

## АДАПТАЦИЯ: КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АСПЕКТЫ\*

В.В. Зуев

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: vasily.zueff@yandex.ru

Рассмотрены качественный и количественный аспекты адаптации признаков видов семейства *Gentiana-ceae*. Качественную оценку осуществляли ранжированием фенотипов (вариаций) одного признака: широко встречающийся фен обозначали как выраженный (A); альтернативный ему, наименее встречающийся фен – как нулевой ( $\alpha$ ); соответственно промежуточные состояния признака – буквами A $\alpha$ . В качестве параметра для количественной оценки приспособленности фенотипов была принята частота встречаемости фена в системе A + A $\alpha$  +  $\alpha$ . Частоту встречаемости определяли из соотношения числа видов особей, маркируемых данным феном (суперфеном), к общему числу видов особей, маркируемых данным признаком (т. е. всеми фенотипами). Отмечено увеличение экологической амплитуды в зависимости от частоты встречаемости: фенотипы с наименьшей частотой встречаемости имеют узкую экологическую амплитуду и произрастают главным образом в луговых и лесолуговых местообитаниях с достаточным увлажнением, тогда как фенотипы с большей частотой встречаемости обладают широкой экологической амплитудой и распространены как во влажных, так и в засушливых и холодных местообитаниях.

**Ключевые слова:** адаптация, количественная оценка, качественная оценка, частота встречаемости фена, экологическая амплитуда.

## ADAPTATION: THE QUALITATIVE AND QUANTITATIVE ASPECTS

V.V. Zuev

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: vasily.zueff@yandex.ru

The qualitative and quantitative aspects of adaptation of the species signs in the family *Gentianaceae* are examined. The qualitative appraisal realize by ranking of phenes (variations) of one sign: widely meeting phene is signed as expressed by Greek capital letter A, the alternative least meeting phene is signed as zero by small letter  $\alpha$ ; accordingly, intermediate variations are signed by combinations of the letters A and  $\alpha$ . As parameter for quantitative appraisal of variation's adaptation was received the quantity of variation's meeting in the system A + A $\alpha$  +  $\alpha$ . The quantity of meeting is defined as correlation of the species number of individuals marking that sign (all phenes of sign). The increasing of ecological amplitude depending on increase of the quantity of meeting is noted: phenotypes with least of quantity of meeting have narrow ecological amplitude and meet mainly at the meadow and forrest-grassland habitats with sufficient humidifying, while the phenotypes with greatest quantity of meeting have the wide ecological amplitude and meet both at humidifying, and at droughty and cold habitats.

**Key words:** adaptation, qualitative appraisal, quantitative appraisal, quantity of meeting, ecological amplitude.

## ВВЕДЕНИЕ

Понятия “естественный отбор” и “адаптация” были разработаны Ч. Дарвином для объяснения разнообразия и приспособленности живых организмов. Он впервые дал естественно-научное объяснение этим фактам, предположив, что причиной существующего биологического разнообразия является эволюционный процесс, в основе которого лежат три фактора: наследственность, изменчивость и отбор. В качестве механизма эволюции выступает адаптация – свойство организмов активно реагировать на проявления усло-

вий окружающей среды развитием различных приспособлений, позволяющих выживать в неблагоприятных условиях, например, в засушливых местах обитания, в борьбе за питание, за места обитания и т. д. Таким образом, адаптация дает организмам средства выживания в борьбе за существование и, если они оказываются недостаточно эффективными, то организмы погибают, или, говоря языком метафоры, – “отмечаются естественным отбором”. Само понятие “естественный отбор” возникло как аналогия “искусственному

\* Статья печатается в авторской редакции.

отбору”, когда отбирающим началом выступает человек. В случае естественного отбора, конечно же, такого начала нет и данный термин – всего лишь метафора, за которой скрывается реально существующее явление – борьба за выживание. Известно, что искусственный отбор, как правило, понижает адаптивные свойства организмов, которые, оказавшись в естественной среде обитания, не выдерживают конкуренции с дикими сородичами.

Можно сказать, что в основе эволюции как причины наблюдаемого биологического разнообразия лежит способность организмов к изменчивости признаков вследствие адаптации – приспособления к условиям окружающей среды. Наследственность же выступает как механизм сохранения и трансляции признаков, возникающих в процессе эволюции. Таким образом, в основе эволюции лежат два процесса: адаптация (приспособление) и трансляция признаков (наследственность). Следствием этих процессов являются биологическое разнообразие и увеличение (или уменьшение) численности живых организмов. Оба процесса достаточно хорошо освещены в литературе. Так, уже стал классическим пример, иллюстрирующий приспособленность признаков, – окраска березовых пядениц в техногенных районах меняется с белой на темную, под цвет загрязненной коры березы, поскольку белые пяденицы поедаются птицами в несколько раз быстрее, чем темные (Левонтин, 1981). Особенности генетической структуры популяций также очень хорошо изучены, начиная с работ С.С. Четверикова (1965).

Исходя из сказанного, процесс адаптации имеет довольно сложный механизм, выражающийся на уровне наблюдаемых признаков (фенов) и ненаблюдаемых (генов), тогда как последствия процесса адаптации касаются непосредственно численности особей. Целесообразно исследовать следующие особенности процесса адаптации:

1. Адаптация происходит на уровне вариаций признаков – на организменном уровне – фенотипов, и на молекулярном – генов, а отбор (точнее, борьба за существование) – на уровне особей. В связи с этим известный эволюционист Р. Докинз (1983) писал, что организм следует рассматривать просто как машину, с помощью которой ген осуществляет собственное сохранение и самовоспроизведение, соответственно его работа так и называлась “Эгоистичный ген”.

2. В соответствии с предыдущим тезисом фены и гены несут информацию о наследственных и

адаптивных свойствах организмов и оказываются живущими очень длительное время в сравнении с недолговечными организмами за счет свойства копирования наследственных признаков.

3. Согласно тезисам 1 и 2, таксономический уровень, который фиксируется посредством вариаций признаков – фенотипов и генов, следует отличать от уровня особей. Таксоны разного ранга целесообразно рассматривать как таксономические маркеры групп особей – признаки, возникшие в процессе эволюции в разные периоды развития групп организмов, соответственно каждая особь несет таксономические маркеры разного ранга, осуществляющие вклад в общую приспособленность особей. Другими словами, приспособленность особей складывается исторически и выражается в структуре их фенотипов, включающих фены различного ранга.

4. Степень приспособленности альтернативных фенотипов количественно выражается альтернативными значениями численности групп особей разных видов. В приведенном выше примере окраски пядениц можно отразить с помощью трех фенотипов: А – темная, А<sub>α</sub> – промежуточная и α – белая. Частота фена А намного превышает частоты промежуточного и альтернативного фенотипов, что выражается в большем количестве темноокрашенных особей в сравнении с белыми.

5. В соответствии с тезисом 4 таксоны более высокого ранга представляют более приспособленные признаки, поскольку они охватывают (маркируют) более многочисленные и более широко распространенные группы особей, что было впервые отмечено знаменитым эволюционистом А.Н. Северцовым (1939).

Количественное выражение приспособленности видовых фенотипов позволяет математически оценивать последствия адаптации признаков для выживания организмов и представляет собой ценный материал для анализа и сравнения различных таксономических групп и их адаптивных свойств. В имеющейся литературе освещены преимущественно вопросы адаптации на уровне признаков особей конкретных видов. Таксоны более высокого ранга (роды, семейства и т. д.) рассматривались только в общих чертах, детального анализа признаков на уровне их вариаций (фенотипов) у групп особей видов внутри родов и семейств не проводилось. Цель настоящей работы – исследовать качественный и количественный аспекты адаптации таксономической системы ранга семейства.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследования количественных параметров мы выбрали семейство *Gentianaceae* (виды Се-

верной Евразии), адаптивные свойства представителей которого изучались нами на протяжении

## Частота встречаемости суперфенов и фенов горечавковых

СУПЕРФЕНЫ И ФЕНЫ	Буквенное обозначение фенов	Частота встречаемости	Число видов
1	2	3	4
<b>СУПЕРФЕНЫ И ВХОДЯЩИЕ В НИХ ФЕНЫ</b>			
<b>Триба <i>Gentianeae</i> – А</b> Нектарники бугорковые Чашечка перепончатая	<b>H</b> <b>D</b>	0.54	85
<b>Подтриба <i>Gentianinae</i> – А</b> Цветок зигоморфный Ксантоны с типом замещения 1, 3, 7	<b>C</b> <b>X</b>	0.51	43
<b>Род <i>Dasystephana</i> – А</b> Складки венчика хорошо развиты Нектарники в виде валика Лопасты рыльца линейные В составе $\gamma$ -пироновых соединений преобладают гликозиды	<b>P</b> <b>N</b> <b>L</b> <b>G</b>	0.79	34
<b>Род <i>Gentiana</i> – А<math>\alpha</math></b> Складки слабо развиты Нектарники в виде бугорков Лопасты рыльца овальные Сочетание агликонов и гликозидов	<b>Pp</b> <b>Nn</b> <b>Ll</b> <b>Gg</b>	0.14	6
<b>Род <i>Gentianopsis</i> – <math>\alpha</math></b> Складки венчика отсутствуют Нектарники бугорковые эпипетальные Лопасты рыльца продолговатые Преобладают агликоны	<b>P</b> <b>n</b> <b>l</b> <b>g</b>	0.07	3
<b>Подтриба <i>Calathiinae</i> – <math>\alpha</math></b> Цветок актиноморфный Ксантоны с типом замещения 1, 3, 7, 8	<b>Cc</b> <b>Xx</b>	0.49	42
<b>Род <i>Ciminalis</i> – А</b> Складки венчика хорошо развиты Нектарники в виде валика Лопасты рыльца линейные В составе $\gamma$ -пироновых соединений преобладают гликозиды	<b>P</b> <b>N</b> <b>L</b> <b>G</b>	0.59	25
<b>Род <i>Calathiana</i> – А<math>\alpha</math></b> Складки слабо развиты Нектарники в виде бугорков Лопасты рыльца полукруглые Сочетание агликонов и гликозидов	<b>Pp</b> <b>Nn</b> <b>Ll</b> <b>Gg</b>	0.31	13
<b>Род <i>Majuchuania</i> – <math>\alpha</math></b> Складки венчика отсутствуют Нектарники бугорковые эпипетальные Лопасты рыльца конические Преобладают агликоны	<b>P</b> <b>n</b> <b>l</b> <b>g</b>	0.10	4
<b>Триба <i>Swertieae</i> – <math>\alpha</math></b> Нектарники ямчатые Чашечка травянистая	<b>h</b> <b>d</b>	0.46	71
<b>Подтриба <i>Swertiinae</i> – А</b> Бахромчатые чешуи с проводящими пучками	<b>J</b>	0.86	61
<b>Род <i>Gentianella</i> – А</b> Бахромчатые чешуи на лепестках спайнолепестного венчика Лопасты рыльца линейные Нектарники открытые на лепестках спайнолепестного венчика Преобладают гликозиды	<b>F</b> <b>L</b> <b>E</b> <b>G</b>	0.72	44
<b>Род <i>Swertia</i> – А<math>\alpha</math></b> Бахромчатые чешуи на лепестках раздельнолепестного венчика Лопасты рыльца почковидные Нектарники открытые на лепестках раздельнолепестного венчика Сочетание агликонов и гликозидов	<b>Ff</b> <b>Ll</b> <b>Ee</b> <b>Gg</b>	0.24	15
<b>Род <i>Halenia</i> – <math>\alpha</math></b> Бахромчатые чешуи отсутствуют Лопасты рыльца овальные Нектарники открытые на лепестках раздельнолепестного венчика Преобладают агликоны	<b>F</b> <b>L</b> <b>E</b> <b>g</b>	0.04	2

1	2	3	4
<b>Подтриба <i>Anagallidiinae</i> – <math>\alpha</math></b> Бахромчатые чешуи без проводящих пучков	<b>j</b>	0.14	10
<b>Род <i>Comastoma</i> – A</b> Бахромчатые чешуи на лепестках спайнолепестного венчика Лопасты рыльца линейные Нектарники открытые на лепестках спайнолепестного венчика	<b>F</b> <b>L</b> <b>E</b>	0.70	7
<b>Род <i>Lomatogonium</i> – A<math>\alpha</math></b> Бахромчатые чешуи на лепестках раздельнолепестного венчика Лопасты рыльца в виде низбегающего края Нектарники, прикрытые бахромчатыми чешуями на лепестках раздельнолепестного венчика	<b>Ff</b> <b>Ll</b> <b>Ee</b>	0.20	2
<b>Род <i>Anagallidium</i> – <math>\alpha</math></b> Бахромчатые чешуи отсутствуют Лопасты рыльца овальные Нектарники, открытые на лепестках раздельнолепестного венчика	<b>F</b> <b>l</b> <b>e</b>	0.10	1
<b>ПРОЧИЕ ФЕНЫ</b>			
Спайнолепестный венчик	<b>S</b>	0.86	135
Раздельнолепестный венчик	<b>s</b>	0.14	21
Многолетники	<b>A</b>	0.53	83
Однолетники	<b>a</b>	0.47	73
Мелкие листья	<b>BBB</b>	0.59	93
Узкие листья	<b>BBb</b>	0.21	33
Средние листья	<b>Bbb</b>	0.14	22
Широкие листья	<b>bbb</b>	0.06	8

многих лет (Зуев, 1996, 1998, 2002). Проводилась качественная, а затем количественная оценка частоты встречаемости. Качественную оценку осуществляли ранжированием фенотипов (вариаций) одного признака: широко встречающийся фен обозначали как выраженный (A); альтернативный ему, наименее встречающийся фен – как нулевой ( $\alpha$ ); соответственно промежуточные состояния признака – A $\alpha$ . В качестве параметра для количественной оценки приспособленности фенотипов была принята частота встречаемости фена в системе A + A $\alpha$  +  $\alpha$ , где символами A, A $\alpha$  и  $\alpha$  (буквы греческого алфавита) обозначены вариации (фены) одного признака. Например, для признака “форма лопастей рыльца” можно выделить три фена: A – лопасти рыльца линейные, A $\alpha$  – лопасти рыльца овальные,  $\alpha$  – лопасти рыльца округлые. Отмечено, что надвидовые фены-маркеры (надвидовые таксоны) представлены, как правило, группами сцепленных фенотипов, не маркирующих по отдельности особи, такие сцепленные группы мы назвали суперфенами и входящие в них фены обозначали латинскими буквами, а всю группу – также греческими буквами A и  $\alpha$ , например, суперфен A (PNLG) и альтернативный ему –  $\alpha$  (pnlg), где P, N, L, G, и p, n, l, g – фены, входящие в суперфены A и  $\alpha$ .

Для количественной оценки целесообразно вначале решить, что взять за единицу частоты встречаемости фена – отдельную особь или группу

особей одного вида? Посчитать все особи, маркируемые одним феном, конечно же, в большинстве случаев нереально, поэтому разумно взять в качестве такой единицы группу особей одного вида. Тогда в системе A + A $\alpha$  +  $\alpha$  частота каждого фена (суперфена) будет оцениваться исходя из числа маркируемых им видов и общего числа видов, маркируемых всеми вариациями данного признака. Соответственно частота встречаемости определялась из соотношения числа видов особей, маркируемых данным феном (суперфеном), к общему числу видов особей, маркируемых данным признаком (т. е. всеми фенотиповыми вариациями), что выражено формулой

$$S_f = N_{f(A)} / N_A,$$

где  $S_f$  – частота встречаемости фена (суперфена) f;  $N_{f(A)}$  – число видов особей, маркируемых данным феном (суперфеном);  $N_A$  – общее число видов, маркируемых всеми вариациями данного признака. Например, в подтрибе *Gentianinae* представлены три суперфена: A (PNLG) – суперфен рода *Dasystephana*, маркирующий особи 34 видов; A $\alpha$  (PpNnLlGg) – суперфен рода *Gentiana*, маркирующий особи 6 видов;  $\alpha$  (pnlg) – суперфен рода *Gentianopsis*, маркирующий особи 3 видов. Общее число видов в подтрибе – 43. Тогда частота встречаемости суперфена A будет равна  $34:43 = 0.79$ , A $\alpha$  –  $6:43 = 0.14$ ,  $\alpha$  –  $3:43 = 0.07$  (табл. 1).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У горечавковых наиболее широко встречающиеся фены (выраженные – А): спайнолепестный венчик с промежуточными складками или бахромчатыми чешуями в зеве; нектарники в виде бугорков или валика на основании завязи (эпигинные нектарники); узкие лопасти рыльца; узкие и мелкие плотные и жесткие листья и др. Альтернативные им редко встречающиеся фены (нулевые –  $\alpha$ ): раздельнолепестный венчик без промежуточных складок и бахромчатых чешуй; нектарники в виде пятнышек или ямок на лепестках венчика (эпипетальные нектарники); широкие округлые лопасти рыльца; широкие крупные нежные листья. Адаптивные свойства перечисленных признаков подтверждены наблюдениями. Так, спайнолепестный венчик с промежуточными складками плотно закрывается во время неблагоприятных погодных условий, при этом промежуточные складки создают дополнительные камеры с воздухом, что является эффективным средством для поддержания устойчивой температуры внутри венчика и предохраняет пыльцу и завязь от повреждения. Практически у всех видов *Cimicifuga*, растущих в высокогорьях, венчик закрывается прямо на глазах у наблюдателя, когда солнце заходит за тучи во время дождя. Давно известно, что узкие жесткие лопасти рыльца и листья – приспособление к засушливым условиям обитания за счет уменьшения площади испарения, тогда как растения с широкими и нежными листьями и широкими лопастями рыльца в засушливых районах практически не встречаются. Нектарники мясистые бугорковые или в виде валика на основании завязи, спрятанные глубоко внизу спайнолепестного венчика, – приспособление от высыхания нектара, тогда как ямчатые нектарники, представленные небольшой группой клеток на лепестках раздельнолепестного венчика, такой способностью не обладают.

Была определена частота встречаемости фенотипов горечавковых по вышеприведенной формуле. Системы фенотипов представлены фенами, маркирующими таксоны одного ранга: например, триба *Gentianeae* и триба *Swertiaceae* маркируются системой суперфенов  $A + \alpha$ , где А – выраженный суперфен, включающий два фена: Н (нектарники бугорковые) и D (чашечка перепончатая), и  $\alpha$  – нулевой суперфен, включающий два фена: h (нектарники ямчатые) и d (чашечка травянистая); подтрибы *Gentianinae* и *Calathiinae* маркируются системой суперфенов  $A + \alpha$ , где А – выраженный суперфен, включающий два фена: С (цветок зигоморфный) и Х (ксантоны с типом замещения 1, 3, 7), и  $\alpha$  – нулевой суперфен, включающий два фена: с (цветок актиноморфный) и х (ксантоны с типом за-

мещения 1, 3, 7, 8). Роды, в отличие от триб и подтриб, маркируются системой трех суперфенов  $A + A\alpha + \alpha$ . Помимо таксономических маркеров была определена частота встречаемости прочих фенотипов, фиксирующих характер срастания долей венчика, одно- и многолетность, ширину листьев (см. табл. 1).

Каждый отдельный фен осуществляет вклад в общую приспособленность особей, тогда как особь может нести самые различные сочетания фенотипов, как выраженных, так и нулевых. К примеру, несмотря на то, что фен Н (нектарники бугорковые) – выраженный, а h (нектарники ямчатые) – нулевой, особи с ямчатыми нектарниками могут быть более приспособленными за счет других признаков. Так, виды рода *Gentianella* – с ямчатыми нектарниками, имеют самую широкую экологическую амплитуду и ареал за счет спайнолепестности венчика, узких и мелких листьев, узких лопастей рыльца и других признаков. Поэтому целесообразно оценивать частоту встречаемости совокупностей признаков – фенотипов, наиболее устойчивых, представленных в природе сочетаний фенотипов, маркирующих группы особей. Такие сочетания фенотипов, или фенотипы, представляют собой своеобразное “лицо”, или устойчивый образ таксона, позволяющий исследователю распознавать и классифицировать группы особей. Они зафиксированы в виде небольших родов и секций и охватывают большинство фенотипов, используемых в наших классификациях. В фенотип мы будем включать суперфены и прочие фены, а частоту встречаемости фенотипа рассчитывать как сумму частот всех суперфенов и фенотипов, входящих в фенотип (табл. 2).

Из табл. 2 видно, что каждый фенотип включает по четыре группы фенотипов, три из которых – суперфены – стабильные сочетания фенотипов, маркеры триб, подтриб и родов, и прочие фены, сочетания которых меняются в разных таксономических группах – маркеры секций (в монотипных родах они включаются в фенотип рода). Таким образом, фенотип – это устойчивая фенетическая структура, возникшая в процессе адаптивной эволюции, очень тесно связанная с теми экологическими условиями, к которым адаптирован конкретный фенотип. Фенотипы, приведенные в табл. 2, можно расположить в ряд по возрастанию частоты встречаемости, сопоставив ее с экологической амплитудой и ареалом фенотипов:

(hd)J(fle)saBBB (1.90) – фенотип рода *Anagallidium*, представленный одним видом *A. dichotomum* (L.) Griseb., встречающимся в степных и лугово-степных местообитаниях, с реликтовым ареалом, участки которого расположены в Средней Азии, Сибири и Монголии.

Частота встречаемости фенотипов горечавковых

Род, секция	Фенотип (устойчивые сочетания фенотипов)	Частота фенотипов
<i>Anagallidium</i>	(hd)J(fle)saBBB	1.90
<i>Gentiana</i>		
Секция <i>Gentiana</i>	(HD)(CX)(PpNnGgLl)Asbbb	1.92
Секция <i>Campanulatae</i>	(HD)(CX)(PpNnGgLl)ASbbb	2.64
<i>Swertia</i>		
Секция <i>Swertia</i>	(hd)J(FfLlEe)Asbbb	1.99
Секции <i>Swertia, Apterae</i>	(hd)J(FfLlEe)AsBbb	2.07
Секция <i>Frasera</i>	(hd)J(FfLlEe)asBBb	2.38
<i>Lomatogonium</i>	(hd)j(FfLlEe)asBBB	2.00
<i>Comastoma</i>	(hd)j(FLE)aSBBB	2.50
<i>Halenia</i>	(hd)J(flge)asBBB	2.56
<i>Gentianopsis</i>	(HD)(CX)(pngl)aSBBb	2.66
<i>Majuchuania</i>	(HD)(cx)(pngl)aSBBb	2.69
<i>Calathiana</i>		
Секция <i>Calathiana</i>	(HD)(cx)(PpNnGgLl)ASBBB	3.26
Секция <i>Vernae</i>	(HD)(cx)(PpNnGgLl)aSBBB	3.32
<i>Ciminalis</i>		
Секция <i>Chondrophyllae</i>	(HD)(cx)(PNGL)aSBBB	3.54
Секция <i>Speciosae</i>	(HD)(cx)(PNGL)ASBBB	3.60
<i>Dasystephana</i>		
Секции <i>Apterae, Dasystephana</i>	(HD)(CX)(PNGL)ASBbb	3.37
Секции <i>Apterae, Frigidae</i>	(HD)(CX)(PNGL)ASBBb	3.44
Секция <i>Frigidae (D. glauca)</i>	(HD)(CX)(PNGL)ASBBB	3.82
<i>Gentianella</i>	(hd)J(FEGL)aSBBB	3.96

(HD)(CX)(PpNnGgLl)Asbbb (1.92) – фенотип секции *Gentiana* рода *Gentiana*, состоящий из одного вида – *G. lutea* L., произрастающего на влажных лугах в европейских Альпах и на западе Малой Азии.

(hd)J(FfLlEe)Asbbb (1.99) – фенотип секции *Swertia* рода *Swertia*, включающий два вида – *S. veratroides* Maxim. ex Kom. (Дальний Восток и Маньчжурия) и *S. baicalensis* M. Pop. ex Pissjauk. (хр. Хамар-Дабан у побережья оз. Байкал), распространенных на влажных лугах.

(hd)j(FfLlEe)asBBB (2.00) – фенотип рода *Lomatogonium*, представлен двумя видами – *L. rotatum* (L.) Fries ex Nym. и *L. carinthiacum* (Wulfen) A. Br., встречающимися на влажных равнинных и высокогорных лугах. Они распространены спорадически в Евразии и Северной Америке.

(hd)J(FfLlEe)AsBbb (2.07) – фенотип рода *Swertia* секции *Apterae*, включающий *S. marginata* Shrenk и *S. obtusa* Ledeb. из секции *Swertia*. Местообитания – сырые и влажные луга на равнинах и в высокогорьях. Ареал представлен небольшими участками в Европе (бассейн Волги), Средней Азии, Джунгарии, Монголии, горах Южной Сибири, Дальнем Востоке.

(hd)J(FfLlEe)asBBb (2.38) – фенотип секции *Frasera* рода *Swertia*, состоящий из пяти видов с

узкими ареалами, из которых три дальневосточных эндемика (*S. wilfordii* Kerner, *S. tetrapetala* Pall., *S. tscherskyi* Kom.) и два азиатских вида (*S. diluta* (Turcz.) Zuev и *S. chinensis* (Bunge) Franch.), ареал которых представлен изолированными участками в Даурии, северной части Монголии и Маньчжурии, в Хакасии, восточной части Алтая и северо-восточной части Китая. Местообитания преимущественно луговые и лесные с достаточным увлажнением, реже лугово-степные.

(hd)j(FLE)aSBBB (2.50) – фенотип рода *Comastoma*, включающий семь видов, преимущественно азиатских эндемиков с узколокальными ареалами, только 1 вид – *C. tenellum* (Rottb.) Toyokuni – имеет широкий ареал, охватывающий Северное полушарие. Местообитания всех видов – преимущественно влажные луга с достаточным увлажнением, только *C. tenellum* имеет более широкую экологию и встречается в горных и арктических тундрах, а также на щебнистых склонах.

(hd)J(flge)asBBB (2.56) – фенотип рода *Halenia*, представленный двумя азиатскими видами – *H. elliptica* D. Don и *H. corniculata* (L.) Cornaz, распространенными спорадично в южной и северной частях Азии. Местообитания преимущественно луговые и лесолуговые с достаточным увлажнением.

(HD)(CX)(PpNnGgLl)ASbbb (2.64) – фенотип секции *Campanulatae* рода *Gentiana*, представленный одним реликтовым видом (*G. punctata* L.), встречающимся на влажных лугах в европейских Альпах и Малой Азии.

(HD)(CX)(pngl)aSBBb (2.66) – фенотип рода *Gentianopsis* – один реликтовый вид *G. ciliata* (L.) Ma с ареалом, состоящим из нескольких изолированных участков, приуроченных к областям повышенной влажности (Новосибирская обл., Южный Урал, верхняя часть бассейна р. Волги, Средняя Европа).

(HD)(cx)(pngl)aSBBb (2.69) – фенотип рода *Majchuania*, включающий два вида – *M. detonsa* (Rottb.) Zuev (европейский вид), произрастающий на сырых лугах, и *M. barbata* (Froel.) Zuev (Северная Азия и Северная Америка) – вид с более широкой экологической амплитудой, встречающийся на лугах, лесных опушках и в высокогорьях на каменистых склонах.

(HD)(cx)(PpNnGgLl)ASBBB (3.26) – фенотип рода *Calathiana* секции *Calathiana*, включающий два вида – *C. nivalis* (L.) Holub и *C. utriculosa* (L.) Holub, распространенных в Европе. Местообитание – влажные луга, щебнистые склоны.

(HD)(cx)(PpNnGgLl)aSBBB (3.32) – фенотип рода *Calathiana* секции *Vernae*, включающий 11 видов, из которых большинство европейских, а 2 вида встречаются на Кавказе, в Сибири и Средней Азии. Местообитания – преимущественно луговые с достаточным увлажнением, а также щебнистые склоны, мохово-лишайниковые тундры.

(HD)(CX)(PNGL)ASBBb (3.37) – фенотип рода *Dasystephana* секции *Dasystephana* и *Apterae*, включающий 13 видов с дизъюнктивными ареалами с участками в горах Южной Сибири, Средней Азии, на Кавказе. Встречаются преимущественно в луговых, лесолуговых, лесостепных и степных местообитаниях.

(HD)(CX)(PNGL)ASBBb (3.44) – фенотип рода *Dasystephana* секции *Dasystephana*, *Frigidae* и *Apterae*, представлен 20 видами, распространенными в горных и аридных областях Азии в луговых, лесолуговых, степных и тундровых местообитаниях.

(HD)(cx)(PNGL)aSBBB (3.54) – фенотип рода *Ciminalis* секции *Chondrophyllae*, включающий 14 видов, обитающих в горах Южной Сибири, Средней Азии, Монгольском Алтае, некоторые из них космополиты. Местообитания луговые, лесолуговые, степные, засоленные, тундровые.

(HD)(cx)(PNGL)ASBBB (3.60) – фенотип рода *Ciminalis* секции *Speciosae*, состоит из 11 видов, распространенных в горах Южной Европы, один вид (*C. grandiflora* (Laxm.) Zuev встречается в горах Южной Сибири, Средней Азии, Монгольском Ал-

тае. Местообитания – альпийские луга, горные тундры.

(HD)(CX)(PNGL)ASBBB (3.82) – фенотип *Dasystephana glauca* (Pall.) Borkh., распространенный в Сибири, на Дальнем Востоке и в Северной Америке. Растения этого вида обитают на лугах и болотах.

(hd)J(FEGL)aSBBB (3.96) – фенотип рода *Gentianella*, включающий 44 вида, произрастающих повсеместно в Евразии в луговых, лесолуговых и степных местообитаниях.

В данном ряду можно отметить, что с ростом частоты встречаемости наблюдается увеличение экологической амплитуды и ареала обитания фенотипов. В целом фенотипы горечавковых можно разбить на две хорошо очерченные группы: первая – фенотипы с частотой встречаемости 1.92–3.37, маркирующие 1–13 видов растений преимущественно с узкими и дизъюнктивными ареалами и узкой экологической амплитудой, с местообитаниями преимущественно луговыми и лесолуговыми с достаточным увлажнением, умеренного климата. Вторая – фенотипы с частотой встречаемости 3.44–3.96, маркирующие 11–44 вида, преимущественно с широкими ареалами, некоторые виды гемикосмополиты и космополиты с широкой экологической амплитудой, с широким спектром местообитаний – луговых, степных, засоленных, высокогорных, тундровых, влажных, засушливых, умеренного и холодного климата.

Подводя итог, можно сказать:

1) качественные характеристики живых организмов, выявленные человеком, несут информацию о приспособленности свойств этих организмов, позволяющих им выживать в борьбе за существование;

2) качественные изменения признаков представлены крайними и промежуточными формами по степени приспособленности, которым соответствуют разные по численности, экологической амплитуде и ареалу обитания группы особей: особи с хорошо приспособленными признаками образуют многочисленные группы с широкой экологической амплитудой и широким ареалом обитания, а со слабоприспособленными признаками – немногочисленные группы с узкой экологической амплитудой и узким ареалом обитания;

3) в процессе эволюции фены образуют устойчивые сочетания – суперфены и фенотипы, адаптированные к определенным условиям окружающей среды и являющиеся выражением функционирования системы: [признаки организма – окружающая среда – приспособленность признаков (**качественный уровень эволюции**)] – [выживаемость организмов (**количественный уровень эволюции**)].

## ЛИТЕРАТУРА

- Докинз Р.** Эгоистичный ген / Пер. с англ. Н.О. Фоминой. М., 1993. 318 с.
- Зуев В.В.** Закономерности развития структуры таксонов высших растений в процессе адаптивной эволюции на примере семейства *Gentianaceae* // Успехи соврем. биологии. 1996. Т. 116, вып. 6. С. 673–685.
- Зуев В.В.** Надвидовой таксон как временно функционирующая система // Там же. 1998. Т. 118, вып. 6. С. 679–686.
- Зуев В.В.** Проблема реальности в биологической таксономии. Новосибирск, 2002. 192 с.
- Левонтин Р.К.** Адаптация // Э. Майр, Ф. Айала, Р. Дикерсон и др. Эволюция / Пер. с англ. Н.О. Фоминой. М., 1981. С. 241–264.
- Северцов А.Н.** Морфологические закономерности эволюции. М.; Л., 1939. 610 с.
- Четвериков С.С.** О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, № 5. С. 33–74.