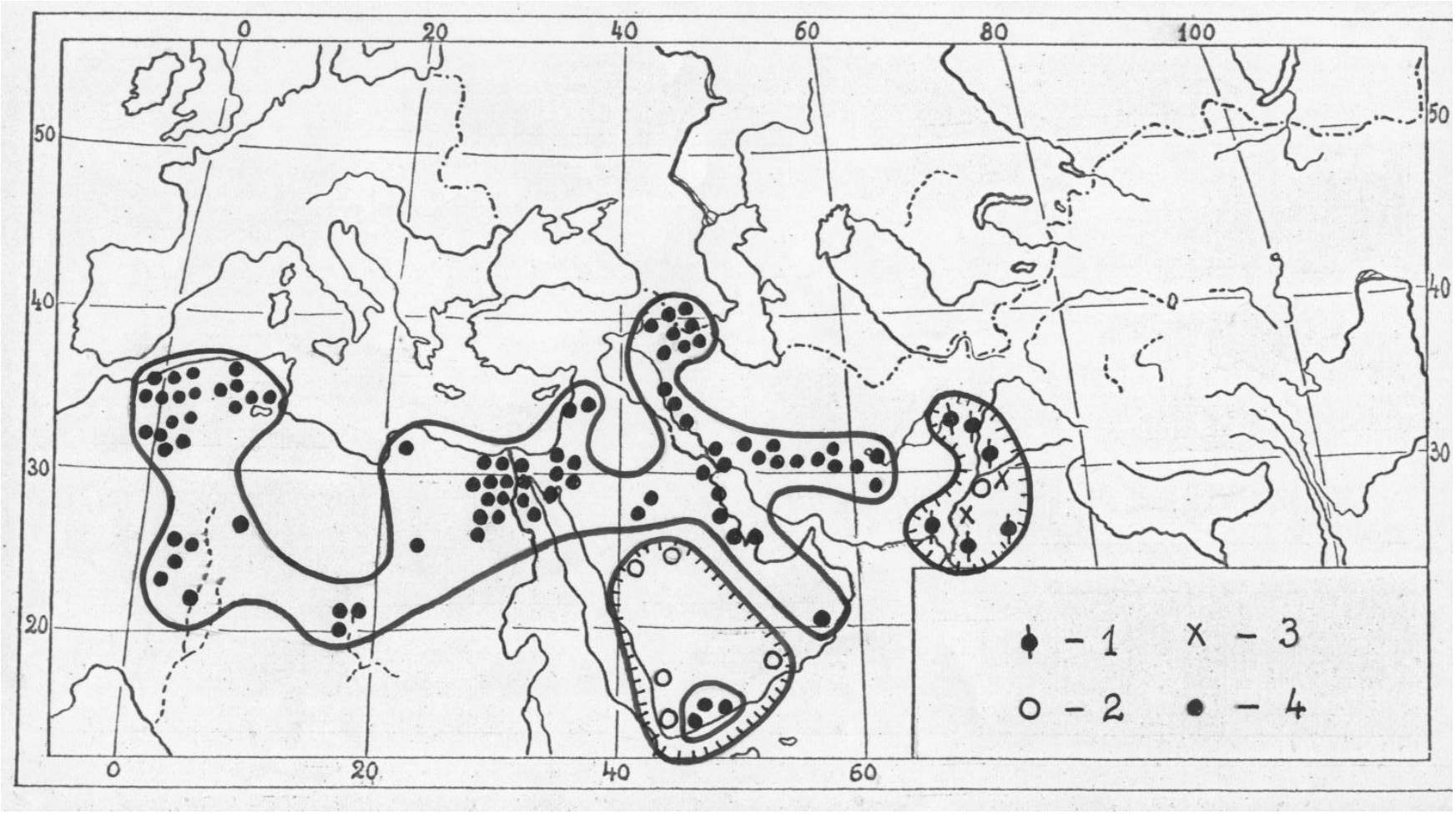
Сверотуранский Calligonum aphyllum (Pall.) Guerke

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 вариабельны 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. microcarpum 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 **Vp = 35-97%**

- Нарушение целостности растительного покрова и наличие межвидовой (интрогрессивной) гибридизации в популяциях приводят к увеличению индивидуальной изменчивости на 11-18 % (Сосков, 1988).

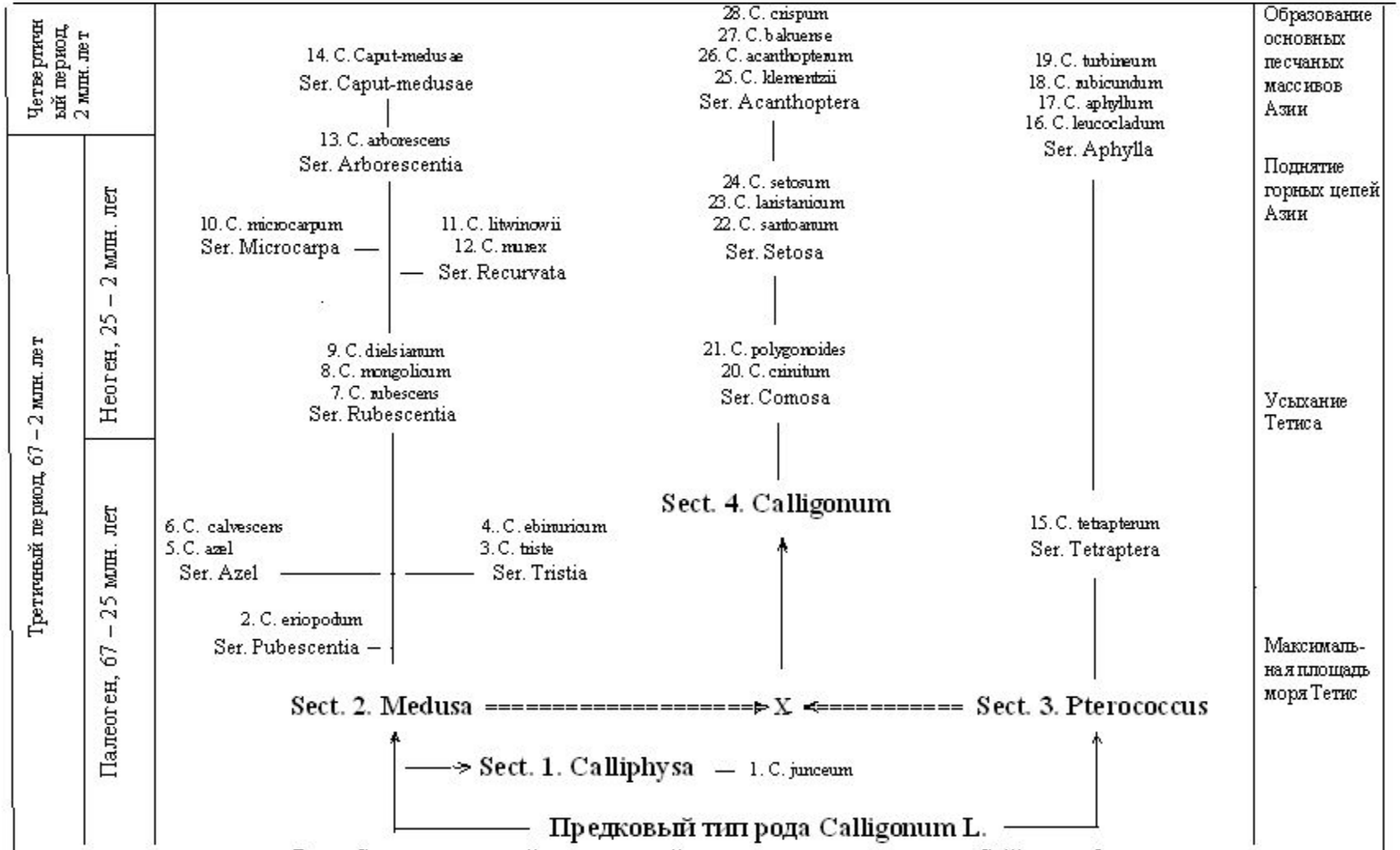
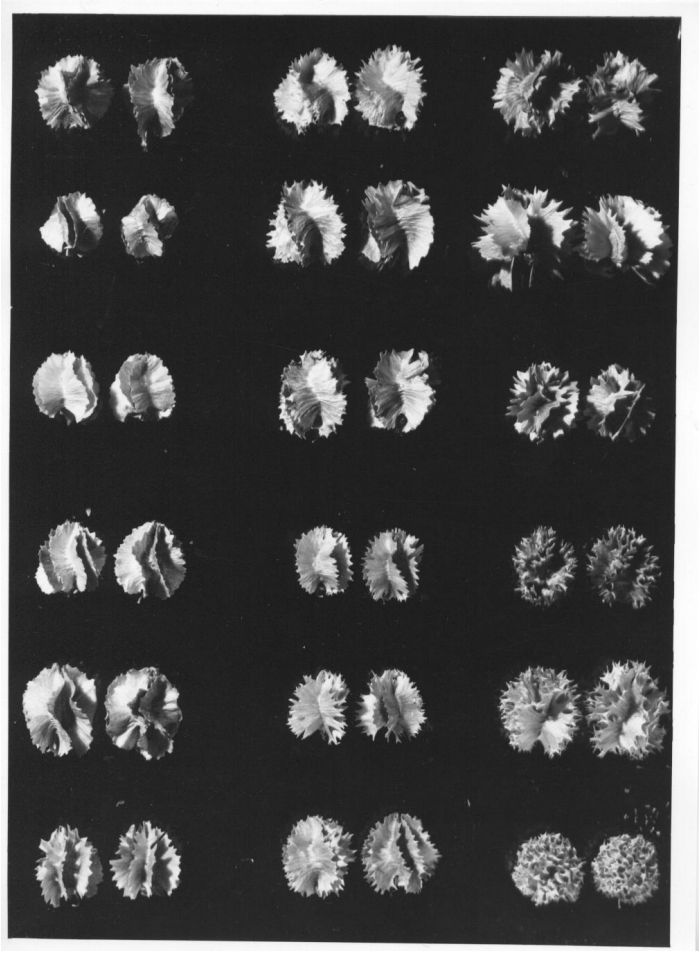


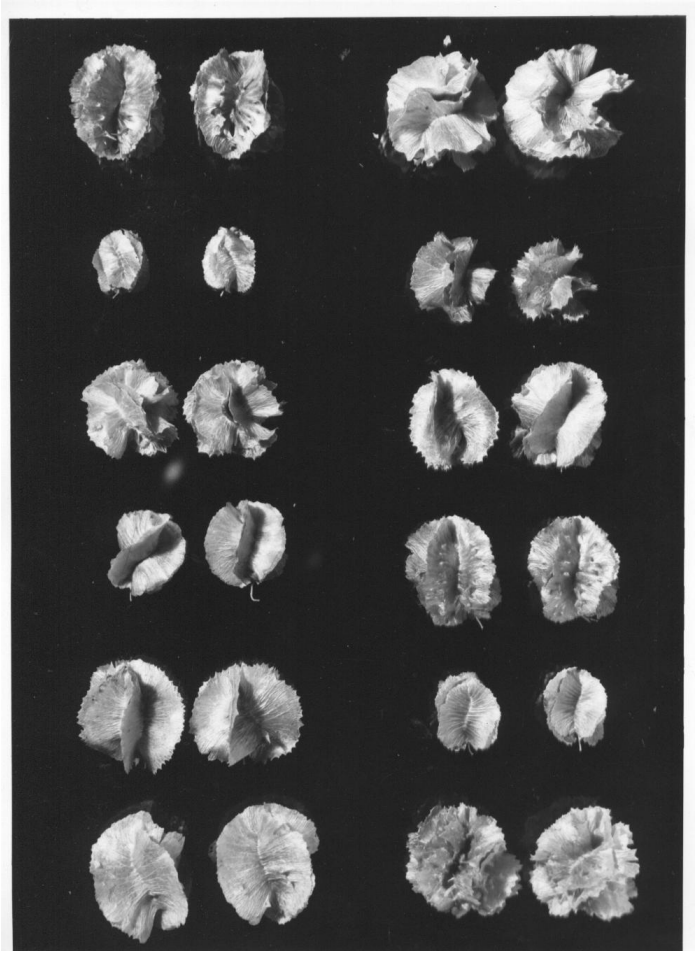
Рис. Схема сериальной и секционной структуры и эволюции рода Calligonum L.

- 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. aphyllum с песков Кумторкале (справа)



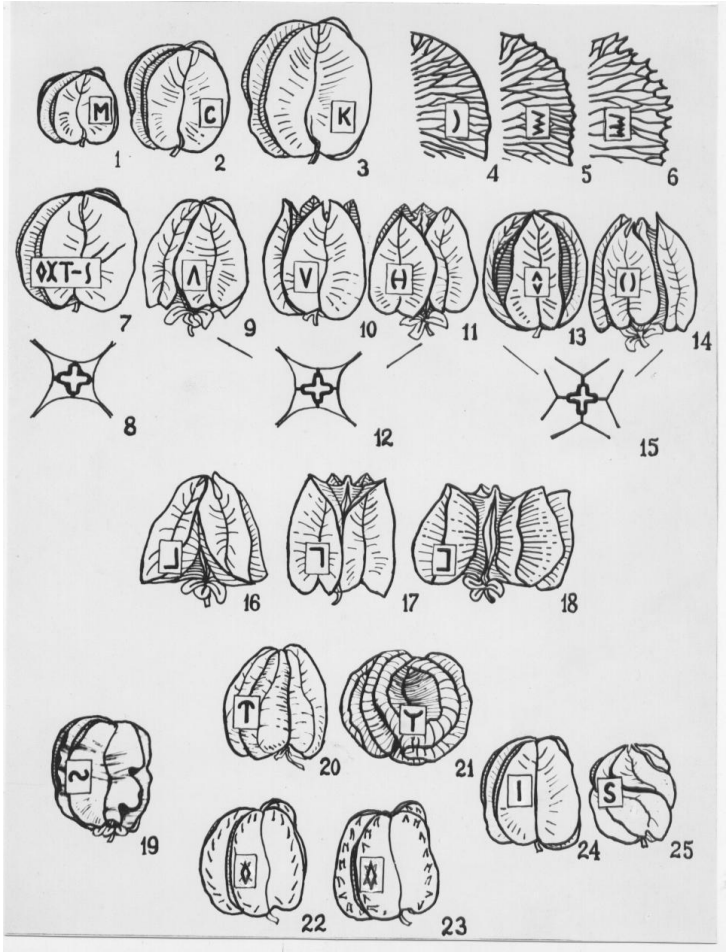


- Коэффициент вариации в условиях естественного произрастания у крайне полиморфных видов C. acanthop-terum, C. aphyllum, C. rubicundum составил Vp = 79-95% и в потомстве одного растения у этих же видов – Vp = 83-98%, что согласуется с законом Гарди-Вайнберга (Сосков, 1988).

. 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 C. eriopodum Bunge – многочисленные деревца на заднем плане

Североприаральский C. murex Bunge – большой песчаный бугор в центре с многочисленными парциальными кустами. Малые Барсуки.

Североприаральский C. 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