

А. И. Купцов:

Параллелизм в изменчивости растительных видов, обладающих общими признаками

Закон гомологических рядов Н. И. Вавилова¹²⁾ устанавливает параллелизм в эволюции конструктивно сходных генотипов. Но его автор в своей формулировке сильно суживает пределы этого закона, когда пишет, что гомологические ряды изменчивости характерны для таксономически близких групп, вопреки наличию гомологических рядов в изменчивости у корнеплодов и различных деревьев, что было известно Н. И. Вавилову и приводится в его работах. Это несоответствие в формулировке закона с фактами, на которых этот закон базируется, не было также замечено и Рёмером⁹⁾. Между тем распространение закона Вавилова за пределы таксономически близких групп является необходимым в соответствии с его основным смыслом.

В настоящее время является очевидным, что всякое генетическое сходство может быть причиной гомологических рядов в изменчивости⁴⁾. Это сходство может быть в признаках таксономического значения, и отсюда мы имеем гомологические ряды у видов одного рода или у видов одного семейства.

Но имеются сходные экотипы различных видов из отдаленных родов и семейств, и по этой причине мы также имеем гомологические ряды в группах аналогичных экотипов различных видов. Например, ряды яровых и озимых экотипов являются характерными для растений длинного дня. Эти две группы экотипов отмечены у пшеницы, ржи, ячменя, овса, рапса, льна (стелящиеся льны Малой Азии и Закавказья). Все культуры сезона «rabi» в Индии, т. е. возделываемые зимой, являются экотипами длинного дня, как мак, сарептская горчица, сафлор, ячмень, пшеница, морковь.¹⁾ Изучение некоторых других видов длинного дня показывает на существование у них озимых экотипов. Озимые формы известны в родах *Vicia* и *Camelina* и в видах *Brassica campestris* L.⁵⁾, *Beta maritima* L.¹⁰⁾, *Carthamus lanatus* L. и *Carthamus oxyacantha* M. B.³⁾. Мы можем полагать, что каждый генотип длинного дня способен давать мутации как ярового, так и озимого характера. Виды же короткого дня, по всей вероятности, лишены этой способности.

В своем географическом распределении растения длинного дня как лен, мак, овес, ячмень, пшеница, рожь, горох, нут, белая горчица, сафлор, легко склонны к образованию карликовых скороспелых субтропических ксерофильных форм и с трудом дают гигрофильные тропические экотипы. Приспособление к северным областям умеренного климата идет в этой группе видов путем образования гигрофильных, высоких, относительно поздних экотипов. В то же время виды короткого дня как конопля, маис, хлопчатник, клеверина, подсолнечник, соя, сорго, кунжут, фасоль, рис, хотя и имеют иногда в своем ассортименте низкорослые скороспелые

ксерофильные субтропические экотипы: но их типичные тропические и субтропические формы являются высокими, поздними и гигрофильными. При своей миграции к северу эти виды дают относительно низкорослые, скороспелые, менее теплолюбивые, но не ксерофильные экотипы^{2,7}). Таким образом у растений длинного дня наиболее низкорослые скороспелые формы локализованы обычно в наиболее низких широтах, а высокорослые поздние экотипы формируются в северной части ареала или в горных областях. У короткодневных видов, наоборот, наиболее поздние и мощные по развитию формы являются тропическими или субтропическими, а наиболее скороспелые и низкорослые экотипы локализируются в северных частях ареала или в горах.

Корнеплоды различных родов имеют о предельный параллелизм в форме своих корней. Удлиненные, эллиптические, круглые и плоские корни характерны для свеклы и репы, которые являются наиболее полиморфными видами наших корнеплодов. Вероятно, что и другие корнеплоды имеют те же самые потенции (длинная морковь и каротель; длинная, эллиптическая и круглая редька, длинный и удлиненно-эллиптический цикорий). Формы суккулентных стеблей как ребристый шар, удлиненная призма и сочетание плоских подушечек характерны для родов *Echinocactus*, *Cereus* и *Opuntia* в Мексике. Суккулентные стебли *Euphorbia* и *Stapelia* в южной Африке повторяют эти формы стебля кактусов.

В эволюции сорняков совершенно ясно видны две линии эволюции: одна по линии экологической конвергенции с засоряемыми культурными видами и другая в сторону дивергенции с культурными экотипами. И та и другая объединяют таксономически самые разнообразные виды, и наоборот представители одних и тех же семейств, а иногда и близких родов входят в различные экологические группы сорняков. Например, характерными сорняками, имитирующими засоряемую культуру, являются: *Sinapis alba* L., *Camelina sativa* Crantz., *Polygonum tataricum* L., *Avena fatua* L., *Secale Vavilovii* Grossh., *Agrostemma Githago* L., *Centaurea cyanus* L., *Carthamus lanatus* L.

Виды *Barbarea vulgaris* R. Br., *Erysimum cheiranthoides* L., *Polygonum convolvulus* L., *Agropyrum repens* L., *Cynodon dactylon* L., *Stelaria media* Vill., *Cirsium arvense* Scop. и *Sonchus arvensis* L., представляющие те же семейства, что и перечисленные выше сорняки конвергентной группы, идут, наоборот по линии экологического удаления от культурного типа, усиливая такие признаки как обильное плодообразование, растянутый период созревания и прорастания семян в сочетании у некоторых видов еще с резко выраженным вегетативным размножением, что прямо противоположно основным тенденциям в эволюции культурных видов. Причины противоположного направления в эволюции сорных видов, засоряющих часто одну и ту же культуру, безусловно надо искать в экологических особенностях их диких исходных форм. Повидимому сходная экологическая физиономия исходного материала обусловила здесь параллелизм в эволюции вопреки систематическим различиям.

Для ряда быстро развивающихся видов Средиземноморья, Средней Азии и северной Европы характерно наличие в диких популяциях форм, начинающих цвести в первом году жизни, и индивидов, зацветающих на втором году, и иногда и позже. Как правило в этой группе, объединяющей представителей различных семейств, формы нецветущие в первом году

имеют тенденцию к утолщению корня и превращению в корнеплоды, тогда как «цветухи» дают более мелкий корень. Таковы турнепсы-репы-сурепки, брюквы-рапсы, редьки-редисы, морковь, свекла и из более новых культур цикорий и кок-сагыз. В противоположность этим растениям группы крайне медленно развивающихся реликтных видов Передней и Средней Азии с периодом летнего покоя, как персидский цикламен и тау-сагыз, обнаруживают наибольшую крупность у наиболее быстро зацветающих индивидов (цветение здесь обычно начинается в культуре на 2—3 году жизни). Параллельную закономерность в изменчивости с последней группой обнаруживает и крымский осенний одуванчик, характеризующийся в природе летним покоем и зимней вегетацией.

Некоторые признаки, не имеющие ни таксономического, ни экологического значения, могут быть также сходными у отдельных видов. Например, некоторые исходные для культурных растений дикие формы имеют голубой, синий или фиолетовый цветок, другие же имеют цветок желтый или оранжевый. На основе этих двух групп по окраске цветка исходных диких форм намечаются две серии окрасок у цветков их производных культурных потомков. Возделываемые астры, левкои, колокольчики, васильки, льны, которые имеют голубые цветки, не дают ярких желтых и оранжевых цветков. Георгины, львиный зев, тюльпаны, подсолнечники, розы являются видами с хорошо выраженными желтыми и оранжевыми колерами цветков в своем ассортименте, но они не имеют цветков небесно голубой окраски. Очевидно, что ярко желтые пигменты исключают легкий переход в их эволюции к небесно голубой окраске, а антоциановые небесно голубые пигменты не могут легко превращаться в темно и ярко желтые. Весьма интересно, что желтые и оранжевые оттенки окраски дают параллельные ряды у семян фасоли, арбуза и у плодов маиса, проса и тыквы, отсутствующие у семян гороха, нута, тыквы, и плодов ржи, риса, огурца и дыни.

Каковы причины этого явления. Первой из них могут быть сходные мутации у генотипов с общими элементами структуры. Связь мутаций со структурой генотипа отмечена в ряде генетических исследований⁸⁾, и параллелизм в изменчивости сходных форм может являться отчасти ее результатом. Очевидно, что когда мы имеем сложные генотипы $A_2B_2C_1$; $A_1B_2C_2$ и $A_2B_1C_2$, то мы имеем право ожидать гомологичных мутаций у первого и второго внутри их общей геновой группы A_1 , у первого и третьего в группе B_1 и у второго и третьего в группе C_2 . Наши систематики отражают лишь сходство в отдельных частях генотипа, обуславливающих при обычном онтогенезе морфологические признаки таксономического значения, тогда как их другие части могут быть весьма различны в одной таксономической группе. И наоборот, отдельные генотипы в отдаленных таксономических группах могут быть весьма сходны в своих отдельных частях, как генетические элементы преимущественно физиологического значения и связанные с морфологическими признаками, не имеющими таксономической значимости.

Второй причиной изложенного параллелизма в изменчивости является, очевидно, элиминация неудачных генетических комплексов, возникающих в результате мутаций, путем отбора. Способность быть озимой культурой и реакция короткого дня являются как будто бы дисгармонизирующими. Слабая корневая система в засушливых зонах вполне терпима у эфемеров,

а у поздних экотипов ослабление корневой системы может вести к уменьшению их экологической адаптации, как ксерофитов. Возможность мутаций, увеличивающих семя, очевидно, имеется почти у всех видов, но естественный отбор элиминирует крупное семя, как дисгармонирующий признак, у экотипов с адаптивным признаком медленного роста в начале их развития. Параллелизм в изменчивости различных групп сорняков и у возделываемых растений, также очевидно, контролируется отбором.

Таким образом параллелизм в изменчивости ведет, вероятно, к логической необходимости принятия номогеничных мутаций, связанных с исторически сложившейся структурой исходных генотипов, как существенного фактора эволюции. Эти мутации контролируются естественным и искусственным отбором в случае адаптивных или полезных человеку признаков и остаются вне этого контроля в случаях экологически и экономически безразличных признаков. Эти номогеничные мутации, конечно, не могут уменьшить ведущий роли отбора в эволюции, но даже еще более ее подчеркивают, так как отбором исходных форм предопределяются в определенной степени их мутации, и в силу этого выбор исходного материала влияет на его будущую эволюцию даже в безразличных для последующего отбора признаках. Эта роль отбора должна быть принята во внимание и использована в селекции растений и животных.

Цитированная литература

1. Ковалевский Г. В.: Труды по прикл. бот. ген. и сел. 21, 5, 413—321 (1929).
2. Культурная флора СССР т. I, II, IV, V, VII (1935—1941).
3. Купцов А. И.: «Культурная флора СССР» т. VII, 437—460 (1941).
4. Купцов А. И.: Сов. Агрономия 2, 51—60 (1946).
5. Синская Е. Н.: Труды по прикладной бот. ген. и сел. 18, 3, (1928).
6. Синская Е. Н.: Труды по прикл. бот. ген. и сел. 25, 1 (1930—1931).
7. Теоретические основы селекции т. I, II, III (1935—1937).
8. Dobzhansky T.: Genetics and origin of species (1941).
9. Roemer T.: Nova Acta Leopoldina, 4, 351—365 (1936).
10. Tjebbes K.: Botaniska Notiser 305—315 (1933).
11. Vilmorin L.: L'hérédité chez la betterave cultivée (1923).
12. Vavilov N. I.: Journ. of Genetics 12, 1, 57—89 (1922).

Souhrn

Vavilovův zákon homologických řad byl původně vysloven pro taxonomicky blízké skupiny druhů; je však nutno jej rozšířit i na druhy zcela nepříbuzné. Příčinou homologických řad v proměnlivosti je genetická podobnost. Ta se může týkat znaků taxonomicky významných, avšak podobné mohou být i různé znaky bez větší důležitosti taxonomické a to i u druhů zcela nepříbuzných. Podstatou jsou mutativní změny genotypů se společnými stavebními prvky. Na této základně působí přírodní výběr, který vylučuje nevhodné mutativní změny. Jsou tedy mutace jedním z významných faktorů evoluce. V případě účelných přizpůsobení anebo ekonomicky významných vlastností jsou kontrolovány přírodním, anebo umělým výběrem, avšak u ekologicky i ekonomicky indiferentních změn stojí mimo přímý vliv výběru. Tím není snižována vůle úloha výběru při evoluci, nýbrž naopak ještě zdůrazněna, neboť právě výběr původních forem předurčuje jejich mutace a tak ovládá budoucí vývoj i výběrově indiferentních znaků.