

## Ускользящие критерии видов и парадигмы ботаники

Валерий К. Тохтарь

*Белгородский государственный национальный исследовательский университет (г. Белгород)*  
e-mail: [tokhtar@bsu.edu.ru](mailto:tokhtar@bsu.edu.ru); orcid: 0000-0002-7417-4893

**ТОХТАРЬ, В. К. Elusive species criteria and paradigms of botany.** — The development of botanical science and the improvement of methods used to identify the boundaries of species lead to constant changes in the criteria and volume of species in various systematic groups of plants. Currently, to solve these problems, modern methods of geno- and chemosystematics (for example, use of PCR, ITSS, and other markers), methods of discriminant and factor analyses, assessment of boundaries of ecological and climatic niches of different species, approaches of chemosystematics and metabolomics are used. However, the emergence of a large number of different modern approaches to estimate the volume of species has not simplified the task of plant taxonomists. Instead, it gave them the task to select or reasonably combine reliable methods. The latter would allow to progress in solving this difficult tasks and set priorities for the development of an integrated methodological approach to the study criteria and volumes of species.

### Введение

Проблема вида, его критерии, объем, соотношение с той или иной концепцией являются одной из наиболее сложных и запутанных в современной ботанике. Вместе с тем, именно на понимании вида, выборе видовой концепции и других субъективных критериях изначально построена вся ботаническая наука.

Создание видовых концепций в различных группах растений также затруднено в связи с различиями их систем размножения, поскольку в ряде таксономических групп они приоритетно учитываются при разграничении таксонов. Особенно это касается сложных таксономических групп в родах *Hieracium* L., *Oenothera* L., *Rosa* L., поскольку интенсивные процессы микроэволюции, происходящие в них, в короткий промежуток времени приводят к формированию большого количества рас, подвидов, видов и, в конечном итоге, к большой путанице в их систематике.

Проблемы критериев вида особенно показательны при их рассмотрении на примере рода *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera* L., Onagraceae), поскольку они с успехом могут быть экстраполированы и на многие другие таксономические группы. Исследователи энотер обычно сталкиваются с проблемами, подобными тем, которые они имеют, изучая апомиктические виды из родов *Hieracium* L., *Taraxacum* Wigg и *Rubus* L. или любыми другими группами растений с аномальным формированием гамет.

## Основные подходы и методы делимитации видов

Главной проблемой в таксономических системах различных групп растений и, в частности в роде *Oenothera* L. является одновременное сосуществование различных таксономических видовых стандартов и концепций, регламентирующих объемы и таксономические характеристики вида. В настоящее время в научной литературе представлены две концепции вида у энотер: американская (Dietrich *et al.* 1998), которую можно отнести к политипической и европейская с характерными чертами монотипической концепции вида (Rostański 1982). При исследовании видов рода *Oenothera* сложилась парадоксальная ситуация, когда, несмотря на доскональную изученность цитогенетических особенностей данной группы растений, ее таксономия все время находится в постоянном состоянии изменения (Dietrich *et al.* 1998).

С момента появления энотер в Европе входе интерконтинентальных миграций, здесь было описано большое количество новых видов. Так, Г. Гудзюк (Hudziok 1968) описал свыше 100 новых таксонов в Германии, что позволяет считать территорию этой страны одним из центров формирования энотер на современном этапе их развития (Hudziok 1968). Новые виды были также описаны в Италии, Чехии и Словакии, Германии, Англии, Литве и других странах.

Чтобы проиллюстрировать некоторые трудности, связанные с таксономическими проблемами в системе рода, можно проанализировать номенклатурную ситуацию для гибридов между *Oe. biennis* и *Oe. pycnocarpa* Atkinson & Bartlett. Для растений этого гибрида приводятся три различных названия, характеризующих разные таксоны: *Oe. punctulata* Rostański et Gutte, *Oe. pseudocernua* Hudziok, *Oe. schmedleri* Rostański.

Иногда очень трудно отличить эти таксоны на морфологическом уровне. Авторы политипической концепции рода, которая основана на цитогенетических критериях вида, обоснованно замечают, что если бы этот подход был проявлен в его крайности, то результатом, возможно, было бы описание тысячи новых названий таксонов (Dietrich *et al.* 1998). Вместе с тем, многие виды, представленные в монотипической концепции, достаточно четко отличаются морфологически и, несомненно, относятся к разным видам. В чем же причина таких противоречий?

Основные отличия между современными видовыми концепциями у энотер определяются принципами, положенными в основу разных таксономических систем. Политипическая концепция вида в роде *Oenothera* L. опирается на данные цитогенетического анализа. Она рассматривает виды согласно комбинации колец Реннера (хромосомы слившиеся в кольца в мейозе) и сочетания различных генетических и пластомных комплексов (рис. 1).

По всей видимости, таксономические проблемы в роде *Oenothera* являются следствием использования различных методов, применяемых при изучении энотер. В. Дитрих с колл. (Dietrich *et al.* 1998) проводят делимитацию видов согласно состава их главных геномных комплексов А, В, и С (рис. 1).

Plastome Type Genotype	I	II	III	IV	V
AA	●	●	⊙	⊕	+
AB	⊖	●	●	●	+
BB	⊕	⊖	●	●	+
BC	○	○	○	●	⊖
CC	+	+	+	●	●
AC	⊖	●	⊖	●	⊖

- = нормальный зеленый
- ⊕ = белый с ингибированием роста и плодоношения
- ⊙ = зеленый, серовато-зеленый
- +
- ⊖ = иногда желто-зеленый
- ⊕ = летальный, но если встречается как исключение - белый
- ⊖
- ⊖ = иногда попадаетея желтоватый
- ⊖ = слегка желтоватый
- ⊖
- ⊖ = периодически бледный, с разными зелеными оттенками
- ⊖ = от желто-зеленого до желтого
- ⊙ = периодически бледный, зеленоватый
- = белый или желтый

Рис. 1. Фенотипы видов рода *Oenothera* L. при пластомных и геномных сочетаниях (Dietrich *et al.* 1998).

При использовании монотипического стандарта (Rostanski *et al.* 2004) виды энотер разграничиваются преимущественно согласно их морфологическим отличиям, что, на наш взгляд, во многих случаях обосновано, однако может привести и к чрезмерному дроблению таксонов, учитывая то, что в различных таксономических системах рода *Oenothera* приведены разные границы изменчивости количественных таксономических генеративных признаков (табл. 1). При использовании политипических стандартов в роде *Oenothera* за основу взяты генетические критерии. Большинство видов монотипической системы в ней сведены до синонимов, хотя многие виды достаточно четко отличаются специалистами морфологически.

Таблица 1. Границы изменчивости таксономических генеративных признаков (в миллиметрах) видов рода *Oenothera* L. согласно данным различных исследователей

Таксоны	Длина лепестка	Ширина лепестка	Длина гипантия	Длина пыльника	Длина нити пыльника	Длина верхушек чашелистиков
<i>Oe. biennis</i> L.	14–29 (J) 20–30 (S, Ro) 15–30 (R) 12–25 (Di)	16–37 (J) 14–27 (Di) 24–35 (Ro)	24–38 (J) 25–40 (Di) 25–40 (Ro)	7–10 (S) 5–12 (J) 5–10 (Ro)	9–17 (J)	2,5–7,5 (J) 2,5–3 (Di)
<i>Oe. depressa</i> E. Green	14–20 (Ro)	14–20 (Ro)	25–35 (Ro)	5–8 (Ro)	Нет данных	3–5 (Ro)
<i>Oe. fallax</i> Renner ex Rostański	24–34 (J) 20–30 (S) 15–30 (RF)	28–38 (J) 18–34 (Ro)	31–40 (45) (J) 25–40 (Ro)	8–11 (J) 3–10 (Ro)	14–18 (J)	2,5–6 (J) 2–3 (RF) 3–5 (Ro)
<i>Oe. glazioviana</i> Micheli	36–57 (J) 35–55 (S) 30–50 (Ro)	39–66 (J)	40–52 (J) 35–50 (Ro)	9,5–15 (J)	19–26 (J)	3–8,5 (J)
<i>Oe. glazioviana</i> Micheli	36–57 (J) 35–55 (S) 30–50 (Ro)	39–66 (J)	40–52 (J) 35–50 (Ro)	9,5–15 (J)	19–26 (J)	3–8,5 (J) 3–8 (Ro)
<i>Oe. hoelscheri</i> Renner ex Rostański	16–27 (J) 20–30 (S) 14–23 (R) 14–25 (Ro)	16–29 (J) 14–26 (R) 14–28 (Ro)	21–36 (J) 25–35 (R, Ro)	5–8 (R, Ro) 5–10,5 (J)	10–14 (J)	1,5–3 (4) (R) 2–4 (Ro)
<i>Oe. issleri</i> Renner ex Rostański	10–18 (R) 10–18,5 (J)	10–18 (Ro) 9–17 (J)	30–40 (Ro)	4–6 (Ro) 3,6–6,2 (J)	Нет данных	2–4 (Ro) 1–3,5 (J)
<i>Oe. pycnocarpa</i> Atk. et Bartl.	10–17 (21) (J) 12–20 (R) 12–18 (Ro)	14–20 (Ro)	22–38 (J) 30–40 (Ro)	4,2–9 (J) 7–9 (Ro)	6,5–15 (J)	4–7 (Ro)
<i>Oe. rubricaulis</i> Kleb.	15–25 (S, Ro) 10–20 (R)	11–23,5 (J) 11–24 (Ro)	21–30 (J) to 25 (R) 15–25 (Ro)	5,5–9,5 (J) 3–9 (Ro)	8–16 (J)	2,5–5,2 (J) 2–3 (R)
<i>Oe. subterminalis</i> Gates	12–18 (20) (S) 15–25 (S1) 12–20 (Ro)	12–20 (Ro)	30–40 (Ro)	3–6 (Ro)	Нет данных	3–5 (Ro)
<i>Oe. wienii</i> Renner ex Rostański	14–20 (R, Ro)	14–24 (R, Ro)	15–25 (R, Ro)	5–7 (R)	5–7 (R)	2–4 (R) 3–4 (Ro)

J — Jehlik (1988); R — Rostański (1975); Di — Dietrich *et al.* (1997); RF — Rostański & Fedyaeva (1991); Ro — Rostański (1998); S — Скворцов (1996); S1 — Скворцов (1994).

Очевидно, что при разграничении видов у энотер в основу разных концепций также положены и разные признаки, характеризующие принадлеж-

ность растений к тому или иному виду. Со времен К. Линнея, в качестве систематического признака практически не использовался цвет объектов, не рассматриваются эти признаки и в политипической концепции и поэтому они не учитываются в большинстве случаев при делимитации таксонов у энотер. В то же время, К. Ростаński с соавторами (Rostański *et al.* 2004) во многих случаях придают важное значение именно этим характеристикам энотер, поскольку они коррелируют с рядом других морфологических признаков и рассматриваются ими в качестве таксономически значимых.

Таким образом, как отмечает И. Я. Павлинов (2006) понимание вида у разных групп растений определяется в первую очередь экспертным мнением исследователя, в котором значительную роль играет личностное знание. При этом основным источником «правильных» представлений о виде считается личностное знание эксперта, который указывает те свойства вида, которые существенны в рамках той или иной концепции. Поэтому виды могут распознаваться в зависимости от того, какие признаки считаются существенными для описания их таксономической принадлежности (Kitcher 1984). В этом отношении ключевыми представляются решения экспертов о диагностической роли конкретных признаков в различных группах, анализ которых позволяет выделить таксономически обособленную группу растений.

И. Я. Павлинов (2006) указывает на существование двух групп теорий, которые позволяют определять соотношения между базовыми трактовками вида: исторических и функциональных. В его понимании речь идёт о филогенетических процессах, порождающих структуру биоты, где вид (филовид) в разных частных трактовках рассматривается как участник и результат этих процессов (Kornet & McAllister 2005). В рамках функциональной теории автор говорит об экологической трактовке вида («эковид»), который определяется через занимаемое им место в природных сообществах (Ereshefsky 2001). При использовании филогенетических подходов приоритетными часто являются молекулярно-генетические методы исследования (Мосякин & Буюн 2006), а при функциональных — морфологические.

В случае с эковидом исследователями для разграничения видов достаточно часто используется принцип конкурентного исключения Гаузе, поскольку считается, что два вида не могут одновременно занимать одну и ту же экологическую и/или климатическую нишу. Появление методов многомерной статистики и ряда статистических программ (Ter & Braak 1996), позволило визуализировать количественные данные, характеризующие реализованные ниши различных видов.

Исследование формирования экологических ниш в зависимости от природно-климатических факторов было проведено с помощью анализа соответствия канонических корреляций (Tokhtar & Groshenko 2014). В факторном пространстве, на рис. 2, центры экологических ниш видов энотер расположились вдоль осей природно-климатических факторов географических значений: северной широты, восточной долготы, высоты над уровнем моря, коли-

чества выпавших за год осадков, средних минимальных и максимальных годовых температур, среднегодовой температуры.

Анализ экологических ниш видов может быть полезен для определения целесообразности делимитации видов по выделенным для исследования критериям и родства некоторых видов, что может быть использовано для детализации существующих таксономических систем рода *Oenothera*. Если придерживаться принципа Гаузе, в случае, если виды занимают одинаковые или близкие экологические ниши, они, скорее всего, не могут быть отнесены к разным таксонам. Так, *Oe. laciniata* Hill занимает обособленный участок факторного пространства на диаграмме (рис. 2), что неудивительно, поскольку этот вид является представителем другой подсекции, которая объединяет однолетние виды. Виды из группы *Oe. biennis* (*Oe. biennis* s. str., *Oe. rubricaulis*, *Oe. depressa*) занимают достаточно близкие, хотя и обособленные позиции, что может быть отражением их систематической близости.

На рисунке 2 экологические ниши гибридов и парентальных видов расположены в разных зонах.

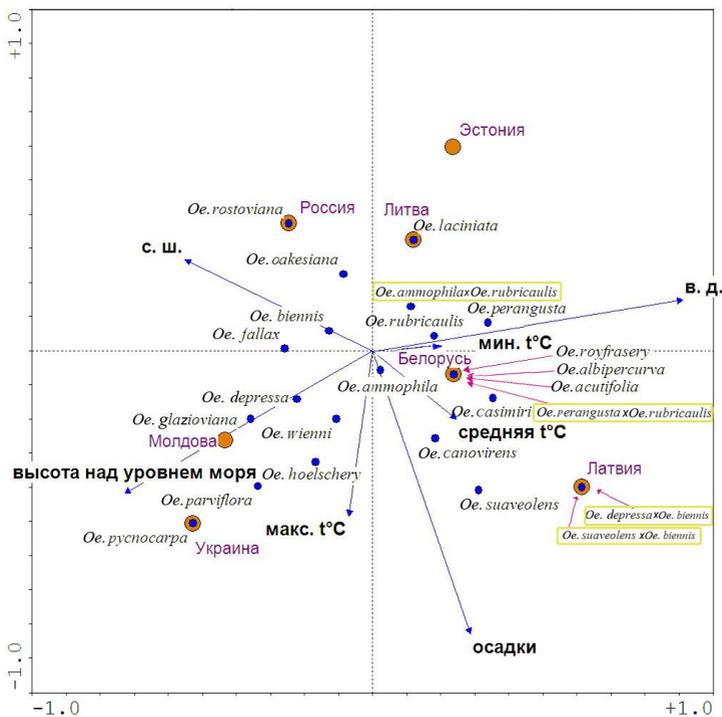


Рис. 2. Ординационная диаграмма взаимодействия видов с абиотическими факторами.

Так, например, *Oe. fallax* занимает промежуточную экологическую нишу в сравнении с экологическими нишами парентальных *Oe. biennis* и *Oe. glazioviana*, хотя она несколько тяготеет к экологической нише занимаемой *Oe. biennis*, что свидетельствует о близком родстве этих видов. В настоящее время в Западной Европе *Oe. fallax* активно расширяет свой ареал самостоятельно и вне зависимости от присутствия парентальных видов распространяясь в новые местообитания, что позволяет считать его константным гибридным видом (Wittig & Tokhtar 2003).

На примере таксономических систем рода *Oenothera* видно, что в этом роде, как и в других сложных таксономических группах, классификация растений традиционно строится с использованием нескольких основных групп методов: генетических, морфологических, экологических. При этом исследователями попутно анализируются и выдвигаются теории о филогенетическом происхождении видов с учетом формирования их современных ареалов и биологических свойств (Мосякин 2008).

Как уже отмечалось во многих случаях морфологические характеристики генеративных органов растений отличаются достаточно консервативными параметрами, которые могут использоваться в качестве диагностических, однако для ряда групп растений, например, в роде *Cuscuta* L., таких отличий пока не выявлено. Это приводит к необходимости поиска других более надежных методов идентификации к которым относятся молекулярно-генетические методы. Вместе с тем идентификация растений на основе генетических маркеров еще недостаточно развита, поскольку отсутствуют репрезентативные ДНК-библиотеки и полногеномные последовательности, депонированные в международные генетические базы данных<sup>1</sup>, отсутствуют современные таксономические обработки разных групп растений в мировом объеме, что тормозит развитие молекулярно-генетических исследований (Кулакова и др. 2015). При этом высшие растения имеют изменчивые по размеру геномы (от 120 млн п.н. у *Arabidopsis thaliana* до 60 млрд п.н. у однодольных растений) (Сингер & Берг 1998). Полногеномные нуклеотидные последовательности известны лишь для ряда видов. Важной, однако все еще не решенной до конца серьезной методической задачей является поиск единого стандартного для всех растений консервативного участка ДНК специфичного для идентификации конкретного вида, (Кулакова *et al.* 2015).

В настоящее время описания систематиками новых видов в импактных журналах во многих случаях признается при подтверждении полученных данных молекулярно-генетическими методами. В идеале сочетание морфологических и молекулярно-генетических методов действительно позволяет выделить четкие виды (Mosyakin & Mandak 2020), однако сложно получить достоверные данные, подтвержденные молекулярной информацией для всех рангов таксонов (Кулакова *et al.* 2015). В последнее время необходимость сочетания морфологических методов и данных молекулярного анализа для раз-

---

<sup>1</sup> <http://www.ncbi.nlm.nih.gov>

граничения различных видов признается большинством систематиков растений, однако без учета таких важных аспектов формирования вида, как историчность, его экологические и географические характеристики достижение приемлемых результатов представляется маловероятным.

Важное значение в оценке систематических особенностей видов в настоящее время приобретают статистические методы исследования, которые во многих случаях позволяют выделить наиболее ценные количественные морфологические признаки для разграничения таксонов разного ранга (Олонова 2008) и разделить близкие в таксономическом отношении виды с помощью методов многомерной статистики (Tokhtar 2018).

### **Заключение**

Таким образом, развитие ботанической науки и совершенствование методов, применяемых для выявления границ видов, приводит к постоянному изменению критериев, объемов вида в различных систематических группах растений. На примере таксономических систем рода *Oenothera* видно, что в этом роде, как и в других сложных таксономических группах, классификация растений традиционно строится с использованием нескольких основных групп методов: генетических, морфологических, экологических. При этом исследователями попутно анализируются и выдвигаются теории о филогенетическом происхождении видов с учетом формирования их современных ареалов и биологических свойств.

Таксономические проблемы являются следствием использования в качестве приоритетов в использовании различных методов исследования вида и признаков, взятых за основу при их делимитации.

Понимание вида у разных групп растений определяется в первую очередь экспертным мнением исследователя, в котором значительную роль играет личностное знание. При этом основным источником «правильных» представлений о виде считаются знания эксперта, который указывает свойства вида, существенные для понимания объема вида в рамках той или иной концепции.

Анализ экологических ниш видов может быть полезен для определения целесообразности делимитации видов по выделенным для исследования критериям и родства некоторых видов, что может быть использовано для детализации существующих таксономических систем.

Несмотря на перспективность молекулярно-генетических методов, применяемых для разграничения видов, все еще не решенной методической задачей является поиск единого стандартного для всех растений консервативного участка ДНК, специфичного для идентификации конкретного вида. Приоритетность морфологических параметров в решении таксономических задач все же представляется обоснованной, поскольку только лишь один морфологический признак кодируется сотнями или тысячами генов, в то время как для генетического анализа различий между таксонами используются лишь относительно небольшое ограниченное количество генов.

В настоящее время для решения этих задач применяются современные методы гено- и хемосистематики (например, использование PCR, ITSS и др. маркеров), методы нумерической таксономии, многомерной статистики (дискриминантного и факторного анализов), оценки границ экологических ниш разных видов, подходы метабомики. Однако появление большого количества различных современных подходов к оценке объема вида не упростило задачи систематиков растений, а поставило перед ними задачу выбора или разумного сочетания надежных методов, которые позволят продвинуться в решении этой сложной задачи и расставить важные приоритеты для разработки комплексных методологических подходов к изучению критериев и объемов вида.

В последнее время необходимость сочетания морфологических методов, данных молекулярного анализа и экологических характеристик различных видов для их разграничения признается большинством систематиков растений, однако без учета таких важных аспектов формирования вида, как историчность, его биологические и географические характеристики достижение приемлемых результатов представляется маловероятным. Несомненным преимуществом сегодняшнего дня является возможность использования мощных статистических методов и пакетов программ для анализа больших объемов разнородных данных, которые должны стать важным подспорьем в поиске решений этой важнейшей задачи современной ботаники.

## Литература

- Кулакова, Ю. Ю., В. Г. Кулаков, Е. С. Мазурин, 2015. Поиск молекулярных маркеров для идентификации сорных растений. *Карантин растений. Наука и практика*, **1** (11): 32–36.
- Мосякин, С. Л. 2008. Вид и видообразование у растений: фитоэкологические взгляды М. В. Клокова и современность. Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Киев, 1–72.
- Мосякин, С. Л., Л. І. Буюн. 2006. Сучасні погляди на філогенію та положення родини Orchidaceae juss. у системі однодольних рослин. *Інтродукція рослин*, № 2: 3–14.
- Олонова, М. В. 2008. Оценка количественных морфологических признаков, используемых в систематике сибирских мятликов (Poа L.). *Ботанические исследования Сибири и Казахстана*, **14**: 3–12.
- Павлинов, И. Я. 2009. Проблема вида в биологии — ещё один взгляд. *Труды Зоологического института РАН*. Приложение № 1: 250–271.
- Сингер, М., П. Берг. 1998. *Гены и геномы. В 2 т.* Мир. Москва, 1–764.
- Mosyakin, S., B. Mandak. 2020. *Chenopodium ucrainicum* (Chenopodiaceae, Amaranthaceae sensu APG), a new diploid species: a morphological description and pictorial guide. *Ukrainian Botanical Journal*, **77** (4): 237–248.
- Dietrich, W., W. Wagner, P. H. Raven. 1998. Systematics of Oenothera section Oenothera subsection Oenothera (Onagraceae). *Systematic Botany Monographs*, **50**: 1–234.
- Ereshefsky, M. 2001. *The Poverty of the Linnaean Hierarchy: a Philosophical Study of Biological Taxonomy*. Cambridge University Press, Cambridge, 1–316.
- Hudziok, G. 1968. Die Oenothera-Arten der südlichen Mittelmark und des angrenzenden Flammings. *Verh. bot. Ver. Prov. Brandenb.*, **105**: 73–107.
- Kitcher, P. 1984. Species. *Philosophy of Science*, **51** (2): 308–333.
- Kornet, D. J., J. W. McAllister. 2005. The composite species concept: a rigorous basis for cladistic perspective. In: Reyden T. A. C., Hemerik L. (eds). *Current Themes in Theoretical Biology: a Dutch*

- perspective*. Springer Verlag, Berlin, 95–128.
- Rostański, K. 1982. The species of *Oenothera* L. in Britain. *Watsonia*, **14**: 1–34.
- Rostański, K., A. Rostański, M. Shevera, V. Tokhtar. 2004. *Oenothera* in Ukraine. In: *The genus Oenothera L. in Eastern Europe*. W. Szafer Institute of Botany. Cracow, 1–134.
- Ter Braak, C. J. F. 1996. *Unimodal Models to Relate Species to Environment*. Pudok. Wageningen, 1–262.
- Tokhtar, V., S. Groshenko. 2014. Differentiation of the climatic niches of the invasive *Oenothera* L. (Subsect. *Oenothera*, Onagraceae) species in the Eastern Europe. *Advances in Environmental Biology*, **8** (10): 529–531.
- Tokhtar, V. 2018. Advanced approaches to the visualization of data characterizing distribution features of alien plant species. *Russian Journal of Biological Invasions*, **9** (3): 263–269.
- Wittig, R., V. Tokhtar. 2003. Die Häufigkeit von *Oenothera*-Arten im westlichen Mitteleuropa. *Feddes Repertorium*, **114** (5–6): 372–379.

## Резюме

**ТОХТАРЬ, В. Вислизаючі критерії видів і парадигми ботаніки.** — Розвиток ботанічної науки та вдосконалення методів, які використовують для визначення меж видів, призводить до постійних змін критеріїв, обсягів видів в різних систематичних групах рослин. В даний час для вирішення цих завдань використовуються сучасні методи гено- і хемосистематики (наприклад, використання PCR, ITSSC і інших маркерів), методи дискримінантного та факторного аналізу, оцінки меж еколого-кліматичних ніш різних видів, підходи хемосистематики і метаболоміки. Однак поява великої кількості різних сучасних підходів до оцінки обсягу не спростила завдання систематиків рослин, а поставило перед ними завдання вибору або розумного поєднання надійних методів, які дозволять просунути у вирішенні цього складного завдання і розставлять пріоритети в розробці комплексних методологічних підходів до вивчення критеріїв і обсягів видів.