

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Национальный исследовательский Томский государственный университет
Томское отделение Русского ботанического общества

Ботаника и ботаники в меняющемся мире

Труды Международной научной конференции, посвященной 135-летию
кафедры ботаники и 145-летию Томского государственного университета
(Томск, 14–16 ноября 2023 г.)



Издательство Томского университета
2023

doi: 10.17223/978-5-7511-2661-2

УДК 58

ББК 28

Б 86

Ответственный редактор: проф. А.С. Ревушкин

Ботаника и ботаники в меняющемся мире [Электронное издание]: Труды Международной научной конференции, посвященной 135-летию кафедры ботаники и 145-летию Томского государственного университета (г. Томск, 14–16 ноября 2023 г.) / Отв. ред. А.С. Ревушкин. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2023. – 395 с.: ил.

ISBN 978-5-7511-2661-2

В 2023 г. исполняется 135 лет кафедре ботаники и 145 лет Томскому государственному университету. В настоящем сборнике представлены труды участников Международной конференции «Ботаника и ботаники в меняющемся мире» (14–16 ноября 2023 г., Томск), посвященной этим двум знаменательным датам. Предметом обсуждения на конференции стали самые разнообразные вопросы ботанических исследований. В материалах конференции отражены вопросы выявления и сохранения фиторазнообразия, интродукции растений, комплексного подхода к изучению структуры, динамики и функционирования экосистем, исследованию растительных ресурсов для мобилизации их на благо человечества. Внимание уделено и ботаническому образованию и воспитанию современников.

Сборник предназначен для специалистов в области ботаники, экологии, охраны природы, аспирантов и студентов биологических специальностей вузов.

УДК 58
ББК 28

*Сборник рекомендован к печати Томским отделением
Русского ботанического общества*

ISBN 978-5-7511-2661-2

*Ответственность за достоверность сведений, представленных в сборнике, несут авторы
соответствующих материалов.*

© Коллектив авторов, 2023

© Томский государственный университет, 2023

СОВОКУПНОСТЬ РЕПРОДУКТИВНО СОВМЕСТИМЫХ ВИДОВ КАК БАЗОВАЯ ЕДИНИЦА ФИТОРАЗНООБРАЗИЯ

С.Н. Горошкевич

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия

A SET OF REPRODUCTIVELY COMPATIBLE SPECIES AS A BASIC UNIT OF PHYTODIVERSITY

S.N. Goroshkevich

*Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Russian Academy of Sciences,
Siberian Branch, Tomsk, Russia*

В настоящее время общепризнано, что базовой, фундаментальной единицей живой природы является вид. Определение видов на практике по морфологическим признакам в большинстве случаев не составляет проблемы. Однако сколько-нибудь общепризнанного определения вида нет: налицо многочисленные разночтения и разногласия. Если обсуждать лишь серьезно обоснованные концепции вида, то даже их насчитывается не меньше 25 [14]. Пожалуй, наиболее распространена так называемая биологическая концепция, что вполне естественно: ведь речь идет о биологическом виде. Эту концепцию сформулировал Эрнст Майр: species are groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups [15].

Применение биологической концепции вида в ботанической практике чрезвычайно затруднено. Например, среди хвойных добрая половина изученных в этом отношении видов имеют современные гибридные зоны [7]. Остальные либо имели их в прошлом (сетчатая эволюция), либо могут иметь их в будущем (они репродуктивно совместимы). Так, в роде *Picea* межвидовая гибридизация является главным фактором диверсификации и видообразования [3]. Среди 5-хвойных сосен (подсекция *Strobus*) практически все виды репродуктивно совместимы если не «напрямую», то через другие виды (два несовместимых совместимы через третий) [23]. Иными словами, большинство общепризнанных видов хвойных не являются видами в общепризнанном значении термина.

Над решением этой проблемы наука работает примерно 150 лет. Обсуждению концепции вида прямо посвящены более 1000 только чисто теоретических публикаций [5]. Однако до сих пор проблема лишь усугубляется: главный критерий вида остается неизменным, а доля не отвечающих ему видов в результате проводимых исследований все время растет. Большая часть ботаников, которые занимаются исследованием частных вопросов, знают об этой проблеме, но делают вид, что ее нет. Это вряд ли оправдано. Проблему надо решать.

По большому счету, тут возможны всего два варианта. (1) Пользуясь основным критерием вида, объединить все репродуктивно совместимые отдельности в один вид. (2) Не рассматривать больше вид как основную систематическую категорию, основной продукт и основную единицу и эволюционного процесса, а считать таковыми совокупность репродуктивно совместимых видов.

Мы выступаем за второй вариант и приглашаем ботаническое сообщество присоединиться к этой идее. Почему? Потому, что главным условием закрепления перспективных эволюционных новообразований является репродуктивная несовместимость новой филогенетической ветви с другими такими же ветвями. Из этой новой ветви при благоприятном стечении обстоятельств развивается новая система ветвления: совокупность существенно разных, но репродуктивно совместимых отдельностей. Такая система ветвления и является главной единицей эволюции живой

материи: внутри ее «работают» популяционные процессы, вне ее происходит дальнейшее расхождение репродуктивно несовместимых ветвей филогенетического древа.

От Ю.А. Филипченко [19] и донныне выделяют два уровня эволюционного процесса: микро- и макроэволюцию. Микроэволюция происходит внутри популяций: их саморазвитие, адаптация к меняющимся во времени и пространстве внешним факторам, в том числе, диверсификация популяций вплоть до образования новых видов. Макроэволюция – процессы эволюционных преобразований надвидового масштаба, приводящие к образованию новых родов, семейств и т.д. Примерно так же построено широко распространенное представление А. Н. Северцова [20] о идиоадаптациях (частных изменениях на прежнем уровне организации) и ароморфозах (прогрессивных изменениях, повышающих уровень организации).

Этот дуалистический принцип создания эволюционной теории плохо соотносится с характерным для живой природы преобладанием среднего над крайним. Очевидно, что не все эволюционные явления можно с уверенностью отнести к микро- или макро-масштабу. События мезо-масштаба, может быть, и не преобладают, но всегда присутствуют в эволюции любой филогенетической ветви. Кроме того, классификация явлений по двум не связанным между собой признакам, каждый из которых имеет две градации, предполагает не две, а по крайней мере, четыре отдельности (Табл. 1).

Таблица 1

Существующая классификация эволюционных событий по уровню и последствиям

Последствия эволюционных событий	Уровень, на котором происходят эволюционные события	
	Популяционно-видовой	Надвидовой
Локальная адаптация	Микроэволюция	Неизвестно что
Эволюционный прорыв	Неизвестно что	Макроэволюция

С одной стороны, даже самые значимые эволюционные прорывы обычно начинаются с одной-единственной полезной мутации и локального популяционного процесса. С другой стороны, даже очень давнее и полное расхождение эволюционных ветвей может вообще не влиять ни на морфологию, ни на экологию. Приведем один характерный пример. Вплоть до начала 21-го века в семействе *Cupressaceae* был типовой род *Cupressus*, включавший виды из Старого и Нового Света? Начало молекулярной эры в филогенетической систематике ознаменовалось открытием: оказалось, что евроазиатская и американская ветви старого рода *Cupressus* дивергировали примерно 80 млн. лет назад и представляют собой явно самостоятельные филогенетические ветви [12]. При этом огромный род *Juniperus* отделился от евроазиатской ветви уже после этого события. Американская линия тоже дала боковую ветвь, пусть и не такую мощную (монотипные роды *Callitropsis* и *Xanthocyparis*). Вскоре вышла еще одна статья, где этот факт был подтвержден другим методом [1]. Авторы предложили все американские виды выделить из рода *Cupressus* и обозначить как новый род *Hesperocyparis*. *Cupressus* и *Hesperocyparis* – это, в сущности, роды-двойники: они идентичны по морфологическим признакам и экологии. Сторонники традиционной, морфологической систематики, например, крупнейший специалист по хвойным А. Farjon [9], не признают род *Hesperocyparis* и все его виды продолжает рассматривать в составе рода *Cupressus*. Причина – полное отсутствие морфологических и экологических различий между евроазиатскими американскими видами.

Чтобы решить обозначенные проблемы, мы предлагаем в базовой классификации эволюционных явлений использовать строго объективный критерий – репродуктивную совместимость, при этом выделять не два, а три уровня эволюционного процесса (Табл. 2).

(1) Микроэволюция – популяционные процессы внутри вида, т.е. в условиях полной репродуктивной совместимости, морфологического подобия и единой экологической ниши.

(2) Мезоэволюция – взаимодействие между видами, т.е. в условиях морфологической дивергенции, расхождения экологических ниш и неполной репродуктивной совместимости.

(3) Макроэволюция – дальнейшее расхождение репродуктивно несовместимых линий.

Таблица 2

Предлагаемая классификация эволюционных событий по уровню и последствиям

Совместимость	Уровни эволюции	Уровни разнообразия
Отсутствует	Макроэволюция	Таксономический
Ограниченная	Мезоэволюция	Генетический
Полная	Микроэволюция	

Для чего в этой схеме на генетическом уровне организации выделяется два уровня эволюционного процесса, почему это важно? Для того, чтобы отобразить актуальность сетчатого компонента в эволюции растений. Примерно четверть современных общепризнанных видов растений так или иначе участвуют в межвидовой гибридизации [13]. В эволюции цветковых важнейшую роль играет полиплоидное гибридное видообразование, т.к. из-за различий в ploidy гибриды в большинстве случаев сразу же оказываются репродуктивно изолированными от родительских видов [21]. У хвойных полиплоиды – большая редкость [2]. Однако и у них генетический обмен между существенно разными, но репродуктивно совместимыми филогенетическими линиями распространен очень широко [17]. Его последствия многообразны: от легкой интрогрессии до образования новых видов. Все эти процессы явно имеют адаптивное значение.

Первым видом хвойных, гибридное происхождение которого доказано молекулярными методами, была *Pinus densata* с восточной окраины Тибета [24, 27]. Удивительно, что этот самый высокогорный вид сосны (распространен в очень суровых условиях вплоть до высоты 4200 м над уровнем моря) произошел от преимущественно равнинных (низкогорных) предков: неморальной *P. tabuliformis* и субтропической *P. yunnanensis*. О том, что межвидовая гибридизация часто сопровождается адаптивным гетерозисом, позволяющим занять новые для рода экологические ниши, говорят и многие другие факты.

У *Abies* вся бореальная секция *Balsamea* (8 видов, в т.ч. *A. sibirica*) имеет пластидную ДНК, общую с азиатскими «южными» секциями, и митохондриальную ДНК, общую с американскими «южными» секциями [26]. Три из пяти видов «кедровых» сосен, которые в целом представляют собой бореальную группу подсекции *Strobus* (*Pinus pumila*, *P. koraiensis*, *P. albicaulis*), также имеют «американские» митохондрии и «азиатские» хлоропласты, что однозначно свидетельствует о их гибридном происхождении (*Pinus pumila*, *P. koraiensis*, *P. albicaulis*) [22]. Генетический обмен между видами в форме интрогрессии (без образования новых видов) распространен еще шире. Он также направлен, в первую очередь, на адаптацию и расширение экологической ниши. Так, бореальный *Pinus sibirica* и субарктический *P. pumila* имеют огромную, до 1 млн. кв. км, гибридную зону [10]. На крайнем востоке ареала *P. sibirica*, где климат наиболее суровый и присутствует многолетняя мерзлота, «чистый» вид вообще отсутствует: все без исключения особи имеют митохондриальную ДНК *P. pumila* [18]. Характерные для *P. pumila* аллели некоторых монокопийных ядерных генов присутствуют даже в уральских популяциях *P. sibirica* [23]. Всё это означает что два вида, контрастных по морфологии и адаптациям, чуть ли не на всем протяжении своего существования генетически взаимодействуют, представляют собой единую популяционно-эволюционную систему. Именно такая система, совокупность репродуктивно совместимых видов, представляет собой центральную единицу биологического разнообразия. Потому, что внутри ее «работают» популяционные процессы, а вне ее происходит дальнейшее расхождение репродуктивно несовместимых ветвей филогенетического дерева.

Ботанические таксоны традиционно выделяются по произволу ботаников. Раньше для этого использовались более или менее нейтральные (не связанные с адаптацией) морфологические признаки, в настоящее время – более или менее нейтральные молекулярные маркеры разнообразия. Этот принцип представляется корректным и логичным, если относится к «таксономическим» уровням, где нет репродуктивной совместимости, соответственно, нет основанных на ней популяционно-адаптационных процессов. Однако для генетического уровня организации разнообразия, где таковые процессы реально происходят или потенциально возможны, актуально использовать другой принцип: репродуктивную совместимость.

Почему это важно? Перед современной биологией растений в целом стоит двуединая цель: (1) сохранить максимально устойчивыми природные экосистемы; (2) разработать максимально эффективные схемы селекции и технологии культивирования ее продуктов. Решению этих актуальных мешает сохранение прежних принципов, когда нижние этажи ботанической системы основаны на нейтральных элементах разнообразия, слабо связанных с популяционными процессами и адаптацией, с возможностью генетического взаимодействия. Это мешает корректно определять объекты защиты и подбирать материал для селекционной работы. Актуально изменить принципы ботанической систематики на нижних этажах.

Важнейший вопрос такой: как назвать совокупность репродуктивно совместимых видов – главную, основную, центральную единицу биологического разнообразия? В истории науки ее называли по-разному: компариум, коммискуум, сингамеон и т.д [6, 4]. Ни один из этих терминов не прижился как общеупотребительный потому, что все они находились за пределами кодекса ботанической номенклатуры (род – вид – подвид), были узкоспециальными. Сделать это важнейшее, центральное понятие общеупотребительным можно только назвав его РОДОМ! Таксономия культурных растений уже давно отказалась от видовых эпитетов, т.к. в сильно измененных селекцией родах почти все современные сорта являются сложными межвидовыми гибридами [11]. Осталось лишь расширить эту идею на ботанику в целом.

Как такая реформа выглядела бы на практике? Возьмем для примера семейство *Pinaceae*. Самый гомогенный из более или менее крупных родов – *Larix*, все его виды репродуктивно совместимы [16]. Значит, он сохранился бы в прежнем объеме. Самый гетерогенный род – *Pinus*: репродуктивная совместимость налицо лишь в пределах подсекций, которых насчитывается до 10 [8]. Каждую из них предлагается «приподнять» до рода. Остальные крупные роды занимают в этом отношении промежуточное положение: виды репродуктивно совместимы, как правило, на уровне современных подсекций [7].

Реализация такой реформы позволит наполнить строго объективным содержанием род как базовую единицу биологического разнообразия. При этом выделение видов по-прежнему останется предметом творчества ботаников. Мы предлагаем ученому сообществу сделать этот последний и решительный шаг к естественной системе природы.

Работа выполнена при финансовой поддержке по теме Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ для Института мониторинга климатических и экологических систем СО РАН № FWGR-2021-0007.

Литература

1. Adams R.P., Bartel J.A., Price R.A. A new genus, *Hesperocyparis*, for the cypresses of the western hemisphere // *Phytologia*. 2009. Vol. 91, No. 1. P. 160–185.
2. Ahuja R. Polyploidy in Gymnosperms: revisited // *Silvae Genetica*. 2005. Vol. 54, No. 2. P. 59–69.
3. Bouille M., Senneville S., Bousquet J. Discordant mtDNA and cpDNA phylogenies indicate geographic speciation and reticulation as driving factors for the diversification of the genus *Picea* // *Tree Genetics & Genomes*. 2011. Vol. 7, No. 3. P. 469–484.

4. Buck R., Flores-Rentería L. The syngameon Enigma // *Plants*. 2022. Vol. 11, No.77: 895.
5. Claridge M.F., Dawah H.A., Wilson M.R. *Species: The Units of Biodiversity*. London: Chapman & Hall, 1997. 439 p.
6. Cruzan M.B. *Evolutionary biology: A plant perspective*. Oxford: Oxford University Press, 2018. 552 p.
7. Eckenwalder J. E. *Conifers of the world*. Portland: Timber Press, 2009. 744 p.
8. Gernandt D.S., López G.G., Garsia S.O., Liston A. Phylogeny and classification of *Pinus* // *Taxon*. 2005. Vol. 54. P. 29–42.
9. Farjon A. *A handbook of the world's conifers*. 2 vol. Leiden, Boston: Brill, 2017. 1154 p.
10. Goroshkevich S.N., Popov A.G., Vasilieva G.V. Ecological and morphological studies of hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // *Annals of Forest Research*. 2008. Vol. 51. P. 43–52.
11. Hettterscheid W.L.A., Brandenburg W.A. Culton versus Taxon: conceptual issues in cultivated plant systematics // *Taxon*. 1995. Vol. 44. P. 161–175.
12. Little D.P. Evolution and circumscription of the true cypresses (Cupressaceae: *Cupressus*) // *Systematic Botany*. 2006. Vol. 31, No. 3. P. 461–480.
13. Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome // *Trends in Ecology and Evolution*. 2005. Vol. 20. P. 229–237.
14. Mayden R.L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem // Claridge M.F., Dawah H.A., Wilson M.R. (eds.), *Species: the units of diversity*. Chapman & Hall, 1997. P. 381–423.
15. Mayr E. *Animal species and evolution*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1963. 797 p.
16. Meirmans P.G., Gros-Louis M-C., Lamothe M., Perron M., Bousquet J., Isabel N. Rates of spontaneous hybridization and hybrid recruitment in co-existing exotic and native mature larch populations // *Tree Genetics & Genomes*. 2014. Vol. 10. P. 965–975.
17. Neale D.B., Wheeler N.C. *The Conifers: Genomes, Variation and Evolution*. Springer International Publishing AG, 2019. 590 p.
18. Petrova E.A., Zhuk E.A., Popov A.G., Bondar A.A., Belokon M.M., Goroshkevich S.N., Vasilyeva G.V. Asymmetric introgression between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* in the Aldan plateau (Eastern Siberia) // *Silvae Genetica*. 2018. Vol. 67. P. 66–71.
19. Philpitschenko J. *Variabilität und Variation*. Berlin: Borntraeger, 1927. 101 p.
20. Sewertzoff A. N. *Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution*. Jena: Gustav Fischer, 1931. 371 p.
21. Soltis P. S., Soltis D. E. The Role of Hybridization in Plant Speciation // *Annual Review of Plant Biology*. 2009. 60(1), P. 561–588.
22. Tsutsui K., Suwa A., Sawada K., Kato T., Ohsawa T.A., Watano Y. Incongruence among mitochondrial, chloroplast and nuclear gene trees in *Pinus* subgenus *Strobos* (Pinaceae) // *J. Plant Res*. 2009. Vol. 122. P. 509–521.
23. Vasilyeva G., Vavilova V., Ustyantsev K., Sukhikh I., Blinov A., Goroshkevich S., Sokolov V. Genetic diversity of *Pinus sibirica*, *P. pumila* and their natural hybrids based on non-linked nuclear loci // *Dendrobiology*. 2018. Vol. 79. P. 168–173.
24. Wang X.-R., Szmidt A.E., Savolainen O. Genetic composition and diploid hybrid speciation of a high mountain pine, *Pinus densata*, native to the Tibetan Plateau // *Genetics*. 2001. Vol. 159. P. 337–346.
25. Willyard A., Cronn R., Liston A. Reticulate evolution and incomplete lineage sorting among the ponderosa pines // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2009. Vol. 52, No. 2. P. 498–511.
26. Xiang Q.-P., Wei R., Shao Y.-Z., Yang Z.-Y., Wang X.-Q., Zhang X.-C. Phylogenetic relationships, possible ancient hybridization, and biogeographic history of *Abies* (Pinaceae) based on data from nuclear, plastid, and mitochondrial genomes // *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2015. Vol. 82. P. 1–14.
27. Xing F., Mao J. F., Meng J., Dai J., Zhao W., Liu H., Xing Z., Zhang H., Wang X. R., Li Y. Needle morphological evidence of the homoploid hybrid origin of *Pinus densata* based on analysis of artificial hybrids and the putative parents, *Pinus tabulaeformis* and *Pinus yunnanensis* // *Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 4, No. 10. P. 1890–1902.