

Э. Ц. ГАБРИЭЛЯН, ПАВЕЛ П. ГАМБАРЯН

ПРИМЕНЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКОГО МЕТОДА В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *SORBUS* L.

Сложность и запутанность таксономических взаимоотношений внутри рода *Sorbus* L. общеизвестна. По сей день объем различных видов, рядов, секций, подродов и даже самого рода окончательно не установлен [3, 15, 23, 24, 25, 28, 29]. Причиной резких колебаний объема таксонов является то, что разные авторы, устанавливающие их границы, имеют различное представление о систематической ценности признаков. Часто второстепенные признаки, не имеющие таксономического значения, принимались за главные и наоборот. Большое внимание уделялось бросающимся в глаза морфологическим признакам (особенно форме и строению листьев), при этом не учитывалось, что представителям рода *Sorbus* присущ необычайный полиморфизм листьев. Кроме того, при разграничении таксонов, надо брать в основу не отдельные признаки, а их совокупность. Все многочисленные системы рябин до сих пор несут на себе печать субъективного мышления того или иного автора. Для придания системе элементов объективности нами была предпринята попытка математического анализа 35 видов рябин, распространенных в основном на территории Азии.

Работа между авторами распределялась так: изучение признаков, подбор материала и изучение литературы, обсуждение результатов и оформление работы выполнялось Габриэлян; Гамбаряном произведен отбор признаков для числовой таксономии, проведены все вычисления и написана математическая часть работы.

Из более чем 60 признаков, приведенных к альтернативной форме—теза и антитеза—отобран для числовой таксономии 31 признак, при выборе которых мы руководствовались их таксономической ценностью. (табл. 1).

Признаки, изменчивые внутри рода или нечетко выраженные—форма кроны, жизненная форма (дерево или кустарник), цвет, опушение, консистенция и зубчатость края листьев, а также имеющиеся не у всех видов или специфические только для одного, были исключены.

Признаки взвешивались произведением частот тезы и антитезы pq (частота тезы p = числу видов с тезой, деленному на общее число видов). Такой способ оценки признаков отвечает их диагностической ценности. Например, для диагноза 1048576 видов (2^{20}) можно ограничиться ком-

Таблица 1

Признаки, использованные для таксономического анализа, ранжированные по величине pq и разделенные на классы со значением $pq=0,25; 0,20; 0,15; 0,10$ и $0,05$

№ признака	pq	теза, обозначенная +	антитеза
1 2 3 4 5 6 7 8 9	0,25	лист простой цельный стерильной пыльцы более 25% гинецей синкарпный диск эпигиничный завязь почти верхняя тычинки явно короче лепестков мезокарп гомоморфный чечевички плода мелкие, незаметные крахмалоносных клеток в плодах нет	лист иной менее 25% почти апокарпный гипо- или перигиничный нижняя или почти нижняя длиннее, = или чуть короче гетероморфный явно выражены есть
10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22	0,20	плод цветом от белого до алого диаметр пыльцевых зерен менее 25 мк чашелистики длиннее 3 мм чашелистики по краю железистые пыльца бороздная или борозднопоровидная склереиды в мезокарпе есть завязь 4—5 гнездная пыльца узкобороздная сэкзина гладкая лист сложноперистый гинантий голый пыльца с 3—5 бороздами поры выходят за пределы борозд	красный или темно-красный более 25 мк короче нежелезистые пыльца борозднопоровая нет 2—3 гнездная широкобороздная скульптурированная лист иной опушенный только с 3-бороздами не выходят
23 24 25 26 27	0,15	0,15 плод менее 10 мм в длину чашечка на плодах опадает лист лопастный почки рыжеопушенные стилодии у основания сросшиеся	более 10 мм не опадает лист иной голые или опушение иное от основания свободные
28 29	0,10	пыльца с глубокими бороздами лепестки розовые или красные	с неглубокими бороздами белые, кремовые, желто-зеленые
30 31	0,05	лист внизу перистый, вверху цельный сэкзина струйчатая	сэкзина иная лист иной

бинацией 20 независимых признаков с равной частотой тезы и антитезы, т. е. имеющих максимальное значение $pq=0,25$. Если частота тезы не равна частоте антитезы, то для диагноза такого количества видов надо использовать больше признаков. Такие признаки нами ценятся меньше. Например, если $p=0,4$ и $q=0,6$, то $pq=0,24$. Существующие методы чис-

ловой таксономии [18, 30] с оценкой признаков в связи с их частотой обычно дают максимальную оценку самому редкому состоянию признака, самой редкой тезе или антитезе. Для диагноза 1048576 видов с помощью максимально оцениваемых редких состояний надо использовать 1048575 альтернативных признаков, т. е. в 50000 раз больше. Исходя из этого, мы выбрали метод числовой таксономии с оценкой признака величиной pq [11--13].

Сходство измерялось суммой весов сбших тез и антитез сравниваемых видов, так как этот простейший метод рекомендовал Бейли [19] ввиду неизвестности преимуществ более сложных методов. Для сравнимости разных оценок мы выражали сходство в процентах от суммы весов всех признаков [16, 17]. Для упрощения расчетов признаки нами ранжированы по величине pq и разбиты на 5 классов— $pq=0,25; 0,20; 0,15; 0,10; 0,05$ (табл. 2).

Таблица 2

Распределение признаков изученных рябин

№ вида	№ признака																															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	
1		+	+	+					+	+	+											±	±									
2		+	+	+					+	+	+							+		+	±	±		+			+					
3			+	+					+	+	+									+	±	±		+			+					
4,5					+				+	+	+									+	±	±		+								
6		+			+				+	+	+									+	±	±		+			+					
7					+				+	+	+									+	±	±		+			+					
8					+				+	+	+							+		+	±	±		+			+					
9		+	+		+				+	+	+							+		+	±	±				+	+					
10					+				+	+	+									+	±	±										
11		+			+				+	+	+									+	±	±										
12		+			+				+	+	+									+	±	±										
13		+			+				+	+	+									+	±	±		+								
14		+			+				+	+	+							+		+	±	±										
15		+			+				+	+	+									+	±	±										
16		+			+				+	+	+									+	±	±										
17	+	+			+				+	+	+							+		+	±	±										
18	+	+			+				+	+	+							+		+	±	±										
19	+	+			+				+	+	+							+		+	±	±										
20	+	+			+				+	+	+							+		+	±	±		+								
21	+				+				+	+	+							+		+	±	±										
22	+				+				+	+	+							+		+	±	±										
23	+				+				+	+	+							+		+	±	±										
24	+				+				+	+	+							+		+	±	±		+								
25	+		+	+					+	+	+							+		+	±	±										
26	+		+	+					+	+	+							+		+	±	±		+								
27	+		+	+					+	+	+							+		+	±	±										
28	+		+	+					+	+	+							+		+	±	±		+								
29	+		+	+					+	+	+							+		+	±	±		+								
30	+		+	+					+	+	+							+		+	±	±										
31	+		+	+					+	+	+							+		+	±	±										
32	+	+	+	+					+	+	+							+		+	±	±		+								
33	+	+	+	+					+	+	+							+		+	±	±		+								
34			+	+					+	+	+							+		+	±	±		+								
35			+	+					+	+	+							+		+	±	±		+								
pq	0,25									0,20														0,15					0,10		0,05	

Для наглядности классификации составлена дендрограмма по максимальным оценкам сходства; объединялись пары наиболее сходных видов, к ним присоединялись виды, наиболее сходные с одним из уже объединенных, и этот процесс продолжался до тех пор, пока все виды оказались объединенными (рис. 1) Составление дендрограммы по сред-

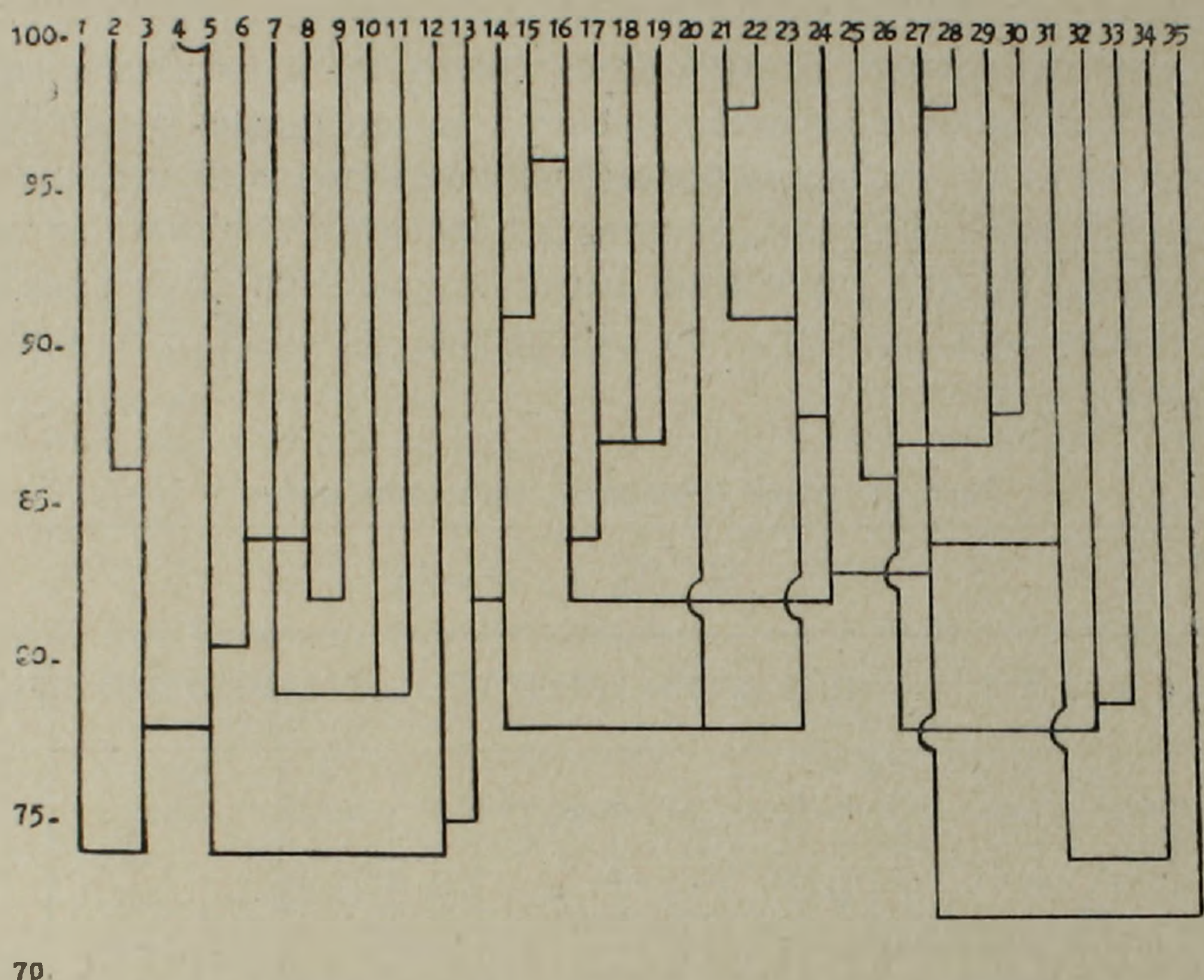


Рис. 1. Дендрограмма сходства видов рода *Sorbus* L.

невзвешенным оценкам сходства или по средним геометрическим расстояниям нами не использовалось потому, что с помощью этих методов, обычно используемых в числовой таксономии, можно построить классификацию даже случайных чисел, т. е. эти методы приводят к искусственности классификации. Нами определялась ошибка оценки сход-

ства $S_r = \sqrt{\frac{\sum (T - \bar{T})^2}{n - 1}}$, где T — оценка сходства, $\bar{T}$ — среднее ариф-

метическое оценок сходства видов попарно, если не учитывать оценок сходства видов самих с собой, и n число оценок сходства. В нашем примере ошибка равна 3,6%. Использование только максимальных оценок сходства и учет различий, превышающих ошибку, позволяет избежать искусственности классификации.

Согласно дендрограмме перистолистные рябины (№ 1—10) вместе с гибридным *S. turkestanica** (№ 11) довольно резко отличаются от рябин с простыми листьями. К группе перистолистных видов отнесена

* Вид, имеющий в нижней части перисторассеченные, а в верхней—перистонадрезные листья, одним из родителей которого, как показали наши анатомические и палинологические исследования [6, 10], является перистолистная *S. tianschanica*.

чрезвычайно своеобразная *S. domestica*, выделяемая в монотипную секцию *Sorbus*. Ряд четких признаков этого вида (очень специфичная анатомия древесины, плодов, строение пыльцевых зерен и др. [1, 9]) не принят во внимание при числовой таксономии рода, так как он, хотя и подтверждает уникальность *S. domestica*, но мало говорит о сходстве между собой остальных видов. Тем не менее по данным числовой таксономии этот вид резко отличается от других. Остальные перистолистные рябины, объединяемые в секцию *Ausciparia* (Medik.) K. Koch, составляют более или менее цельную группу. *S. ausciparia* и *S. boissieri* — виды, различающиеся только осциллирующими невыдержанными признаками, такими, как уровень зубчатости края листочков и их опушение, оказались полностью идентичными.

По дендрограмме видно, что внутри группы перистолистных рябин особняком стоит *S. tianschanica* [15]. Довольно четко от других видов отличаются более или менее сближающиеся друг с другом *S. foliolosa* и *S. insignis*. Оба вида имеют нижнюю завязь, 3 стилодия, одного типа каменистые клетки в мезокарпе плода и другие признаки.

Согласно дендрограмме от всех изученных видов очень резко отличаются *S. torminalis* и *S. lanata*. Множество анатомо-морфологических признаков, а также своеобразный тип пыльцевых зерен, присущих только *S. torminalis*, обоснованно выделяют его в отдельную монотипную секцию *Torminaria* (DC.) Zabel. Несмотря на то, что на дендрограмме *S. lanata* занимает более изолированное положение, однако по среднему сходству данного вида со всеми остальными (табл. 3) сильнее отличается *S. torminalis* (55, а не 58%). Это произошло в результате построения дендрограммы по максимальным, а не средним оценкам сходства. Впрочем, эта разница лежит обычно в пределах статистической ошибки и ей не следует придавать большого значения. Очень своеобразное морфолого-анатомическое строение цветков, пыльцы, плодов, черешков листьев и древесины *S. lanata* выделяет этот вид в какой-то отдельный, довольно изолированный таксон.

На дендрограмме довольно ясно прослеживается разделение рябин с простыми листьями на две группы видов: с лопастными и цельными листьями. Очень интересен факт, что в группе видов с лопастными листьями — *S. persica*, *S. tamamschjanae*, *S. caucasica*, *S. armeniaca*, *S. takhtajanii*, *S. luristanica* оказался *S. kusnetzovii*. По традиции этот вид, имеющий листья с тенденцией к лопастности, всегда сближался с *S. graeca* [3, 4, 14, 15, 22]. Некоторые ботаники даже пытались объединить их. Однако наши палинологические исследования показывают, что по строению и типу пыльцевых зерен *S. kusnetzovii* четко отличается от *S. graeca* и других цельнолистных рябин. По количеству стерильной пыльцы (свыше 50%) этот вид также скорее можно включить в группу лопастнолистных рябин [10]. По типу строения черешка *S. kusnetzovii* также сближается с последними [8].

Сочетанием своеобразных признаков резко отличается от всех изученных видов *S. goopiana* (= *S. dualis*). Будучи гибридом перистолист-

Таблица 3

Перечень изученных видов и среднее сходство их, %

№	Вид	Сход- ство	№	Вид	Сход- ство
1	<i>S. domestica</i> L.	55	20	<i>S. hajastana</i> Gabr.	59
2	<i>S. insignis</i> (Hook. f., Hedl.	50	21	<i>S. graeca</i> (Spach) Schauer	64
3	<i>S. foliolosa</i> (Wall.) Spach.	52	22	<i>S. turcica</i> Zinserl.	64
4	<i>S. bolssieri</i> Schneid.	51	23	<i>S. aria</i> (L.) Cr.	66
5	<i>S. aucuparia</i> L.	51	24	<i>S. colchica</i> Zinserl.	61
6	<i>S. ursina</i> (Wenzig) Hedl.	50	25	<i>S. pallescens</i> Rehd.	63
7	<i>S. himalaica</i> Gabr.	50	26	<i>S. thibetica</i> Hand.-Mazz.	64
8	<i>S. cashmiriana</i> Hedl.	48	27	<i>S. albovii</i> Zinserl.	63
9	<i>S. microphylla</i> Wenzig	48	28	<i>S. subfusca</i> (Ledeb.) Boiss.	63
10	<i>S. tianschanica</i> Rupr.	54	29	<i>S. cuspidata</i> (Spach) Hedl.	63
11	<i>S. turkestanica</i> (Franch.) Hedl.	56	30	<i>S. hedlundii</i> Schneid.	59
12	<i>S. roopiana</i> Bordz.	58	31	<i>S. dunnii</i> Rehd.	59
13	<i>S. persica</i> Hedl.	57	32	<i>S. xanthoneura</i> Rehd.	60
14	<i>S. caucasica</i> Zinserl.	60	33	<i>S. alnifolia</i> (Sieb. et Zucc.)	
15	<i>S. armeniaca</i> Hedl.	60		C. Koch	57
16	<i>S. takhtajanii</i> Gabr.	63	34	<i>S. torminalis</i> (L.) Cr.	55
17	<i>S. kusnetzovii</i> Zinserl.	61	35	<i>S. lanata</i> (D. Don.) Schauer	58
18	<i>S. luristanica</i> (Bornm.) Schönb.-Tem.	60			
19	<i>S. tamamschjanae</i> Gabr.	59			

ных и цельнолистных рябин [21] на дендрограмме этот вид занимает достаточно изолированное, но промежуточное между этими двумя группами положение.

Цельнолистные виды *S. turcica* и *S. graeca*, различающиеся степенью гранулированности сѣкзины, а также *S. albovii* и *S. subfusca* — опушением гипантия, почти не различимы, кроме зубчатости листьев у первой пары, видов и степени спущенности листа снизу у второй пары видов. Но так как эти признаки не четко выдержаны и встречаются по всему ареалу, мы их не приняли во внимание. Сходство видов этих пар равно 98%, т. е. различия меньше ошибки сходства, и поэтому вполне можно объединить *S. turcica* с *S. graeca*, *S. albovii* — с *S. subfusca*.

Близки между собой также *S. armeniaca* и *S. takhtajanii*, но различия между этими видами превышают ошибку. Кроме того, эти виды отличаются признаками, не использованными нами для числовой таксономии. Интересно упомянуть, что *S. takhtajanii* чисто габитуально (но не анатомо-морфологическими признаками), обычно смешивается с *S. persica* [5]. Согласно математической обработке эти два вида даже менее сходны, чем *S. takhtajanii* с *S. armeniaca*.

Среди цельнолистных рябин различаются группы видов — так называемые ряды — *Ariae* Zinserl. с видами *S. aria*, *S. graeca-turcica*; *Subfuscae* Zinserl. с видами *S. subfusca-albovi*, *S. colchica* и примыкающими к ним гималайско-китайскими *S. thibetica*, *S. pallescens*, *S. cuspidata*, *S. hedlundii*, *S. dunnii*. Интересно, что математическая обработ-

ка в данном случае приводит к тем же результатам, что и палинологическая. Оба метода говорят о большом сходстве между этими группами рябин. Несмотря на то, что в группу *Subfuscae* попали, казалось бы, столь разные и географически чрезвычайно далекие эндемы Кавказа и Гималаев или Китая, однако у них оказалось довольно много общих признаков. Как видно из дендрограммы, к ним примыкает достаточно близкий вид с опадающей чашечкой *S. dununii*, который обычно относят к группе *Micromeles* [27].

Довольно изолированное, но промежуточное положение между лопастно- и цельнолистными видами занимает *S. hajastana*. Судя также по признакам, не включенным в числовую таксономию, это действительно правильно [2]. *S. xantoneura* согласно числовой таксономии, а также не использованным в ней палинологическим данным, стоит совершенно особняком [10]. Из всех изученных видов этот вид ближе всего к *S. alnifolia* и *S. pallescens*.

S. alnifolia включается в род *Micromeles* Decaisne, систематическое положение которого до сих пор окончательно не установлено. Ряд авторов этот род нередко объединяет с *Sorbus* [3, 4, 20, 26]. В результате математической обработки оказалось, что *S. alnifolia* и другие виды (*S. dununii*, *S. xantoneura*) не настолько сходны друг с другом и не отличаются от других видов столь существенно, чтобы было оправдано их выделение в отдельный род.

Если считать верным, что чем больше сходство видов, тем больше их родство, то из этого положения следует: чем большему числу видов свойственен данный признак, тем вероятнее, что он примитивен, т. е. что он был и у предка изучаемых видов; чем с большим числом видов сходен данный вид и чем больше это сходство, тем данный вид примитивней. Это означает, что числовая таксономия позволяет также (если не абсолютизировать ее данные) решать вопросы филогенетических взаимоотношений видов. Для этого нами вычислены средние оценки сходства данного вида со всеми другими (табл. 2). Наибольшее среднее сходство находим у *S. aria* и близких видов — *S. graeca-turcica*, *S. thibetica*, *S. pallescens*, *S. subfusca-albovi*, *S. cuspidata*, *S. colchica* (61—66%). Как уже отмечалось [7], эти родственные виды составляют генетически единую кавказско-гималайскую группу.

Большое среднее сходство (более 60%) имеют *S. kusnetzovii* и *takhtajanii*, так как они гибридогенны.

Основываясь на морфолого-анатомических, палинологических и географических данных, примитивной секцией следует считать *Ausciragia*. Между тем по среднему сходству этого не видно. Такое несоответствие математического подхода общим представлениям могло получиться потому, что нами изучено незначительное число перистолистных рябин.

Анатомо-морфологические данные свидетельствуют о том, что секция *Sorbus* является одной из подвинутых в роде. Согласно числовой таксономии *S. domestica* занимает довольно изолированное положение и обладает сравнительно небольшим средним сходством.

На основании числовой таксономии можно сказать, что род *Sorbus* делится на ряд хорошо очерченных таксонов. Не подтверждается выделение *Micromeles* в самостоятельный род. Согласно дендрограмме группа рябин с лопастными листьями занимает промежуточное положение между видами с перистыми и цельными листьями, что, по-видимому, является результатом их гибридной природы. Последнее, как уже отмечалось, подтверждается и палинологическими данными—высоким процентом стерильной пыльцы у всех видов этой группы.

Подтверждается точка зрения на относительную примитивность цельнолистных рябин из рядов *Subfuscae*, *Agiae*, *Graecae* и относительную специализированность *S. domestica*.

Выявлена тождественность *S. boissieri* и *S. aucuparia*, а также почти полная идентичность, фактически говорящая о принадлежности к одному виду, *S. turcica*—*S. graeca* и *S. albovii*—*S. subfusca*.

Институт ботаники
АН АрмССР

Поступило 16.II 1972 г.

Է. Յ. ԳԱԲՐԻԵԼՅԱՆ, ՊԱՎԵԼ Պ. ԴԱՄԲԱՐՅԱՆ

ՄԱԹԵՄԱՏԻԿԱԿԱՆ ՄԵԹՈԴԻ ԿԻՐԱՌՈՒՄԸ *SORBUS* L. ՑԵՂԻ ՏԱՔՍՈՆՈՄԻԱՅՈՒՄ Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ

Sorbus L. ցեղի ներտեսակային կարգաբանության մեջ եղած խառնաշփոթությունը հիմք է հանդիսացել կիրառելու թվային տաքսոնոմիայի մեթոդներ: Ուսումնասիրված տեսակների նմանությունը գնահատված է ըստ համեմատվող հատկանիշների արժեքների գումարի:

Պարզված է, որ *Sorbus* ցեղը բաժանվում է մի շարք լավ սահմանագծված տաքսոնների: Ստացված տվյալները չեն հաստատում *Micromeles* Decaisne ցեղի անջատումը, որպես առանձին ցեղ:

Բացահայտված է, որ *Sorbus* ցեղի բլթակավոր տերևներ ունեցող տեսակները միջին դիրք են զբաղում փետրածև և ամբողջական տերևներ ունեցող տեսակների միջև, որն արդյունք է նրանց հիբրիդային ծագման:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Габриэлян Э. Ц. Изв. АН АрмССР, (биол. и с/х науки), 8, 4, 1954.
2. Габриэлян Э. Ц. ДАН АрмССР, 22, 1956.
3. Габриэлян Э. Ц. Тр. БИН АН АрмССР, т. XI:73—141, 1958.
4. Габриэлян Э. Ц. Изв. АН АрмССР (биол. и с/х науки), XI, 7:79—89, 1958.
5. Габриэлян Э. Ц. Биологический журнал Армении, 22; 2:39—46, 1969.
6. Габриэлян Э. Ц. Биологический журнал Армении, 24, 2:45—53, 1971.
7. Габриэлян Э. Ц. Тезисы докл. 4 Моск. Совещ. по филогении раст. 1:104—109, 1971.
8. Габриэлян Э. Ц. и Туманян С. А. Биологический журн. Армении (в печати).
9. Габриэлян Э. Ц. и Мурадян Л. Г. Ученые зап. ЕГУ, 2, 1972.
10. Габриэлян Э. Ц. Палинолог. сборн. Бот. О-ва АрмССР (в печати).

11. Гамбарян П. П. Изв. АН АрмССР, сер. биол. 17, 12:47—53, 1964.
12. Гамбарян П. П. Биологический журнал Армении, 21, 10:58—62, 1968.
13. Гамбарян П. П. Биологический журнал Армении, 24, 4:41—43, 1971.
14. Гроссгейм А. А. Фл. Кавказа, 2, изд. 5:29—37, 1962.
15. Комаров В. Л. и Цинзерлине Ю. Д. *Sorbus* во фл. СССР, 9:372—401, 1939.
16. Пименов М. Г. Систематическое и ресурсоведческое изучение дальневосточных видов рода *Angelica*, содержащих кумарины. Автореферат докт. диссерт. М., 1968.
17. Пименов М. Г. Бюлл. МОИП, отд. биол., 7, вып. 1, 1968.
18. Смирнов Е. С. Таксономический анализ. М., 1969.
19. Bailey N. T. J. The mathematical approach to Biology and medicine. J. Wiley and Sons, Lond., N.—Y., Sydn. 1967.
20. Baranov A. I. *Baileya*, 15:36—42, 1967.
21. Bordzilovsky E. L. Bull. Jard. Bot. Kiev, XII—XIII; 105—144, 1931.
22. Gabriellian E. Not. Roy. Bot. Garg. Edinburgh, XXIII, 4:483—495.
23. Hedlund T. Kong. Sv. Vet. Acad. Handl. 35. 1901.
24. Karpatl Z. Fedd. Repert. Sp. Nov. Regni Vegetab. 62, 2—3:71—331, 1960.
25. Kovanda M. *Preslia* 33:1—15, 1961.
26. Liljefors A. *Acta Horti Berg.*, 17, 4:47—113, Uppsala, 1955.
27. Rehder A. Gen. *Sorbus*. in C. S. Sargent, *Pl. Wilsonianae* 2:266—279, 1915.
28. Schönbeck-Tenasy. In K. H. Rechinger, *Flora Iranica* 66/30, 4:39—40, 1969.
29. Schneider C. K. *Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde* 1:667—770, 1906.
30. Sokal R. R. and Sneath P. H. A. *Principles of Numerical taxonomy*, S. Fr. et Lond. 1963.