

ОБЗОРНЫЕ
И ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

УДК 575+57.063

ЗАКОН ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ И СИСТЕМАТИКА

© 2020 г. А. В. Родионов^{1,2,*}, В. С. Шнеер¹, Е. О. Пунина¹, Н. Н. Носов¹, А. А. Гнутиков³

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, 197376 Россия

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия

³Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, 190000 Россия

*e-mail: avrodionov@mail.ru

Поступила в редакцию 30.04.2020 г.

После доработки 24.06.2020 г.

Принята к публикации 30.06.2020 г.

Обсуждается значение Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова для систематики растений. Согласно Закону, линнеевский вид предлагалось рассматривать как динамическую систему эколого-географических рас — наследственных форм, каждая из которых может меняться во времени и пространстве под действием факторов внешней среды, мутаций и в результате рекомбинации аллелей при гибридизации в природе или эксперименте. Виды в природе могут различаться по многим признакам, но скрытый в генотипе спектр потенциальной изменчивости морфологических и физиологических признаков у родственных видов почти одинаков. Родственные рода и виды различаются лишь по немногим признакам (радикалам), которые и являются таксономически значимыми. Выявить радикалы и генетическое родство видов можно раскрыв в эксперименте характерное для данного вида скрытое внутривидовое фенотипическое и генетическое разнообразие. Чем дальше друг от друга виды, тем менее перекрываются спектры изменчивости их фенотипов. Потребовалось время и новые эффективные методы оценки генетического родства растений (такие как кариосистематика, иммуносистематика, GISH, молекулярная филогения), чтобы исследование признаков родства, а не только признаков морфологического сходства стало возможным поставить на службу систематике растений. Для современного этапа исследования параллельной генотипической изменчивости у растений характерно то, что в результате достижений молекулярной филогении и сравнительной геномики появилась реальная возможность изучать феномен морфологически неразличимых, но генетически разнородных (криптических) видов, исследовать степень генетического разнообразия и родства природных популяций морфологически полиморфных видов с широким ареалом.

Ключевые слова: систематика растений, таксономия, молекулярная филогения, криптические виды.

DOI: 10.31857/S0016675820110077

Н.И. Вавилов начинает свои статьи 1922 и 1935 гг., посвященные закону гомологических рядов в наследственной изменчивости, с главы “Эволюция систематики растений”, рассматривая закон, прежде всего, как важное теоретическое новшество в систематике [1, 2]. Вавилов полагал, что настало время реформировать систематику на основе раскрытия внутривидовой изменчивости и новой методологии, основанной на возможностях новых наук — кариологии, генетики и фитогеографии, методологии, названной Н.И. Вавиловым “дифференциальной (аналитической) систематикой, дифференциальной географией” [3]. Однако этот призыв в отечестве нашем был поддержан лишь немногими ботаниками-систематиками, преимущественно теми, кто работал с сельскохозяйственными культурами [4–7]. Большинство ботаников-флористов и систематиков отнеслись к

его идеям скорее равнодушно [8], или не приняли их [9–11].

Поле действия закона гомологических рядов в наследственной изменчивости — это прежде всего линнеевские виды (линнеоны) и роды. Н.И. Вавилов пишет [1, 2], что в результате изучения растений одного вида (вида в широком понимании Линнея, но не в понимании де Фриза или Лотси), собранных в разных точках ареала и, особенно, в результате генетических (гибридологических) исследований, обнаруживаются все новые и новые морфологические и физиологические вариации признаков. Соответственно, линнеевский вид может и должен быть разделен на подвиды, подвиды на разновидности (varieties), разновидности на расы. Генетические исследования последних десятилетий, пишет Вавилов [1, 2], “посягнули на делимость” даже мельчайших морфологических

и физиологических единиц, принятых в систематике (элементарных видов в смысле де Фриза), и установили, что за внешней однородностью могут скрываться разные генотипы. То же самое относится и к животному миру, пишет Вавилов [1]. При этом для внутривидового и межвидового полиморфизма линейного вида им установлены следующие закономерности:

1. Виды характеризуются сходными и параллельными рядами (сериями) наследственной изменчивости.

2. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линейные, тем полнее сходство в рядах их изменчивости.

Напомним данное Вавиловым формальное определение закона рядов гомологической изменчивости (существенное для понимания способов определения границ вида):

$$L_1(a + b + c + d + e + f + g + h + i + k...)$$

$$L_2(a + b + c + d + e + f + g + h + i + k...)$$

$$L_3(a + b + c + d + e + f + g + h + i + k...),$$

где L_1, L_2, L_3 — это радикалы, признаки, по которым линейные отличаются один от другого; $a + b + c + d + e + f + g + h + i + k...$ — прочие варьирующие признаки, такие как цвет и форма колосковых и цветковых чешуй, листьев, стеблей и т.д. Каждый из этих признаков сложен и, соответственно, может быть разделен на две, три или более морфологических и физиологических единиц (аллеломорфов) — например, белая окраска чешуй обозначается a_1 , желтая — a_2 , красная — a_3 , серая — a_4 и т.д. [2]. Каждый из этих аллеломорфов может быть, если необходимо и возможно, представлен в терминах “генотипического состава” (т.е. как аллель определенного гена).

Разделение признаков на свободно варьирующие, не имеющие таксономического значения, и таксономически значимые “радикалы” отражает одну из особенностей изменчивости фенотипа: в природе каждого вида/рода реализуются не все возможные варианты теоретически возможного пространства фенотипической изменчивости [12]. “Запрет — основа закона. Эволюция — движение по разрешенным путям” — писала Р.Л. Берг [13].

То есть, по Вавилову, для систематика признаки должны иметь разный вес: различия между видами/родами определяемы только по немногим существенным признакам — вынесенным за скобки “радикалам”, в то время как все множество иных признаков, оставленное в скобках, при углубленном исследовании окажется по разнообразию вариантов более или менее одинаковым у сравниваемых линейных или у родов, если сравнение идет на межродовом уровне.

Перед нами, с одной стороны, традиционный для классической ботаники прием (см. § 256

“Философии ботаники”): “Знание вида состоит в существенной особенности, которая одна только отличает вид от других [видов] того же рода” [14: с. 178]. С другой стороны, это элемент “новой ботаники” — что такое видовые и родовые радикалы как не “специальное сходство” представителей одного таксона — синапоморфия кладистов [15, 16]?

Обратим внимание на примеры, иллюстрирующие феномен гомологических рядов в наследственной изменчивости, представленные Н.И. Вавиловым в виде таблиц “Общая схема сортовой (расовой) изменчивости видов сем. Gramineae” и “Общая схема изменчивости видов семейства Papilionaceae” [2: с. 24–32]. От этих таблиц один шаг до нумерологической классификации — методологической новинки в систематике конца пятидесятых годов XX в. [17, 18]. В пионерской работе Мичнера и Сокала [17], например, в матрице сравнения были представлены 97 видов и наблюдаемые у них вариации 122 равнозначных признаков.

ВНУТРИВИДОВОЙ ПОЛИМОРФИЗМ И ПРОБЛЕМА ГРАНИЦЫ ВИДА В ГЕНЕТИКЕ И БОТАНИЧЕСКОЙ ТАКСОНОМИИ

Конфликт вавиловской и комаровской школ систематиков растений был отражением одного из этапов в истории биологии: с определенного момента концепция вида как объекта исследования стала предметом интереса не только систематиков-натуралистов — зоологов и ботаников, к ней обратились представители экспериментальных наук — генетики, работающие с модельными объектами, такими как *Drosophila*, и селекционеры, работающие с немногочисленными, но полиморфными видами культивируемых растений [19].

Основанное на законе рядов гомологической изменчивости понимание линейного вида как многокомпонентной и динамичной системы эколого-географических рас, наследственных форм, изменяющихся во времени и в пространстве под действием внешней среды, мутаций и расщепления гетерозигот при гибридизации [3], требовало от исследователя всестороннего изучения изменчивости и наследственности объекта исследования (вида или рода). Такой подход, направленный на раскрытие в эксперименте внутривидового фенотипического и генетического разнообразия объекта исследования, лежал в основе ежедневной практической деятельности генетиков и селекционеров и был по достоинству ими оценен [4, 5, 7, 20–24]. Изучение, включая разработку таксономии и систематики, возделываемых (культурных) видов — особое поле деятельности, в котором большое число специалистов разного профиля (генетиков, селекционеров, биохимиков, физиологов растений, цитологов, сейчас еще и молекулярных генетиков) исследуют небольшое число

экономически значимых видов. При этом нередко они обладают представительными, собранными во всевозможных точках ареала генетическими коллекциями, образцами, отражающими едва ли не весь генетический потенциал вида, банками семян и живых растений, на основе которых можно составить репрезентативную выборку, объективно отражающую генеральную совокупность — ситуация уникальная, недоступная академическим ботаникам-флористам [24: с. 311].

Взгляды на границы вида и принципы таксономии “не-систематиков”, генетиков и селекционеров, работающих с модельными объектами и культивируемыми видами растений, оказались не согласными с взглядами флористов, знатоков био-разнообразия дикорастущей флоры, т.е. как раз тех естествоиспытателей, для которых определение границ таксонов и их корректное описание было задачей и делом повседневной практики [11, 19]. Первопричину разногласий в подходах к проблеме вида и к определению границ вида “экспериментаторов” и “натуралистов”, разногласий, породивших полемику, иногда довольно острую, очень точно подметил П.В. Терентьев: “Мы стремимся сделать систематику полнокровнее, вводя все новые сорта признаков: учет фертильности, экологию, цитологические и биохимические данные и т.п. Это, конечно, хорошо, но вспомним практику жизни: из 2–3 млн уже описанных видов организмов подавляющее число известно нам только по морфолого-географическим признакам, а более подробно исследованные составляют долю порядка сотой процента этого числа” [25]. Действительно, столетиями основными объектами исследования в ботанике были малоприспособленные для экспериментальных манипуляций образцы растений в гербарных коллекциях, основным методом — сравнительно-морфологическое исследование гербарных образцов, обогащенное бесценным опытом наблюдений “образов растений” в живой природе [26]. Конечно, результаты сравнительного анатомо-морфологического исследования коллекционных образцов по возможности дополнялись данными палинологии, элементарной фитохимии, для немногих объектов — результатами серологических и эмбриологических исследований, относительно часто — результатами подсчета числа хромосом в кариотипе [26]. Но лишь немногие роды и виды были изучены таким образом. Бытие определяло сознание. С.В. Юзепчук [11: с. 131, 132] писал в этой связи: “Как бы ни подходили к изучению видовой категории другие дисциплины, как бы они ни понимали и ни определяли вид, их точка зрения, если только они игнорируют задачи и требования флориста, для последнего не только неприемлема, но и мало интересна. (...) Так, флорист непременно отметит как ненужную для него концепцию вида, провозглашающуюся Лотси (Lotsy, 1916) [27], который определял “настоящий”, или “истинный” вид в качестве совокупности особей одинакового строения, не

способных образовывать более одного рода гамет, ибо длительное существование таких “видов” возможно (...) лишь в культуре при условии гибридного анализа и при постоянном контроле экспериментатора. Не может он согласиться и с концепцией ряда авторов (...) (как большинство генетиков) (...) относящихся к одному виду все формы, скрещивающиеся между собой в природе или могущие быть скрещенными друг с другом в культуре, давая плодовитое потомство, как бы эти формы ни отличались друг от друга морфологически, эколого-географически или по своему происхождению (Dobzhansky, 1939 [28]; Hiesey et al., 1942 [29] и др.). Не встанет флорист и на точку зрения тех авторов, которые выдают за особые виды формы, не отличающиеся от какого-либо вида по всем этим показателям, но в то же время не способные с ними скрещиваться в силу, например, отличий в хромосомном аппарате (так называемые скрытые виды, или “cryptic species” Дарлингтона; см. о них у М.А. Розановой, 1940, с. 308 [30]). Не согласится он и со взглядами тех авторов, которые, определяя вид как “систему” биотипов, генотипов или экотипов (Синская, 1931, с. 2–9 [31]), как бы отказываются признать за виды такие “угасающие” формы, как *Ginkgo biloba* L. или подобные ей архаичные типы (*Sequoia gigantea* Endl., *Microcycas calocoma* A. DC.) только потому, что они таких “систем” не образуют (Синская, 1931, с. 38 [31])”.

Пожалуй, все были согласны, что важнейшим критерием для признания какой-то группы особой видом является наличие явственного hiatus (морфологического, кариологического или репродуктивного) между этой общностью и иными объектами [1–3, 10, 11, 20, 31, 32]. Проблема состояла в том, что не было и не могло быть согласия каким признакам надо придавать больший вес, а какими пренебрегать при определении границ вида. Существенные аргументы были у генетиков. Еще у Пеннета [33: с. 153] было сказано: “Не внешние признаки образуют существенное отличие одного вида от другого. (...) Видимыми признаками систематик пользуется для классификации различных форм животной и растительной жизни; иного выбора у него нет. Но не следует забывать, что эти признаки часто вводят в заблуждение. Пока их не спаривали, *Euralia wahlbergi* и *E. mima* считались вполне прочными видами и вряд ли можно сомневаться, что многие признанные виды не выдержат испытания, как только мы получим возможность подвергнуть их опытам скрещивания¹. Менделизм помог нам выяснить, что видовые признаки могут быть лишь случай-

¹ *Euralia* — сейчас *Hypolimnas* — род дневных бабочек из семейства нимфалид (Nymphalidae). Суть аргумента Пеннета сводилась к тому, что эксперименты по разведению природных форм рода *Euralia* показали, что обе морфы могут быть рождены одной самкой [37, 38].

ными для вида, истинный же критерий для установления вида — бесплодие”.

Вид — это группа особей репродуктивно изолированных от других таких же групп — такой взгляд стал господствующим в генетике и, пожалуй, в зоологии после формулирования синтетической теории эволюции (СТЭ) [28, 34]. Согласно СТЭ, дивергенция популяций начинается только тогда, когда они становятся репродуктивно изолированы. Поскольку у растений способность давать плодovitое потомство сохраняется десятки миллионов лет со времени начала дивергенции двух филогенетических линий [35, 36], принятие ботаниками критерия скрещиваемости как естественной границы “биологического” вида привело к тому, что в одном “биологическом” виде объединялось большое число морфологически в той или иной степени разнообразных природных рас, иногда географически разобшенных, в других случаях симпатрических или клинально изменчивых по широкому ареалу. В качестве примера можно привести предложенную Ладизинским систему рода *Avena* на основе критерия скрещиваемости. В базе данных “The Plant List: a working list of all plant species” на 2012 г. признано действительно существующими (accepted) 35 видов и подвидов *Avena* [39]. Ладизинский показал, что многие из них свободно скрещиваются и дают жизнеспособное потомство; морфологические различия между “морфологическими” видами незначительны или являются признаками, которые менделируют при скрещивании и определяются одним—двумя генами. В результате все разнообразие “морфологических” видов *Avena*, по мнению Ладизинского [40: р. 13], следует свести к 12 “биологическим” видам.

У зоологических объектов репродуктивные барьеры выражены более отчетливо, проявляются более наглядно. Вероятно, и по этой причине закон Вавилова был услышан и поддержан прежде всего зоологами [41, 42], для которых взгляд на вид как на систему внутривидовых морфологически различных рас был привычен [43, 44]. Для того чтобы описывать внутривидовое разнообразие, в таксономию уже были введены понятия и термины *varietas*, *subvarietas*, *proles*, *subspecies*, *forma*, *modifications*, *races*, *ecological races*, жорданоны, элементарные виды де Фриза, чистые линии, критические формы [43]. С морфологическим разнообразием староместных сортов постоянно сталкивались в прикладной ботанике. В частности, Р.Э. Регель был сторонником учета и детального описания внутривидовой эколого-географической и сортовой вариабельности видов. К 1915 г. им было описано еще 54 разновидности ячменя к 13 ранее известным [45: с. 23—25]. Интерес к раскрытию изменчивости местных сортов Регель передал сотрудникам “Бюро по прикладной ботанике”, в дальнейшем этот методический прием оказался

созвучен с вавиловским представлением о виде как системе внутривидовых полиморфных форм и получил развитие у авторов, занимающихся систематикой культурных растений.

Приведем пример описания одной из форм пшеницы: *Triticum aestivum* subsp. *hadropyrum* convar. *inflatum* subconvar. *inflatum* var. *albinflatum* f. *albinflaticapitatum* (Udacz.) Udacz. — это вид Пшеница мягкая, образец, относящийся к одному из двух подвидов — азиатский подвид (subsp. *hadropyrum*), в пределах этого подвида выделены три разновидности — этот образец относится к convar. *inflatum*, в пределах этой разновидности выделяют две подразновидности — наш образец относится к одной из них — subconvar. *inflatum*. В пределах этой подразновидности выделяют 42 варианта, наш образец относится к одному из них — var. *albinflatum*, ну и в пределах этого варианта предложено учитывать две формы — f. *albinflaticapitatum* с булавовидными колосьями и f. *falsealbidium* с колосьями переходной формы от инфлятного к обычному типу [46]. Подобное иерархическое описание с детальной фиксацией внутривидовых таксонов нескольких уровней созвучно интересам прикладной ботаники с ее потребностью в учете и описании морфологического разнообразия многочисленных культиваров.

Концепция политипического, выделяемого на основе критерия скрещиваемости (биологического), вида не была принята ни отечественными, ни европейскими систематиками-флористами. С точки зрения ботаников, исследующих биоразнообразие дикорастущей флоры, объединение нескольких линнеевских видов на основании критерия “жизнеспособное плодovitое потомство при скрещиваемости в эксперименте” и снижение таксономического ранга многих линнеевских видов до уровня подвидов, разновидностей и форм вело к “пульверизации” самого понятия “вид” — все это называлось “German fashion in classifying” [47], или “ашерсоновщиной” [11]. Так, по правилам “Flora Europaea” единственным таксоном подвидового ранга, описание которого допускалось, был подвид, отвергалась любая формальная обработка (таксономия) вариаций рангом ниже подвида, упоминание при описании видов и подвидов таких “вариаций” могло иметь место только если были основания думать, что таксономический ранг их может или должен быть повышен до ранга вида или подвида [48: с. XXVI]. В приложении к практическим задачам изучения флоры и фауны принятие политипической концепции “биологического” вида приводило к тому, что многие ранее описанные флористами виды, пониженные в статусе до подвидов, разновидностей или форм, могли оказаться без должного внимания со стороны коллекторов и природоохранных структур, а то и вовсе выпасть из поля зрения исследователей [11, 49]. С другой стороны,

неоправданным и излишним, с точки зрения академических ботаников, выглядело отражение в номенклатуре внутривидовых таксонов несущественных деталей внутривидового морфологического разнообразия: § 310 “Философии ботаники” гласил: *Varietates levissimas non curat botanicus* — в русском переводе “О мельчайших разновидностях пусть ботаник не печется” [14: с. 212], но, обратим внимание, в оригинале *varietates levissimas* — разновидности не только мельчайшие, но и несущественные — (авт.).

С точки зрения флористов очевидным недостатком концепции политипического вида было отсутствие ясно обоснованной методологии разделения вида на подвиды, вариации, формы и т.д. Спекулятивное на том уровне развития сравнительных исследований, всегда глубоко индивидуальное представление о степени взаимного родства выделяемых подвидов и вариаций могло быть пересмотрено другим систематиком на основании уже новой “экспертной оценки” [25, 49]. Обращалось внимание и на отсутствие международной системы учета описанных внутривидовых таксонов и их авторов, подобной справочнику “Index Kewensis”, что вело к лавинообразному разрастанию синонимии — появлению разных названий у одних и тех же (в генетическом смысле) форм, вариаций, разновидностей, названий, предлагаемых все новыми и новыми авторами, находящимися в неведении, что эта общность кем-то уже названа [49].

Именно взгляды интерпретаторов вавилонского взгляда на вид, подчеркнуто внимательных к внутривидовому полиморфизму, казались В.Л. Комарову совершенно неприемлемыми: “Того, что Н.И. Вавилов говорит о морфофизиологической системе, как-то не заметили, а то, что он говорит о системе соподчиненных форм — восприняли” [10: с. 205]. Так, зоолог академик Л.С. Берг в статье, специально посвященной ботанической номенклатуре и понятию вида в биологии, писал: “если по диагностическим признакам географическая наследственная форма постепенно переходит в другую, то мы имеем дело не с двумя видами, а с видом и подвидом” [50]. Однако ботаники-систематики считали подобный акт таксономического “соподчинения” одной эколого-географической расы, описываемой как “подвид вида”, другой природной расе, рассматриваемой как “вид” или “типовой подвид”, трудной для обоснования спекуляцией [11, 49].

Напротив, систематики-флористы при определении границ видов придерживались концепции “монотипического” вида, основанной на “камчатском афоризме” В.Л. Комарова: “вид — это морфологическая система, помноженная на географическую определенность” [10: с. 60]. Комаровская концепция монотипического вида бы-

ла положена в основу таких фундаментальных изданий как “Флора СССР” [9] и “Злаки России” [51]. В соответствии с этой концепцией природные расы, которые в ботанике принято считать “хорошими” видами, отличаются от других природных рас морфологически и имеют особые ареалы. Есть виды с высоким внутривидовым разнообразием в пределах ареала распространения вида (каждый из морфологических вариантов не имеет особого ареала), но если у двух сравниваемых групп растений разная морфология и ареалы их различны — это достаточное основание, чтобы считать эти растения двумя линнеевскими видами.

На первый взгляд кажется, что комаровская концепция вида не учитывает критерия скрещиваемости при разделении множества природных популяций на виды. Это не так. Вследствие привязанности растений к субстрату именно географическая изоляция является существенным действующим механизмом презиготической изоляции в мире растений. Например, дивергировавшие от общего предка после разделения континентов Северной Америки и Европы два вида платанов *Platanus occidentalis* L. на востоке Сев. Америки и *P. orientalis* L. в Южной Европе не менее 60 млн лет были репродуктивно изолированы друг от друга, имели разные ареалы, они отличаются по морфологии и вполне удовлетворяют критериям “линнеевского” и “биологического” видов. Когда после открытия Америки *P. occidentalis* был завезен в Европу, оказалось, что оба вида сохранили способность при гибридизации давать плодовитое потомство, известное как вид *P. acerifolia* (Aiton) Willd. Гибридные по происхождению *P. acerifolia* распространены сейчас по окраинам дорог и в городах всей Европы [45: с. 463]. Пример этот важен, поскольку отражает динамическое состояние видовой состава флоры и связанные с этим таксономические проблемы — появление в Европе *P. occidentalis*, а затем и плодовитых гибридов *P. occidentalis* × *P. orientalis*, свободно скрещивающихся между собой и с родительскими видами, означало, что во флоре Европы появился новый интрогрессивно-видовой комплекс (термин Р.В. Камелина: [26], с. 176; [52]), отдельные элементы которого по морфологии различаются друг от друга, уклоняясь в сторону того или иного предка. Часто такие гибриды рассматриваются систематиками как отдельные виды (в нашем примере если митохондриальная ДНК происходит от *P. occidentalis*, растение определяли как *P. densicoma* Dode, а если мтДНК происходила от *P. orientalis* — растение относили к *P. hispanica* Münchh. [53]). Новые сообщества из ранее репродуктивно изолированных видов, но сохранивших способность скрещиваться видов возникают не только при участии человека, но и как следствие изменения климата. Так, в Восточной Европе после отступления ледника сомкнулись и частично перекрылись ранее разде-

ленные ледником ареалы ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) и ели сибирской (*P. obovata* Ledeb.). Природные гибриды между этими двумя видами, уклоняющиеся в сторону то одного, то другого предка, распространены на пространстве, протянувшемся с запада на восток на 1000 км и с севера на юг на 300–500 км. Гибридные расы носят название ели финской (*P. fennica* Kom.) – считается, что это молодой, не до конца сформировавшийся гибридогенный вид [54]. Подобных примеров много. Вывод очевиден: особенности биологии растений таковы, что у них способность к отдаленной гибридизации при повторном совмещении ареалов сохраняется в течение миллионов лет, поэтому видовой статус репродуктивно изолированных вследствие географической изоляции или из-за разного времени цветения, или вследствие склонности к самоопылению “морфологических” видов не ставится ботаниками под сомнение только потому, что в эксперименте при их скрещивании можно получить жизнеспособное и плодovitое потомство, поскольку в дикой природе эти виды дивергировали, накопили морфологические отличия (что, собственно, и позволило рассматривать их как разные виды), когда они были репродуктивно изолированы друг от друга.

Имеющее место расхождение во взглядах между систематиками академическими и теми, кто работает с культурными видами, на необходимость и допустимость таксономического оформления иерархически организованных внутривидовых форм, с одной стороны, объясняется тем, что в прикладной ботанике невозможно использовать критерий – особый ареал – для выделения в составе “биологического” вида части морфологических вариантов, заслуживающих описания как “монотипный” вид в понимании В.Л. Комарова. С другой стороны, у культиваров, собранных в разных географических точках в экспериментах по гибридизации проявляются все новые и новые комбинации аллеломорфов, без учета которых в прикладной ботанике не обойтись. Культивары и дикорастущие виды живут в разном правовом поле, по разным законам таксономии.

ПОИСКИ НОВОЙ МЕТОДОЛОГИИ В БОТАНИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКЕ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ СИСТЕМАТИКА

Как уже сказано, по мнению Н.И. Вавилова раскрытие внутривидовой эколого-географической изменчивости видов должно было вывести систематику на новый уровень, названный им “дифференциальной (аналитической) систематикой, дифференциальной географией” [3: с. 22, 23]. Для растений, у которых проблемы систематики и номенклатуры осложнены широким распространением межвидовой гибридизации и полиплоидии [32, 36, 52–57], для определения места

вида в системе рода большое значение имели аналитические работы, в которых удавалось раскрыть происхождение геномов полиплоидных видов. Такой метод был развит в Японии Х. Кихарой [58]. Примерно в это же время сходные идеи стали развиваться в США. Новая методология систематики, которую назвали экспериментальной систематикой или биосистематикой, сформировалась в кругах исследователей, работающих с “модельными” объектами генетики, среди которых были и некоторые интересные для генетиков дикорастущие виды растений. Начало этому направлению в ботанике было положено работами Эрнста Бэбкока и Михаила Навашина. М.С. Навашин и Э. Бэбкок первоначально были объединены идеей – найти “растительную дрозофилу”² – такой вид растений, который бы при коротком жизненном цикле имел мало хромосом в геноме и мог стать модельным объектом генетики растений. С этой целью М.С. Навашин приехал в 1927 г. в лабораторию Э. Бэбкока и привез с собой серию искусственно полученных и природных мутантов *Crepis*. Он развернул в лаборатории Бэбкока сравнительные исследования кариотипов разных видов и природных рас *Crepis*, анализировал поведение хромосом в межлинейных скрещиваниях. На основании сходства кариотипов и поведения хромосом у гибридов делались выводы о близости изучаемых природных рас – это был новый, экспериментальный подход к построению “естественной”, обоснованной с точки зрения генетики, системы рода. Исследование нашло свое завершение в монографии, посвященной систематике рода *Crepis* L. [61]. Затем к развитию идеологии и методологии этого направления в систематике приложили свои руки и головы ученики Бэбкока Дж.Л. Стеббинс, Дж. Клаусен, Д. Кек [62] и группа молодых ботаников, генетиков и эволюционистов из других лабораторий, среди которых заметное место занимали молодые генетики родом из России – Феодосий Добржанский и Михаил Лернер [63]. Группа сначала называлась “Linneans” или “Linnean Club”, но вскоре, в 1935 г., Бэбко-

² В начале 1930-х гг. той же целью – найти “растительную дрозофилу” заинтересовался директор Ботанического института АН СССР Б.А. Келлер, поручивший цитологическое исследование Н.Н. Титовой: “Ботаническим институтом Академии наук по инициативе акад. Б.А. Келлера было предложено мне провести цитологическое исследование некоторых эфемеров, собранных Эльтонской экспедицией в 1932 и 1933 г. Основной целью этого исследования было найти “растительную дрозофилу”, т.е. такой объект, с которым можно было бы проводить генетические исследования, в таком же быстром темпе, как это допускает *Drosophila*. (...) Для облегчения изучения групп сцепления он [объект] должен обладать небольшим числом хромосом. (...) В результате настоящего кариологического анализа всех перечисленных видов можно прийти к заключению, что единственным пригодным для поставленной цели объектом является *Arabidopsis thaliana* с $2n = 6$ ” [59]. В действительности у *A. thaliana* $2n = 10$ [60].

ком было предложено для группы и для нового, развиваемого ими направления имя “The Biosystematics” [63]. Суть нового направления – биосистематики – состояла в комплексном кариологическом, гибридологическом, биохимическом и морфолого-анатомическом исследовании объектов. Декларировалось, что только таким образом можно создать естественные (филогенетические) системы таксонов и изучить генетические механизмы видообразования. С 1950-х гг. эти идеи получили признание и среди ботаников [64–66].

Среди методов, на которых строилась биосистематика, первоочередное место по частоте использования в практике систематики, да, пожалуй, и по эффективности, занимала кариосистематика. Пионерской работой в этой области было исследование Л.Н. Делоне “Сравнительно-кариологическое исследование нескольких видов *Muscari* Mill.” [67]. Важность и значение кариологических данных в систематике вскоре стало очевидным [68, 69]. Можно привести такой пример: Н.Н. Цвелев, проводя ревизию рода *Colpodium* Trin., исключил из него 19 видов, после чего разделил оставшиеся в бывшем роде *Colpodium* виды на четыре самостоятельных рода, руководствуясь, прежде всего, основным числом хромосом в геноме: *Colpodium sensu stricto* Tzvel., $x = 2$; *Catabrosella* Tzvel., $x = 5, 6, 7, 9$; *Paracolpodium* Tzvel., $x = 7$; *Hyalopoa* Tzvel., $x = 7$ [70, 71].

Общее правило, которое было положено в основу кариосистематики, – каждый вид животных и растений имеет характерный для него набор хромосом (кариотип); морфология хромосом и число хромосом в кариотипе у родственных видов, как правило, близки или идентичны, а отдаленные виды в той или иной степени различаются [67–69]. Не будет преувеличением сказать, что в ботанике число хромосом в кариотипе вида стало одной из основных характеристик вида. Возник даже особый жанр публикаций: статьи, в которых нет описаний кариотипов, нет иллюстраций – только названия видов, место сбора образцов и число хромосом в кариотипе. До сих пор в “Ботаническом журнале”, в журналах “Taxon”, “Turczanowia”, “Botanica Pacifica” есть особый тематический раздел: “Числа хромосом”. В этом же стиле создаются справочники, содержащие только сведения о числе хромосом в кариотипе [60, 72, 73]. Есть и соответствующая база данных (<https://www.iaptglob.org/chromosome-data>; <http://ccdb.tau.ac.il/>).

Открытой проблемой для систематики растений до сих пор остается проблема таксономического уровня так называемых “цитотипов” – обнаруженного у 12–16% растений феномена – популяции морфологически неразличимых растений одного “таксономического вида” могут иметь разный уровень пloidности [74]. В ряде случаев, прежде всего когда удастся показать, что разные

цитотипы имеют пусть незначительные, но различия в морфологии и разные ареалы, их признают разными видами, в других они рассматриваются как очередной пример несущественной внутривидовой варибельности признаков [74]. Проблема генетического родства цитотипов в самых разных видах несомненно требует исследования методами сравнительной геномики.

Еще одним инструментом экспериментальной систематики в “домолекулярно-биологическую эру” был серологический (иммуносистематический) метод [75]. В этом случае родственные отношения таксонов оценивались по тому, взаимодействовали ли с их белками (по большей части это были запасные белки семян) антитела, полученные после введения кроликам белков некоторых тестерных видов. Метод иногда применяли на уровне макротаксонов [76], но наиболее результативным он был в сравнительных исследованиях на внутрисемейственном уровне, при изучении родства родов и видов [77, 78], особенно видов культурных растений и их родичей [79, 80].

Постепенно трансформируясь, со временем экспериментальная систематика как направление исследований включила в себя приемы и подходы популяционной генетики [64–66], затем молекулярную цитогенетику, геногеографию и молекулярную филогению [81–83]. С появлением молекулярной филогении экспериментальная систематика, несомненно, стала доминирующим направлением современной систематики растений. По спектру объектов, к которым применялся этот экспериментальный подход, молекулярная систематика уже догоняет кариосистематику, а по эффективности и обоснованности разрешения проблем филогении и родства несомненно ее превосходит.

КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ И ВИДЫ ПОЛИТИПИЧЕСКИЕ – ДВА СЛЕДСТВИЯ ИЗ ЗАКОНА РЯДОВ ГОМОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ, ДВЕ ПРОБЛЕМЫ СОВРЕМЕННОЙ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ

Построение системы родства на основании данных кариологии и молекулярной филогении как признаков, прежде всего указывающих на родство и не связанных прямо с морфологией, привело к открытию феномена скрытых (криптических) видов среди ботанических объектов [30, 84]. Были обнаружены природные популяции, которые не различались по морфологии, но имели разные хромосомные наборы [30, 85]. То, что это не единичные феномены в мире растений, стало ясно с расширением молекулярно-филогенетических исследований: оказалось, что в ряде случаев морфологически близкие или идентичные образцы растений заметно различаются по

ДНК-маркерам и оказываются на разных ветвях филогенетического древа. В качестве примера укажем на описанный нами случай [86]: собранные нами в Теберде растения, по морфологическим признакам определяемые как *Hyalopoa pontica* (Balansa) Tzvelev, на филогенетическом древе, построенном по ITS-последовательностям, располагаются так: *H. pontica* из ущелья Кышкаджер – сестринская ветвь кладе {*Catabrosella variegata* + *C. humilis* + *C. subomata*} + *Paracolpodium altaicum*, а *H. pontica* из ущелья Назалыкол родственны видам рода *Poa* L. – совсем другая филогенетическая ветвь Мятликовых. Возможно, это следствие межродовой гибридизации или это разные криптические виды.

В.В. Коцеруба выявила такой скрытый вид среди природных популяций *Milium effusum* L. (бор развесистый). Оказалось, что район ITS1–5.8S рДНК–ITS2 растений *M. effusum*, собранных к востоку от Байкала (включая Японию, Курилы и Китай), отличается от ITS-района растений из всех образцов, собранных в Западной Сибири, на Алтае, в европейской части РФ, в Западной Европе и на востоке США. Последовательности различались на 27 SNPs, причем одна из замен была даже в высококонсервативном гене 5.8S рРНК; но по морфологии и кариотипически образцы не различались [84, 87].

Подчеркнем, что в приведенных примерах, скорее всего, перед нами относительно отдаленные друг от друга криптические (cryptic species), а не сестринские виды (sibling species – два близкородственных, морфологически схожих, но репродуктивно изолированных вида) [84]. Sibling species (называемые также видами-близнецами, Species sorores, Geschwisterarten, Espèces jumelles, Zwillingsarten – см. [88]) – лишь частный случай видов-двойников (Symmorphic species, Cryptic species).

Sibling species, или полувиды Гранта [32, 88], могут быть выявлены в экспериментах по гибридизации как частично репродуктивно изолированные популяции морфологически схожих близкородственных организмов или могут быть обнаружены при молекулярно-филогенетическом исследовании, когда вследствие отчетливого гиатуса в последовательностях их ДНК-маркеров они занимают сестринское положение на филогенетическом древе. При этом морфологическая дифференциация таких сестринских видов может быть затруднена или невозможна так как вследствие закона гомологических рядов изменчивости они имеют перекрывающуюся мозаику признаков. При таксономической обработке такие два вида часто рассматриваются как один полиморфный вид или как сингамеон – два вида и многочисленные гибриды между ними [26, 36]. Приведем два примера.

Род Поручейница (*Catabrosa* L.) до недавнего времени считался монотипным, с единственным космополитным, морфологически и кариологически полиморфным видом *Catabrosa aquatica* (L.) P. Beauv., в составе которого признавался один среднеазиатский подвид *C. aquatica* subsp. *capusii* [89]. В недавней статье Р. Соренг специально касается *C. aquatica* на территории Старого Света и Северной Америки и приходит к выводу, что морфологические различия образцов в числе цветков в колоске, опушении нижних цветковых чешуй, размере метелок и верхних цветковых чешуй входят в размах вариации популяций одного вида [90]. Однако в 2013 г. Н.Н. Цвелев опубликовал новую обработку рода *Catabrosa*, где предложил выделить в составе рода *Catabrosa* 12 видов, каждый из которых имеет некоторую морфологическую особенность и определенный ареал. Некоторые из этих видов имеют особые хромосомные числа: у горного кавказского вида *C. atrata* и у прикаспийского *C. pseudairoides* $2n = 10$, у европейского *C. aquatica*, гипоарктического *C. minor* и среднеазиатского *C. capusii* $2n = 20$, у *C. longissima* $2n = 30$ [91]. В 2016 г. при исследовании флоры Алтая Е.О. Пуниной и Н.Н. Носовым были найдены две природные расы, два морфотипа поручейницы, отличающихся от типового образца *C. aquatica*. Оказалось, что у них особый никогда ранее не отмеченный для поручейниц октоплоидный кариотип с $2n = 40$. Они были описаны как два новых вида поручейниц из Западной Сибири – *C. ledebourii* и *C. bogutensis* [92]. При этом нами было показано, что *C. ledebourii* – широко распространенный вид, ареал которого от гор Алтая до Китая, а *C. bogutensis*, наоборот, эндемик Юго-Восточного Алтая. Исследование района ITS1–5.8S рРНК–ITS2 разных видов и собранных в разных частях ареала образцов *C. aquatica* sensu lato [93] показало, что некоторые из природных популяций, ранее относимые к одному виду *C. aquatica*, заметно отличаются по рДНК от остальных и, вероятно, от них изолированы. Так, *C. ledebourii* и *C. bogutensis* на филогенетическом древе формируют отдельную кладу. Отдельная кладка у чилийских *C. aquatica* sensu lato. Хорошо выделяется группа *C. pseudairoides* + *C. kneuckeri* + *C. minor*, где *C. pseudairoides* – диплоид, а два остальных – тетраплоиды – эти виды явно имеют одного общего диплоидного предка и им был *C. pseudairoides* [93].

Еще одним морфологически полиморфным, космополитно распространенным по всем континентам кроме Антарктиды видом длительное время считался тростник *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. В относительно недавнее время из его состава в отдельные виды были выделены японские популяции (вид *P. japonicus* Steud.) с $2n = 48$ и описанный из Испании *P. altissimus* (Benth.) Mabilie с $2n = 36$. Растения, определяемые по морфологии как *P. altissimus*, в последние

десятилетия все чаще фиксируются в ботанических находках из средней полосы и севера России: вид постепенно поднимается в высокие широты и уже достиг Карелии и северо-востока Якутии. Остальные австралийские, американские, европейские природные популяции тростника пока относят к полиморфному виду *P. australis*, но хромосомные наборы в разных популяциях подозрительно полиморфны — для них приводятся хромосомные числа ($3x$, $4x$, $6x$, $7x$, $8x$, $10x$, $11x$ и $12x$ при $x = 12$) [94, 95]. Нами [96] недавно секвенированы последовательности ITS1—ген 5.8S рРНК—ITS2 и *trnL-trnF* у нескольких образцов, по морфологии относимых к *P. australis*, *P. altissimus* или несущих признаки, характерные для обоих видов. Генетические расстояния (*p*-distance) между ITS-последовательностями двух лишь недавно разделенных систематиками видов *P. australis* и *P. altissimus* оказались равными 14–15% — для злаков это уровень родов, относящихся к разным трибам [87]. Причем и в составе исследованных образцов *P. australis* и *P. altissimus* выявлено по два варианта ITS (по два семейства риботипов) с генетическими расстояниями 1–2% в пределах семейства, и 6–12% между семействами риботипов в пределах одного морфологически определяемого “вида”. То есть имеются все основания считать, что каждый из двух морфотипов, определяемых как виды *P. australis* и *P. altissimus*, представлен не менее чем двумя криптическими и сестринскими видами, для которых характерна гомологическая изменчивость признаков. Удастся ли в дальнейшем найти “радикалы” (в смысле Вавилова) — предстоит выяснить.

Некоторые из особей, в “образе” которых наблюдается сочетание морфологических признаков, относящихся к разным видам, которые могли бы по этой причине рассматриваться как межвидовые гибриды, в действительности могут относиться к генетически изолированным природным популяциям, “хорошим” видам с широкой нормой морфологической изменчивости.

Резюмируя этот раздел нашей статьи, мы хотим еще раз подчеркнуть, что в результате достижений молекулярной филогении и сравнительной геномики экспериментальная систематика растений перешла к решению новых задач, прямо вытекающих из вавиловского закона рядов параллельной фенотипической и генотипической изменчивости. В частности, появилась возможность изучать феномен морфологически неразличимых, но генетически разнородных (криптических) видов и оценивать генетическое родство природных популяций, традиционно относившихся к морфологически полиморфным видам с широким ареалом, но, возможно, представляющих собой в той или иной степени генетически изолированные природные популяции, между которыми, вследствие вавиловского закона гомологических рядов наследственной

изменчивости, не удастся выявить отчетливого морфологического гиагуса.

Разные разделы этой работы выполнены в рамках грантов РФФИ 17-00-00337, 17-00-00340, 18-04-01040, программы “Динамика генофондов” и госзадания АААА-А18-118040290161-3.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Vavilov N.I.* The law of homologous series in variation // *J. Genet.* 1922. V. 12. P. 47–89.
2. *Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.; Л.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1935. 56 с.
3. *Вавилов Н.И.* Линнеевский вид как система. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. и колхозной коопер. литературы, 1931. 32 с.
4. *Синская Е.Н.* К познанию закономерностей в изменчивости сем. *Cruciferae* // *Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции.* 1928. Т. 13. № 3. С. 15–89.
5. *Синская Е.Н.* Видообразование у люцерны и других растений. Л.; М.: Изд-во Всес. Академии с.-х. наук им. В.И. Ленина, 1935. 125 с.
6. *Троицкая О.В.* Систематика растений. Л.: Сельхозгиз, 1935. 464 с.
7. *Фляксбергер К.А.* Пшеницы. М.; Л.: Сельхозгиз, 1938. 296 с.
8. *Stebbins G.L., Jr.* Comments on literature in plant evolution // *Evolution.* 1952. V. 6. № 1. P. 131–133. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1952.tb02820.x>
9. *Комаров В.Л.* (ред.) Флора СССР. Т. 1–30. Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1934–1964.
10. *Комаров В.Л.* Учение о виде у растений (страница из истории биологии). М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1940. 212 с.
11. *Юзепчук С.В.* Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во “Флоре СССР” // *Проблема вида в ботанике / Под ред. Баранова П.А.* М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1958. Т. 1. С. 130–204.
12. *Попов И.Ю.* Периодические системы и периодический закон в биологии. СПб.; М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 223 с.
13. *Берг Р.Л.* Случайна или закономерна эволюция? // *Берг Р.Л.* Генетика и эволюция: Избр. труды. Новосибирск: ВО “Наука”, 1993. С. 230–281.
14. *Линней К.* Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с.
15. *Patterson C.* Morphological characters and homology // *Problems in Phylogenetic Reconstruction / Eds Joysey K.A., Friday A.E.* London; N.Y.: Acad. Press, 1982. P. 21–74.

16. Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю. Биологическая систематика: эволюция идей. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2011. 667 с.
17. Michener C.D., Sokal R.R. A quantitative approach to a problem in classification // *Evolution*. 1957. V. 11. P. 130–162.
18. Cain A.J., Harrison G.A. An analysis of the taxonomist's judgment of affinity // *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1958. V. 131. P. 85–98.
19. Шаталкин А.И. Таксономия. Основания, принципы и правила. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 600 с.
20. Синская Е.Н. Динамика вида. М.; Л.: ОГИЗ–Сельхозгиз, 1948. 527 с.
21. Дорофеев В.Ф. Значение закона гомологических рядов в наследственной изменчивости для современной интродукции и селекции // Вавиловское наследие в современной биологии. М.: Наука, 1989. С. 5–14.
22. Буренин В.И., Артемьева А.М., Храпалова И.А. и др. Закономерности наследственной изменчивости овощных и бахчевых культур // *Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции*. 2007. Т. 164. С. 164–179.
23. Конон Н.Т., Хазиева Ф.М., Станишевская И.Е. и др. Результаты 80-летней селекционной работы с лекарственными и ароматическими культурами // *Вопр. биологической, медицинской и фармацевтической химии*. 2012. Т. 10. № 1. С. 17–22.
24. Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 2012. 523 с.
25. Терентьев П.В. В защиту вида как конечного таксона // *Зоол. журн.* 1968. Т. 47. № 6. С. 887–899.
26. Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул: Азбука, 2004. 226 с.
27. Lotsy J.P. *Evolution by Means of Hybridization*. Hague: Marinus Nijhoff, 1916. 166 p.
28. Dobzhansky T. *Die genetischen Grundlagen der Artbildung*. Jena: Gustav Fischer, 1939. 252 s.
29. Hiesey W.M., Clausen J., Keck D.D. Relations between climate and intraspecific variation in plants // *Am. Nat.* 1942. V. 76. P. 5–22.
30. Розанова М.А. О биологической изоляции и “скрытых” видах // *Бот. журн. СССР*. 1940. Т. 25. № 4–5. С. 304–309.
31. Синская Е.Н. К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом. Л., 1931. 97 с.
32. Grant V. *Plant speciation*. N.Y.; London: Columbia Univ. Press, 1981. 563 p.
33. Пённетт Р.К. Менделизм. М., 1913. 192 с.
34. Mayr E. *Systematics and the Origin of Species*. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1941. 334 p.
35. Levin D.A. The long wait for hybrid sterility in flowering plants // *New Phytol.* 2012. V. 196. P. 666–670.
36. Родионов А.В. Полиплоидия и межвидовая гибридизация в эволюции цветковых растений // *Вавил. журн. генетики и селекции*. 2013. Т. 17. № 4/2. С. 916–928.
37. Trimen R. Mr. Alfred D. Millar's experimental breeding from the ova of the natalian forms of the Nymphaline genus *Euralia* // *Trans. Entomol. Soc. Lond.* 1910. P. 498–513.
38. Poulton E.B. Letter from Professor Poulton // *J. Philosophy, Psychology and Sci. Methods*. 1912. V. 9. № 11. P. 299–301.
39. The Plant List: A working list of all plant species. <http://www.theplantlist.org/tp1.1/search?q=Avena>. Обращение 15.06.2020.
40. Ladizinsky G. *Studies in Oats Evolution*. Heidelberg e.a.: Springer, 2012. 87 p.
41. Воронцовский П.А. К вопросу о гомологических рядах цветовой изменчивости у саранчовых // *Изв. Оренбургской станции защиты растений*. 1928. Вып. 1. С. 27–39.
42. Rubtsov I.A. Phase variation in non-swarmling grasshoppers // *Bull. Entomological Res.* 1935. V. 26. № 4. P. 499–520.
43. Семёнов-Тян-Шанский А.П. Таксономические границы вида и его подразделений: опыт точной категоризации низших таксономических единиц // *Зап. Импер. Акад. наук. Физ.-мат. отд.* 1910. Т. 25. № 1. С. 1–29.
44. Бианки В.Л. Вид и подчиненные ему таксономические формы // *Рус. зоол. журн.* 1916. Т. 1. № 9–10. С. 287–297.
45. Федотова А.А., Гончаров Н.П. Бюро по прикладной ботанике в годы Первой мировой войны: сборник документов. СПб.: Нестор-История, 2014. 268 с.
46. Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Э.Ф. и др. Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница. Л.: Колос, 1979. 348 с.
47. Rydberg P.A. The section *Tuberarium* of the genus *Solanum* in Mexico and Central America // *Bull. Torrey Botan. Club*. 1924. V. 51. № 4. P. 145–154.
48. Tutin T.G. et al. (eds). *Flora Europaea*, 2nd ed. V. 1. Psilotaceae to Platanaceae. N.Y.: Cambr. Univ. Press, 1993. 581 p.
49. Цвелев Н.К. Об эколого-географических расах в семействе злаков Gramineae и их таксономическом ранге // *Ботан. журн.* 1966. Т. 51. № 8. С. 1099–1108.
50. Берг Л.С. О ботанической номенклатуре и о понятии вида у ботаников // *Природа*. 1950. № 9. С. 30–33.
51. Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. *Злаки России*. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2019. 646 с.
52. Камелин Р.В. Особенности видообразования у цветковых растений // *Тр. Зоол. ин-та РАН. Приложение № 1*. 2009. С. 141–149.
53. Besnard G., Tagmount A., Baradat P. et al. Molecular approach of genetic affinities between wild and ornamental *Platanus* // *Euphytica*. 2002. V. 126. P. 401–412.
54. Орлова Л.В., Егоров А.А. К систематике и географическому распространению ели финской (*Picea fenica* (Regel) Kom., Pinaceae) // *Новости систем. высших раст.* 2011. Т. 42. С. 5–23.
55. Родионов А.В., Добрякова К.С., Пунина Е.О. Полиморфные сайты в районе ITS1–5.8S rDNA–ITS2 у гибридного рода × *Elyhordeum* и предполагаемых межвидовых гибридов *Elymus* (Poaceae: Triti-

- сеае) // Генетика. 2018. Т. 54. № 9. С. 999–1014. <https://doi.org/10.1134/S0016675818090126>
56. Rodionov A.V., Dobryakova K.S., Nosov N.N. et al. Polymorphism of ITS sequences in 35S rRNA genes in *Elymus dahuricus* aggregate species: two cryptic species? // Вавил. журн. генетики и селекции. 2019. Т. 23. № 3. С. 287–295. <https://doi.org/10.18699/VJ19.493>
 57. Агафонов А.В. Биосистематическое исследование комплекса *Elymus macrourus*–*E. jacutensis* и критического таксона *E. ircutensis* (Triticeae: Poaceae) // Растительный мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 20–32.
 58. Kihara H. Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops* // Cytologia. 1930. V. 1. № 3. P. 263–284.
 59. Титова Н.Н. Поиски растительной дрозофилы // Сов. ботаника. 1935. № 2. С. 61–67.
 60. Болховских З.В., Гриф В.Г., Захарьева О.И., Матвеева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 927 с.
 61. Babcock E.B., Navashin M. The genus *Crepis* // Bibliographia Genetica. 1930. V. 6. P. 1–90.
 62. Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.M. The concept of species based on experiment // Am. J. Botany. 1939. V. 26. P. 103–106.
 63. Smocovitis V.B. The “Plant Drosophila”: E.B. Babcock, the genus *Crepis*, and the evolution of a genetics research program at Berkeley, 1915–1947 // Hist. Stud. Nat. Sci. 2009. V. 39. P. 300–355.
 64. Camp W.H. Biosystematy // Brittonia. 1951. V. 7. P. 113–127.
 65. Тахтаджян А.Л. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 3. С. 331–345.
 66. Stebbins G.L. Biosystematics: An avenue towards understanding evolution // Taxon. 1970. V. 19. № 2. P. 205–214.
 67. Делоне Л.Н. Сравнительно-кариологическое исследование нескольких видов *Muscari* Mill. // Зап. Киевского об-ва естествоиспытателей. 1915. Т. 25. С. 33–64.
 68. Левитский Г.А., Кузьмина Н.Е. Кариологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca* (подрод *Eu-Festuca*) // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1927. Т. 17. С. 3–36.
 69. Левитский Г.А. Морфология хромосом и понятие “кариотипа” в систематике (на основе исследования подсемейства *Helleboreae*) // Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. 1931. Т. 27. С. 187–240.
 70. Цвелёв Н.Н. О роде *Colpodium* Trin. // Новости систем. высших растений. 1964. Т. 1. С. 5–19.
 71. Цвелёв Н.Н., Болховских З.В. О роде цингерия (*Zingeria* P. Smirn.) и близких ему родах семейства злаков (Gramineae) (карио–систематическое исследование) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 9. С. 1317–1320.
 72. Агапова Н.Д., Архарова К.В., Вахтина Л.И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Асераеae–Menyanthaceae. Л.: Наука, 1990. 509 с.
 73. Goldblatt P., Lowry P.P. The Index to Plant Chromosome Numbers (IPCN): three decades of publication by the Missouri Botanical Garden come to an end // Ann. Missouri Bot. Garden. 2011. V. 98. P. 226–227. <https://doi.org/10.3417/2011027>
 74. Шнеер В.С., Пунина Е.О., Родионов А.В. Внутривидовые различия в плоидности у покрытосеменных и их таксономическая интерпретация // Бот. журн. 2018. Т. 103. № 5. С. 555–585. <https://doi.org/10.1134/S0006813618050010>
 75. Шнеер В.С. Иммунохимический метод сравнения белков в систематике растений // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1073–1085.
 76. Jensen U., Greven B. Serological aspects and phylogenetic relationships of the Magnoliidae // Taxon. 1984. V. 33. P. 563–577.
 77. Fairbrothers D.E. Perspectives in plant serotaxonomy // Ann. Missouri Bot. Garden. 1977. V. 64. P. 147–160.
 78. Шнеер В.С. Серотаксономическое изучение рода *Iris* s.l. (Iridaceae) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 804–809.
 79. Konarev A. The genome specific grain proteins and the phylogenetic interrelation between *Triticum* L., *Elytrigia* Desf., *Elymus* L. and *Agropyron* Gaertn. // Theor. Appl. Genet. 1981. V. 59. P. 117–121. <https://doi.org/10.1007/BF02909204>
 80. Klovová E., Turková V., Pitterová K., Hadačová V. Serological comparisons of seed proteins of some representatives of the genus *Allium* // Biol. Plant. 1981. V. 23. P. 9–15.
 81. Антонов А.С. Геносистематика растений. М.: Академкнига, 2006. 293 с.
 82. Михайлова Ю.В., Гусарова Г.Л., Кристиан Б. Молекулярная изменчивость и филогеография смолевки бесстебельной *Silene acaulis* (L.) Jacq. (Caryophyllaceae) на севере Европы и архипелаге Шпицберген // Экол. генетика. 2010. Т. 8. № 3. С. 52–60.
 83. Зеленин А.В., Родионов А.В., Большеева Н.Л. и др. Истоки “генома”: происхождение и эволюция термина // Мол. биология. 2016. Т. 50. С. 611–620. <https://doi.org/10.7868/S0026898416040170>
 84. Шнеер В.С., Коцеруба В.В. Криптические виды растений и их выявление по генетической дифференциации популяций // Экол. генетика. 2014. Т. 12. № 3. С. 12–31.
 85. Левитский Г.А. Кариотипы некоторых пар родственных форм растений // Бот. журн. СССР. 1940. Т. 25. № 4–5. С. 292–296.
 86. Родионов А.В., Ким Е.С., Носов Н.Н. и др. Молекулярно-филогенетическое исследование видов рода *Colpodium* sensu lato (Poeae, Poaceae) // Экол. генетика. 2008. Т. 6. № 4. С. 34–46. <https://doi.org/10.17816/ecogen6434-46>
 87. Rodionov A.V., Gnutikov A.A., Kotsinyan A.R. et al. ITS1–5.8S rDNA–ITS2 sequence in 35S rRNA genes as marker for reconstruction of phylogeny of grasses (Poaceae family) // Biol. Bull. Rev. 2017. V. 7. № 2. P. 85–102. <https://doi.org/10.1134/S2079086417020062>
 88. Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 8. С. 936–960.

89. Цвелёв Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
90. Soreng R.J., Fish L. *Catabrosa* versus *Colpodium* (Poaceae: Pooae) in southern Africa, with a key to these genera and their species in Africa // *Kew Bull.* 2011. V. 66. P. 101–110.
91. Цвелёв Н.Н. Заметки о некоторых родах семейства Злаков (Poaceae) // *Новости систематики высших растений.* 2013. Вып. 44. С. 26–38.
92. Punina E.O., Nosov N.N., Myakoshina Y.A. et al. New octoploid *Catabrosa* (Poaceae) species from Altai // *Kew Bull.* 2016. V. 71. № 3. P. 35. <https://doi.org/0.1007/S12225-016-9646-5>
93. Матейкович П.А., Пунина Е.О., Носов Н.Н. и др. Молекулярно-филогенетическое изучение рода *Catabrosa* (Poaceae): сравнительный анализ последовательностей ITS1–5.8S рДНК–ITS2 генов 35S рРНК // *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии.* 2019. № 18. С. 51–56. <https://doi.org/10.14258/pbssm.2019009>
94. Clevering O.A., Lissner J. Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis* // *Aquatic Botany.* 1999. V. 64. P. 185–208.
95. Цвелёв Н.Н. О родах тростник (*Phragmites* Adams.) и змеёвка (*Cleistogenes* Keng) семейства злаков (Poaceae) в России // *Новости систематики высших растений.* 2011. Т. 43. С. 30–44.
96. Носов Н.Н., Гнутиков А.А., Пунина Е.О. и др. О различии видов тростника (*Phragmites*, Poaceae) по молекулярно-филогенетическим данным // *Пробл. ботан. Южной Сибири и Монголии.* 2020. Т. 19. № 1. С. 8–13.

The Law of Homologous Series in Variation for the Systematics

A. V. Rodionov^{a, b, *}, V. S. Shneyer^a, E. O. Punina^a, N. N. Nosov^a, and A. A. Gnutikov^c

^aKomarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, 187376 Russia

^bSt. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia

^cFederal Research Center N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, 190000 Russia

*e-mail: avrodionov@mail.ru

The article discusses the significance of the Vavilov's law of homologous series in variability for the plant systematics. According to the Law, the Linnean species was proposed to be considered as a dynamic system of ecological and geographical races – hereditary forms, each of which can change in time and space under the influence of environmental factors, mutations, and after recombination of alleles during hybridization in both nature or experiments. In nature, species can differ in many traits, but the spectrum of variability of morphological and physiological characters hidden in the genotype is almost the same in related species. Related genera and species differ only in a few significant characters (so called, radicals), they are only taxonomically significant characters. Radicals and the genetic affinity of species can be revealed by experimentally revealing the latent intraspecific phenotypic and genetic diversity of the species. The farther the species are from each other, the less overlap the variability spectra of their phenotypes and genotypes. It took time and the emergence of new effective methods for assessing the genetic affinity of plants (such as karyosystematics, immunosystematics, GISH, molecular phylogeny), so that the study of signs of kinship, and not just signs of morphological similarity, could be put at the service of plant taxonomy. The current stage of the study of parallel genotypic variability in plants is characterized by the fact that as a result of advances in molecular phylogeny and comparative genomics, there is a real opportunity to study the phenomenon of morphologically indistinguishable but genetically heterogeneous (cryptic) species, to study the degree of genetic diversity and kinship of natural populations of morphologically polymorphic species with wide area of distribution.

Keywords: plant systematics, taxonomy, molecular phylogeny, cryptic species.