

ПОНЯТИЕ ВИДА ПРИМЕНИТЕЛЬНО К СИСТЕМАТИКЕ КАРТОФЕЛЯ

Э.В. Трускинов

Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: *truskinov@yandex.ru*

Статья поступила в редакцию 01.02.2017; принята к печати 26.09.2017

Отсутствие универсального общепринятого определения биологического вида в значительной степени является причиной разных подходов к таксономии растений, включая клубненосные виды картофеля (род *Solanum*). В статье сделана попытка рассмотреть различные концепции, критерии и признаки вида применительно к культурным видам картофеля. Приведены основания считать, что наиболее подробно разработанной, структурированной и отвечающей номенклатурным и практическим нуждам картофелеводов является система С.М. Букасова.

Ключевые слова: ботаника, картофель, вид, таксономия.

THE CONCEPT OF SPECIES AS RELATED TO POTATO SYSTEMATICS

E.V. Truskinov

N.I. Vavilov All-Russia Institute of Genetic Resources of Plants, Saint Petersburg, Russia

E-mail: *truskinov@yandex.ru*

The lack of a universal generally accepted concept of biological species is largely the reason of different approaches to taxonomy of plants, potato (the genus *Solanum*) included. The present paper addresses different concepts, criteria and attributes of species as they relate to cultured potato varieties. Reasons are provided to regard the S.M. Bukasov's system as best developed and structured according to the nomenclature and practice of potato growing.

Keywords: botany, potato, species, taxonomy.

В современной науке пока нет единого общепринятого понимания биологической сущности вида. По мнению А.Л. Тахтаджяна – крупнейшего ботаника и таксономиста¹: «Вид представляет собой важнейшую таксономическую категорию не только для систематики, но и для всей биологии вообще. К сожалению, вид, как, впрочем, и все другие таксономические категории, с трудом поддается сколько-нибудь точному логическому определению. Очень трудно, в частности, дать такое определение вида, которое одинаково хорошо подходило бы как к растениям, размножающимся половым путем, так и к растениям, размножающимся бесполом путем. В одном случае вид представляет собой систему популяций, а в другом случае он есть система клонов» [8]. Безуспешность попыток создать «стандарт практического вида» универсального значения отмечена и К.М. Завадским в его книге «Учение о виде» [3]. Об условности в понимании вида говорится и в заключительном разделе работы Н.И. Вавилова «Линневский вид как система» [2].

Существует несколько концепций вида: типологическая, номиналистическая, биологическая, эволюционная и др.

Типологическое определение вида. Вид – группа особей, идентичных эталонной особи, принятой по диагностическим признакам за номенклатурный тип. Этот подход базируется на признаках единичных образцов (обычно гербарных), которые не отражают популяционную изменчивость вида по ряду признаков.

Номиналистское определение вида. Вид – группа особей, отражающих и составляющих определенный этап развития данной эволюционной ветви. Эта концепция отрицает дискретность вида, сводя его к умозрительному понятию, что существенно затрудняет выделение отдельного вида из числа близкородственных.

Биологическое определение вида (предложено Э. Майром). Вид – группа особей, сходных по морфолого-анатомическим, физиолого-экологическим, биохимическим и генетическим признакам, занимающих естественный ареал, способных свободно скрещиваться и давать плодовитое потомство. При этом видовой статус сводится к популяции, а не отдельной особи. Вид – это репродуктивно связанная совокупность популяций. Это определение наиболее полно отражает реальность вида, но не учитывает наличие бесполого размножения у ряда живых организмов, включая растения.

¹ См. статью на с. 269-273 текущего номера.

Эволюционное определение вида (на основе взглядов систематика Дж. Симпсона). Вид – это биологический объект, состоящий из организмов, сохраняющий свою индивидуальность во времени и пространстве, имеющий собственную эволюционную судьбу и исторические тенденции. В отличие от номиналистского определения вид рассматривается как биологическая дискретность, но имеет временные и пространственные пределы своего существования, подобно индивидууму, который рождается, существует и исчезает.

ПРИЗНАКИ ВИДА И КРИТЕРИИ ИХ ОЦЕНКИ

Критериями оценки вида являются:

- морфолого-анатомический, глазомерный, позволяющий выявлять различия по внешним и внутренним признакам;
- физиолого-биохимический, устанавливающий различия на уровне физиологических процессов и химических свойств;
- географический, определяющий свойственный данному виду ареал;
- экологический, позволяющий различать виды по комплексу абиотических и биологических условий, в которых они сформировались и к которым приспособились;
- репродуктивный, определяющий репродуктивную изоляцию одних видов от других;
- цитогенетический (хромосомный), обуславливающий часто внутренний механизм репродуктивной изоляции;
- молекулярно-генетический, способствующий распознаванию сродства или различий видов на уровне ДНК, РНК и белков.

Соответственно, можно выделить несколько общих основных признаков вида. Например, К.М. Завадский насчитывает десять таких признаков.

1. Численность. Вид включает множество особей, то есть является над-индивидуальным образованием.
2. Тип организации. Вид имеет единую наследственную основу. Генотипическое единство вида проявляется в специфичности нуклеиновых кислот, белков и обмена веществ, в сходстве физиологических функций, внутреннего и внешнего строения особей.
3. Воспроизведение. Вид – самостоятельно воспроизводящаяся в природе единица, способная в процессе размножения сохранять свою качественную определенность.
4. Дискретность. Вид – биологическая отдельность, существующая как более или менее обособленное образование.
5. Географическая определенность. Вид расселен в природе на определенной территории. Ареал является обязательной чертой, входящей в характеристику вида.

6. Экологическая определенность. Вид приспособлен к определенным условиям существования и конкурентоспособен в них. Он занимает свое особое место в «экономике природы» и выступает как отдельное звено в круговороте веществ и взаимосвязях живого с живым.

7. Многообразие форм. Вид дифференцирован и обладает внутренней структурой, включая в свой состав много разнородных форм. Вид выступает как система.

8. Историчность. Вид является продуктом и в то же время полем деятельности естественного отбора. Поэтому вид – не только следствие или этап эволюции, но и носитель эволюции, то есть образование, в рамках которого только и может протекать эволюционный процесс. Историчность вида проявляется во временном существовании его в природе.

9. Устойчивость. Вид не имеет заранее заданного, внутренне определенного срока существования в природе. Способность сохранять качественную определенность в течение известного геологического времени – специфическая черта вида.

10. Целостность. Вид является племенной общностью, объединенной внутренними связями, и не представляет собой простой суммы особей. Связями, консолидирующими вид в биологически целостную систему, являются «видовые адаптации», полезные виду как целому, а также особый строй внутривидовых отношений. Вид представляет собой над-индивидуальный уровень организации живой материи.

Эта емкая характеристика вида не дает, однако, краткого, четкого и универсального определения его как реально существующей формы существования всего живого. В целом она соответствует биологической и эволюционной концепции вида. Вид как качественно обособленная форма живого является ключевым моментом и вместе с тем вопросом, и даже своего рода «камнем преткновения», для систематики, таксономии, призванной классифицировать все живые и вымершие организмы в соответствии с их различиями и сходством.

Издавна наметились два подхода к его пониманию: вид как элементарная единица (жорданон, по имени французского ботаника А. Жордана) и вид как система (линнеон, по имени К. Линнея). В отечественной ботанике они были представлены школой В.Л. Комарова – микросистематиков, приверженцев мелкого монотипического вида, и школой Н.И. Вавилова – макросистематиков, сторонников крупного политипического вида, состоящего из ряда более мелких рас и форм (подвидов, разновидностей, экотипов, биотипов, генотипов). Наиболее полно вавиловское представление о виде представлено в его работе «Линнеевский вид как система». По Н.И. Вавилову, вид – это сложная система генетических и эколого-географических рас и форм. Линнеевский вид в его понимании – «обосо-

бленная сложная подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом».

Интересно проследить, насколько эти разные принципы таксономии приложимы к современной систематике картофеля, одной из наиболее сложных и противоречивых в ботанике, с учетом множества культурных, примитивных и диких видов, подвидов, разновидностей и форм рода *Solanum* и вообще всего семейства *Solanaceae* (Пасленовых).

Собственно картофель как представитель клубеносных видов рода *Solanum* относят к секции *Petota Dumort (=Tuberarium Dun.)*. Теперь она выделена еще в ранг подсекции *Potatoe*. Описанных видов картофеля очень много, их точное количество не зафиксировано и поныне и варьирует в зависимости от той или иной системы таксонов. Условно и чисто в прикладном отношении их подразделяют на культурные, примитивные и дикие. Собственно культурным видом является один – тетраплоид *Solanum tuberosum L.*, представленный в природе на своей родине в Южной Америке и сотнями селекционных сортов по всему миру. Под примитивными видами понимаются местные южноамериканские сорта (*landraces*), в основном диплоиды. Их немного, в пределах десятка. Число диких видов разного уровня пloidности (от диплоидов до гексаплоидов) превышает сотню, а их ареалы заходят также в Центральную и Северную Америку, захватывая Мексику.

Для упрощения задачи ограничимся систематикой возделываемых культурных и примитивных видов. Тут сразу же возникает проблема идентификации и таксономического определения наиболее известного, культурного вида *S. tuberosum L.* Как ботанический вид он был впервые описан в 1587 г. Дж. Джерардом в работе «Гербарий общей истории растений», однако получил при этом ошибочное название «Батат виргинский». Отчасти поэтому истинный батат окрестили потом «сладким картофелем». Правильное ботаническое название дал картофелю швейцарский ботаник Каспар Бохен в 1596 г. Это название сохранилось по настоящее время.

Собственно *S. tuberosum L.* как вид ведет свое происхождение из Чили, материковой и островной его части и в этом смысле может быть причислен к эндемикам, так как в природе других регионов Южной Америки не встречается. В результате южноамериканских экспедиций С.М. Букасова и С.В. Юзепчука в 1925–1929 гг. ими был открыт и описан другой культурный вид – *S. andigenum Juz. et Buk.* Вид очень полиморфный и имеющий чрезвычайно широкий ареал распространения в странах андийского горного региона Южной Америки (Венесуэла, Боливия, Перу, Колумбия, Аргентина). Одновременно в том же регионе ими был обнаружен и ряд других видов, причисленных потом к примитивам. Важным таксономическим их отличием

от *S. andigenum* были не только морфологические признаки, но и цитогенетические. В.А. Рыбиным, установившим полиплоидный ряд у видов картофеля, было выявлено, что большинство из них являлись диплоидами, в отличие от культурного тетраплоидного типа *S. andigenum* [6]. С возникновением отечественной систематики картофеля, разрабатываемой многие годы С.М. Букасовым, были выделены уже не один, а два культурных вида – чилийского происхождения (*S. tuberosum L.*) и андийского (*S. andigenum Juz. et Buk.*) [1].

Дальнейшее изучение этих видов показало, что при явных их отличиях (по морфологии, физиологии, географии) имеются и определенные черты сходства между ними, в частности, репродуктивная близость, способность к скрещиванию и плодовитое потомство гибридов. Именно на этом основании эти два отдельных вида по С.М. Букасову были переведены Дж. Хоксом в ранг подвидов. Систематика Хокса применительно к культурному виду *S. tuberosum L.* делит его на два подвида: *subsp. andigenum (Juz et Buk.) Hawkes* и *subsp. tuberosum*. [12]. В систематике С.М. Букасова продолжают существовать два вида: *S. andigenum* и *S. tuberosum*. При этом последний вид состоит из эндемичных чилийских сортов – подвид *ssp. chilotanum Buk. et Lechn.* и подвид *ssp. europaeum Buk.*, представленный селекционными сортами, выведенными первоначально в Европе [1, 5].

Внешнее поверхностное различие этих двух видов или подвидов одного вида по морфологии, габитусу растений не дает возможности достаточно точно определить их таксономический статус, тем более что среди них имеются промежуточные или сходные формы. Если сравнивать их по 10 видовым критериям К.М. Завадского, то и тут вряд ли можно прийти к какому-то однозначному выводу. Численность и тип организации как самые общие признаки вида не позволяют еще определить видовую степень их различия или сходства между собой. То же можно сказать и о воспроизведении. Они вполне способны скрещиваться между собой и давать плодовитое гибридное потомство при контакте в условиях коллекционных питомников. Еще более хорошо и наглядно это происходит в селекционных программах. В настоящее время абсолютное большинство сортов являются межвидовыми гибридами, в том числе с участием *S. andigenum*. Способность к половому скрещиванию не является абсолютным критерием отрицания видовых различий. Примеров межвидовых и даже межродовых гибридов в природе, а в особенности в селекционной работе – множество.

Что касается видовой дискретности, географической и экологической определенности, то они, безусловно, имеют место в этом случае. В природных условиях чилийский *S. tuberosum* и андийский *S. andigenum* достаточно четко разобщены по географическому ареалу и экологическим условиям произраста-

ния. Первый – в достаточно изолированных условиях островной и низменной части Чили, второй – в обширном горном регионе Анд. Но позволяет ли это считать их отдельными самостоятельными видами, а не подвидами одного географически разобщенного вида – вопрос дискуссионный.

Многообразие форм как характерный признак политипического вида (линнеона) свойствен как *S. tuberosum*, так и *S. andigenum*. Обычно второй всегда определяется как полиморфный вид, по В.С. Лехновичу он включает 10 подвидов и более 200 разновидностей и форм. Однако и чилийский вид достаточно полиморфен, по В.С. Лехновичу – 13 разновидностей и более 80 форм, по Л.И. Костиной – 47 сортоотипов [4, 5]. Внутривидовая микросистематика видов, рассматривающая их как систему, характерна именно для вавилонской школы ботаников. Если опираться на такие общие критерии вида, как историчность, устойчивость и целостность, то применительно к данным ботаническим категориям они вряд ли позволяют установить их номенклатурный статус как видов или подвидов. Для этого требуется более системный и целостный подход к пониманию вида именно как системы и элемента эволюционного процесса. И в этом отношении решающим аргументом могут послужить происхождение, филогенетическая связь и родство тех или иных видов, в частности тех, о которых идет речь. Согласно взглядам и концепции С.М. Букасова современный картофель изначально возник из чилийского *S. tuberosum ssp. chilotanum*, и именно образцы и местные сорта этого вида первоначально были завезены в XVI в. в Европу, отселектированы и распространены затем по всему миру. *S. andigenum*, который был открыт и описан С.М. Букасовым и С.В. Юзепчуком лишь в XX в., был вовлечен затем в гибридизацию с чилийским картофелем, в результате чего получены были новые европейские и американские селекционные сорта, которые условно отнесены к *S. tuberosum ssp. europaeum*.

Конечно, андийский культурный картофель был известен и широко использовался, отбирался местным индейским населением задолго до ботанического его описания как вида, и вероятность его давнего завоза в Европу не вызывает какого-либо сомнения, однако остается под вопросом то, когда, куда и как быстро он пошел в производство. Согласно взглядам Р. Саламана (R.N. Salaman), Д. Хокса (J.G. Hawkes) и других западных ботаников, в Европу сначала был завезен андийский картофель, и именно с него начались его распространение и селекция.

Важным доводом в пользу признания видового статуса в данном случае является происхождение того, что ботаники называют *S. tuberosum*. По С.М. Букасову, вид ведет свое начало от чилийского картофеля *S. tuberosum ssp. chilotanum*, который в свою очередь

возник от какого-то дикого предкового вида, произрастающего также в Чили. Такие виды там действительно имеются. Один из таких видов был собран Ч. Дарвиным на одном из чилийских островов во время своего путешествия на корабле «Бигль». Альтернативная точка зрения состоит в том, что культурный картофель на самом деле – андийского происхождения, а чилийский вид произошел от *S. tuberosum ssp. andigenum*. Ее придерживаются ряд ботаников на Западе, и там она стала фактически общепризнанной. Проникновение в какие-то давние времена андийского картофеля в Чили, несмотря на серьезный географический барьер в виде горной цепи Анд, в том числе и путем заноса его туда человеком, в принципе не является таким уж невероятным. Далее из сильно гетерозиготного и полиморфного, короткодневного и позднеспелого вида могла выщепиться рецессивная длиннодневная и более раннеспелая видовая форма в результате естественного самоопыления и географической, включая островную, изоляции. Ведь именно на краю видового ареала и возникают рецессивные формы по Н.И. Вавилову. Так из *S. tuberosum ssp. andigenum* мог возникнуть новый подвид *S. tuberosum ssp. chilotanum*. В этом случае это действительно подвид, а не вид в понимании С.М. Букасова.

Очень сильную поддержку этой концепции оказало целое направление исследований, начало которому положила работа Симмондса (N.W. Simmonds) по изучению полового потомства от некоторых форм андийского картофеля [15]. В результате ряда пересевов ему удалось получить растения, внешне не отличимые от типичного *S. tuberosum*, фенотипически похожего на чилийский картофель по ряду признаков, в том числе длиннодневному фотопериоду. Этот материал был назван *Neo-Tuberosum*, он рассматривался как новая промежуточная форма между андийским и чилийским картофелем и был включен в селекционные программы. Таким образом еще раз подтверждалось наличие двух подвидов одного вида *S. tuberosum*, в отличие от убеждения С.М. Букасова, что здесь имеют место два совершенно отдельных вида – *S. tuberosum* и *S. andigenum*, тогда как то, что называется *Neo-Tuberosum*, – скорее всего, ошибка автора, принявшего половое потомство одной из разновидностей *S. andigenum*, похожей на чилийский вид, за нечто новое. Тем не менее, *Neo-Tuberosum* почти полвека считался веским подтверждением происхождения *S. tuberosum* от андийского картофеля. Лишь недавняя работа Chislain et al. [9] подвергла сомнению чисто андийское происхождение *Neo-Tuberosum* на основании молекулярно-генетического анализа обширного набора образцов с использованием ДНК-маркеров. Авторы, так же как и С.М. Букасов, объясняют это ошибкой и не чистотой опыта, но, в отличие от него, считают, что здесь действительно имела место примесь чилийского картофеля

вследствие механического заноса или переопыления шмелями, что в условиях коллекционных питомников действительно не исключено.

Таким образом, до сих пор не ясно, какая точка зрения правильная. В зависимости от того, кто прав, и следует, видимо, решать, каков истинный таксономический статус *S. tuberosum*: состоит ли он из географически разобщенных двух подвидов и является политипным, системным, или же он распадается на два отдельных и разных вида, один из которых чилийского происхождения, а другой – андийского. Тот и другой также достаточно полиморфны и политипны. В пользу последней версии свидетельствуют отчасти и определенные различия между андийским и чилийским картофелем по типу пластид [11]. Следует только иметь в виду, что ни один из упомянутых методов в отрыве от других не может быть решающим в определении таксономического статуса того или иного вида.

Если в отношении этих двух видов или подвидов противоречия касаются лишь вопросов их происхождения и номенклатурного обозначения, то еще более запутанным представляется вопрос об остальных культурных видах андийского происхождения. По С.М. Букасову их 10, по В.С. Лехновичу – 16, по Дж. Хоксу – 7. Гораздо более радикальными представляются взгляды К. Доддса (K.S. Dodds), признающего самостоятельными лишь три вида, а также последние работы Д. Спунера (D.M. Spooner) и соавт., наметившими в своей системе лишь пять отдельных видов. С этим надо, конечно, разбираться, но без общебиологического концептуального определения вида это вряд ли возможно [10, 13, 14].

Начнем с того, что все эти виды или видовые группы географически и филогенетически достаточно тесно связаны. С.М. Букасов всех включил в одну серию *Andigena Buk.*, тем самым как бы признав общность их происхождения. При этом наиболее существенными различиями между ними являются не столько морфолого-географические признаки, сколько цитогенетические – уровень пloidности. Среди них выявлены ботанические таксоны как с диплоидным набором хромосом, так и с триплоидным и пентаплоидным. При этом единственным тетраплоидным культурным видом или подвидом является *S. andigenum Juz. et Buk.*, от которого и произошло название всей серии.

Общепризнано, что некоторые из этих видов гибридного происхождения. Так триплоидный вид *S. juzepczukii Buk.* является гибридом между видами *S. stenotomum Juz. et Buk.* ($2n = 24$) и *S. acaule Bitt* ($2n = 48$). Пентаплоид *S. curtilobum Juz. et Buk.* происходит от *S. juzepczukii* \times *S. andigenum* (или *S. tuberosum ssp. andigena*). Характерно, что именно за ними признается видовой статус во всех ботанических системах. Это можно понять, ибо в силу возникшей генетической изоляции (стерильность) они вынуждены были перейти в основном на вегетативный, клоновый

способ размножения и тем самым обособиться друг от друга и от других родственных видов, несмотря на схожесть ареалов. Принцип Р. Веттштейна, согласно которому близкие виды имеют взаимоисключающие ареалы, здесь не оправдывает себя, в отличие от ситуации с андийским и чилийским культурным картофелем *S. tuberosum* и *S. andigenum* [7].

Интересно, что в отношении еще одного триплоида – *S. chaucha Juz. et Buk.* – такого же единодушия среди систематиков не наблюдается. Если С.М. Букасов и Дж. Хокс признают его за отдельный вид, то другие ставят его рангом ниже, на уровне культивара. Возможно, степень генетической изоляции здесь не столь очевидна, а по морфологии и географии отличия от других видов довольно размыты. Если считать, что он произошел от гибридизации *S. andigenum* с *S. stenotomum* (возможно, *S. phureja*, по С.М. Букасову), то это действительно очень близкие виды, в отличие от дикого вида *S. acaule*, принимающего участие в происхождении триплоидного вида *S. juzepczukii* и относящегося к другой серии видов *Acaulia Juz.* С другой стороны, среди нескольких близкородственных диплоидных видов, видовой таксономический статус которых не совпадает в разных системах, выделяется вид *S. ajanhuiri Juz. et Buk.*, который признают или готовы признать за вид систематики с разными подходами к таксономии. Предполагается, что он также гибридного происхождения, хотя и диплоид: *S. stenotomum* \times *S. megistacrolobum Bitt.* Поскольку второй участник интрогрессивной гибридизации – достаточно отдаленный дикий вид, ягоды и семена завязываются у *S. ajanhuiri* сравнительно редко. Ареал его также сравнительно узкий, охватывает высокогорную центральную часть Боливии с захождением в южное Перу. Все это, очевидно, способствует относительному обособлению его как самостоятельного вида.

Самое неоднозначное положение остается в отношении остальных диплоидных видов, входящих в серию *Andigena Buk.*, таких как *S. stenonomum Juz et Buk.*, *S. goniocalyx Juz. et Buk.*, *S. phureja Juz. et Buk.*, *S. rybinii Juz. et Buk.* и др. Говорить об их гибридном происхождении не приходится, слишком они близки по многим фенотипическим характеристикам и ареалам обитания. Скорее всего, в результате их естественного перекрещивания и полиплоидизации и возник культурный тетраплоидный *S. andigenum*. Признавать их всех в качестве самостоятельных видов довольно затруднительно. Именно поэтому система С.М. Букасова неоднократно подвергалась ревизии, в том числе и им самим. Наиболее существенную коррекцию в нее внес Дж. Хокс, оставив лишь семь видов: *S. ajanhuiri*, *S. phureja*, объединив под этим названием 4 вида, включая *S. rybinii*, *S. stenotomum*, включив в него в качестве подвида *S. goniocalyx*, *S. chaucha*, собрав сюда все триплоидные формы. Виды *S. juzepczukii* и *S. curti-*

lobum остались такими же, как у С.М. Букасова. Культурный тетраплоидный вид *S. andigenum* был отнесен в качестве подвида к *S. tuberosum*, что тем самым узаконивает первичное андийское происхождение культурного картофеля.

Не во всем с этой ревизией видов можно согласиться, в чем-то она выглядит искусственной, притянутой к прикладным задачам селекции. Так, виды *S. phureja* и *S. rybinii* объединяет, в частности, отсутствие периода покоя клубней. Географически (*S. phureja* – боливийский эндемик) и морфологически они довольно разные и, наверное, заслуживают подвидового уровня различий и сходства. Еще более категоричными являются современные попытки упразднения описанных ранее видов и низведения их до обычных культиваров, местных сортов (*landraces*). Так Д. Спунер предлагает на основании фенетических отличий выделить на уровне вида или подвида уже упомянутые *S. ajanhuiri*, *S. chaucha*, *S. curtilobum*, *S. juzepczukii* *S. tuberosum ssp. tuberosum*. Обширный полиморфный вид или подвид *S. andigenum* вообще исчезает с таксономического поля зрения, являя собой лишь конгломерат разных групп андийских культиваров. Статус их как примитивных видов фактически преобразуется в некие внутривидовые категории и группы, что, в общем-то, допускается международным кодексом ботанической номенклатуры применительно к культурным видам. Но и в этом случае нельзя полностью сливать тетраплоидный, достаточно хорошо выделяемый в природе вид или подвид *S. andigenum* с группой диплоидных видов или культиваров, даже если филогенетически они все родственны. Логичнее все же выделить группу диплоидных примитивных видов, объединив их, возможно, в один вид с подразделением на ряд подвидов. В качестве такого вида-объединителя мог бы служить, например, наиболее полиморфный вид *S. stenotomum* Juz. et Buk., имеющий к тому же самый большой ареал. Остальные же диплоиды следует числить как его подвиды, включая сюда *S. phureja*, *S. rybinii*, *S. gonicalyx*, имеющие более четко выраженные и суженные ареалы.

Что касается триплоидов, то среди них встречаются как аутотриплоиды, так и виды определенно гибридного происхождения между тетраплоидным *S. andigenum* и каким-то диплоидным видом серии *Andigena* Buk. В первом случае их следует относить к цитотипам исходного вида. Так, если *S. chaucha* является аутотриплоидом *S. phureja*, как считал С.М. Букасов, то вряд ли он заслуживает видовой или даже подвидовой ранг таксона. Другое дело, если имеет место гибридизация, тогда ранг вида вполне объясним, как, например, в случае с *S. juzepczukii*. В этом отношении некоторые другие триплоиды, получившие по С.М. Букасову видовые названия, возможно, имеют на это основание, например, виды *S. chocclo* Buk. et Lechn., *S. cuencanum* Buk.,

S. mammiferum Juz. et Buk., *S. tenuifilamentum* Juz. et Buk. По крайней мере, можно согласиться с С.М. Букасовым в том, что нет должного основания объединять их всех под одним названием *S. chaucha* или *S. juzepczukii*, как это делают другие систематики.

Подводя итоги сравнительного сопоставления разных систем и таксономических подходов применительно к культурному виду *S. tuberosum*, можно сделать следующие выводы.

1. Систематика картофеля, равно как и любого другого вида, строится в соответствии с тем или иным понятием биологического вида как такового. Основными различиями в понимании и определении вида являются монотипность или политипность его структуры, монофилетическое или полифилетическое его происхождение.

2. По системе С.М. Букасова, культурный картофель представлен двумя видами: чилийским – *S. tuberosum ssp. chilotanum* и андийским – *S. andigenum*. Оба вида полиморфны (особенно второй) и имеют разное происхождение. Большинство современных селекционных сортов – межвидовые гибриды, в том числе между этими двумя самостоятельными видами, и могут быть таксономически представлены как *S. tuberosum ssp. europaeum*. Вопрос о том, какой из видов – чилийский или андийский – впервые был завезен в Европу, остается неясным, но не имеет принципиального значения, поскольку они оба были активно вовлечены в селекцию.

3. Система С.М. Букасова сочетает комаровское понимание вида как монотипного таксона, отличающегося от другого хотя бы одним каким-то мелким признаком, с вавиловским политипным, системным представлением вида, позволяющим выделять внутри него отдельные структурные элементы (разновидности, формы, экотипы, биотипы и т. п.).

4. Системе С.М. Букасова противопоставлена другая – Дж. Хокса, главным и принципиальным отличием которой является признание одного культурного вида *S. tuberosum* с двумя подвидами *S. tuberosum ssp. tuberosum* и *S. tuberosum ssp. andigenum*. При этом подразумевается общее их происхождение от *S. andigenum* в результате неизвестно какого попадания в Чили и спонтанного отбора из него фотопериодически длиннодневной формы – *S. tuberosum ssp. chilotanum* по С.М. Букасову. В Европе путем искусственного отбора возник так называемый *Neo-Tuberosum*.

5. Определенной тенденцией системы Дж. Хокса явилось объединение и укрупнение некоторых монотипных видов системы С.М. Букасова. При этом мотивы для такого слияния были как естественные, так и достаточно искусственные, например, по триплоидному набору хромосом (*S. chaucha*) и отсутствию периода покоя (*S. phureja*). Неизменными остались виды *S. ajanhuiri*, *S. juzepczukii* *S. curtilobum*. В результате

этого по системе Дж. Хокса насчитываются 7 культурных видов картофеля (1990), по системе С.М. Букасова – 17 (1978).

6. Крайним выражением политипизации, расширения и, вместе с тем, уплотнения культурного вида *S. tuberosum* является его унификация как единого и одного вида. Остальные входят в него как группы отдельных культиваров или местных сортов (*landraces*). Если по Доддсу (1962) признаются лишь 3 вида: *S. juzepczukii*, *S. curtilobum*, *S. tuberosum*, а последний состоит из 5 групп: *Stenotomum*, *Phureja*, *Chau-*

cha, *Andigena*, *Tuberosum*, то по Д. Спунеру (2002) все сводится к единому виду *S. tuberosum* с уже 8 группами: *Ajanhuiri*, *Andigenum*, *Chaucha*, *Chilotanum*, *Curtilobum*, *Juzepczukii*, *Phureja*, *Stenotomum*.

7. Если считать, что ни одна из систем, ни один из таксономических подходов к виду не может быть абсолютной истиной, следует все-таки признать, что система С.М. Букасова является наиболее подробно разработанной, структурированной и отвечающей номенклатурным и практическим нуждам специалистов по картофелю.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Букасов СМ. Принципы систематики картофеля. Труды по прикладной ботанике генетике и селекции. 1978; 62(1):3-35.
2. Вавилов НИ. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Линнеевский вид как система. Л.: Наука; 1967.
3. Завадский КМ. Учение о виде. Л.: Изд-во. ЛГУ; 1961.
4. Костина ЛИ. Аборигенные сорта *Solanum chilotanum* Hawk. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978;62(1):55-82.
5. Лехнович ВС. Культурная флора СССР. Культурные виды картофеля. Л.: Колос; 1971.
6. Рыбин ВА. Результаты кариологического исследования южноамериканских культурных и диких картофелей и их значение для селекции. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1933;2(2):3-100.
7. Сосков ЮД, Кочергина АА. Закон Веттштейна-Комарова как первооснова географо-морфологического метода систематики растений и его значение для селекции и генетики. Вестник Петровской академии. 2010;(15):23-34.
8. Тахтаджян А.Л. Жизнь растений. Москва: Просвещение; 1974. Т. 1. с. 49-57.

Общий список литературы/Reference List

1. Bukasov SV. [Principles of systematics of the potato]. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii. 1978; 62(1):3-35. (In Russ.)
2. Vavilov NI. Zakon Gomologicheskikh Riadov v Nasledstvennoy Izmenchivosti. Linneyevskiy Vid Kak Sistema. [The Law of Homological Rows in Hereditary Variability. The Linnean Species as a System]. Leningrad: Nauka; 1967. (In Russ.)
3. Zavadskiy KM. Ucheniye o Vide. [The Concept of Species]. Leningrad: Izdatelstvo LGU; 1961. (In Russ.)
4. Kostina LI. [Native cultivars *Solanum chilotanum* Hawk]. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii 1978;62(1):55-82. (In Russ.)
5. Lekhnovich VS. Kulturnaya Flora SSSR. Kulturnye Vidy Kartofelia. [Cultural Flora of the USSR. Cultural species of potatoes]. Leningrad: Kolos; 1971. (In Russ.)
6. Rybin VA. [The results of karyological studies of South American cultivated and wild potatoes and their importance for breeding]. Trudy po Prikladnoy Botanike, Genetike i Seleksii. 1933;2(2):3-100. (In Russ.)
7. Soskov JD, Kochergina AA. [The Wettstein-Komarov law as the basic principle of the geographical-morphological method of systematics of plants and its significance for plant breeding and genetics]. Vestnik Petrovskoy Akademii. 2010;(15):23-34. (In Russ.)
8. Takhtajan A.L. The life of plants. «Education»; 1974. Vol. 1. p. 49-57. (In Russ.)
9. Ghislain M, Nunez J, Herrera M, Spooner D. The single Andigenum origin of Neo-Tuberosum potato materials is not supported by microsatellite and plastid marker analyses. Theor Appl Genet. 2009;118:963-9.
10. Dodds KS. Classification of cultivated potatoes. In: Corell D. The Potato and Its Wild Relatives. Renner (Texas); 1962; p. 517-39.
11. Gavrilenko T, Antonova O, Shuvalova A, Krylova E, Alpatyeva N, Spooner DM, Novikova L. Genetic diversity and origin of cultivated potatoes based on plastid microsatellite polymorphism. Genet Resour Crop Evolut. 2013;60:1997-2015.

12. Hawkes JG. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources. London: Belhaven Press; 1990.
13. Huaman Z, Spooner D. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*). *Amer J Bot.* 2002;89:947-65.
14. Ovchinnikova A, Krylova E, Gavrilenko T, Smealova T, Zhuk M, Knapp S, Spooner D. Taxonomy of cultivated of potatoes (*Solanum* section *Petota*: *Solanaceae*). *Bot J Linn Soc.* 2011;165: 107-55.
15. Simmonds NV. Studies of the tetraploid potatoes. III. Progress in the experimental recreation of the *Tuberosum* group. *J Linn Soc (Bot).* 1966;9: 279-88.

