



Ботанический  
институт  
им. В.Л.Комарова  
РАН

К 85-летию Вавиловской концепции вида

# Криптические виды, полиплоидные цитотипы и их таксономический статус у растений

В. С. ШНЕЕР



Статистика растительного мира пока коснулась только Линнею. Упхоф (Uphof) в сводке о родах растений, опубликованной в 1910 г., подводя итоги всем статистическим исследованиям, насчитывает 132 788 линнеевских видов высших семенных растений, включая хвойные. Наиболее богаты видами семейства *Compositae* (14 324), *Papilionaceae* (6948), *Gramineae* (3545).

Н.И.Вавилов 1920

**J. C. Th. Uphof Die Pflanzengattungen: geographische Verbreitung, Anzahl und Verwandtschaft aller bekannten Arten und Gattungen im Pflanzenreich: bearb. Für Botaniker, Förster, Gärtner u. Pflanzenfreude 1910**

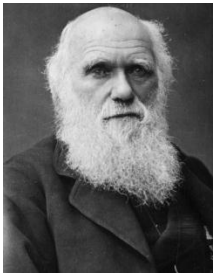
| Uphof (1910)              |         | База данных The Plant list (2013г) |           |
|---------------------------|---------|------------------------------------|-----------|
|                           |         | принятые                           | всего     |
| Angiosperms + Gymnosperms | 132 788 | 305 523                            | (955 791) |
| <i>Compositae</i>         | 14 324  | 27 773                             | (104 365) |
| <i>Leguminosae</i>        | 6 948   | 24 505                             | ( 67 767) |
| <i>Gramineae</i>          | 3 545   | 11 554                             | ( 47 427) |



Что же представляют собой те хромосомальные расы, которые морфологически мало отличимы и которые обычно не выделяются как виды. Дарлингтон (1940) дает название «скрытых видов» («cryptic species») тем расам, которые отличаются своими хромосомальными особенностями, но почти не отличаются морфологически. Действительно, если появившаяся хромосомальная раса жизнеспособна и сохранится отбором, то ее эволюция будет отлична от исходного типа, и поэтому выражение «скрытый вид» вполне приложим к такой хромосомальной расе. Выявление таких «скрытых видов», изучение их развития, обособленности от исходной популяции — является изучением зачинающихся видов и дивергенции видов.

Вид как понятие нужен не только для удобства, а ради действительного познания сущности эволюционного процесса.

Н.И.Вавилов



Darwin, 1859 — «формы, обладающие признаками вида, но настолько сходные с другим видом или связанные с ним рядом промежуточных градаций, что натуралисты не склонны относить их к отдельному виду».



Darlington C. 1940 – **cryptic species**



Mayr E. 1942     **sibling=cryptic species**

## Sibling

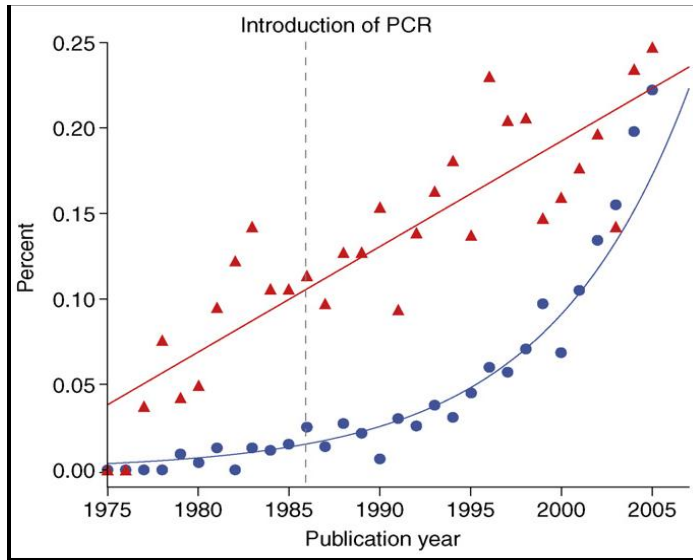
"**brother or sister**," 1903, modern revival (in anthropology) of Old English sibling  
"relative, kinsman»

The word '**sib**' or '**sibling**' is coming into use in genetics in the English-speaking world, as an equivalent of the convenient German term '**Geschwister**' [E.&C. Paul, "Human Heredity," 1930] “



## Stebbins L.D. 1950

**Криптические виды** — это системы популяций, которые считали относящимися к одному виду, до того как генетические данные показали наличие изолирующих механизмов, разделяющих их.



- ▲ - криптические виды
- - виды-двойники (siblings)

Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N. S., Ng P.K.L., Meier R., Winker K., Ingram K.K. Das I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation // Trends Ecol. Evol. 22:148-155.

Таблица 1

Выявление внутривидовых дивергентных линий видового уровня у семенных растений с использованием молекулярных маркеров

| Таксоны                                                                               | Число образцов одного вида | Число внутривидовых линий | Распространение              | Симпатрические или аллопатрические | Сестринские | Маркеры и/или метод                | Ссылки                    |
|---------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------|---------------------------|------------------------------|------------------------------------|-------------|------------------------------------|---------------------------|
| <i>Salsola tragus</i> (Chenopodiaceae)                                                | 11                         | 2                         | Сев. Америка                 | алл.                               |             | RAPD, ISSR, intron PEPC            | Ryan, Ayres, 2000         |
| <i>Linanthus bicolor</i> (Polemoniaceae)                                              | 44                         | 2                         | Сев. Америка                 | алл.                               | —           | ITS                                | Goodwillie, Stiller, 2001 |
| <i>Lasthenia californica</i><br><i>L. macrantha</i> (Asteraceae)                      | 42<br>9                    | 2                         | Сев. Америка<br>(Калифорния) | алл.                               | —           | ITS, ETS, trnK                     | Chan et al., 2002         |
| <i>Amphicarpaea bracteata</i> (Fabaceae)                                              | 10                         | 3                         | Вост.<br>Сев. Америка        | симп.                              | +           | trnL, ITS, histon H3-D             | Parker et al., 2004       |
| <i>Potamogeton</i> (Potamogetonaceae)                                                 | 6–13                       | 2                         | Сев. Америка                 | симп.                              | —           | ITS, trnL, trnL-F, AFLP            | Whittall et al., 2004     |
| <i>Carex rossii</i> (Cyperaceae)                                                      | 4                          | 2                         | Сев. Америка                 | ?                                  | —           | ITS, ETS                           | Roalson, Friar, 2004      |
| <i>Juniperus oxicedrus</i> (Cupressaceae)                                             | 6                          | 2                         | Средиземноморье              | алл.                               | —           | ITS                                | Adams et al., 2005        |
| <i>Shoenocaulon</i> (2–4 вида)<br>(Melanthiaceae)                                     | 4–13                       | 2                         | Центр. Америка               | симп.                              | —           | ITS                                | Zomlefer et al., 2006     |
| <i>Caesalpinia oyamae</i> (Leguminosae)                                               | 25                         | 2                         | Мексика                      | алл.                               | +           | trnL, trnL-F, trnH-psbA, accD-psaI | Sotuyo et al., 2007       |
| <i>Millium effusum</i> (Poaceae)                                                      | 46                         | 2                         | Евразия,<br>Сев. Америка     | алл.                               | —           | ITS                                | Коцераба и др., 2008      |
| <i>Allium rosenorum</i><br><i>A. stipitatum</i> ,<br><i>A. darwasicum</i> (Alliaceae) | 5<br>5<br>4                | 2                         | Средняя Азия                 | алл.<br>алл.<br>симп.              | —           | ITS, RAPD                          | Gurushidze et al., 2008   |
| <i>Plantago princeps</i> (Plantaginaceae)                                             | 7                          | 2                         | Гавайский архипелаг          | алл.                               | —           | ITS, ETS, ndhF-rpl 32, rpl 32-trnL | Dunbar-Co et al., 2008    |
| <i>Draba fladnizensis</i><br><i>D. nivalis</i> (Brassicaceae)                         | 66<br>94                   | 2<br>3                    | Арктика                      | алл.<br>симп.                      | +           | ITS, микросателлиты, AFLP          | Skrede et al., 2009       |
| <i>Spiraeanthemum ellipticum</i> ,<br><i>S. pubescens</i> (Cunoniaceae)               | 4<br>3                     | 2                         | Новая Каледония              | алл.                               | —           | nepGS, GapC                        | Pillon et al., 2009       |

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ

←

←

17

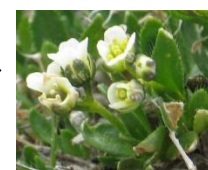
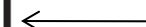
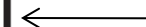


Таблица 1 (Окончание)

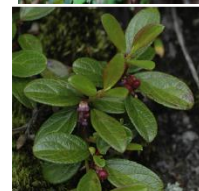
| Таксоны                                                           | Число образцов одного вида | Число внутри-видовых линий | Распространение           | Симпатрические или аллопатрические | Сестринские | Маркеры и/или метод                                                                                                                               | Ссылки                      |
|-------------------------------------------------------------------|----------------------------|----------------------------|---------------------------|------------------------------------|-------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------|
| <i>Mitella japonica</i> ,<br><i>M. joshinagae</i> (Saxifragaceae) | 18<br>30                   | 2                          | Япония                    | алл.                               | —           | <i>psbA-trnH</i> , <i>matK</i> , ITS, ETS                                                                                                         | Okuyama, Kato, 2009         |
| <i>Ancistrocladus tectorius</i><br>(Ancistrocladaceae)            | 75                         | 2                          | Юго-Восточная Азия        | симп.                              | —           | ITS, интрон <i>trnK</i> ,<br>ISSR                                                                                                                 | Meimberg et al., 2010       |
| <i>Cedrela odorata</i><br>(Meliaceae)                             | 8                          | 2–3                        | Южн. Америка              | алл.                               | —           | ITS, <i>psbB</i> , <i>psbN</i> , <i>psbT</i> , <i>trnS-trnG</i>                                                                                   | Muellner et al., 2010       |
| <i>Navarretia sinistra</i><br>(Polemoniaceae)                     | 8–32                       | 2                          | Сев. Америка              | симп.                              | —           | ITS, интроны <i>idhA</i> , <i>idhB</i> , <i>g3pdh</i> ,<br><i>trnL-trnL-trnF</i> , <i>trnS-G</i> , <i>trnG-G</i>                                  | Johnson, Cairns-Heath, 2010 |
| <i>Gaultheria</i> , 3 вида<br>(Ericaceae)                         | 3–7                        | 2–3                        | Вост. Азия                | симп.                              | —           | ITS, <i>matK</i> , <i>rpl16</i> , <i>trnL-trnF</i> , <i>trnS-trnG</i>                                                                             | Lu et al., 2010             |
| <i>Downingia yina</i><br>(Campanulaceae)                          | 14                         | 2                          | Северо-Запад Сев. Америки | ?                                  | —           | ITS, <i>trnK</i> , <i>matK</i>                                                                                                                    | Schultheis, 2010            |
| <i>Taxus wallichiana</i><br>(Taxaceae)                            | 29                         | 7                          | Евразия                   | алл.                               | —           | ITS, <i>trnL-F</i> , <i>matK</i> , <i>trnH-psbA</i> , <i>rbcL</i>                                                                                 | Liu et al., 2011            |
| <i>Mimosa montana</i> ,<br><i>M. weberbaueri</i> (Fabaceae)       | 3<br>2                     | 2, 3                       | Перу                      | алл.                               | —           | <i>trnD-trnT</i>                                                                                                                                  | Särkinen et al., 2011       |
| <i>Brachypodium distachyon</i><br>(Poaceae)                       | 27                         | 3                          | Средиземноморье           | симп.                              | —           | ITS, ETS, <i>ndhF</i> , <i>trnL-F</i>                                                                                                             | Catalan et al., 2012        |
| <i>Navarretia saximontana</i><br>(Polemoniaceae)                  | ~40                        | 2                          | Сев. Америка              | алл.                               | —           | ITS, <i>trnH-psbA</i> , <i>rpl16</i> , <i>trnS-trnG</i> ,<br><i>trnG-trnG</i>                                                                     | Johnson et al., 2012        |
| <i>Gymnadenia conopsea</i><br>(Orchidaceae)                       | 25                         | 2–4                        | Евразия                   | алл.                               | —           | ITS                                                                                                                                               | Ефимов, 2013                |
| <i>Sarracenia alata</i><br>(Sarracenaceae)                        | 82                         | 2                          | Сев. Америка              | алл.                               | +           | ITS, <i>atpI-atpH</i> , <i>trnC-ycf6</i> , <i>ycf6-psbM</i> ,<br><i>trnH-psbA</i> , <i>rpl16</i> , <i>rps16-trnK</i> ,<br>21 locus NGS-технология | Carstens, Saller, 2013      |
| <i>Aster amellus</i><br>(Asteraceae)                              | 290                        | 2                          | Европа                    | симп.                              | —           | микросателлиты                                                                                                                                    | Münzbergová et al., 2013    |
| <i>Tetralix triangularis</i><br>(Cyperaceae)                      | 332                        | 5                          | ЮАР                       | алл., симп.                        | —           | ETS, <i>trnH-psbA</i>                                                                                                                             | Britton et al., 2014        |

В графе «Маркеры и/или метод» жирным шрифтом выделены участки, которые показали наличие внутривидовых дивергентных линий

18



ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ ЭКОСИСТЕМ



1907-1909 –обнаружение внутривидового удвоения хромосом (Lutz, Gate, De Vries)

1916-1917 – введение термина и определение сути понятия полиплоидия (Winkler, Winge)

С 1925 – частое обнаружение растений с умноженным кратно числом хромосом в разных видах

1926 – введение понятий и терминов «аутополиплоидия» и аллополиплоидия» (Kihara and Ono)

1936 – около 70 примеров внутривидовых хромосомных рас в статье А.Мюнтцинга

## Оценки доли видов с цитотипами среди цитологически изученных видов

| ИСТОЧНИК                                           | n      | %  |
|----------------------------------------------------|--------|----|
| Löve, 1951 (для Европы)                            | 17 000 | 7  |
| Soltis et al., 2007 (Калифорния)                   | 2 600  | 13 |
| Числа хромосом цветковых растений флоры СССР, 1990 |        |    |
| <i>Poaceae</i>                                     | 1 000  | 19 |
| <i>Asteraceae</i>                                  | 1 200  | 12 |

## Множественные цитотипы

|                                            |                                                    |
|--------------------------------------------|----------------------------------------------------|
| <i>Antennaria marginata</i> (Asteraceae)   | 2x, 4x, 6x, 8x, 10x                                |
| <i>Atriplex canescens</i> (Chenopodiaceae) | 2x, <b>4x</b> , <b>6x</b> , 8x, 10x, 12x, 14x, 20x |
| <i>Silene ciliate</i> (Caryophyllaceae)    | 2x, 3x, 4x, 10x, 14x, 16x, 18x, 20x, 30x           |
| <i>Oxalis obtusa</i> (Oxalidaceae)         | 2x, 3x, 4x, 5x, 6x, 7x, 8x                         |



Arne Muntzing, 1903-1984

## **The Evolutionary Significance of Autopolyploidy**

**Hereditas V. 21, P. 263–378, 1936**

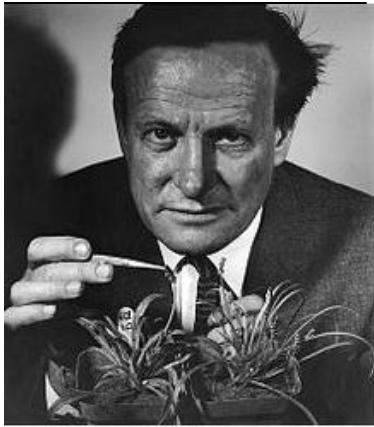
(1) Are the chromosome races morphologically different?

(2) Are the chromosome races ecologically identical or different?

(3) Are the chromosome races separated by barriers of incompatibility and sterility?

(4) Are the chromosome races to be considered as auto- or allopolyploid?

(5) Являются ли цитотипы самостоятельными видами



Стеббинс считал единственным несомненным случаем автополиплоидии у растений *Galax aphylla* (= *G. urceolata*)

G.L.Stebbins



Грант полагал, что автополиплоидия – явление, необычное у растений. Цитогенетические критерии, по которым оно обычно распознается - в первую очередь спаривание бивалентов в мейозе - нельзя считать диагностическими (как и морфологическое сходство полиплоидов с близкими диплоидными видами)

Определить природу полиплоида можно, если принять во внимание все критерии и ресинтезировать его экспериментально из предполагаемых родительских форм

V.Grant

A scenic view of a river, likely in a European setting. In the foreground, the thin, drooping branches of a weeping willow tree hang down, partially obscuring the view. The river's surface is covered in gentle ripples. A wooden railing runs along the edge of the riverbank. Behind the railing, a lush green lawn is dotted with numerous bright yellow daffodils. In the background, a row of traditional houses with white walls and dark, tiled roofs is visible. Some houses have multiple stories and chimneys. The sky is overcast and grey.

**Спасибо за внимание**