

О таксономическом ранге ивы Фурсаева (*Salix fursaevii* Mavrodiev): ответ Шанцеру и др. (2022)

Евгений Владимирович Мавродиев^{1*}, Алексей Павлович Лактионов², Юрий Евгеньевич Алексеев³

¹Florida Museum of Natural History

University of Florida, Gainesville, Florida, 32611, USA.

²Астраханский государственный университет им. В.Н. Татищева,
ул. Татищева, 20а, Астрахань, 414056, Россия;

³Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Ленинские горы, д. 1, Москва, 119991, Россия;

* электронная почта: evgeny@ufl.edu

Аннотация. Шанцер и др. (2022) утверждают, что ива Фурсаева (*Salix fursaevii* Mavrodiev) - это экотип ивы трехтычинковой (*S. triandra* L.) - и по этой причине - синоним последнего названия. Это рассуждение логически ошибочно, поскольку экотип, не являясь таксономической категорией, принципиально допускает разные таксономические оценки. Исследование Шанцера и др. (2022) - это неполный ряд аргументов в пользу видовой самостоятельности *S. fursaevii*, представленный без учета всего комплекса имеющихся морфологических и ботанико-географических данных, касающихся последнего вида, филогении рода *Salix*, феномена межвидовой гибридизации ив, и выстроенный с опорой на молекулярные маркеры, непригодные (ITS) или ограниченно пригодные (*atpB-rbcL*) для целей популяционных исследований видов *Salix*. Шанцер и др. (2022) показали, что ива Фурсаева морфологически достоверно отличается от ивы трехтычинковой, имеет значительный ареал, связанный с руслом Волги, а также оригинальные последовательности локуса *atpB-rbcL* хлоропластной ДНК. В свете аккуратно интерпретированных данных Шанцера и др. (2022), *S. fursaevii* должна быть принята в ранге вида, и поэтому не может быть гетеротипным синонимом *S. triandra* s.l. - полифилетического таксона, требующего глубокой таксономической ревизии.

Ключевые слова: вид, таксономия, биосистематика, *atpB-rbcL*, ITS, Salicaceae, *Salix triandra* L., *S. fursaevii* Mavrodiev

On taxonomic rank of *Salix fursaevii* Mavrodiev: A reply to Schanzer et al (2022)

Evgeny V. Mavrodiev^{1*}, Alexey P. Laktionov², Yuri E. Alekseev³

¹Florida Museum of Natural History

University of Florida, Gainesville, Florida, 32611, USA.

² Astrakhan Tatishchev State University, Tatishchev St., 20a, Astrakhan, 414056, Russia.

³Lomonosov Moscow State University, M.V. Lomonosov

Leninskie Gory, 1, Moscow, 119991, Russia.

*e-mails: evgeny@ufl.edu

Abstract. Schanzer et al (2022) argues that *Salix fursaevii* Mavrodiev is an ecotype of *S. triandra* L. and therefore a synonym for the latter binomial. This reasoning must be corrected because the ecotype is not a taxonomic category and allows different taxonomic assessments. We show that the study of Schanzer et al (2022) is an incomplete series of arguments in favor of the specific rank of *S. fursaevii*, presented without taking into account the entire range of available morphological and geographical data regarding the latter species, as well as the phylogeny of the genus *Salix*, the phenomenon of interspecific hybridization of willows, and conducted based on molecular markers unsuitable (ITS) or of limited use (*atpB-rbcL*) for purposes of population studies of *Salix* species. Schanzer et al (2022) showed that *S. fursaevii* is morphologically different from *S. triandra*, has a wide distribution range associated with the Volga Watercourse, as well as original sequences of the *atpB-rbcL* locus of plastid DNA. Considering the accurately interpreted data of Schanzer et al (2022), *S. fursaevii* must be accepted at a specific rank, and, therefore, cannot be a heterotypic synonym of *S. triandra* s.l. - a polyphyletic taxon that requires deep taxonomic revision.

Keywords: species, taxonomy, biosystematics, *atpB-rbcL*, ITS, Salicaceae, *Salix triandra* L., *S. fursaevii* Mavrodiev

Вводные замечания

Настоящее сообщение является ответом на критику Шанцера и др. (2022), которые стараются обосновать точку зрения почти девятистолетней давности, состоящую в том, что описанная относительно недавно из Волжской Долины ива Фурсаева (*Salix fursaevii* Mavrodiev) - это экотип ивы трехтычинковой (*S. triandra* L.) (Сукачев, 1935) - и по этой причине - синоним последнего названия. В силу полемического характера настоящего сообщения, его авторы приняли решение отойти от традиционной формы представления научной статьи - и не разбивать последнюю на разделы “Материалы и Методы”, “Результаты” и “Обсуждение”. Замечания методического характера даются нами либо по ходу текста, либо в подписях к Рисункам. Ниже мы приводим лишь минимальную литературу (скажем, касающуюся истории биосистематики или молекулярных особенностей локуса ITS (см. ниже)), принимая во внимание которую читатель легко найдет все необходимые ссылки. Выделение тех или иных фраз или предложений жирным шрифтом - авторское на протяжении всего текста.

1. О концептуальных ошибках исследования Шанцера и др. (2022)

The next unit permitted in nomenclature under the species is the subspecies. It is therefore, natural to use this unit as the taxonomic homologue of the ecotype. Moreover, the term subspecies is commonly used for units of geographic or ecologic importance.

Clausen et al. (1939, p. 106).

... биосистематика должна пользоваться двумя комплементарными системами категорий - генэкологической и таксономической, избегая при этом дублирования и перекрывания понятий и терминов. В противном случае она окажется в таких терминологических джунглях, из которых трудно будет выбраться.

Тахтаджян (1970, с. 339).

Согласно Шанцеру и др. (2022, с. 171), “Представление об экотипах как о внутривидовых наследственно закрепленных адаптивных вариациях у растений, приспособленных к специфическим условиям климата или различным типам местообитаний, было первоначально развито Turesson ... В этих работах Turesson исследовал множество разных видов из различных семейств и пришел к выводу, что вид в пределах своего ареала формирует ряд специфически адаптированных групп популяций, нередко обладающих и некоторыми морфологическими отличиями, представляющих собой результат взаимодействия генотипа и местообитания и никак не связанных с возможной изоляцией популяций”.

Этот пассаж требует развернутого комментария, уже потому, что из изложенного неясно, какова связь экотипов Турессона и традиционных таксономических категорий - и насколько термин “экотип” ясен и обязателен для исследователей. Оба этих вопроса естественны после знакомства уже с заглавием статьи Шанцера и др. (2022).

Хотя обзор истории и семантики термина “экотип” неоднократно давался в литературе (см., например: Розанова, 1946; Синская, 1961; Turrill, 1946; Stace, 1991; Lowry, 2012), ниже мы

возвращаемся к теме, имея в виду фокус и контекст настоящего сообщения. Итак, термин “экотип” был сформулирован Турессоном в процессе обоснования им новой научной области - генэкологии - или **экологии видов**, которая должна была дополнить экологию индивидуумов (аутэкологию) и сообществ (синэкологию). Согласно шведскому классику, “Линнеевский вид” (т. е. “линнеон” Лотси и де Фриза) состоит из большого числа наследуемых форм, группирующихся в природе в различные “комплексы - типы” (“complex-types” - здесь и ниже в этом абзаце, все цитаты даются по Turesson, 1923, pp. 172-174), имеющие свои экологические особенности, привязанные к определенным местообитаниям, так что можно говорить о многих составляющих вид “расах” или “habitat types”. Поэтому генэкология так актуальна. Сам Линнеевский вид называется Турессоном “эковидом” (“ecospecies”), а термин “экотип” (“ecotype”) обозначает экологическую субъединицу (“ecological sub-unit”) эковиды, возникающую в результате дифференциации “вида-популяции” (“species-population”) как результат ответа последней на определенные условия обитания (“response to particular habitat conditions”). Как видно, терминология Турессона не отличается ясностью. Тем не менее, понятно, что главным предметом генэкологии являются причины, собирающие индивидуумы в различные экотипы и, далее, в эковиды, каждый из которых также представляет собой комбинацию “менделирующих факторов” (“Mendelian factors”). **Турессон подчеркивает, что генэкологические единицы не обязательно совпадают с единицами систематическими** - и что такое расхождение во многом связано с тем, что у систематиков и генэкологов совершенно разное концептуальное представление о виде. Основных концептуальных расхождений два - первое - для традиционного систематика именно вид - он же тип (“type”) - это “forma genuina”, его иерархические подразделения, такие как разновидности (“varieties”) и формы, имеют меньшее систематическое значение. Эта точка зрения, согласно Турессону, несостоятельна изначально (что им постулируется, а не обосновывается), однако важно то, что его эксперименты показывают, что тип вида может включать в себя ряд экотипов, а разновидности, напротив, могут быть частями (“forming parts”) одного и того же экотипа. Второе расхождение состоит в том, что традиционная систематика имеет тенденцию к дроблению, т. е. к выделению “роев” новых видов на основании уже существующих типов (“...the tendency ... to split the species into smaller ones, thus creating a swarm of units which all rank as species”).

Используя известную масонскую аналогию, Турессон подчеркивает, что с точки зрения генэкологии видодробительство - это ошибка, равнозначная неспособности отличить дом от кирпичей, из которых тот состоит. Только до тех пор, пока элементарные виды, микровиды, викариальные виды и т. д. представляют собой экотипы, что необходимо исследовать в каждом конкретном случае, и только в тех случаях, когда они являются частью эковиды, эти “мелкие виды” действительно сообщают нам что-либо о “морфологии” последнего с генэкологической точки зрения. Турессон далее отмечает, что чисто генетические единицы также не “не покрывают” (“do not cover”) единицы генэкологические. Тем не менее, признаки экотипов всегда генетически обусловлены, что многократно показывается Турессоном в его знаменитых экспериментах по совместному культивированию различных экотипов одного эковиды, в природе приуроченных к экологически разным местообитаниям.

Итак, в пределах Линнеевского вида, Турессон (1922а, 1923) выделяет три иерархии – традиционную систематическую, генетическую (геновид (“genospecies”), генотип и фенотип (“genotype and phenotype”), генофен (“genophene”)) и экологическую (эковид, экотип, экофен) (Turesson, 1922, pp. 344 – 345; 1923) - и утверждает, что, **в общем случае, эти три иерархии неконгруэнтны друг другу**. Иерархия экологических категорий, выделенная в пределах вида (вкл. категорию экотипа), и составляет суть сделанного Турессоном открытия. При этом экологические виды оказываются соподчиненными другой категории – coenospecies

(“cenospecies” в написании более поздних американских авторов, по замечанию Тахтаджяна (1970, с. 339)) - которую Турессон определяет как всю сумму возможных комбинаций в составе генотипа (“the total sum of possible combinations in a genotype compound”). В этом случае, экотип - это “coenospecies”, который сужен “до предела экологических комбинаций” (“The ecospecies is then the genotype compound narrowed down to the ecological combination-limit”)(Turesson, 1922a, p. 345).

Все эти соображения, повторимся, далеко не отличаются ясностью, как и понятие экотип - однозначностью. Так, подобно таксономическим категориям, последнее, взятое как предикат, обозначает у Турессона как обладание тем или иным свойством, так и принадлежность ко классу. Изучая параллельные ряды экотипов, Турессон смотрит на них именно как на формальные единицы – и даже вводит не вполне благозвучный для русского слуха термин “oecotypus”, под которым он понимает сходные наследственные типы (“hereditary types”), которые дифференцировались в пределах различных видов и групп растений схожего внешнего вида (“habitus groups”) как результат одинакового генотипического ответа на изменение условий среды растениями разных таксонов. В качестве примера можно привести постулируемый Турессоном параллельный ”переход“ последних к обитанию на песках(дюнах) или на засоленных местообитаниях (отсюда oecotypus “arenarius”, oecotypus “salinus” и т д.)(Turesson, 1925, особенно pp. 223 - 225).

Вопреки мнению Вавилова (1931), Тахтаджян (1970, с. 339) прямо отказывает экологическим категориям “ecospecies” и “coenospecies” в определенности. Неясно и то, является ли экотип - частью эковида, подобно тому, как кирпич является частью строения (Turesson, 1923), или же экотип - результат известной дифференциации самого эковида, происходящей под влиянием тех или иных условий среды (Turesson, 1922 а,б). Как отмечал уже Юзепчук (1939), рассматривавший идеи Турессона строго в контексте ”теории дифференциации” (обзор: Юзепчук, 1939, с. 29-30; Du Rietz, 1930), в последнем случае, эволюция должна идти “вниз” от вида (эковид), а не наоборот. Тексты Турессона допускают оба этих толкования. Можно смотреть по-разному и на общий смысл сделанного Турессоном как исследователем. Так, акцент на популяционной и генетической составляющей вида делает шведского автора фактическим предшественником эволюционного синтеза 20 века (обзоры: Gayon, Huneman, 2019; Núñez-Farfán, Schlichting, 2001).

Здесь, однако, важно подчеркнуть, что терминология Турессона неоднозначна, а его идеи и смысловые акценты не самоочевидны - и требуют дальнейшей концептуализации. Более того, почти через сто лет после публикации Турессоном его генэкологических работ - и после тысяч статей, опубликованных в русле его трудов как ботаниками, так и микологами, зоологами, и микробиологами, почему-то оказывается, что само содержание термина “экотип” все еще требует надлежащего генетического обрамления (Stronen et al, 2022).

Темные рассуждения шведского мастера неоднократно реконструировались другими учеными - в России, прежде всего ботаниками Вавиловской школы (обзор: Тахтаджян, 1970; см. также Вавилов, 1931). Наиболее важное для целей нашего исследования противоречие состоит в том, что что без отрицаемой Турессоном принципиальной связки многозначного термина “экотип” с таксономией, и, конкретно, с категориями внутривидовой систематики, становится непонятно, как же рационально связать постулируемую Турессоном иерархию внутривидовых экологических категорий с вопросом о **видообразовании**.

Вдаваться в обзор существующего здесь значительного пласта литературы мы не можем, но отметим, что для большинства биосистематиков, экотип - это всегда этап процесса видообразования. Последнее положение, безусловно, присутствует и в текстах самого Турессона, настаивавшего на том, что процесс преобразования экотипов - не обязательно

селекционный (Turesson, 1922b, p. 112; Лавров, Мавродиев, 2003). Из трактовки экотипа как этапа видообразования понятно, что он, принципиально соответствует либо таксономической категории разновидности (Е. Синская - строго формально вопреки Турессону - см. Turesson (1922a, p. 345, 1922b, p. 112)), либо подвида, хотя обратное положение, безусловно, неверно - не каждый подвид или разновидность соответствуют экотипу - или набору таковых.

Для орнитолога Майра таксономическим коррелятом экотипа оказывается термин "микрподвид" (microsubspecies) (Mayr, 1942). Связка категорий "подвид" и "экотип", даваемая в монографии Stace (1991) со ссылкой на Du Rietz (1930) может показаться неубедительной в силу критического отношения Турессона к трудам последнего (Müntzing et al., 1931). Поэтому мы сошлемся здесь на классика экспериментальной таксономии – Клаузена и его соавторов, слова которых приведены в эпиграфе этого раздела.

Тот же исследователь, (Clausen, 1951), настаивающий на важности экологических концептов Турессона, предлагает следующую модернизированную им иерархию турессоновских категорий:

1. популяция, адаптированная к локальным условиям, она же биотип (biotype);
2. экотип или экологическая раса (ecological races/subspecies);
3. экологический вид (ecospecies/species);
4. дивергировавшие комплексы видов (cenospecies/complex of species) –
5. отдельные эволюционные линии (comparia) (Clausen, 1951; Lowry, 2012).

Итак, ступени этой иерархии Турессона - Клаузена-принципиально связаны как с таксономией, так и с представлением последнего о ходе процесса эволюции. Заслуживает также внимания описанная еще Синской (1961), но никак не обсуждаемая Шанцером и др. (2022) теоретическая ситуация, при которой вид состоит из единственного экотипа (Синская, 1961) - совсем как *S. fursaevii*, если, конечно, принимать трактовку этого таксона, предложенную Шанцером и др. (2022).

Таким образом, хорошо установленный экотип не обязан иметь таксономический статус синонима, и никогда не имел такового в работах большинства ведущих биосистематиков 20 века. Иными словами, даже признание того неочевидного обстоятельства, что ива Фурсаева - это экотип ивы трехтычинковой, никак не предполагает автоматической **синонимизации** *S. fursaevii* с *S. triandra*, как об этом пишут Шанцер и др. (2022, с. 174) в заключении их работы. Иву Фурсаева в этом случае естественно принять в ранге разновидности или подвида ивы трехтычинковой.

Вошедшие в научный обиход после работ Турессона термины "генэкология", "экспериментальная **таксономия**" и "биосистематика", трактуются по-разному, но их допустимо считать синонимами (обзор: Small, 1989, см. также Müntzing et al., 1931). Обратной стороной названной синонимизации, т. е. принципиального связывания экологических категорий Турессона с их таксономическими "гомологами" (Clausen et al., 1939, p. 106), стали попытки описания таксономического разнообразия той или иной группы растений в биосистематических терминах, что вызвало протест ряда исследователей (обзоры: Тахтаджян, 1970; Raven, 1976; Lowry, 2012). Так в СССР цитируемая Шанцером и др. (2022) Евгения Синская, не только биосистематик, но и многолетний ведущий эксперт ВИРа в области ботанической номенклатуры, критикует авторов, подменявших таксономический термин "разновидность" нетаксономическим термином "экотип" (Синская, 1961). Парадоксальным образом, спустя более, чем 60 лет после публикации критических замечаний Синской (1961), работа Шанцера и др. (2022), описывающая разнообразие ив Поволжья как раз в нетаксономических терминах, оказывается очередной мишенью для подобной критики.

Стоит отметить, что проведение экспериментальных таксономических работ возможно и без экспликации дополнительных категориальных иерархий. Замечательным примером ясной формулировки вопросов экспериментальной таксономии на языке таксономии традиционной является классическое исследование двух полиплоидных видов *Tragopogon* L. северо-запада США, предпринятое М. Ownbey (1950), и сегодня удивляющее своей эвристичностью (например, Tate et al., 2009; Soltis et al., 2022). В Советском Союзе семантически близкий методологический подход был использован классиком отечественной ботаники А. Д. Фурсаевым еще в 30-е годы прошлого века при изучении флоры Долины Волги (обзор: Лактионов и др., 2012), и отчасти - в ряде работ Марии Розановой (обзор: Mavrodiev, Soltis, 2001).

Серьезным изъяном биосистематики в большинстве изводов является мнимая очевидность ее основоположений, порождаемая известным гносеологическим оптимизмом и принципиальной недооценкой сложности изучаемых феноменов. На поверку оказывается, что иерархическая, “системная” (Вавилов, 1931) структура Линнеевского вида - это всего лишь ошибочный постулат (Юзепчук, 1939, 1958), поскольку Линней был строгим монотипистом (Юзепчук, 1939, 1958), и “широкие” виды Линнея (такие, как *S. triandra*) обязаны своим появлением недостатку материала, имевшегося в распоряжении Натуралиста ко времени их описания (Юзепчук, 1939). Что вид в смысле экспериментальных таксономистов может обнаруживать самые неожиданные отношения филогенетического родства и включать скрытые (cryptic) виды (Baldwin 2006), существование которых изменяет картину, изначально начертанную систематиками экспериментальной школы, и что экотипы, в ряде случаев, допустимо трактовать именно как скрытые виды - с той или иной степенью морфологической и генетической дифференциации (обзор: Stronen et al., 2022).

Здесь уместно привести конкретный пример. Турессон выставляет как очевидное положение о том, что “*Atriplex hastifolium*, *A. praecox* и *A. longipes*” - это один эковид (“There can be no question that these three “species”, belong to the same ecospecies...”, Turesson, 1922b, p. 103). Таким образом, по мнению Турессона (1922b), три перечисленных вида - это экотипы одного эковида. С учетом приведенных выше определений Турессона, это положение без натяжки толкуется как призыв свести три названных вида лебеды в один (“Линнеевский” в смысле Турессона - см. выше). Однако систематикам *Atriplex* L. очевидно, что *A. hastifolia* Salisb. nom. illeg. (“*Atriplex hastifolium*”) - это *A. calotheca* (Rafn) Fries (Turland, 1996). При этом последняя, а также *A. praecox* Hülph. и *A. longipes* Drejer - это три самостоятельных вида (Suchorukow, 2006; Žerdoner Čalasan et al., 2022). Молекулярно-филогенетический анализ показывает, что *A. praecox* филогенетически отлична от *A. calotheca* и *A. longipes* (Žerdoner Čalasan et al., 2022). Заслуживает внимания то, что из состава *A. longipes* после публикации цитируемого исследования Турессона 1922 года, был выделен пока не всеми признаваемый вид *A. lapponica* Rojark. (Семенова-Тянь-Шанская, Пояркова, 1956, с. 184-186, 365-366; Suchorukow, 2006) - фоновая лебеда ряда участков побережья Баренцева моря - и часть растительной ассоциации *Atriplicetum lapponicae* (обзоры: Thannheiser, 1974; Попова и др., 2017, с. 79), диагностические виды которой - это *A. kuzenevae* N. Semenova, *A. praecox*, *A. lapponica* и *Cakile maritima* Scop (Попова и др., 2017). Малоизученная лебеда Кузенева (*A. kuzenevae*) была описана из родства *A. glabriuscula* Edmondston (Семенова-Тянь-Шанская, Пояркова, 1956, с. 367), но современные монографы рода *Atriplex*, хотя и воздерживаясь от признания самостоятельности этого вида, относят его к родству *A. praecox* (Suchorukow, 2006).

Нелегитимность статуса третейского судьи в отношении решений традиционной таксономии, который со времени работ Турессона присвоили себе биосистематики, нередко проявляется в известном пренебрежении последними таксономической составляющей исследования, в конце-концов рискующим оказаться фатальным. Например, одна из поздних

работ самого Турессона посвящена экспериментальным исследованиям комплекса *Hieracium pilosella* L. (Turesson, Turesson, 1960), ястребинке, так или иначе группирующей вокруг себя почти полторы сотни номенклатурных комбинаций в различных рангах только в *Hieraceum*, из которых формально лишь три становятся предметом внимания авторов названной статьи, что, конечно, не может не поставить вопрос о принципиальной научной ценности проделанной работы. Похожая ситуация возникает и с биосистематической монографией Розановой о таксономическом комплексе *Ranunculus auricomus* L. (Розанова, 1932). Число номенклатурных комбинаций здесь сегодня уже перевалило за две с половиной сотни, что автоматически лишает фундаментальное многостраничное исследование 1932 года иного интереса, кроме чисто исторического.

Наивно предполагать, что известная невосприимчивость к таксономической части ботанического труда - это удел биосистематических работ, опубликованных в прошлом. Так, во многом образцовое, высокотехнологичное свежее исследование *Senecio lautus* Rydb. (James et al, 2021), австралийско-новозеландского крестовника, в пределах которого систематиками был выделен с десятков таксонов разного ранга, по-сути теряет смысл из-за пренебрежения его авторами этим последним обстоятельством. Хорошо разрешенную неполную филогению данной части *Senecio*, авторы, без требующегося здесь детального обсуждения таксономии группы, истолковывают как иллюстрацию множественного происхождения экотипов *S. lautus* (James et al, 2021). Число подобных примеров, конечно, можно значительно умножить, но здесь важно подчеркнуть то, что **сам концептуальный аппарат биосистематики, с его акцентом на экологической категории "экотип", не является чем-то аккуратным, ясным и нормативным**, как это может показаться из чтения работы Шанцера и др. (2022), ссылающихся на "экотипическую" трактовку крайне своеобразной ивы Поволжья как на нечто едва ли не само собой разумеющееся

Во времена Сукачева (1935), по-видимому, впервые заговорившего о позднепойменных волжских экотипах ивы трехтычинковой, биосистематика была модной, молодой, активно развивающейся научной дисциплиной, время ее критических оценок в 1935 году еще не пришло. Одного этого очевидного нам обстоятельства достаточно для того, чтобы смотреть на идеи классика относительно природы позднецветущих нижеволжских ив из родства ивы трехтычинковой с известной долей сомнения.

В силу изложенного, ниже мы не станем обсуждать, является ли ива Фурсаева экотипом ивы трехтычинковой, а поставим вопрос так, как его, на наш взгляд, и следует ставить в принципе - а именно спросим, содержит ли исследование Шанцера и др. (2022) аргументы, на основании которых можно было бы считать биномиал *S. fursaevii* гетеротипным синонимом биномиала *S. triandra*?

Вообще, мы считаем концептуально правильным помещать обсуждение таксономического статуса ивы Фурсаева не в контекст тех или иных биосистематических работ прошлых лет, но прежде всего - в контекст исследований эндемизма флоры Поволжья, в котором видовая самостоятельность *S. fursaevii* смотрится совершенно естественно (например, Васюков и др., 2015; Лактионов и др. 2012, 2018; Масленников, Масленникова, 2010).

2. Почему ива Фурсаева - это не синоним ивы трехтычинковой: аргументы, основанные на результатах морфологического и ботанико-географического анализов, представленных Шанцером и др. (2022).

Поскольку *Salix triandra* часто растет в поймах рек вместе с *S. viminalis*, не исключена спонтанная гибридизация этих видов. *S. fursaevii* Mavrodiev... **по нашему мнению, представляет такой гибрид.** Морфологические признаки изученных экземпляров *S. fursaevii* сильно варьируют между признаками обоих родительских видов

И. Беляева (2018, с. 15).

... проведенное нами исследование убеждает в правильности рассмотрения позднецветущих растений *Salix triandra* в качестве **экотипа**, возникшего как локальное приспособление пойменных популяций к высоким паводкам, а вовсе не самостоятельного вида *S. fursaevii*. Последнее название следует считать синонимом *S. triandra*.

Шанцер и др. (2022, с. 174).

Морфологическая часть исследования Шанцера и др. (2022) - это поистине попытка “поверить алгеброй гармонию”. Отталкиваясь от ошибочного (см. ниже) тезиса о том, что среди отличий ивы Фурсаева Мавродиёв и др. (2012) при описании этого вида указали только число и ширину листьев на женском генеративном побеге и более позднее время цветения (Шанцер и др. 2022, с. 166), эти авторы фокусируются исключительно на количественных признаках - средней длине генеративного побега, средней ширине самого крупного листа на генеративном побеге, среднем числе листьев на генеративном побеге, а также на времени цветения, которые используются ими в целом ряде статистических тестов. На самом деле Мавродиёв и др. (2012) указывают в описании - и последующем ему кратком определительном ключе - на то, что ива Фурсаева имеет иную **форму** монокарпического побега, отличаясь от ивы трехтычинковой “недружным” цветением (см. ниже) и географическим распространением. Но эти качественные признаки почему-то не стали предметом анализов Шанцера и др. (2022), если не считать достаточно хаотичных заметок о распространении поволжского эндемика (см. ниже).

Тем не менее, Шанцеру и др. (2022, с. 166) удалось статистически разделить выборку изученных ими растений ивы трехтычинковой “... на две **слабо перекрывающиеся группы**, по своим признакам соответствующих раннецветущему экотипу *S. triandra* (*S. triandra* в узком смысле) и ее позднецветущему экотипу, т. е. *S. fursaevii*”. При этом “...морфологические различия были обнаружены и у мужских растений, отнесенных к *S. triandra* в узком смысле и *S. fursaevi*”. Оказалось, что “... **женские растения, отнесенные ... к *S. fursaevii*, достоверно отличаются от *S. triandra* по трем морфологическим признакам и времени цветения**”. При этом “различия мужских растений ... не столь выражены, **хотя по числу листьев на генеративном побеге и времени цветения они статистически достоверны**” (Шанцер и др., 2022) В обсуждении авторы повторяют, что им удалось разделить “...исходную выборку *S. triandra* на две группы, **статистически достоверно различающиеся сроками цветения и несколькими морфологическими признаками, соответствующими *S. triandra* и *S. fursaevii*.** ... **Особенно контрастными были различия по срокам цветения** (рис. 3). (с. 173).

Нам непонятно, как можно логически связать эти утверждения с резюме статьи Шанцера и др. (2022), где сказано “*S. triandra* s. str. и *S. fursaevii* **не могут быть чётко различены между собой по морфологическим признакам и времени цветения**”. А также с выводами статьи, в которых Шанцер и др. (2022) отмечают, что по их наблюдениям “... **смещение сроков цветения у позднецветущих растений, наблюдавшееся в 2019 и 2020 гг., было не столь велико**, как описывается в литературе 1930-х и 1950-х гг. и в статье Мавродиёва с соавт. ...”.

В действительности, Шанцер и др. (2022) показали, что ива Фурсаева статистически достоверно отличается от изученных ими образцов ивы трехтычинковой: и

морфологически, и временем цветения. Но не вынесли этот результат в аннотацию исследования.

Шанцер и др. (2022) отмечают, что образцы *S. fursaevii* “... **были строго приурочены к пойме реки Волги** за исключением нескольких образцов **из верховьев реки Суры ...** (С. 173). Имея в виду то обстоятельство, что река Сура - это правый северный приток Волги, а упоминаемые “несколько образцов” ивы Фурсаева, были собраны в Пензенской области (Шанцер и др., 2022), т. е. почти в шестистах километрах от классического местонахождения последнего вида, мы хотим подчеркнуть, что Шанцером и др. (2022) также показано, что ива Фурсаева имеет значительный ареал, тесно связанный с бассейном Волги, а не только с ее поймой, о чем сказано в резюме исследования Шанцера и др. (2022). Широкое распространение ивы Фурсаева спрогнозировано Мавродиевым и др. (2012) исходя из утверждения о палеоэндемичной природе этого вида, о чем Шанцер и др. (2022) предпочитают не говорить в своей статье.

Таким образом, Шанцером и др. (2022) установлено, что **ива Фурсаева морфологически отлична от ивы трехтычинковой (в ее понимании авторами последнего исследования), она имеет свой значительный ареал, связанный с руслом Волги.** Итак, с точки зрения морфологии и ботанической географии, в свете данных Шанцера и др. (2022), видовую самостоятельность *S. fursaevii* можно считать обоснованной, более того, этот вид может служить иллюстрацией знаменитого “камчатского афоризма” Владимира Комарова: “Я считаю видом каждый комплекс организмов, морфология которых позволяет судить об их географическом распространении. **Вид - это морфологическая система, помноженная на географическую определенность**” (Комаров, 1927, с. 39).

Возможно, противоречия между композицией резюме обсуждаемого исследования и результатами последнего были бы и вовсе нивелированы, если бы Шанцер и др. (2022) обратили внимание на морфологию побеговых систем ивы Фурсаева - как отмечалось, женские особи ивы Фурсаева обладают выраженной акротонией побегов (Мавродиев и др., 2012а, с. 63), а также на иные признаки, которые было предложено использовать в систематике ив недавно (Marchenko, Kuzovkina, 2021, 2022).

Удивительно и то, что во время массовых полевых работ Шанцер и др. (2022) не использовали такой простой признак, как цвет коры особей ивы Фурсаева, которая, по нашим данным, никогда не бывает красноватой, как, скажем, у уральских растений ивы трехтычинковой (Беляева и др., 2006, с. 14).

Шанцер и др. (2022) пишут о линнеевской *S. amygdalina* в ее сравнении с *S. triandra*, но не обращают внимания на замечание Мавродиева и др. (2012, с. 63) о том, что “... у ивы Фурсаева нижняя сторона листа строго серебристая, тогда как у ивы трехтычинковой наблюдаются популяции как с зеленой, так и с серебристой нижней стороной листа”. Мавродиев и др. (2012, с. 63) также писали о том, что “... лист ивы Фурсаева морфологически не тождествен листу ивы трехтычинковой: у *S. triandra* края листовых пластинок всегда с выраженными зубцами, а у ивы Фурсаева зубчатость часто выражена только у верхнего листа репродуктивного побега, его нижние листья либо почти цельнокрайние, либо со сглаженными зубцами”. Этот элементарный признак также не был использован в исследовании Шанцера и др. (2022).

Такой простой качественный признак как “недружное” время цветения ивы Фурсаева, как было отмечено выше, присутствующий в определительном ключе Мавродиева и др. (2012), (“в мае–августе на одном и том же побеге у [*S. fursaevii* и *S. serotina*, авторы] формируются и молодые плодики, и новые сережки, здесь же почти всегда можно найти и некоторое количество спящих почек, эта особенность отсутствует у *S. triandra*” (обзор см. Мавродиев и др., 2012а, с.

63), также не обратил на себя внимание Шанцера и др. (2022). Нам сложно найти объяснение этому обстоятельству.

3. Почему ива Фурсаева - это не синоним ивы трехтычинковой: аргументы, основанные на результатах анализа ядерного локуса ITS, представленных Шанцером и др. (2022).

... a number of molecular genetic processes impact ITS sequences in ways that may mislead phylogenetic inference... Among the most prevalent complications for phylogenetic inference is the existence in many plant genomes of extensive sequence variation arising from ancient or recent array duplication events, genomic harboring of pseudogenes in various states of decay, and/or incomplete intra- or inter-array homogenization. These phenomena separately and collectively create a network of paralogous sequence relationships potentially confounding accurate phylogenetic reconstruction.

Alvarez, Wendel (2003, p. 417).

Шанцер и др. (2022, с. 165) отмечают, что последовательности ядерных ITS изученных ими образцов *S. triandra* и *S. fursaei* содержали “... неоднозначно прочитанные позиции, на электрофореграммах видимые как двойные пики, вероятно, связанные с присутствием гетерозигот”. Поэтому перед анализом ими было проведено “... фазирование риботипов с помощью алгоритма PHASE в программе DnaSP v. 6.12.03...” (там же). Искусственно сгенерированные программой DnaSP последовательности ITS, ставшие предметом анализа, Шанцер и др. (2022) прямо называют “аллелями”. Так, согласно этим авторам, их рисунок 7 представляет собой “**кладограмму аллелей ITS *S. triandra*: индексы 0 и 1 обозначают номера аллелей фазированных в программе DNAsp**” (Шанцер и др. 2022, с. 172). В итоге “... распределение образцов (“аллелей” ITS - авторы) покладам дерева, полученного по данным ITS ядерной рибосомальной ДНК, было совершенно хаотичным и никак не связанным с их видовой принадлежностью. (с. 173). Из этого результата Шанцер и др. (2022, с. 159) делают вывод о том, что “.. популяции *S. triandra* и *S. fursaei* не различаются по последовательностям ядерных ITS”. Таким образом, заключают Шанцер и др. (2022, с. 173) “... результат, полученный Мавродиным с соавт. (2012), когда оба вида образовали на дереве сестринские клады, можно с полным основанием считать артефактом недостаточной выборки”.

В свете приведенной Шанцером и др. (2022) “кладограммы аллелей ITS” (см. выше), их фразу о том, что популяции ивы трехтычинковой и ивы Фурсаева “не различаются по последовательностям ядерных ITS”, сложно счесть чем-то еще, кроме неудачного словоупотребления. Поэтому первое, на что хотелось бы обратить внимание в этом разделе - это то, что “аллели” ITS сразу двух таксонов - *S. viminalis* и *S. Vinogradovii*, также включенные в анализ Шанцером и др. (2022, с. 172), также оказались распределенными покладам их ITS дерева безо всякой связи с видовой принадлежностью этих ив. Более того, “кладограмма аллелей” Шанцера и др. (2022) показывает полифилию не только ивы трехтычинковой (как в узком, так и в широком понимании этого вида), но и ивы Виноградова. Одного этого результата, почему-то не обсуждаемого Шанцером и др. (2022), признающих видовую самостоятельность и *S. triandra* s.l., и *S. Vinogradovii* (Шанцер и др., 2022), достаточно для того, чтобы увидеть, что выводы этих ботаников в части анализа их блока данных ITS, основаны на фактической и методологической ошибках - и по этой причине не могут быть приняты.

Чтобы понять серьезность допущенных этими авторами ошибок, нужно объяснить генетическую природу того, что Шанцер и др. (2022, с. 160) называют “внутренними транскрибируемыми спейсерами рибосомального ядерного оперона (ITS1 и ITS2)” и “ядерными внутренними транскрибируемыми спейсерами 1 и 2 (ITS1, ITS2), включая последовательность 5,8S рибосомальной ДНК” (там же, с. 164). Представление этих авторов о том, что полиморфизм используемого ими локуса адекватно описывается классическими генетическими терминами “гетерозигота” и “аллель”, **лежащее в основе их анализов**, принципиально нерелевантно природе используемого ими молекулярного маркера - т. е. является фактической ошибкой. Сразу же отметим, что ниже мы аргументируем строго в рамках традиционного представления, согласно которому единообразие цистрона 18S–5.8S–26S рРНК (см. ниже) оказывается результатом “согласованной эволюции” (“concerted evolution”) (обзор содержания термина: Baldwin, 1992; Baldwin et al., 1995; Alvarez, Wendel, 2003), в основе которой лежат прежде всего феномены неравного кроссинговера и генетической конверсии (обзор: Alvarez, Wendel, 2003), разбор сути которых выходит за рамки настоящей статьи. Набирающие популярность среди ботаников альтернативные взгляды, изначально сформулированные на основе зоологического материала (Nei et al., 1997), здесь нами также не рассматриваются, поскольку очевидным нам образом выходят за смысловые рамки настоящего сообщения уже по чисто логическим соображениям.

Итак, согласно генетикам,

*“Наряду с первичной перетяжкой в области центромеры у метафазной хромосомы существует вторичная перетяжка в районе организации ядрышка (NOR – nucleolar organizer region). Этот район соответствует сайтам локализации генов, кодирующих рРНК, которая считается в виде единого транскрипта с коэффициентом седиментации 45S. Данная РНК затем подвергается процессингу с образованием 18S, 5.8S и 26S субъединиц рРНК. **Тандемно организованные повторяющиеся единицы рДНК, наряду с цистроном 18S–5.8S–26S рРНК, содержат межгенный спейсерный район, в котором локализуются сайт инициации транскрипции для РНК-полимеразы I, сайты инициации и терминции транскрипции рРНК и другие регуляторные элементы**” (Щербань, 2014, сс. 618 – 619, курсив наш).*

Вообще, в генетике “спейсерами” в строгом смысле слова у ядерных организмов называются локусы **некодирующей ДНК**, расположенные между повторяющимися генами. Тем не менее, название “внутренний транскрибируемый спейсер” (internal transcribed spacer, сокращенно ITS), семантически не самое удачное, традиционно относится к гену, кодирующему рибосомальную субъединицу 5.8S (5.8S rRNA) - и двум граничащим с ним некодирующим локусам ДНК - называемым ITS-1 и ITS-2, примыкающим к генам рибосомных субъединиц 18S и 26S соответственно (Baldwin, 1992, p. 5). При этом локус 45S, включающий в себя цистрон 18S–5.8S–26S рРНК, также часто называемый межгенным спейсером, - **это последовательность - повтор** (Щербань, 2014). Отсюда понятно, что некодирующие локусы ITS-1 и ITS-2, **как части этого повтора**, присутствуют в геномах высших растений (вкл. виды *Salix*) **во множестве копий** (Baldwin, 1992; Alvarez, Wendel, 2003). **Поэтому говорить об “аллелях” и “гетерозиготности” применительно к этим локусам можно лишь по аналогии, как это и делается в научной литературе, но отнюдь не в прямом смысле этого слова. О вырожденных случаях, когда подобное словоупотребление все-таки оправдано, мы скажем чуть ниже.**

Замечательной особенностью тандемных повторов является их способность сохранять одну и ту же первичную структуру постоянной, т. е. в пределах одного генома различные повторы обычно имеют одну и ту же первичную структуру, а не разные, как, казалось бы,

должно быть. Как нередко говорят, повторы остаются гомогенными. (Baldwin, 1992; Baldwin et al, 1995; Alvarez, Wendel, 2003).

Все вышеизложенное объясняет большую популярность локуса ITS среди молекулярных систематиков - с одной стороны, фрагменты ДНК ITS-1 и ITS-2 ничего не кодируют, и, следовательно, они достаточно вариабельные, с другой - присутствие данных участков межгенного спейсера в геноме во множестве копий значительно облегчает процесс их амплификации (Baldwin, 1992). При этом в силу феномена согласованной эволюции, все копии локусов ITS-1 и ITS-2, как правило, имеют одну и ту же первичную структуру. Неудивительно, что систематики и в также обратили внимание на этот локус еще на заре молекулярно-систематических исследований.

Тем не менее, гомогенизация повторов ITS может проходить с нарушениями (Alvarez, Wendel, 2003), либо вообще отсутствовать (и тогда в геноме одного индивидуума оказываются повторы ITS с различной первичной структурой: псевдогены, исходно полиморфные наборы разных копий повторов, в т. ч. полученные от предполагаемых гибридных родителей и т. д.). Из чего понятно, что успех молекулярно-систематического исследования, основанного на данных о первичной структуре ITS, напрямую зависит от того, насколько хорошо повторы гомогенизируются в геномах разных индивидуумов одного вида. Статья Alvarez & Wendel (2003), в которой последний вопрос, обсуждаемый уже Baldwin et al (1995), ставится именно “ребром”, стала поистине эпохальной в истории молекулярной систематики. Действительно, приходится признать, что локус ITS не может быть “автоматически” (т. е. без без дополнительного рассмотрения) использован для решения систематических проблем в каждой группе растений: в одних случаях, ITS информативен, в других - нет. Просто потому, что существует значительное число факторов, нарушающих гомогенизацию повторов ITS (различные аномалии полового процесса, гибридизация, полиплоидия, особенности жизненного цикла растений и др.)(Alvarez, Wendel, 2003).

Что же происходит в случае нарушения согласованной эволюции ITS? В этом случае, первичная структура локуса ITS начинает отличаться у различных индивидуумов (популяций, групп популяций) одного и того же вида, или даже в пределах генома одного индивидуума (Alvarez, Wendel, 2003). Локус ITS, таким образом, в лучшем случае, начинает маркировать индивидуальные отличия, но никак не видовые. Существует значительная литература по этой теме.

При собственно филогенетических исследованиях, факт нарушения гомогенизации повторов ITS может быть до определенной степени терпимым, поскольку, как это было ясно уже толкователям Аристотеля первого тысячелетия нашей эры, при сравнении индивидуумов, относящихся к разным видам, индивидуальные различия выступают в качестве видовых. Однако для популяционно-генетических исследований, таких, как работа Шанцера и др. (2022), локус ITS, по причине возможного колоссального внутривидового полиморфизма, в деталях показанного, в частности, для видов *Populus* (Borkhert et al, 2018), по-видимому, просто непригоден.

Иными словами, обнаруженные Шанцером и др. (2022) у особей ивы трехтычинковой и ивы Фурсаева “неоднозначно прочитанные позиции”, которые на электрофореграммах видны, “как двойные пики”, это вовсе не подлежащие “фазированию” “аллели” ITS (Шанцер и др. 2022, с. 165, 172), но различные отличающиеся друг от друга копии этого локуса, обнаруживаемые у одного индивидуума. Попытки выделить в подобной ситуации “аллели” неизбежно приведут к появлению в анализе секвенсов - артефактов, просто в силу большого числа повторов локуса ITS в геноме. Скажем, часть последних может иметь в данной позиции первичной структуры ITS аденин, а другая часть - цитозин. При этом в позиции другого “двойного пика” **совершенно**

другая часть повторов может иметь тимин, а другая - цитозин. Аккуратное разделение многочисленной фракции негомогенных повторов на некоторое число аллелей невозможно - и любая попытка заставить программу сделать это, является серьезной методологической ошибкой: “на выходе” рискуют оказаться химерные последовательности.

Возвращаясь к предмету критики, хотелось бы отметить, что одной из поразительных особенностей статьи Шанцера и др. (2022) является полное отсутствие здесь смысловой связи между двумя блоками данных:

(1) между приводимыми этими авторами данными о полиморфных последовательностях локуса ITS *S. triandra* и *S. fursaei*, и

(2) их же данными о том, что **все изученные образцы этих двух видов ив - высокоплоидные полиплоиды** (Шанцер и др., 2022) неизвестной природы.

И, следовательно, вывод о том, что у таких растений принципиально возможны проблемы с гомогенизацией эволюцией повторов ITS, в исследовании Шанцера и др. (2022) отсутствует.

Шанцер и др. (2022) пишут о возможном гибридогенном происхождении по крайней мере одного из “гаплотипов” ивы трехтычинковой (об этом мы будем говорить подробнее в следующем разделе), но никак не связывают обнаруженный ими полиморфизм локуса ITS не только с полиплоидией (см. выше), но и с гибридизацией. При этом мы не смогли сопоставить искусственно выделенные ими “аллели” ITS с приводимыми ими же номерами Генбанка. Иными словами, нам осталось непонятно, какие именно последовательности с “двойными пиками” оказались источниками каждого из “аллелей” ITS - и какие из них следует отнести к гибридогенному “гаплотипу” *S. triandra*.

В случае, если речь идет об аллополиплоиде, сформированном на основе двух неблизкородственных диплоидных видов, не имеющих нарушений согласованной эволюции повторов ITS, словоупотребление “гетерозигота” и “аллель” применительно к последнему локусу, оправдано. В таких случаях, хроматограмма Сэнгера (“электрофореграмма”) может показать какое-то количество “двойных” пиков, однако и в этой ситуации молекулярно-филогенетический анализ таких последовательностей в контексте филогений группы разной степени полноты по ряду причин проблематичен (Soltis et al., 2008). Тем не менее, кладистический анализ полиморфных последовательностей самих по себе, т. е. без их искусственного разделения на “аллели”, все-таки может представлять определенный интерес. Однако данный блок анализов просто отсутствует в исследовании Шанцера и др. (2022). Мы также не смогли проанализировать их первичные данные, касающиеся локуса ITS, по причине недоступности последних в Генбанке на момент подачи данной рукописи: несмотря на присвоенные номера Генбанка, последовательности ITS, опубликованные в работе Шанцера и др. (2022), остаются недоступными более, чем через семь месяцев после публикации их статьи.

За последние 30 лет маркеру ITS посвящены тысячи статей, это уже плохо обозримый пласт литературы. Поэтому наверняка можно найти работы, в которых предпринимались попытки выделить истинные риботипы полиморфного локуса ITS при помощи компьютерных программ. Выше мы привели аргументы в пользу того, что в случае неизвестной природы наблюдаемого полиморфизма повторов ITS, ссылки на такие исследования еще не делают процедуру электронного конструирования риботипов осмысленной. Осмысленными результаты анализа полиморфных последовательностей ITS делает прежде всего факт их совпадения с результатами других анализов и наблюдений - скажем, принципиальное совпадение формы дерева, построенного по данным секвенирования полиморфного локуса ITS, с таксономией группы, с формами деревьев, построенными с использованием других локусов ядерного генома, с экологией и географией изучаемых растений и т. д. Но ничего подобного мы не видим в

исследовании Шанцера и др. (2022). Результаты их анализа последовательностей ITS не совпадают ни с их же морфологическими данными, ни с географией анализированных образцов, ни с результатами анализов, основанных на выделенных Шанцером и др. (2022) “гаплотипах” хлоропластной ДНК видов *Salix* (Рисунки 1, 2). Но естественного для такой ситуации вывода о том, что локус ITS не пригоден для целей их исследования, статья Шанцера и др. (2022) не содержит.

4. Почему ива Фурсаева - это не синоним ивы трехтычинковой: аргументы, основанные на результатах анализа хлоропластного локуса *atpB-rbcL*, представленных Шанцером и др. (2022).

The Modern Synthesis: theoretical or institutional event?

Gayon, Huneman (2019, p. 519).

Aside from discovery of new taxa, paraphyly is the most common discovery of modern systematics.

Nelson (1989, p. 276).

В пределах ивы трехтычинковой в ее широком понимании (вкл. иву Фурсаева), Шанцер и др. (2022, с. 173) обнаружили шесть “гаплотипов” хлоропластного локуса *atpB-rbcL* (A, B, C, D, E, и V) при этом:

“... два гаплотипа, C и D, оказались характерными только для образцов *S. fursaevii*, а гаплотипы A и E – для *S. triandra*. Все гаплотипы, кроме A, были отмечены исключительно в пойме Волги. Вместе с тем, большинство образцов обоих видов, как в долине Волги, так и за ее пределами оказались носителями широко распространенного гаплотипа B, анцестрального для трех упомянутых выше гаплотипов. Среди последних только гаплотип C был отмечен в нескольких локальных популяциях по всей долине, от Самары до Волгограда. Гаплотипы D и E были встречены лишь единожды. Находка гаплотипа V, характерного для видов внешней группы, у одного образца *S. triandra* из популяции 28 на берегу Волги напротив Волгограда, скорее всего, связана с гибридизацией с одним из видов внешней группы, так как этот гаплотип широко распространен среди растущих в ближайших окрестностях *S. viminalis*, *S. Vinogradovii* и *S. acutifolia*. В целом, характер распространения гаплотипов в пойме р. Волги и на прилегающих территориях может свидетельствовать о каких-то начальных стадиях генетической дифференциации ранне- и позднecветущей форм *S. triandra*, но никак не о видовом уровне различий.”

Оставляя в стороне недоумение по поводу того, что именно должно свидетельствовать о “видовом уровне различий”, мы бы хотели отметить, что после чтения исследования Шанцера и др. (2022) нам все еще непонятно, **какое точное содержание эти ботаники вкладывают в термин “гаплотип” применительно к геномам хлоропластов?** Этот термин - ономим вводится Шанцером и др (2022, с. 161) в текст их исследования без его определения - и даже без необходимых пояснений. Ниже мы используем этот лишенный однозначного содержания термин в **нашем** значении варианта изменчивости хлоропластного генома у особей **одного вида**. Если семантика термина “гаплотип” обозначена нами верно, то весь вопрос состоит в том, на основании чего различные последовательности одного и того же хлоропластного локуса у разных ив объявляются кем-то “гаплотипами”?

Возьмем “крайний” пример – почему две последовательности локуса *atpB-rbcL*, отсеквенированного у ивы и рогоза (*Typha* L.) - это не “гаплотипы” в оговоренном выше смысле этого многозначного термина? Ответ кажется очевидным - потому, что ива - это не рогоз. Так, филогенетический анализ сделанный на основании последовательностей фрагмента *atpB-rbcL*, результаты которого совпадают с целым рядом других источников данных, не покажет близкого родства *Salix* и *Typha*. Т. е. прежде, чем объявлять какие-то варианты изменчивости той или иной последовательности из геномов хлоропластов “гаплотипами”, необходим по крайней мере филогенетический анализ соответствующих вариантов. В случае *Salix*, такой анализ должен основываться на доступной *atpB-rbcL* филогении рода, а не на полученных случайных данных для семи - восьми видов *Salix*, как у Шанцера и др. (2022). К сожалению, последняя *atpB-rbcL* филогения ивы (в части subgenus *Salix*), извлекаемая из результатов Wu et al (2015), не используется - и не цитируется в работе Шанцера и др. (2022).

Однако даже **не представленная в виде графа** крайне неполная филогения *Salix*, построенная Шанцером и др. (2022), немедленно показывает, что “гаплотип” V *S. triandra* “связан с гибридизацией с одним из видов внешней группы” (Шанцер и др. 2022, с. 173). **Что значит “связан с гибридизацией”?** Мы не видим иного толкования этого утверждения, кроме того, что образец - источник “гаплотипа” V, **это гибрид ивы трехтычинковой с одним из видов внешней группы как с материнским видом**. Ниже это утверждение нами строго доказывается (Таблица 2, Рисунки 1, 2). **Но тогда на каком основании “гаплотип” V, в действительности унаследованный гибридом ивы трехтычинковой от какого-то из видов “внешней группы”, считается “гаплотипом” самой ивы трехтычинковой** (Шанцер и др. 2022)? И почему этот “гаплотип” оказывается производным от “гаплотипа” А ивы трехтычинковой, как это получается в анализах Шанцера и др. (2022)? Одного этого более, чем курьезного результата вполне достаточно для того, чтобы счесть весь анализ хлоропластных “гаплотипов”, данный Шанцером и др. (2022), ошибочным.

Что же представляют собой хлоропластные “гаплотипы”, выделенные Шанцером и др. (2022) у образцов широко определенной ими ивы трехтычинковой? Наш кладистический анализ, сделанный в рамках ДНК-матрицы, построенной нами на основе опубликованных последовательностей *atpB-rbcL* видов *Salix* (Wu et al, 2015, 2019), в которую мы дополнительно включили наиболее важные для темы этой статьи секвенсы того же хлоропластного локуса, полученные Шанцером и др. (2022), (Рисунок 1, см. также Рисунок 2), показал, что два “гаплотипа” из шести выявленных вообще не относятся к волжским образцам ивы Фурсаева и ивы трехтычинковой:

- (1) **“гаплотип” V *S. triandra*** (Шанцер и др. 2022) принадлежит не образцам ивы трехтычинковой, а другому виду ивы - на выбор можно взять любой из следующих: *S. acutifolia*, *S. gmelinii*, *S. cinerea*, *S. viminalis*, и *S. Vinogradovii* (Таблица 2, Рисунки 1, 2);
- (2) а **“гаплотип” А *S. triandra***, якобы, “анцестральный” для остальных гаплотипов ивы трехтычинковой, (Шанцер и др., 2022), это либо сестринская группа клады, включающей в себя два образца последнего таксона, **произрастающих в Китае, а также образец замечательного вида *S. triandroides*** (Рисунок 1) (Fang, 1948; Fang et al, 1999, Wu et al, 2015), либо часть этой клады (Рисунок 2). Последний вид был описан из провинции Сычуань (Sichuan) на юго-западе Китая (Fang, 1948) и является ее эндемиком (Fang et al, 1999).

Клада с китайскими образцами *S. triandra*, а также *S. triandroides*, обозначена на наших рисунках как “Азиатская” (Рисунки 1, 2), она является кладистической сестрой “Евразийской” клады, включившей “гаплотипы” В, С, D, и Е, восточноевропейской *S. triandra* s.l. (Шанцер и др., 2022). Таким образом, в точном соответствии с анализами Мавродиева и др. (2012), наш текущий анализ однозначно указывает на необходимость признания в видовом ранге ряда азиатских популяций ивы трехтычинковой. Иными словами - *S. trinadra* - это полифилетический таксон (Рисунки 1, 2) - или таксономический комплекс, требующий глубокой ревизии (Мавродиев и др., 2012).

Итак, “гаплотип” А, найденный в Рязанской области (Шанцер и др., 2022), принадлежит таксону, **неродственному** как иве Фурсаева, так и восточноевропейской иве трехтычинковой - либо гибриду этого таксона с одной из ив Средней России. **Находка ив, несущих “гаплотип” А - вероятных адвентиков**, представляет, таким образом, значительный интерес не только для систематики комплекса “ива трехтычинковая”, но и для флористов центральной России. К сожалению, этот момент никак не отражен в работе Шанцера и др. (2022).

Теперь рассмотрим “Евразийскую” кладу, включающую “гаплотипы” В, С, D и Е (Рисунки 1, 2). Уникальный “гаплотип” Е был обнаружен Шанцером и др. (2022) у **единственного** растения ивы трехтычинковой из Самарской области. **Смысл его присутствия в анализах статьи, доказывающей то, что ива Фурсаева – это, в действительности, нижеволжский экотип сборного вида “ива трехтычинковая”, нам непонятен** тем более, что филогенетическая позиция этого “гаплотипа” не определена однозначно (Рисунки 1, 2). Анализ хлоропластной ДНК-матрицы методом максимального правдоподобия показывает, что “гаплотип” Е - это часть клады, включающей “гаплотипы” В и С (Рисунок 2), а кладистический анализ, определяя два последних как кладу, выносит “гаплотип” Е за ее пределы, оставляя его положение в составе “Евразийской” клады *S. triandra* s.l. неопределенным (Рисунок 1).

Таким образом, из шести “гаплотипов” *S. triandra*, лишь три формально релевантны теме исследования Шанцера и др. (2022). Два из них (С и D) уникальны для ивы Фурсаева, а один (В) был найден как у образцов ивы Фурсаева, так и у образцов ивы трехтычинковой.

Простейший сравнительный анализ вариантов первичной структуры локуса *atpB-rbcL*, называемых Шанцером и др. (2022) “гаплотипами”, показывает то, что “гаплотип” В отличается от “гаплотипа” С **единственным нуклеотидом** (Таблица 1, позиция 572), а “гаплотип” D, не отличаясь от “гаплотипа С” в позиции 572, дополнительно отличается от “гаплотипа” В нуклеотидом в позиции 614 (Таблица 1). **Однако эта позиция не является информативной** (Таблица 1).

В сочетании последнего факта с тем обстоятельством, что “гаплотип” D найден Шанцером и др. (2022) у **единственного** растения ивы Фурсаева, мы не можем исключить того, что речь идет о случайной аберрации, ошибки секвенса или интерпретации хроматограммы. Вообще, если вести речь о популяционных исследованиях, то присутствие уникальных вариантов первичной структуры того или иного локуса, найденных у единичных образцов, кажется нам оправданным только в работах этого типа, ставящих целью показать **возможные** масштабы изменчивости в той или иной группе, но отнюдь не в анализах, имеющих предметом критику таксономических выводов.

Таким образом, Шанцером и др. (2022) **достоверно** показано присутствие в долине Волге лишь двух вариантов изменчивости локуса *atpB-rbcL* ивы трехтычинковой в ее широком

понимании – “гаплотипов” В и С. При этом, повторимся, “гаплотип” С был обнаружен только у растений ивы Фурсаева. **Эти два варианта первичной структуры локуса *atpB-rbcL* отличаются друг от друга единственным нуклеотидом в информативной позиции 572.** В сущности, это все, что обретается “по делу” за пространными абзацами, описывающими изменчивость хлоропластного участка *atpB-rbcL* *S. triandra* s.l. в статье Шанцера и др. (2022), а также за их Таблицей 4 и Рисунком 5 и 6.

В резюме исследования Шанцера и др. (2022) сказано, что “слабая дифференциация по хлоропластным последовательностям указывает на внутривидовой характер изменчивости (*S. triandra* L., авторы)”. **Но это утверждение в корне неверное. Напротив, в свете представленных Шанцером и др. (2022) результатов, следует говорить о недостаточной вариабельности используемого этими авторами хлоропластного локуса для целей популяционных исследований ив.** Так, визуальный сравнительный анализ показывает, что последовательности локуса *atpB-rbcL*, полученные Шанцером и др. (2022) для девяти образцов *S. viminalis*, 24 образцов *S. Vinogradovii* и двух образцов *S. cinerea* L., не имеют **информативных** признаков, отличающих их друг от друга. Более того, взаимные отличия образцов каждой из этих трех групп минимальные - или отсутствуют. Так, варианты первичной структуры 21 образца *S. Vinogradovii*, подобно ряду последовательностей *Salix triandra* и *S. fursaevii* (“гаплотип” В), отличаются друг от друга лишь делециями нуклеотидов, а остальные три индивидуума того же вида отличаются как от образцов первой группы, так и друг от друга, **единичными** позициями ДНК-матрицы, **ни одна из которых не информативна.** Поэтому мы включили в наши анализы (Рисунки 1, 2) по одному произвольно выбранному секвенсу *atpB-rbcL* каждого из этих трех видов. Сравнение первичной структуры выбранных последовательностей с таковыми образцов *S. acutifolia*, *S. gmelinii*, и “гаплотипом” V *S. triandra* показывает, что за вычетом отдельных делеций, последовательности *atpB-rbcL* этих шести таксонов совершенно идентичны (Таблица 2), при этом проанализированные последовательности участка *atpB-rbcL* *S. cinerea*, *S. viminalis*, и *S. Vinogradovii* (Таблица 2), не имеют и отдельных делеций, отличающих их друг от друга. **Можно ли заключать из изложенного, что *S. cinerea*, *S. viminalis*, и *S. Vinogradovii* относятся к одному виду, ведь их хлоропластные последовательности так слабо дифференцированы?** О чем Шанцер и др. (2022, с. 173), говорящие об “общем гаплотипе” *atpB-rbcL* этих видов, прекрасно осведомлены. А если нельзя, то почему это можно делать в отношении таксонов комплекса *S. triandra*, как это делают Шанцер и др. (2022)? Если тождество первичной структуры, локуса *atpB-rbcL* например, у избранных образцов *S. viminalis* и *S. cinerea*, не является аргументом против видовой самостоятельности последней, то почему то же тождество первичной структуры того же локуса у *S. triandra* и ивы Фурсаева в части “гаплотипа” В, это повод для постановки вопроса о том, “что такое *S. fursaevii*?” (Шанцер и др., 2022).

Заметим, что вывод Шанцера и др. (2022, с. 164) о том, что используемые локусы (ITS и *atpB-rbcL*) были выбраны ими на основании того, что они оказались “наиболее информативными в работе Мавродиева с соавт (2012)”, не соответствует действительности (Мавродиев и др., 2012а, с. 65), последняя статья также не содержит рекомендации в отношении использования обоих локусов в популяционных исследованиях *Salix*.

Всего сказанного выше в этом разделе, казалось бы, достаточно для того, чтобы счесть выявленные отличия волжской *S. triandra* (“гаплотип” В) и *S. fursaevii* (“гаплотипы” В и С) предварительными - и завершить данный отдел дискуссии.

Однако аргументируя строго в рамках данных Шанцера и др. (2022) (другие массивы данных принципиально могут потребовать иных интерпретаций), мы считаем необходимым показать, что **логически** доводы Шанцера и др. (2022) никак не противоречат выводу

Мавродиева и др. (2012) о видовой самостоятельности ивы Фурсаева. В самом деле, локус *atpB-rbcL* был отсекуенирован в ходе исследования Мавродиева и др. (2012) с другой пары праймеров, если ее сравнивать с той, которая была использована Шанцером и др. (2022). Поэтому последовательность фрагмента *atpB-rbcL*, полученная Мавродиевым и др. (2012), немного не “дотягивается” до 572 сайта, на основании которого мы различаем “гаплотипы” В и С (Таблица 1). **Таким образом, сегодня мы не знаем, к какому “гаплотипу” (В или С) локуса *atpB-rbcL* относится типовой образец ивы Фурсаева.**

Разберем две возможности: первая - типовой образец ивы Фурсаева имеет “гаплотип” С. Как же объяснить то, что другие образцы этой ивы, имеют “гаплотип” В? Простейшим объяснением здесь служит явление интрогрессивной гибридизации. Если настоящая ива Фурсаева - это растение с “гаплотипом” С, то ее интрогрессанты с образцами ивы трехтычинковой с “гаплотипом” В, морфологически неотличимы от самой ивы Фурсаева, и потому относятся ботаниками к тому же виду (Шанцер и др., 2022). Выше мы уже сталкивались с похожей ситуацией - гибридный образец ивы трехтычинковой с каким-то из таксонов “внешней группы” (Шанцер и др., 2022), т. е. с одним из видов *S. acutifolia*, *S. gmelinii*, *S. cinerea*, *S. viminalis*, или *S. Vinogradovii* как с материнским видом, оказался морфологически идентичен иве трехтычинковой, почему, очевидно, и считается таковой в исследовании Шанцера и др. (2022). Обсуждаемая нами выше курьезность последнего решения сейчас не имеет значения, здесь важно то, что даже эксперт (И. Беляева) - со-автор статьи Шанцера и др. (2022), не смогла отличить гибрид ивы трехтычинковой - от последней.

Здесь также можно вспомнить о том, что И. Беляева, пишет о гибридной природе ивы Фурсаева (Беляева, Скворцов, 2018, с. 15), правда, по неясным нам причинам, и вопреки первичным данным Мавродиев и др. (2012), ею утверждается, что *S. fursaevii* - это гибрид ивы трехтычинковой и *S. viminalis*. Остается лишь спросить, каким же образом гибрид - это синоним *S. triandra* (Шанцер и др., 2022)? О теоретической возможности гибридизации ив, имеющих “гаплотипы” С и В, Шанцер и др. (2022, с. 174) говорят в заключительных абзацах их исследования, но, на наш взгляд, не делают отсюда надлежащих выводов.

Вторая возможность состоит в том, что типовой образец ивы Фурсаева имеет “гаплотип” В, т. е. этот вид просто не отличим от восточноевропейской ивы трехтычинковой по данным секвенирования хлоропластного локуса *atpB-rbcL* (что, конечно, не исключает существования отличий в первичной структуры других хлоропластных локусов (Мавродиев и др., 2012а)). Как мы отметили выше, точно так же, например, образцы, проанализированные нами (Таблица 2), и относящиеся к двум двух замечательным видам - *S. cinerea* и *S. viminalis* - не отличимы при сравнении первичной структуры локуса *atpB-rbcL*.

Но как же тогда объяснить то, что другие образцы *S. fursaevii*, имеют “гаплотип” С? Объяснение здесь принципиально то же, что и в первом случае - интрогрессивная гибридизация. Но с каким видом? **Чтобы увидеть одно из возможных простых объяснений, наверное, здесь и нужно вспомнить о том, что ива Фурсаева трактуется Мавродиевым и др. (2012) как палеоэндемик.** Иными словами, вид - носитель “гаплотипа” С, с которым скрещивалась ива Фурсаева, вполне мог исчезнуть из Долины Волги, оставшись здесь лишь в виде хлоропластных геномов своих интрогрессантов с *S. fursaevii*, морфологически уже неотличимых от последней, и потому справедливо относимых исследователями к этому виду (Шанцер и др., 2022). То есть минимальный полиморфизм маркера *atpB-rbcL*, выявленный Шанцером и др. (2022) в пределах ивы Фурсаева, принципиально может рассматриваться как еще один довод в пользу того, что последний вид - это палеоэндемик, законсервированный в Волжской Долине (Мавродиев и др., 2012).

В заключение этого раздела, мы хотим подчеркнуть, что обсуждение логики совпадения результатов филогенетического, таксономического и биосистематического анализов не является предметом настоящего сообщения. Для целей последнего вполне достаточно того, что анализ результатов секвенирования хлоропластного локуса *atpB-rbcL*, представленных Шанцером и др. (2022), никак не доказывает того, что ива Фурсаева - это синоним *S. triandra*. Напротив, - эти данные **принципиально** могут быть истолкованы в пользу того, что в пределах русла Волги существует как особый вид ивы - *S. fursaevii*, так и его возможные интрогрессанты с другими видами рода (как с ныне живущими, так и с вымершими), включая восточноевропейскую *S. triandra*.

5. Почему ива Фурсаева - это не синоним ивы трехтычинковой: аргументы, основанные на логике филогенетического анализа

... is there a biological reason to view taxa, species, or populations as units that reproduce and that form ancestor-descendant lineages of these units? ... Results of cladistic studies, indeed of biological studies in general in my view, not only fail to demonstrate ancestor-descendant lineages of taxa, species, or populations, but the results undermine all demonstrations previously proposed.

Nelson (1989, p. 277).

Термин “экотип” сегодня по-прежнему широко используется ботаниками и экологами. Тем не менее, после того, как следование принципам и подходам филогенетической систематики стало нормативным для многих биологов, логика использования этого термина уже не может оставаться прежней. Научная мысль Шанцера и др. (2022), к сожалению, остается незатронутой принципами кладизма. Анализируя “гаплотипы” тех или иных видов ив, не имеющие кладистически информативных взаимных отличий, Шанцер и др. (2022) аргументируют в рамках фенетической парадигмы, т. е. парадигмы “общего сходства”. Именно последняя, наряду с принимаемым этими авторами отношением “предок” - “потомок”, и составляет основу их научного подхода. И дело даже не в том, что авторы разбираемой статьи фактически смотрят на метод максимального правдоподобия, как на вариант кластерного анализа (скажем, нам не очевидно то, что их максимально правдоподобное ITS дерево аккуратно укоренено (Шанцер и др. 2022, с. 172)). Дело именно в том, что Шанцер и др. (2022) не принимают того, что, в рамках филогенетической систематики в любом из ее вариантов, **ива Фурсаева и восточноевропейская ива трехтычинковая - это сестринские таксоны** (Мавродиев и др., 2012а). Скажем, если С - это “гаплотип” типичной ивы Фурсаева, то это утверждение имплицитно серию минимальных (трех-таксонных) деревьев: [(восточноевропейская *S. triandra*, *S. fursaevii*) азиатская *S. triandra*]; [(восточноевропейская *S. triandra*, *S. fursaevii*) *S. triandroides*], [(восточноевропейская *S. triandra*, *S. fursaevii*) *S. triandra*, “гаплотип” А] и т. д. Как мы показали выше, в рамках данных Шанцера и др. (2022), формальное нарушение отношения сестринства может быть связано с явлением гибридизации, а также не быть не очевидным в силу относительно незначительной вариации использованного ими хлоропластного маркера.

Итак, ива Фурсаева и восточноевропейская ива трехтычинковая - это кладистические **сестры**. Почему же это, казалось бы, тривиальное положение о сестринстве двух ив, столь важно? По той причине, что **в рамках традиционной филогенетики сестринские таксоны не**

могут быть связаны отношением “предок” - “потомок”. Между тем, именно последнее отношение и связывает между собой экотипы одного вида. Например, если ива Фурсаева и восточноевропейская ива трехтычинковая - это сестринские виды, то в рамках традиционного толкования филогенетики, они обе могут быть потомками (и, таким образом, экотипами) только некоторой передковой ивы, некогда обитавшей в долине Волги, а может быть и вне ее.

И нужно доказывать то, что эта предковая ива морфологически тождественна современной иве трехтычинковой. Только в свете такого доказательства, возможно в принципе начать обсуждение гипотезы о том, что ива Фурсаева - это экотип некоторой формальной ивы трехтычинковой. Однако любое исчерпывающее доказательство здесь оказывается невозможным, поскольку интерпретация узлов кладограммы отличается у разных школ, связанных с традицией Хеннига (обзор: Mavrodiev et al., 2017). Наше знание здесь ограничено, т. к. **принципиально** имеет характер гипотезы.

В самом деле, **теоретически** экотип может формироваться только политопно, т. е. много раз во времени и в пространстве (Лавров, Мавродиев, 2003, см. также Скворцов, 1971, с. 77). Но именно в силу политопного (множественного или параллельного) происхождения экотипов, монофилия последних (как и видов, которые теоретически могут возникать на основе экотипов) уже не может толковаться так, как она толкуется в **традиционной** филогенетике: отдельные особи одного вида могут оказаться не связанными друг с другом отношениям родства, понятого в смысле общего происхождения (Лавров, Мавродиев, 2003). Поэтому следует признать, что язык традиционной филогенетики либо вообще непригоден для описания множественного формирования экотипов **в рамках этой теоретической ситуации** (Лавров, Мавродиев, 2003), либо **следует изменять семантику филогенетического анализа**. Тем не менее, еще раз подчеркнем, что **мы не знаем того, как именно происходили те или иные биологические общности, которые в биосистематике называют экотипами**. Все, что мы действительно знаем – это формальные кладистические отношения.

Но Шанцер и др. (2022), похоже, не осознают всей сложности согласования двух языков (и имплицитных ими понятийных аппаратов) - языка генэкологии Турессона - и языка кладистики Хеннига. Отсюда и соседство на страницах их исследования “экотипов”, методологии статистической парсимонии - с ее “мыльными пузырями” анцестральных и производных “гаплотипов”, и собственно филогенетических анализов, т. е. крайний эклектизм самих основ интерпретации данных. Только на этом зыбком методологическом фундаменте и может вырасти молекулярное “доказательство” того, что ива Фурсаева - это синоним полифилетичной ивы трехтычинковой.

6. О некоторых неточностях и противоречиях исследования Шанцера и др. (2022)

Как мы показали выше, резюме и выводы статьи Шанцера и др. (2022) фактически не соответствуют реальному содержанию последней. Например, это исследование парадоксально уже в том смысле, что его основной вопрос, согласно авторам, это вопрос о том, что такое *S. fursaevii*? Между тем, до обсуждения последнего вопроса было бы логичным спросить о том, что же такое *S. triandra* (в том числе, нижеволжская *S. triandra*), экотипом которой, якобы, оказывается ива Фурсаева. Ниже мы остановимся еще на некоторых моментах рассматриваемой работы, которые касаются ее логики - и смежных вопросов.

Вообще говоря, нам не вполне ясно, каким же образом разнотипных вариантов локуса ITS и серия “гаплотипов” хлоропластного фрагмента *atpB-rbcL* ряда образцов ивы трехтычинковой в

ее широком понимании доказывают то, что ива Фурсаева - это экотип ивы трехтычинковой, тем более, что Шанцером и др. (2022, с. 161 - 164), показано, что ива Фурсаева растет в различных местообитаниях по берегам берега рек, в парках, на заболоченных лугах, в зарослях кустарников вокруг пруда, на вторичных местообитаниях вдоль шоссе. На наш взгляд, этот набор биотопов слишком широк для единственного экотипа. Он более соответствует Турессоновскому эковиду (см. выше), связанному с Волжским руслом.

Простейший ботанико-географический анализ наших критиков не отличается точностью. Так, Шанцер и др. (2022, с. 173) отмечают, **что все “гаплотипы”, кроме А**, хлоропластного локуса *atpB-rbcL*, выявленные ими у широко определенной ивы трехтычинковой, были отмечены **“исключительно в пойме Волги”**, но при этом **“... гаплотип В широко распространен по всей изученной территории (и вплоть до Якутии)”** (Шанцер и др. (2022, с. 169).

Из вводных параграфов статьи Шанцера и др. (2022) у читателя может создаться впечатление того, что признание видовой самостоятельности ивы Фурсаева Мавродиным и др. (2012) - это результат молекулярных анализов, основанных на ограниченном числе образцов, а вовсе не многолетних наблюдений авторов последнего исследования за флорой Нижнего Поволжья (например, Лактионов, 2008; Мавродиев и др. 2012б; Mavrodiev et al., 2012). Между тем, изначально описание ивы Фурсаева планировалось дать исключительно на основе морфологических признаков, и молекулярный анализ был сделан Мавродиным и др. (2012) только по настоянию рецензента их рукописи - И. Беляевой - т. е. **в промежутке между двумя рецензиями поданной в Бюллетень МОИП рукописи**. Имея в виду предварительный характер молекулярных анализов, Мавродиев и др. (2012) специально подчеркнули, что **“молекулярные особенности нижеволжских *Salix*” были изучены “в контексте более широкого исследования”** (Мавродиев и др., 2012а, с. 64), **результаты которого не публиковались**. При этом Шанцер и др. (2022) ничего не говорят о том, что филогенетические анализы Мавродинов и др. (2022) были сделаны ими с опорой на лучшие из всех, опубликованных до 2011 года филогенетические исследования ив: отсюда и набор используемых Мавродиным и др. (2012) локусов, который к 2023 году конечно мог устареть.

Значительная часть статьи Шанцера и др. (2022), касающаяся определения плоидности изученных образцов широко определенной ивы трехтычинковой, при всем ее интересе, не имеет отношения к теме исследования, поскольку Мавродиев и др. (2012) не писали “о возможной дифференциации” *S. fursaevii* и *S. triandra* “по уровню плоидности”, т. е. в части этого пункта наши взгляды не требуют “опровержения” (Шанцер и др., 2022, с. 173).

Из чтения труда Шанцера и др. (2022) может сложиться неверное впечатление о содержании работ А. Д. Фурсаева. Так, эти исследователи утверждают, что “теоремой Фурсаева” называют идеи “саратовского ботаника” А. Д. Фурсаева о быстром видообразовании в поймах крупных рек, вызванном задержкой цветения у многих видов растений из-за весенних паводков (Шанцер и др. 2022, с. 160). Между тем, **“теоремой Фурсаева” называют представление о скрытом эндемизме поймы Волги** (вообще, любой крупной реки), **причинным объяснением** которого является изящный **постулат** Фурсаева о быстром видообразовании в поймах рек, прежде всего связанном с их ежегодным разливом, т. е. с сезонным половодьем (Лактионов и др. 2012; Мавродиев и др., 2012а), а не только с “паводками”, которые всегда случайны и нерегулярны. Акцент же на скрытом эндемизме крайне важен в силу того, что природоохранные следствия последнего сложно переоценить (Bickford et al., 2007).

Существование эндемичных или потенциально эндемичных видов в Долине Волги десятки лет игнорировалось многими специалистами по изучению флоры юго-востока

Европейской России - и труд Шанцера и др. (2022) представляет собой очередную попытку затушевать этот удивительный феномен. Сам же А. Д. Фурсаев был зачастую представлен исследователями волжской флоры исключительно как узкий региональный флорист – специалист по водной флоре ряда регионов Поволжья. Нам неизвестно ни единой работы, опубликованной до 2012 года, в которой бы идеи и вклад великого ботаника в сокровищницу советской ботанической науки, были бы адекватно отражены. В качестве редкого исключения можно назвать статью Г. Ю. Клинковой (1992), переоткрывшей вслед за А. Д. Фурсаевым, эндемичный вид *Rorippa* Scop. на аллювиях Средней Ахтубы (Лактионов, Мавродиев, 2013).

Однако формально не принимая основных постулатов “саратовского ботаника”, Шанцер и др. (2022) вполне соглашаются с фурсаевской идеей о скрытом разнообразии флоры Долины Волги, просто формулируя ее на используемом ими языке генетики популяций (Таблица 3). Так, скрытый эндемизм превращается у этих авторов в “высокую концентрацию редких гаплотипов в пойме р. Волги” (Таблица 3). Идея Мавродиева и др. (2012) о том, что эндемизм Волжской Долины может иметь в том числе и другое объяснение, не связанное с процессом видообразования, также близка Шанцеру и др. (2022) (Таблица 3), которые, подобно Мавродиеву и др. (2012), оказываются, совсем не исключают того, что долина р. Волги “могла служить рефугиумом для *S. triandra* s. l. в ледниковое время” (Шанцер и др., 2022, с. 169).

Чтобы не утомлять читателя дальнейшими деталями, мы рекомендуем просто посмотреть Таблицу 3 - и сделать все дальнейшие выводы самостоятельно.

Вместо заключения

Итак, статья Шанцера и др. (2022) – это неполный ряд аргументов в пользу видовой самостоятельности *S. fursaevii*, представленный без учета всего комплекса имеющихся морфологических и ботанико-географических данных, касающихся последнего вида, филогении рода *Salix*, широко известного феномена межвидовой гибридизации ив, и выстроенный с опорой на молекулярные маркеры, непригодные (ITS) или ограниченно пригодные (*atpB-rbcL*) для целей популяционных исследований видов *Salix*. Этими авторами также принимается положение об уникальном характере флоры Поволжья, имеющей палеоэндемическую компоненту (Мавродиев и др., 2012). Однако последнее обстоятельство во многом теряет свои актуальность и остроту при использовании ботаниками популяционно-генетического и биосистематических терминологических аппаратов (Шанцер и др., 2022) - ведь и “гаплотип”, и “экотип” - это не таксономические категории (например, Turesson, 2022а,б, 1923; Синская, 1961; Тахтаджян, 1970; Цвелев, 2005; Мавродиев и др., 2012), почему они не только не могут стать основой таксономических ревизий или флористических обработок, но и быть внесенными в Красные Книги, вообще, в официальные природоохранные документы (Kapitonova et al., 2022), что, к сожалению, особенно актуально в реалиях сегодняшнего дня (см. ниже).

Приводимые Шанцером и др. (2022) данные **никаким образом** не свидетельствуют в пользу синонимизации *S. fursaevii* с *S. triandra*. Последняя ива - это полифилетический таксон (Рисунки 1, 2), требующий глубокой таксономической ревизии. Более того, рационально необъяснимо, почему иве, которая имеет статистически достоверные морфологические отличия от родственной *S. triandra*, Шанцером и др. (2022) отказывается даже в таксономических рангах формы или разновидности.

Упорство, с которым коллектив авторов, потративших десятилетия на исследование флоры Поволжья, доказывает ученому Сообществу то абсурдное положение, что эта флора лишена ряда эндемиков (например, Крамина и др., 2021; Шанцер и др., 2022), заслуживает лучшего применения. Сегодня последние “доказательства”, увы, имеют серьезные негативные природоохранные коннотации. Так, пренебрежение идеями Фурсаева - не смотря на описания из поймы Волги новых видов, предпринятых в том числе с участием экспертов (*Elytrigia fursaevii* Laktionov, Tzvelev & Mavrodiev) (Лактионов и др. 2014) - уже привело к тому, что в 2022 году уже Сообщество российских экологических активистов не смогло выставить никаких убедительных аргументов против вырубки тысяч дубов и других деревьев под Волгоградом в Волго-Ахтубинской пойме из-за строительства здесь скоростной автомобильной трассы, ведь **мнимо очевидное** для Администрации Волгоградской области, и, по-видимому, для ученых, обеспечивавших научное обоснование неудавшегося протеста, положение о том, что взамен пойменных дубов в пойме Волги можно посадить другие (скажем, из питомников под Воронежем) - в конце-концов и было взято за основу очередного массового истребления уникальных биотопов биосферного Заповедника ЮНЕСКО. **За все время протеста имя Фурсаева ни разу не прозвучало ни в официальных документах, ни в средствах массовой информации, ни в письме кафедры Высших растений Московского университета, написанном в поддержку экологических активистов.** Результат не заставил себя долго ждать - решение о массовой вырубке, похоже, принято - и даже будет осуществлено до конца 2023 года.

На основании простой ссылки на теорему ботаника из Саратова (Лактионов и др. 2012) вандализм можно было бы пресечь буквально “в один ход” - или, по крайней мере - отсрочить на неопределенное время. Теперь же вырубка затронет непосредственно местообитания эндемика Волжской Долины *Rorippa wolgensis* Fursajev ex Laktionov et Mavrodiev (*R. sarmentosa* Klinkova) (Лактионов, Мавродиев, 2013), а также классические местонахождения *Potamogeton skvortsovii* Klinkova (Клинкова, 1993) и *Typha austro-orientalis* Mavrodiev (Мавродиев, Сухоруков, 2006). Уничтожение тысяч деревьев будет проводится на расстоянии менее, чем в один - два десятка километров от *locus classicus S. fursaevii*, к слову, описанной из Волгоградской, а не Астраханской области, как отмечено И. Беляевой (Беляева, Скворцов, 2018) (“*Rossia, prov. Volgograd, distr. Svetlojarskij, proper portum Tumak*”, Мавродиев и др., 2012, с. 63)- как и других таксонов, открытых в Волжской Долине, но не обративших на себя внимание возмущенной научной общественности и протестующих экологов. **В районе строящейся автострады *S. fursaevii* - часто фоновый вид.**

Список литературы

- Беляева И. В., Епанчинцева О. В., Шаталина А. А., Семкина Л. А. 2006. Ивы Урала. Атлас-определитель. РАН - Уральское Отделение. Ботанический сад. Екатеринбург. 169 с.
- Беляева, Скворцов, 2018. *Salix* L. — Ива. Флора Нижнего Поволжья. Т. 2(1). Раздельнолепестные двудольные цветковые растения (Salicaceae — Droseraceae). Отв. ред. Н. М. Решетникова; Главный Ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН. Товарищество научных изданий КМК М.:, 2018. 497 с. С. 10 - 26.
- Вавилов, Н. И. 1931. Линнеевский вид как система [The Linnean species as a system]. Сельхозгиз. М. ; Л. 32 с.
- Васюков В. М., Саксонов С. В., Сенатор С. А., 2015. Эндемичные растения бассейна Волги. Фиторазнообразие Восточной Европы 9(3):27-44.
- Клинкова Г. Ю. 1992. Два новых вида флоры водоемов Нижнего Поволжья. Бюллетень Московского Общества Испытателей природы. Отдел биологический. 97(6):100-103.
- Клинкова Г. Ю. 1993. К систематике узколистных рдестов sect. *Graminifolii* Fries Нижнего Поволжья. Бюллетень Главного Ботанического сада. 168:47-51.
- Комаров В. Л. 1927. Флора полуострова Камчатки, I (с резюме на английском языке). Изд. АН СССР. Л., 339 с.
- Крамина Т. Е., Мещерский И. Г., Федорова А. В., Васильева Н. В., Степанова Н. Ю., Шанцер И. А. 2021. Что такое *Lotus zhegulensis* Klok. (Fabaceae): самостоятельный вид, эндемичный для Среднего Поволжья, или форма изменчивости широко распространенного *L. corniculatus* L.? *Turczaninowia* 24(4):73-83.
- Лавров С. А., Мавродиев Е. В., 2003. Эпигенетическое наследование признаков и его возможная роль в микроэволюции растений. Журнал общей биологии 64(5):403-420.
- Лактионов А. П., Пилипенко В. Н., Вострикова Н. О., Мавродиев Е. В. 2012. Заметки о теореме Фурсаева (к вопросу об эндемизме флоры Поволжья, его оценках и перспективах изучения). Естественные науки 2:13-17.
- Лактионов А. П., Мавродиев Е. В. 2013. О виде рода *Rorippa* (Brassicaceae) с Нижней Волги. Ботанический журнал 98(6):765-766.
- Лактионов А. П., Цвелёв Н. Н., Архипова Е. А., Мавродиев Е. В. 2014. *Elytrigia fursaevii* Laktionov, Tzvelev et Mavrodiev (Poaceae) - новый вид с Нижней Волги. Новости систематики Высших растений 45:18-21.
- Лактионов А. П., Мавродиев Е. В., Пилипенко В. Н., Володина А. А. 2018. О некоторых промежуточных результатах исследований эндемизма флоры цветковых растений Долины Нижней Волги. Астраханский вестник экологического образования 3:133-150.
- Мавродиев Е. В., Лактионов А. П., Алексеев Ю. Е. 2012а. О новом для науки виде, иве Фурсаева (*Salix fursaevii* Mavrodiev sp. nova), в связи со старым вопросом о быстром видообразовании в условиях пойм рек. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический 117(4):62-68.
- Мавродиев, Е.В., Лактионов, А.П., Алексеев, Ю.Е., 2012б. Анализ флоры долины Нижней Волги методом PAE/CADE: элементарный пример синтеза региональной флористики и исторической биогеографии. Естественные науки (2):17-27.
- Мавродиев Е. В., Сухоруков А. П. 2006. Некоторые новые и критические таксоны флоры крайнего юго-востока Европы. Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический 111(1):77-83.
- Масленников А. В., Масленникова Л. А. 2010. Итоги изучения локальных флор кальциевых и псаммофитных ландшафтов центральной части Приволжской возвышенности. В

- Сборнике: Баранова О. Г. (ред.). Труды рязанского отделения Русского ботанического общества. Вып. 2(2): Сравнительная флористика: материалы Всероссийской Школы-семинара по сравнительной флористике, посвящённой 100-летию “Окской флоры А.Ф. Флёрова. Изд. Рязанского Гос. Университета. Рязань. С. 109-114.
- Попова К. Б., Чередниченко О. В., Разумовская А. В. 2017. Классификация приморской растительности полуостровов Рыбачий и Средний (побережье Баренцева моря). Растительность России 31:77-92.
- Семенова-Тянь-Шанская Н. З., Пояркова А. И. 1956. Маревые или Лебедовые – Chenopodiaceae. Флора Мурманской Области. Пор. ред. А. И. Поярковой. М.-Л., АН. СССР, Кольский филиал им. С. М. Кирова. Вып. 3:179-192, 365-367.
- Синская Е. Н., 1961. Учение о виде и таксонах (конспект лекций). Изд. Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства. Л. 46 с.
- Скворцов А. К. 1971. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений (некоторые соображения и предложения), III-IV. Бюллетень Московского Общества Испытателей природы. Отдел биологический. 97(6):74-83.
- Сукачев В. Н. 1935. О новом роде экотипов у некоторых растений. Труды Ленинградского общества естествоиспытателей 64(2): 209-217.
- Розанова М. А. 1932. Опыт аналитической монографии conspecies *Ranunculus auricomus* Korsh. Труды Петергофского биологического института. 8:19-148.
- Тахтаджян А. Л. 1970. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее. Ботанический журнал 55(3):331-345.
- Цвелев Н. Н. 2005. О внутривидовых таксонах у Высших растений. В Сборнике: Цвелев Н. Н. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. Сборник избранных трудов. Изд.: Товарищество Научных Изданий КМК. Российская Академия Наук. Ботанический институт им. В. Л. Комарова. М. – С.-Петербург. 407 с. С. 60-68.
- Шанцер И. А., Федорова А. В., Кузнецова О. И., Беляева И. В., Разумова О. В. 2022. *Salix fursaevii* Mavrodiev (Salicaceae): палеоэндемик долины Волги или экотип *S. triandra* L.? *Turczaninowia*, 25(3):159-176.
- Щербань, А.Б. 2015. Повторяющиеся последовательности ДНК в геномах растений. Вавиловский журнал генетики и селекции 18(4):618-629.
- Юзепчук С. В. 1939. Проблема вида в свете учения Дарвина. Советская ботаника. 6-7:12-34.
- Юзепчук С. В. 1958. Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во “Флоре СССР”. Проблема вида в ботанике. Изд. АН СССР. М.-Л. 1:130-204.
- Anisimova, M., Gascuel, O., 2006. Approximate likelihood-ratio test for branches: a fast, accurate, and powerful alternative. *Systematic biology* 55:539-552.
- Álvarez, I., Wendel. J. F. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29:417-434.
- Baldwin, B.G., 1992. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1:3-16.
- Baldwin, B. G., Sanderson, M. J., Porter, J. M., Wojciechowski, M. F., Campbell, C. S., Donoghue, M. J.. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA - a valuable source of evidence on Angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82:247-277.
- Baldwin, B. G. 2006. Contrasting patterns and processes of evolutionary change in the tarweed-silversword lineage: Revisiting Clausen, Keck, and Hiesey's findings. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:64-93.

- Borkhert, E. V., Krasnov, G. S., Bolsheva, N. L., Kezimana, P., Yurkevich, O. Yu., Muravenko, O. V., Kudryavtseva, A. V., Melnikova, N. V. 2018. Genetics polymorphism of poplars from Moscow region based on high-throughput sequencing of ITS. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 22(5):531-535.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Sodhi, N. S. et al 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22:148-155.
- Clausen, J., Keck, D. D., Hiesey, W. M. 1939. The concept of species based on experiment. *American Journal of Botany* 26:103-106.
- Clausen, J. 1951. Stages in the evolution of plant species. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Creevey, C. J., McInerney, J. O. 2009. Trees from trees: Construction of phylogenetic supertrees using Clann. In: Posada, D. (ed.) *Bioinformatics for DNA Sequence Analysis*, Springer: Humana Press. Pages 139-161.
- Du Rietz, G.E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk Botanisk Tidskrift* 24(3):333-428.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput, *Nucleic Acids Research* 32(5):1792-97.
- Gayon, J., Huneman, P. 2019. The Modern Synthesis: theoretical or institutional event? *Journal of the History of Biology* 52:519-535.
- Fang, W. P. 1948. New species of *Salix* from Szechwan, China. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 38(9):312-315.
- Fang, Z. F., Zhao, S. D., Skvortsov, A. K. *Salicaceae* Mirbel. *Flora of China* 4:139-274. Science Press (Beijing, China) & Missouri Botanical Garden Press (St. Louis, US).
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of molecular evolution* 17:368-376.
- James, M. E., Arenas-Castro, H., Groh, J. S., Allen, S. L., Engelstadter, J., Ortiz-Barrientos, D. 2021. Highly replicated evolution of parapatric ecotypes. *Molecular Biology and Evolution* 38:4805-4821.
- Kapitonova, O. A., Muldashev, A.A., Platunova, G.R., Mavrodiev, E.V. 2022. *Typha lepechinii* Mavrodiev et Kapit. sp. nov. (Typhaceae Juss.) - A new endangered endemic cattail in the outmost East of European Russia. *MDPI Taxonomy* 2:180-195.
- Lapointe, F. J., Cucumel, G. 1997. The average consensus procedure: a combination of weighted trees containing identical or overlapping sets of taxa. *Systematic Biology* 46:306-312.
- Lowry, D. B. 2012. Ecotypes and the controversy over stages in the formation of new species. *Biological Journal of the Linnean Society* 106:241-257.
- Minh, B. Q., Schmidt, H. A., Chernomor, O., Schrempf, D., Woodhams, M. D., Von Haeseler, A., Lanfear, R. 2020. IQ-TREE 2: new models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution* 37:1530-1534.
- Marchenko, A. M., Kuzovkina, Y. A. 2021. Calculation of the ovule number in the genus *Salix*: A method for taxa differentiation. *Applications in Plant Sciences*, 9(11-12): p.e11450.
- Marchenko, A. M., Kuzovkina, Y. A. 2022. Notes on the nomenclature and taxonomy of *Salix fragilis* (Salicaceae). *Taxon*, 71(4):721-732.
- Mavrodiev, E.V., Soltis, D. E. 2001. Recurring polyploid formation: an early account from the Russian literature *Taxon*, 50(2):469-474.
- Mavrodiev, E. V., Dell, C., Schroder, L. 2017. A laid-back trip through the Hennigian Forests. *PeerJ* 5: e3578.
- Mavrodiev, E.V., Laktionov, A.P., Cellinese, N. 2012. A maximum likelihood approach to generate hypotheses on the evolution and historical biogeography in the Lower Volga Valley regions

- (southwest Russia). *Ecology and evolution* 2(7):1765-1779.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the origin of species. From the viewpoint of a zoologist*. New York. Columbia University Press. 334 p.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., Schwartz, T. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees In: Pirece M. (ed) *Proceedings of the gateway computing environments workshop (GCE) 14 Nov 2010 New Orleans* pp 1-8.
- Müntzing, A., Tedin, O., Turesson, G., 1931. Field studies and experimental methods in taxonomy. *Hereditas* 15(1):1-12.
- Nei, M., Gu, X., Sitnikova, T. 1997. Evolution by the birth-and-death process in multigene families of the vertebrate immune system. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(15): 7799-7806.
- Núñez-Farfán, J., Schlichting, C. D. 2001. Evolution in changing environments: The "synthetic" work of Clausen, Keck, and Hiesey. *The Quarterly Review of Biology* 76(4):433-457.
- Nelson, G. 1989. Cladistics and evolutionary models *Cladistics* 5(3):275-289.
- Raven, P. H. 1976. *Systematics and Plant population biology*. Systematic Botany 1: 284-316.
- Ownbey, M. 1950. Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. *American Journal of Botany* 37(7):487-499.
- Schwarz, G. 1978, Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics*. 6: 461-464.
- Small, E. 1989. Systematics of biological systematics (or, taxonomy of taxonomy). *Taxon* 38:335-356.
- Soltis, D. E., Mavrodiev, E. V., Doyle, J. J., Rauscher, J., Soltis, P. S. 2008. ITS and ETS sequence data and phylogeny reconstruction in allopolyploids and hybrids. *Systematic Botany* 33(1):7-20.
- Soltis, D. E., Mavrodiev, E. V., Gitzendanner, M. A., Alexeev, Y. E., Godden, G. T., Soltis, P. S. 2022. *Tragopogon dubius*: Multiple introductions to North America and the formation of the New World tetraploids. *Taxon* 71(6):1287-1298.
- Stace, C. A. 1991. *Plant Taxonomy and Biosystematics*. 2nd Edition. Cambridge University Press.
- Stronen, A. V., Norman, A. J., Vander Wal, E., Paquet, P. C. 2022. The relevance of genetic structure in ecotype designation and conservation management. *Evolutionary Applications* 15:185-202.
- Suchorukow, A.P. 2006. Zur systematik und chorologie der in Russland und den benachbarten Staaten (in den Grenzen der ehemaligen USSR) vorkommenden *Atriplex*-Arten (Chenopodiaceae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B für Botanik und Zoologie* 108B: 307-420.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*. *Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods)*. Sinauer Associates Inc, Sunderland.
- Tate, J. A., Symonds, V. V., Doust, A. N., Buggs, R. J., Mavrodiev, E. V., Majure, L. C., Soltis, P. S., Soltis, D.E. 2009. Synthetic polyploids of *Tragopogon miscellus* and *T. mirus* (Asteraceae): 60 Years after Ownbey's discovery. *American Journal of Botany* 96(5):979-988.
- Thannheiser, D., 1974. Beobachtungen zur Küstenvegetation der Varanger-Halbinsel (Nord-Norwegen). *Polarforschung* 44: 148-158
- Turesson, G. 1922a. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3:211-350.
- . 1922b. The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3:100-113.
- . 1923. The scope and import of genecology. *Hereditas* 4:171-176.
- Turesson, G., and B. Turesson. 1960. Experimental studies in *Hieracium pilosella* L. I. Reproduction, chromosome number and distribution. *Hereditas* 46:717-736.
- Turland, N. 1996. (1224) Proposal to reject the name *Atriplex hastata* L. (Chenopodiaceae). *Taxon*

45:325-326.

- Turrill, W. B. 1946. The ecotype concept - a consideration with appreciation and criticism, especially of recent trends. *New Phytologist* 45:34-43.
- Wu, D., Wang, Y., Zhang, L., Dou, L. L. 2019. The complete chloroplast genome and phylogenetic analysis of *Salix triandra* from China. *Mitochondrial DNA Part B* 4(2):3571-3572.
- Wu, J., Nyman, T., Wang, D. C., Argus, G. W., Yang, Y. P., Chen, J. H. 2015. Phylogeny of *Salix* subgenus *Salix* s.l. (Salicaceae): delimitation, biogeography, and reticulate evolution. *BMC: Evolutionary Biology*, 15(1):1-13.
- Žerdoner Čalasan., A., Hammen, S., Sukhorukov, A. P., McDonald, J. T., Brignone, N. F., Boehnert, T., Kadereit, G. 2022. From continental Asia into the world: Global historical biogeography of the saltbush genus *Atriplex* (Chenopodieae, Chenopodioideae, Amaranthaceae). *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 54:125660.

Подписи к Рисункам

Рисунок 1.

Кладограмма, представленная в виде среднего консенсуса (Lapointe, Cusumel, 1997) 28 укорененных деревьев, каждое из которых соответствует единственному информативному признаку хлоропластной ДНК-матрицы (локус *atpB-rbcL*), построенной по данным J. Wu et al (2015), D. Wu et al (2019) (в части локуса *atpB-rbcL*) и Шанцера и др. (2022) в соответствии с алгоритмом MUSCLE (Edgar, 2004). Каждый из шести вариантов изменчивости (“гаплотипов”) локуса *atpB-rbcL* *S. triandra* s.l., установленных Шанцером и др. (2022), представлен одним секвенсом. Восьмизначные последовательности литер и цифр, данные после биномиалов, обозначают номера ГенБанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Вычисление среднего консенсуса было осуществлено в соответствии с протоколами Mavrodiev et al (2017), но без бинарного перекодирования исходной ДНК-матрицы. Все расчеты проведены в программах RAUP* v. 4.0 (Swofford, 2002) и Clann v. 4.2.5 (Creevey, McInerney, 2009), размещенных на портале CIPRES (Miller et al, 2010). Эвристический поиск позволил найти 10 000 деревьев (score = 1.43109), их “строгий” (strict) консенсус представлен на рисунке как основной результат анализа. В качестве операционной внешней группы (Out) была выбрана последовательность *Populus cathayana* Rehder. Все признаки ДНК-матрицы, соответствующие делециям внешней группы, были исключены из анализа. Таким образом, до конвертации в серию укорененных деревьев, ДНК-матрица включала в себя 69 таксонов (операционную внешнюю группу, *P. cathayana* и 67 таксонов *Salix*), а также 696 признаков, 28 из которых - информативные. Звездочкой отмечены последовательности локуса *atpB-rbcL*, обнаруженные Шанцером и др. (2022) у единственного экземпляра *S. triandra* (“гаплотипы” E и D). Основные клады (кроме (*S. triandra* s.l. + *S. triandroides*)), обозначены римскими цифрами.

Рисунок 2.

Филогенетическое дерево с log-likelihood равным -1450.514, рассчитанное методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood) (Felsenstein, 1981) на основе ДНК-матрицы (Рисунок 1) программой IQ-Tree v 2 (Minh et al, 2020) в соответствии с наиболее оптимальной моделью F81+F+I, вариантом модели F81 (Felsenstein, 1981), автоматически определенной IQ-Tree v 2, в соответствии с информационным критерием Шварца (Schwarz, 1978). Численные индексы, привязанные к ветвям дерева, соответствуют статистической поддержке последних, рассчитанной методом aLRT (“Approximate likelihood-ratio test for branches”) (Anisimova, Gascuel, 2006) в той же программе. На рисунке показаны только клады, получившие aLRT поддержку выше 0.7. Проанализированная ДНК-матрица включала в себя 68 таксонов (*P. cathayana* и 67 таксонов *Salix*), а также 744 признака, 54 из которых (7.26 %) переменные. Дерево *a posteriori* укоренено относительно *P. cathayana*. Звездочкой отмечены последовательности локуса *atpB-rbcL*, обнаруженные Шанцером и др. (2022) у единственного экземпляра *S. triandra* (“гаплотипы” E и D). Основные клады (кроме (*S. triandra* s.l. + *S. triandroides*)), обозначены римскими цифрами.

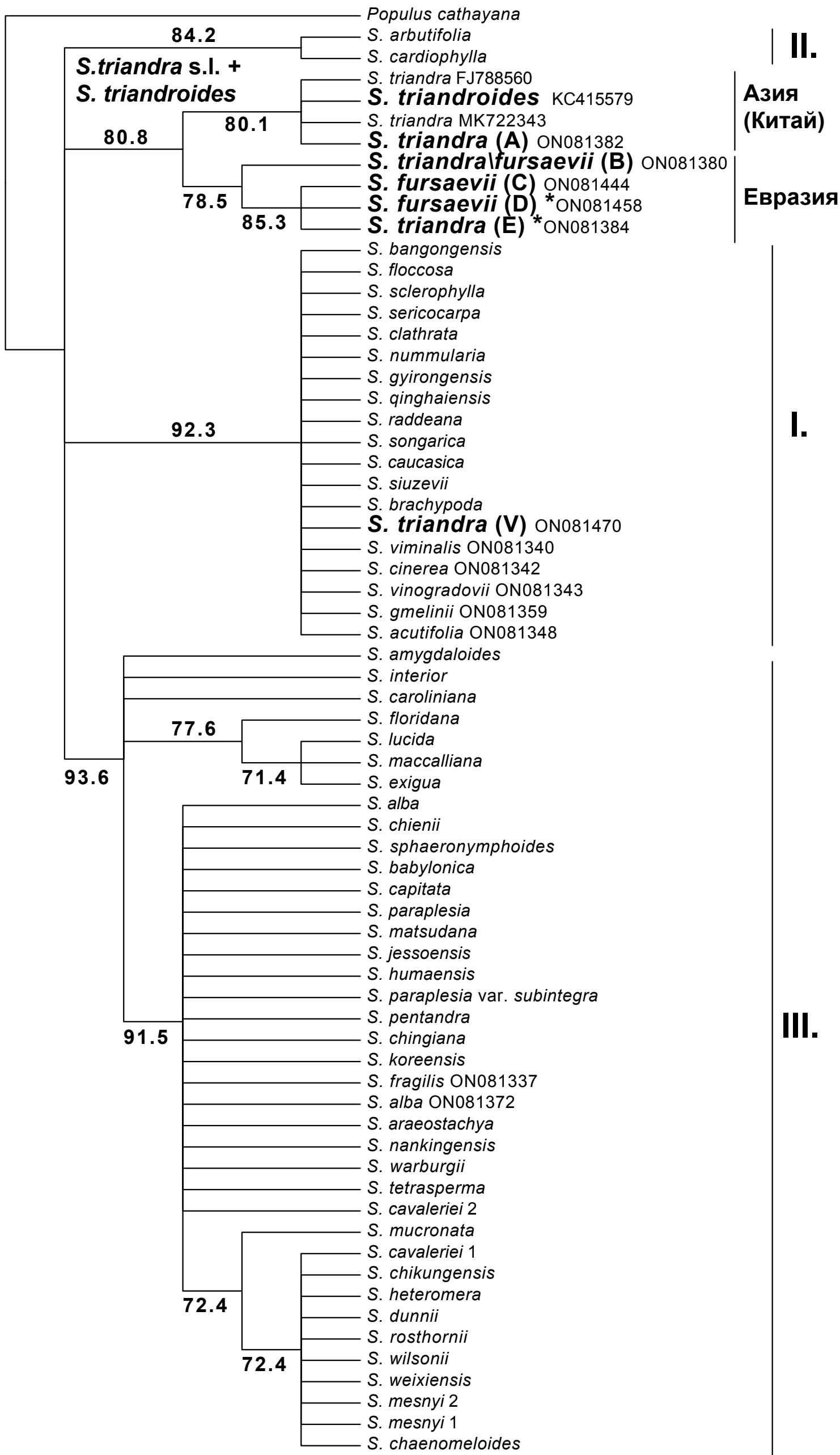


Рисунок 2

Таблица 1. Сравнение последовательностей В, С и D хлоропластного локуса *atpB-rbcL* (Шанцер и др. (2022)) *S. fursaevii* и *S. triandra* (Шанцер и др. (2022)) с последовательностями того же локуса голотипа *S. fursaevii*, а также таксонов внешних групп.

Вид\вариабельная позиция ДНК матрицы	78	80	85	206	215	307	316	337	361	405	572	614	638	718
<i>S. triandra</i> \ <i>S. fursaevii</i> : ON081380 [B]	T	T	T	T	T	T	G	T	T	C	T	T	A	A
<i>S. fursaevii</i> : ON081444 [C]	T	T	T	T	T	T	G	T	T	C	C	T	A	A
<i>S. fursaevii</i> : ON081458 [D](*)	T	T	T	T	T	T	G	T	T	C	C	C	A	A
<i>S. fursaevii</i> , голотип (Мавродиев и др., 2012)	T	T	T	T	T	T	G	T	T	C	?	?	?	?
Внешняя группа - <i>S. viminalis</i> : ON081340	T	T	T	C	T	T	G	T	T	T	T	T	G	A
Внешняя группа - <i>Populus cathayana</i> : FJ788541	C	A	G	C	G	C	T	A	C	C	T	?	G	G

Звездочкой (*) отмечен вариант последовательности локуса *atpB-rbcL*, найденный Шанцером и др. (2022) у единственного растения *S. fursaevii*. Восьмизначные последовательности литер и цифр, данные после биномиалов, обозначают номера ГенБанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Таблица 2. Сравнение последовательностей хлоропластного локуса *atpB-rbcL* избранных видов *Salix*, вкл. *S. triandra* s.l. (варианты В и V).

Вид\вариабельная позиция ДНК матрицы	95	104	196	205	226	250	295	528	608
<i>S. acutifolia</i> : ON081348	C	T	T	G	T	T	T	G	A
<i>S. gmelinii</i> : ON081359	C	T	T	G	T	T	T	G	A
<i>S. cinerea</i> : ON081342 (*)	C	T	T	G	T	T	T	G	A
<i>S. viminalis</i> : ON081340 (*)	C	T	T	G	T	T	T	G	A
<i>S. vinogradovii</i> : ON081343 (*)	C	T	T	G	T	T	T	G	A
<i>S. triandra</i>: ON081470 [V]	C	T	T	G	T	T	T	G	A
Внешняя группа - <i>S. triandra</i> \ <i>S. fursaevii</i> ON081380 [B]	T	T	T	G	T	T	C	A	A
Внешняя группа - <i>Populus cathayana</i> : FJ788541	C	G	C	T	A	C	C	G	G

Звездочкой (*) отмечены варианты последовательности локуса *atpB-rbcL*, не имеющие различающих их делеций. Восьмизначные последовательности литер и цифр, данные после биномиалов, обозначают номера ГенБанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Таблица 3. Сопоставление ряда цитат исследований Мавродиева и др. (2012) и Шанцера и др. (2022).

Мавродиев и др. (2012)	Шанцер и др. (2022).
Впрочем, гены, влияющие на позднее время цветения, имеют сложную структуру регуляции с выраженной эпигенетической компонентой ... (с. 64).	... было показано, что время цветения у ив, на примере <i>S. viminalis</i> , находится под эпигенетическим контролем ... (с. 171).
<p>... <i>S. fursaevii</i> не является неозндемиком Волжской долины, этот вид старше, чем южноевропейские и ниже-волжские популяции ивы трехтычинковой... Скорее всего, речь идет о палеозндемичном таксоне, сохранившимся в долине.</p> <p>Последняя, таким образом, оказывается возможным местом консервации древних «рас», ее эндемизм может иметь значительно более сложную структуру, чем казалось ранее (Фурсаев, 1937, 1940).</p> <p>В этом случае способность ивы Фурсаева к позднему цветению – это вовсе не новая адаптация к волжским паводкам, но скорее, адаптация к особым гидрорежимам древних ландшафтов современного Юго-Востока Европы, признак, сформировавшийся ранее, но оказавшийся «кстати» в условиях разливов Волги (с. 66).</p> <p>Если Волжская долина – это частичная рефугия древних флор, то ива Фурсаева может быть распространена значительно шире (с. 66).</p>	<p>... территория долины Волги служила рефугиумом во время последнего оледенения и явилась одним из источников послеледникового расселения <i>S. triandra</i> (с. 160)</p> <p>Не исключено, что долина р. Волги, сохранившая большое число гаплотипов, могла служить рефугиумом для <i>S. triandra</i> s. l. в ледниковое время (с. 169)</p> <p>Высокая концентрация редких гаплотипов в пойме р. Волги, вероятно, имеет совершенно другое объяснение, не связанное с видообразованием. Территория поймы р. Волги могла служить рефугиумом для <i>S. triandra</i> в ледниковое время и одним из источников экспансии этого вида после отступления ледника... (с. 174).</p> <p>Образцы последнего вида (<i>S. fursaevii</i>) были строго приурочены к пойме реки Волги, за исключением нескольких образцов из верховьев реки Суры (популяция 25)(с. 173).</p>
В.Н. Сукачев (1953, с. 675) показал, что крайне своеобразная ритмика развития сохраняется у особей «позднепойменных экотипов ив», выращенных из семян в	Позднецветущие пойменные формы у ивы трехтычинковой и ряда других видов ив известны давно и были достаточно детально изучены и описаны в качестве

<p>стандартных условиях. Тенденция к их позднему развитию, таким образом, «прочно зафиксирована генотипически» (Скворцов, 1980, с. 96, см. также Сукачев, 1935, 1953)(с. 63).</p>	<p>экотипов (Sukachev, 1935; Skvortsov, 1980).(с. 160).</p> <p>... особенности развития и цветения ранней позднецветущих пойменных форм <i>S. triandra</i> уже были подробно описаны в работах Сукачева (Sukachev, 1935) и Скворцова (Skvortsov, 1980)(с. 171).</p>
<p>Наш анализ.. однозначно указывает на необходимость признания в видовом ранге восточных популяций ивы трехтычинковой ... т.е. на сборный характер <i>S. triandra</i> s. l., вида-комплекса, требующего таксономической ревизии и дополнительного исследования (с. 65).</p>	<p>... все исследованные нами образцы <i>S. triandra</i>, в том числе и один из образцов, определенных как <i>S. fursaevii</i>, оказались тетраплоидами ($2n = 4x = 76$)... Здесь следует отметить, что в литературе преобладают указания на диплоидное число хромосом ($2n = 2x = 38$) у <i>S. triandra</i> в Западной и Центральной Европе ... В «CCDB chromosome counts database» (Rise et al., 2015) достаточно часто встречаются также указания на триплоиды ($2n = 3x = 57$), а также ди- и тетраплоиды с другим основным числом хромосом $n = 22$... Такая изменчивость чисел хромосом в пределах одного вида, вероятно, говорит о его неоднородности, связанной со сложной историей и генетической структурой его популяций в огромном евро-азиатском ареале... (с. 173).</p>