

// Чарльз Дарвин и современная биология: Труды Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология (21-23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург).- СПб. : Нестор-История, 2010 б.- С. 311-320.

УДК: 582: 581.9: 576.16 (100)

## **Схема дивергенции Чарльза Дарвина как основа биологических законов**

**Ю.Д. Сосков, А.А. Кочегина**

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства

им. Н.И. Вавилова, РАСХН

190000 Санкт-Петербург, ул. Большая морская, 42-44

[prof\\_soskov@mail.ru](mailto:prof_soskov@mail.ru), [akohegina@rumbler.ru](mailto:akohegina@rumbler.ru)

Посвящается 150-летию со дня выхода в свет  
величайшей работы английского биолога

Чарльза Роберта Дарвина

За 150 лет после выхода в свет работы Чарльза Дарвина (Darwin, 1859) «Происхождение видов» развитие биологии, в том числе и учения о виде, позволило заново рассмотреть отдельные положения этого труда и, в частности, «схему дивергенции» (Дарвин, 1939, с. 353-359). В систематике растительного и животного мира в настоящее время сложилась тупиковая ситуация, заключающаяся в отсутствии ясных разграничительных признаков между географическими и многочисленными экологическими расами, которые свойственны лишь небольшой части всех видов (15-20%), находящихся в активной стадии видообразования и поддерживающихся в этом соотношении естественным отбором (Сосков, Кочегина, 2008; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.). При рассмотрении свойств вида и иерархических подсистем в системе вида Н.И. Вавилова была обнаружена связь между ними и уже известными биологическими законами, которые действуют в пределах определенных таксономических категорий.

**Ключевые слова:** схема и закон дивергенции Чарльза Дарвина, географическая и экологическая расы, дихотомические и политомические разновидности Дарвина.

**Key words:** Ch. Darwin's scheme and divergence law, geographical and ecological races, Darwin's dichotomic and polytomic varieties.

### **Материал и методы**

Свойство видов при дивергенции образовывать только два подвида подтвердилось при многоплановом монографическом изучении, в мировом масштабе, родов *Rhaponticum* Ludw. и *Calligonum* L.; отдельных политипных видов, как *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Trigonella foenum-graecum* L., *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, а также при анализе

подвидовой структуры видов в ряде крупных систематических обработок отдельных родов, выполненных другими авторами для территории РФ и сопредельных стран, что и было подробно рассмотрено ранее (Сосков, 1989, 2007а, 2007б; Дзюбенко, Сосков, Хусаинов, 2007; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.).

Наши выводы нашли подтверждение и в рассмотренной ниже «схеме дивергенции» Чарльза Дарвина. Но для обоснования нового закона дивергенции Ч. Дарвина на уровне вида (Сосков, Кочегина, 2008; 2009а, 2009б; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.), выдвинутого А.П. Хохряковым (1986, 1990) для высших таксонов растительного мира, было еще далеко. Предстояло освоить учение Г. Турессона и Е.Н. Синской и ее учеников об экотипах. На его основе была разработана экотипическая структура *Kochia prostrata*, *Haloxylon ammodendron* (С.А. Mey) Bunge, *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn. и других видов Средней Азии, Казахстана, Монголии с использованием эксперимента, в условиях естественного произрастания и в культуре (Сосков и др., 1990; Дзюбенко и др., 2009 и др.).

При определении ранга таксонов при изучении их по гербариям мира, в природе и культуре использовался в качестве основного географо-морфологический метод Рихарда Веттштейна (1898), усовершенствованный В.Л. Комаровым (1934, 1940), Н.И. Вавиловым (1931), Е.Н. Синской (1948), М.Г. Поповым (1950) и другими авторами. В качестве признаков, помимо основных морфологических, использовались также цитологические, генетические, палиноморфологические, фитоценологические, фенологические, биохимические и другие признаки.

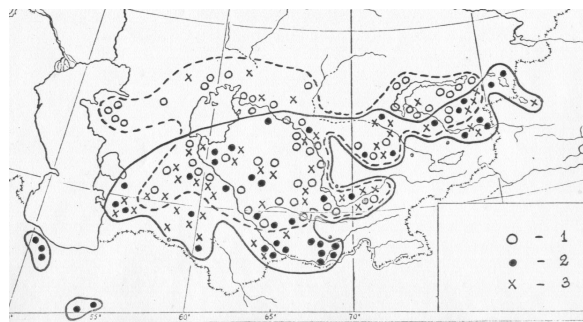
### Результаты исследований

К факту о наличии в политипных видах только двух подвидов мы пришли не сразу. Ведь еще С. Коржинский (1892) и зоолог А. Семенов-Тянь-Шанский (1910) отмечали, что между подвидами всегда наблюдаются переходные формы. Внимательное изучение ареалов политипных видов свидетельствует, что все население вида участвует в образовании двух новых подвидов и видов. Процесс формирования ареалов двух новых видов на первом этапе видообразования происходит на месте, без миграций, в пределах ареала старого вида, что и было отражено еще до нас в литературе (Комаров, 1901; Пачоский, 1925).

Прежде чем начать обсуждение схемы дивергенции Чарльза Дарвина, будет логичным показать наши наработки за 40 лет, касающиеся данного вопроса. В пределах рода *Rhaponticum* Ludw., в котором насчитывается 17 видов, с наиболее проработанным ареалом является субальпийский джунгария-тарбагатай-алтае-саянский политипный вид *Rh. carthamoides* (Willd.) Iljin с двумя подвидами – горным казахстанским subsp. *carthamoides* и саянским subsp. *orientalis* (Serg.) Sosk., которые находятся на средней стадии дивергенции. Между подвидами в горах Алтая проходит широкая полоса

смешанных гибридных популяций. Отдельные гибриды встречаются и в пределах уже обособившихся частей ареалов обоих подвидов (Сосков, 1959, 1963). Различия между подвидами достаточно выражены и заключаются в разной степени опушения и формы придатков листочков обертки корзинки и степени мезофильности листьев. В роде *Calligonum* L., состоящем из 28 видов, насчитывается только пять политипных видов (18 %), каждый из которых представлен также только двумя подвидами: южнотуранский *C.*

*leucocladum* (Schrenk) Bunge на начальной стадии дивергенции по признакам желтой или красной окраски плода (рис. 1); южнотуранский *C. eriopodum* Bunge на средней стадии

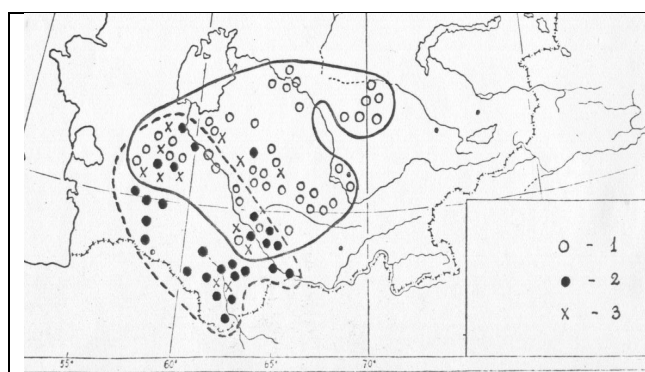


дивергенции по признакам голых или опушенных зеленых веточек и цветоножек (рис. 2); приаральско-южнотуранский *C. acanthopterum* Borszcz. на средней стадии дивергенции по признакам светлосерой или серой с продольными бурыми штрихами

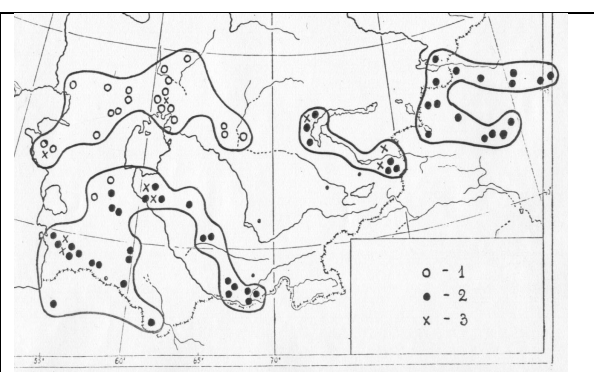
окраской коры и различной степени

**Рис. 1.** Ареал *Calligonum leucocladum* (Schrenk) Bunge: 1 - subsp. *leucocladum* (экотип высокорослый прямой), 2 - subsp. *persicum* (Boiss. et Buhse) Sosk., 3 - subsp. *leucocladum* x *persicum*. Начальная стадия дивергенции.

жесткости крыльев плода; туран-или-джунгарский *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Borszcz. (рис. 3) и аравия-индский *C. crinitum* Boiss. на завершающей стадии дивергенции, уже по большому количеству признаков. Ареалы видов рода вычерчены на основании изучения гербарных материалов 12 гербариев мира (5700 гербарных листов).



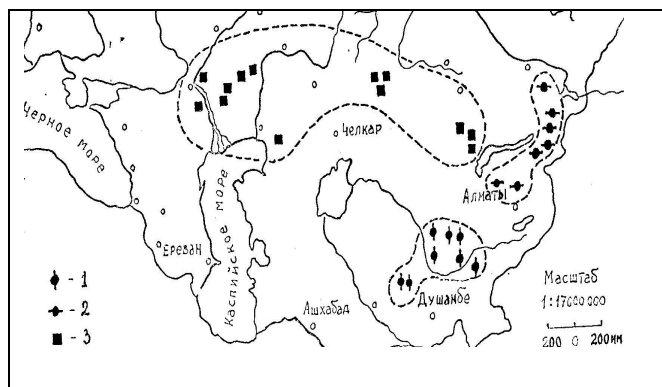
↑ **Рис. 2.** Ареал *Calligonum eriopodum* Bunge: 1 - subsp. *eriopodum*, 2 - subsp. *turkmenorum* Sosk. et Astan., 3 - subsp. *eriopodum* x *turkmenorum*. Средняя стадия дивергенции.



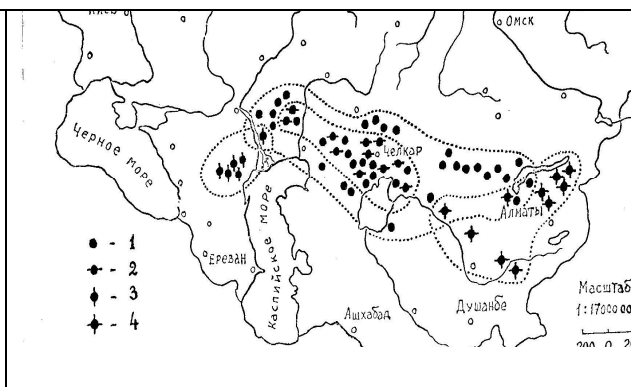
↑ **Рис. 3.** Ареал *Calligonum junceum* (Fisch. et Mey.) Litv.: 1 - subsp. *junceum*, 2 - subsp. *ludmilae* Sosk., 3 - subsp. *junceum* x *ludmilae*. Завершающая стадия дивергенции.

В полупустынном политипном евразийском виде кохии простертой *Kochia prostrata* (L.) Schrad. подвиды находятся на начальной стадии дивергенции. Типовой, простертый, он же зеленоватый подвид *subsp. prostrata* (синоним *subsp. virescens* (Fenzl) Prat.) приурочен к горам и более увлажненным районам северной Евразии, а полупустынный серый подвид (*subsp. grisea* Prat.) распространен в Средней и Центральной Азии. К сожалению, ареалы подвидов этого ценного кормового и лекарственного растения (сверхконцентратор экдизонов) остаются до сего времени не вычерченными. Растения *subsp. prostrata* - зеленоватые, слабо опушенные, с клубочками 1 (2)-цветковыми (**рис. 7**). Растения *subsp. grisea* - серые, сильно опушенные; с клубочками 2-3 (5)-цветковыми (**рис. 8**). На большей части ареала вида произрастают переходные особи между подвидами, которые приобрели экотипическую организацию.

В Средней Азии, Казахстане и Монголии по нашим данным произрастают 13 экотипов кохии простертой. На остальной, большей части ареала кохии простертой, произрастают еще не известные науке экотипы (Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986; Дзюбенко, Сосков, Хусаинов, 2007 и др.). Экотипы кохии в гербарии плохо сохраняются, а в посевах исчезают за три посева. Приводим ареалы экотипов кохии простертой, вычерченные по собственным сборам, насчитывающим около 700 образцов и изученных в посевах (Дзюбенко и др., 2009 и др.) на бывшей Приаральской опытной станции ВИР (Казахстан, г. Челкар Актюбинской области). Экотипы подразделены на три группы популяций, которые соответствуют двум подвидам и переходным формам между ними (**рис. 4-6**).



↑ **Рис. 4.** Распространение экотипов подвида простертого кохии простертой (*Kochia prostrata subsp. prostrata*): 1 – тьяншанский глинистый экотип, 2 – джунгарский солонцовый экотип, 3 – северотуранский солонцовый экотип.



↑ **Рис. 5.** Распространение экотипов подвида серого кохии простертой (*Kochia prostrata subsp. grisea* Prat.): 1 – аральский песчаный экотип, 2 – аральский супесчаный экотип, 3 – калмыцкий песчаный экотип, 4 – южноказахстанский песчаный экотип.

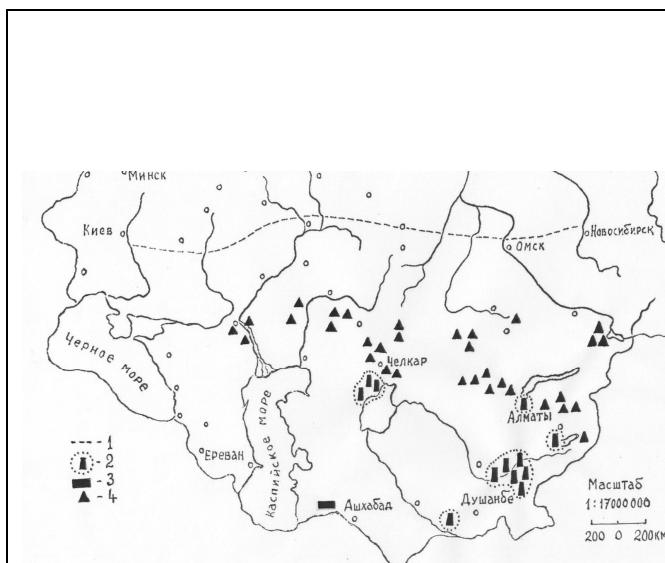


Рис. 7. Subsp. *prostrata* ↑

↑ **Рис. 6.** Распространение каменистых экотипов, занимающих промежуточное положение между подвидами кохии простертой (*Kochia prostrata* subsp. *grisea* x *prostrata*):

- 1 – северная граница ареала кохии простертой по материалам гербария Ботанического института РАН,
- 2 – ферганский каменистый экотип,
- 3 – копетдагский каменистый экотип,
- 4 – северотуранский каменистый экотип.



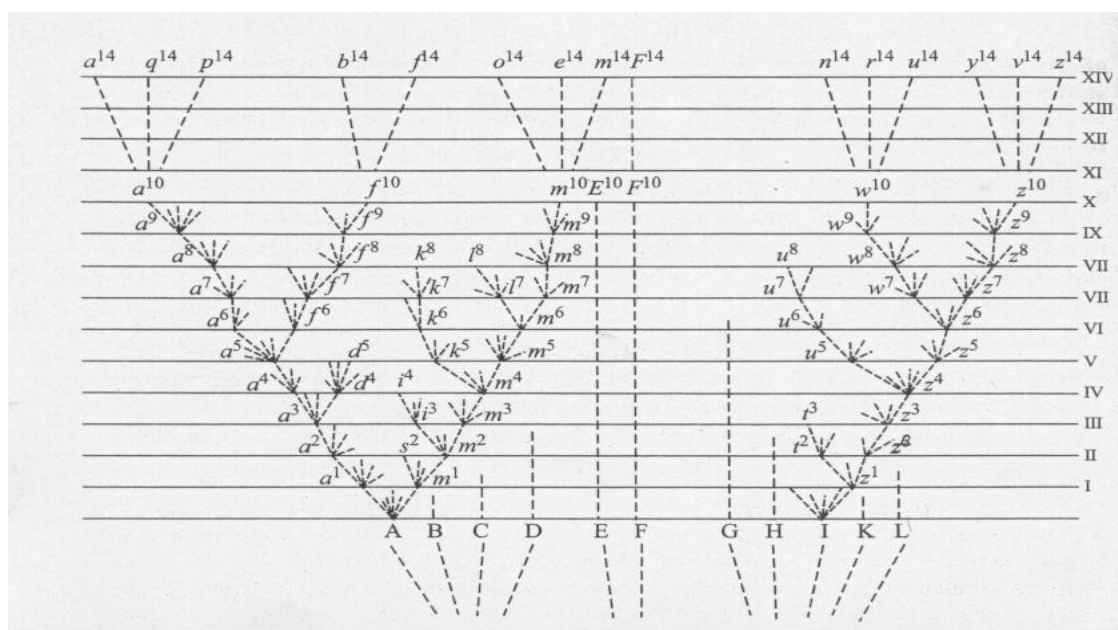
Рис. 8. Subsp. *grisea* Prat. ↑

### Обсуждение

Анализ распределения ареалов подвида политипных видов показывает, что подвиды являются географическими расами, находящимися на различных стадиях истинной дивергенции (Сосков, 1989, 2007а, 2007б; Сосков, Кочегина, 2008; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.). В главе 5 «Законы изменчивости» книги «Происхождение видов» Ч. Дарвин (1939, с. 395) отмечает, что промежуточные особи разновидностей в промежуточной зоне не могут существовать особенно долго, так как они подвергаются

истреблению и исчезают скорее, чем формы, которые они первоначально связывали. Причиной тому является слабая устойчивость промежуточных форм к проникновению других видов, особенно близкородственных. «Но еще важнее то соображение, что во время процесса дальнейшего изменения, в результате которого две разновидности превращаются, как мы предположили, в два совершенно различных вида, эти две разновидности представлены бóльшим числом особей и населяющие бóльшие площади, будут иметь значительные преимущества перед промежуточной разновидностью, малочисленной и живущей в узкой промежуточной зоне».

Ареалы экотипов кохии проростертой соответствуют экологическим расам, налегают друг друга (рис 4-6). В одном ботанико-географическом районе произрастает по несколько экотипов (Синская, 1948; Завадский, 1968; Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986; Дзюбенко и др., 2009 и др.). Образование экотипов, в отличие от подвидов, процесс не дихотомический, а политомический. Экотипы образуют самостоятельную экологическую подсистему в системе вида Н.И. Вавилова, соподчиненную первой подвидовой подсистеме вида (Сосков, Кочегина, 2009 и др.).



**Рис. 9.** Схема дивергенции Чарльза Дарвина (1939).

В главе 4. «Естественный отбор, или переживание наиболее приспособленных» книги «Происхождение видов» (1939) в разделе «Вероятные результаты воздействия естественного отбора путем дивергенции признаков и вымирания, на потомков одного общего предка» (с. 353-359), Дарвин приводит «схему дивергенции», согласно которой в наглядном виде изложена авторская концепция происхождения новых видов, секций и родов путем вымирания промежуточных «политомических» разновидностей и сохранения крайних «дихотомических».

Термин «политомические» разновидности у Дарвина отсутствует. По схеме дивергенции Дарвина они соответствуют коротким прерывистым многочисленным линиям (промежуточным разновидностям), которые появляются только у двух видов (А, I – 18 %) из 11 рассматриваемых (100 %), в каждый заданный промежуток времени в тысячу поколений, обычно быстро исчезают, не доходя отметки в тысячу поколений. Остальные 8 видов, за исключением вида F, в результате конкуренции не производят разновидностей и исчезают через разные промежутки геологического времени не завершив заданный цикл развития в 10-14 тысяч поколений. Согласно нашим многолетним исследованиям экотипов, а также ученых школы Н.И. Вавилова, «политомические» разновидности Дарвина ни чем не отличаются от экотипов. Из схемы дивергенции не видно, чтобы эти разновидности давали бы начало новым разновидностям, подвидам или видам. В то же время общепризнано, что экотипы помогают виду осваивать новые экологические ниши, способствуют расширению ареала и тем самым создают предпосылки для новой дивергенции в противоположных частях большого ареала вида (Синская, 1948; Завадский, 1968; Дзюбенко и др., 2009 и др.).

«Дихотомические» разновидности появляются в схеме дивергенции в 24 раза реже, чем «политомические», продолжают развиваться, дают начало другим, также дихотомически ветвящимся ветвям, в которых узнаются географические расы, то есть подвиды. Таким образом, в схеме дивергенции Дарвина нашли отражение две подсистемы в системе вида Н.И. Вавилова (1931) – географическая подсистема с частичной изоляцией или подвид и экологическая подсистема или экотип (Сосков, 2007; Сосков, Кочегина, 2009). Первая подсистема, согласно нашим данным, поддерживается новым законом дивергенции Ч. Дарвина на уровне подвида, согласно которому у одного вида образуется всегда не более двух подвидов (Сосков, Кочегина, 2008; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008 и др.). Поочередная смена первой и второй подсистем в эволюции вида соответствует закону А.Н Северцова (1967) о чередовании главных направлений эволюции: в нашем случае – чередование подвидов и экотипов, а в схеме дивергенции Дарвина – политомических и дихотомических разновидностей.

Через 14 тысяч поколений по схеме Дарвина вид А произвел 8 новых видов рода, сгруппированных в три группы, состоящие из близкородственных видов. В соответствии с теорией Дарвина образовавшиеся группы родственных видов больше всего напоминают



ряды филогенетически близких видов В.Л. Комарова с взаимоисключающими ареалами, которые с закономерностью обнаруживаются в

нескольких изученных им родах. Недаром, Комаров в работе «Учение о виде у растений» рассматривал «положение Веттштейна» (Wettstein, 1898) о ближайших видах с взаимоисключающими ареалами как «закон Веттштейна» (Комаров, 1940: с. 130, 151, 152), основанный на «дарвиновском законе расхождения признаков» (с. 60, 193, 201).

Два типа изменчивости, выявленные в схеме дивергенции Дарвина, подтверждают предложенную нами схему (**рис. 10**) возможной внутривидовой структуры у полиморфных видов дикорастущих и культурных многолетних кормовых растений (Сосков, Кочегина, 2009).

**Рис. 10.** Схема возможной внутривидовой структуры вида у полиморфных видов: 1 – подсистема с частичной географической изоляцией, 2 – подсистема с экологической изоляцией, 3 – подсистема с отсутствием географической и экологической изоляции.

### Список литературы

Вавилов Н.И., 1931. Линнеевский вид как система. М.;Л.: Сельколхозгиз. 32 с.; Он же, 1931. То же // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 26. Вып. 3. С. 109-134.

Дарвин Ч., 1939. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных пород в борьбе за жизнь. М.; Л.:АН СССР. 831 с.

Дзюбенко Н.И., Сосков Ю.Д., Хусаинов С.Х., 2007. Экотипы вида *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Средней Азии, Казахстана и Монголии // Генетические ресурсы культурных растений в 21 веке: Тезисы докладов 2-й Вавиловской конференции. СПб. С. 21-23.

Дзюбенко Н.И. и др., 2009. Морфология и география экотипов кохии простертой *Kochia prostrata* (L.) Schrad. из Средней Азии, Казахстана и Монголии / Н.И. Дзюбенко, Ю. Д. Сосков, С.Х. Хусаинов, М.Г. Агаев // Сельскохозяйственная биология. Сер. Биология растений. № 5. С. 25-39.

Иванов А.И., Сосков Ю.Д., Бухтеева А.В., 1986. Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана: Справочное пособие. Алма-Ата. 220 с.

Комаров В.Л., 1934. Предисловие // Флора СССР. Т.1. Л. С. 5-8.

Комаров В.Л., 1940. Учение о виде у растений (страницы из истории биологии).- М.-Л. 212 с.; он же, 1944. Изд-е 2-е. 244 с.

Коржинский С.И., 1892. Флора Востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. Т.1. Томск. 227 с.



*Пачоский И.*, 1925. Ареал и его происхождение // Журнал Русского ботанического общества. Т.10. № 12. С. 135-138.

*Попов М.Г.*, 1950. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Проблемы ботаники.- М.-Л. С. 70-108.

*Северцов А.Н.*, 1967. Главные направления эволюционного процесса: Морфологическая теория эволюции. Изд. 3-е. М.: МГУ. 202 с.

*Семенов-Тянь-Шанский А.*, 1910. Таксономические границы вида и его подразделений // Записки СПб. Академии наук. Сер. 8. Т. 25. № 1. С. 1-29.

*Синская Е.Н.* 1948. Динамика вида. М.; Л. 526 с.

*Сосков Ю.Д.*, 1959. К систематике родов *Rhaponticum* Adans. и *Leuzea* DC. // Ботанические материалы Гербария БИН АН СССР. 1959. Т. 19. С. 396-407.

*Сосков Ю.Д.*, 1963. Род Рапонтикум - *Rhaponticum* Adans. // Флора СССР. Т. 28. С. 308-322.

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

*Сосков Ю.Д.*, 2007 а. Методы разграничения видов, подвидов и экотипов при разработке систематики рода *Calligonum* L. // Генетические ресурсы культурных растений в 21 веке: Тезисы докладов. 2-й Вавиловской международной конференции. СПб. С. 196-198.

*Сосков Ю.Д.*, 2007 б. Свойства трех подсистем в системе вида Н. И. Вавилова // Вклад Н.И. Вавилова в изучение растительных ресурсов Таджикистана: Материалы научной конференции, посвященной 120-летию со дня рождения акад. Н. И. Вавилова. Душанбе: Дониш. С. 64-65.

*Сосков Ю.Д., Кочегина А.А., Мальшев Л.Л.*, 2008. Закон дивергенции Чарльза Дарвина - одна из основ географо-морфологического метода систематики // Вестник Петровской Академии. № 11. С. 139-148.

*Сосков Ю.Д. и др.*, 1990. Экотипы пустынных кормовых растений Монголии и их значение для селекции / *Ю.Д. Сосков, Л.Л. Мальшев, Л. Энхтуя, Д. Чалцалням* // Исходный материал кормовых культур и использование его в селекции: Сборник научных трудов по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 137. С. 86-88.

*Сосков Ю.Д., Кочегина А.А., 2008. Развитие представлений о содержании закона дивергенции Чарльза Дарвина // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 3. Петрозаводск. С. 133-136.*

*Сосков Ю.Д., Кочегина А.А., 2009 а. Схема дивергенции Чарльза Дарвина как основа биологических законов // Чарльз Дарвин и современная наука / Сборник тезисов Международных научных конференций. СПб. Фил. ИИЕТ. С. 385-388.*

*Сосков Ю.Д., Кочегина А.А., 2009 б. Свойства иерархических подсистем в системе вида Н.И. Вавилова // Генетические ресурсы культурных растений: Проблемы эволюции и систематики культурных растений. СПб. С. 22-25.*

*Хохряков А.П., 1986. Дихотомическая система высших таксонов растительного мира // Современные проблемы филогении растений. М. С. 26-29.*

*Хохряков А.П., 1990. Система двудольных на основе закона дивергенции // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 95. Вып. 5. С. 87-103.*

*Wettstein R., 1898. Grundzuge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena: von G. Fischer. 64 S. und 7 Karten.*

## **Ch. Darwin's scheme of divergence as a fundamental of biological laws**

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

### **Summary**

The article is devoted to 150 anniversary from the date of publication one of the great books of England biologist Charles Robert Darwin. Development of biology after publication of the book «The origin of species» (Darwin, 1959), including teaching about species is allowed to renovate some aspects of this work, and in particular, «scheme of divergence» (Darwin, 1939, p. 353-359). At present taxonomy of vegetable and animal world endures impasse situation, consisting in the absence of discriminated signs between geographical and numerous ecological races, which are peculiar only to the little part of all species (15-20 %) under stage of the formation of species and supported by the natural selection (Soskov, Kochegina, Malyshev, 2008 and others). When consider species and hierarch subsystem properties in the system of N.I. Vavilov's species, a connection was discovered between them and existing biological laws. The last ones act at the range of certain taxonomic categories. Two types of varietas, dichotomic and polytomic, were

revealed in Ch. Darwin's scheme of divergence. It was based, that dichotomic varietas coordinate with subspecies, and polytomic varietas with hierarch subordinated to them ecotypes. Both types of changeability replace each other in geological time. Ch. Darwin's divergence scheme confirms earlier conclusion made by the authors about objectiveness of the new divergence law of Ch. Darwin on the level of subspecies (Soskov, Kochegina, 2008; Soskov, Kochegina, Malyshev, 2008, and others) and A.N. Severtsov's law about change of the main evolution directions (1967).

Сосков Юрий Дмитриевич

Д.т. 476-10-15, р.т. 314-79-45 вт., четв.

3 января 2010 г.