

УДК 581.9 (470.1/.6)

DOI: 10.24412/2072-8816-2024-18-1-133-178

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ РАНГЕ ИВЫ ФУРСАЕВА (*SALIX FURSAEVII* MAVRODIEV) И СМЕЖНЫХ ВОПРОСАХ: ОТВЕТ ШАНЦЕРУ И ДР. (SCHANZER ET AL., 2022)

© 2024 Е.В. Мавродиев^{1*}, А.П. Лактионов^{2,3,4}, Ю.Е. Алексеев⁵, В.М. Васюков⁶

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

³Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии
ул. Ломоносова, 105, Воронеж, 394018, Россия

⁴Государственный природный биосферный заповедник «Ростовский»
пер. Чапаевский, 102, пос. Орловский, 347510, Ростовская обл., Россия

⁵Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Ленинские горы, д. 1, Москва, 119991, Россия

⁶Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003, Россия

* e-mail: evgeny@ufl.edu

Аннотация. Шанцер и др. (Schanzer et al., 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. (Schanzer et al., 2022) — это неполный ряд аргументов в пользу видовой самостоятельности *S. fursaevii*, представленный без учета всего комплекса 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. (Schanzer et al., 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. (Schanzer et al., 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, биосистематика, гаплотип, долина Нижней Волги, молекулярная филогенетика, метод максимального правдоподобия, метод среднего консенсуса, морфология, паттерн-кладистика, таксономия, флористика, экотип, *atpB-rbcL*, cpDNA, ITS, Salicaceae, *S. fursaevii* Mavrodiev, *Salix triandra* L.

Поступила в редакцию: 23.11.2023. **Принято к публикации:** 15.02.2024.

Для цитирования: Мавродиев Е.В., Лактионов А.П., Алексеев Ю.Е., Васюков В.М. 2024. О таксономическом ранге ивы Фурсаева (*Salix fursaevii* Mavrodiev) и смежных вопросах: ответ Шанцеру и др. (Schanzer et al., 2022). — Фиторазнообразие Восточной Европы. 18(1): 133–178. DOI: 10.24412/2072-8816-2024-18-1-133-178

Вводные замечания

Настоящее сообщение является ответом на критику Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022), которые стараются обосновать точку зрения почти девяностолетней давности, состоящую в том, что описанная относительно недавно из долины Нижней Волги ива Фурсаева (*Salix fursaevii* Mavrodiev) — это экотип ивы трехтычинковой (*S. triandra* L.) (Sukachev, 1935, 1953; Skvortsov, 1968, 1980) — 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” “Обсуждение” и “Выводы”. 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), принимая во внимание которую читатель сможет найти дополнительные необходимые ссылки самостоятельно. Выделение тех или иных фраз или предложений полужирным шрифтом — авторское на протяжении всего текста.

1. О концептуальных ошибках исследования Шанцера и др. (Schanzer et al., 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: 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 (Takhtajan, 1970: 339).

Согласно Шанцеру и др. (Schanzer et al., 2022: 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 (1922) ... 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 же 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. (Schanzer et al., 2022).

Хотя обзор истории и семантики термина “экотип” неоднократно давался в литературе (см., например: Rozanova, 1932; Sinskaya, 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, “Linnean species” (“Линнеон” Лотси и де Фриза, “Линнеевский вид” Гандоже) 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: 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”) эковида, возникающую в результате дифференциации “вида-популяции” (“species-population”) как ответ последней на определенные условия обитания (“response to particular habitat conditions”). Из изложенного выше понятно, что терминология Турессона не отличается ясностью. Тем не менее, понятно и то, что главным предметом генэкологии являются причины, собирающие индивидуумы в различные экотипы (Turesson, 1923) 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 эковида, эти “мелкие виды” действительно сообщают нам что-либо о “морфологии” последнего с генэкологической точки зрения. Турессон далее отмечает, что чисто генетические единицы также “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 эковида, в природе приуроченных к экологически разным местообитаниям.

Итак, в пределах “Линнеевского вида”, Турессон (Turesson, 1922a, 1923) выделяет три иерархии – 1) традиционную систематическую, 2) генетическую (геновид (“genospecies”), генотип и фенотип (“genotype and phenotype”), генофен (“genophene”)) и 3) экологическую (эковид, экотип, экофен) (Turesson, 1922: 344–345; Turesson, 1923) — и утверждает, что, **в общем случае, эти три иерархии неконгруэнтны друг другу.** Иерархия экологических категорий, выделенная в пределах вида (вкл. категорию “экотип”), 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 (Takhtajan, 1970: 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, эковид — это “*coenospecies*”, который сужен “до предела экологических комбинаций” (“The ecospecies is then the genotype compound narrowed down to the ecological combination-limit”) (Turesson, 1922a: 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 облика (“*habitus groups*”) как результат одинакового генотипического ответа на изменение условий среды. Отсюда “*oecotypus*” “*arenarius*”, “*salinus*” и т. д. (Turesson, 1925: 223–225).

Вопреки мнению Вавилова (Vavilov, 1931), Тахтаджян (Takhtajan, 1970: 339) прямо отказывает экологическим категориям “*ecospecies*” и “*coenospecies*” в определенности. Неясно и то, является ли экотип частью эковиды, подобно тому, как кирпич является частью здания (Turesson, 1923), или же экотип — это результат известной дифференциации самого эковиды, происходящей под влиянием тех или иных условий среды (Turesson, 1922 a, b). Как отмечал уже Юзепчук (Juzepczuk, 1939), рассматривавший идеи Турессона строго в контексте “теории дифференциации” (обзоры: Juzepczuk, 1939: 29–30; Du Rietz, 1930), в последнем случае, эволюция должна идти “вниз” от вида (эковиды), 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 составляющих вида делают 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 не самоочевидны — т. е. требуют дальнейшей концептуализации. Более того, через сто с лишним лет после публикации Турессоном его первых 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 преимущественно ботаниками Вавиловской школы (обзор: Takhtajan, 1970; см. также Vavilov, 1931). Наиболее важное для целей нашего исследования противоречие состоит в том, что без отрицаемой Турессоном принципиальной связки многозначного термина “экотип” с таксономией, и, конкретно, с категориями внутривидовой систематики, становится непонятно, как же рационально связать посту-

лируемую 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: 112; Lavrov, Mavrodiev, 2003).

Из трактовки экотипа как этапа процесса видообразования понятно, что первый принципиально соответствует либо таксономической категории разновидности (Sinskaya, 1961 — строго формально вопреки Турессону: см. Turesson, 1922a: 345; 1922b: 112), либо подвида (Clausen et al., 1939; Clausen, 1951), хотя обратное положение, безусловно, неверно — не каждый подвид или разновидность соответствуют экотипу — или набору таковых (Turesson, 1923).

Для орнитолога Эрнста Майра (Mayr, 1942) таксономическим коррелятом экотипа оказывается изобретенный им термин “микрподвид” (microsubspecies), не присутствующий ни в одном из номенклатурных кодексов. 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 уже принципиально связаны как с таксономией, так и с представлением последнего о ходе процесса эволюции. Заслуживает также внимания описанная еще Синской (Sinskaya, 1961), но никак не обсуждаемая Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022) теоретическая ситуация, при которой вид состоит из единственного экотипа (Sinskaya, 1961) — совсем как *S. fursaevii*, если, конечно, принимать трактовку этого таксона, предложенную Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022).

Таким образом, хорошо установленный экотип не обязан иметь таксономический статус синонима, и никогда не имел такового в работах многих ведущих биосистематиков 20 века. Иными словами, 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. (Schanzer et al., 2022: 174) в заключении их работы. Иву Фурсаева в этом случае естественно принять в ранге разновидности или подвида ивы трехтычинковой (например, Clausen, 1951; Sinskaya, 1961).

Здесь уместно 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). Число примеров можно увеличить, на ряд биосистематических исследований вероник (*Ve-*

ronica L.), предпринятых Манфредом Фишером (Manfred A. Fischer) в 1960-80-е годы 20 века (обзор: Albach, 2023). В Советском Союзе близкий методологический подход был использован классиком отечественной ботаники А. Д. Фурсаевым еще в 30е годы прошлого века при изучении флоры долины Волги (обзор: Laktionov et al., 2012), и, отчасти — в ряде работ Марии Розановой (обзор: Mavrodiev, Soltis, 2001).

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). Следствием 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, 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” не таксономическим термином “экотип” (Sinskaya, 1961). Парадоксальным образом, спустя более, чем 60 лет после публикации замечаний Синской (Sinskaya, 1961), работа Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022), описывающая разнообразие ив Поволжья как раз в нетаксономических терминах, становится очередной мишенью для подобной критики.

Оборотной стороной последней оказывается естественное для **традиционных систематика или флориста** положение о том, что сама категория “экотип” является **принципиально избыточной** при описании разнообразия той или иной группы растений. Как отмечается Н. Н. Цвелёвым:

“Если признаки “экотипов” наследуются, и последние ... обособлены друг от друга географическим распространением или определённой экологией, то их невозможно объективно отличить от подвидов или видов “sensu stricto”. А близкие виды ... вполне могут быть приняты за “экотипы” одного вида” (Tzvelev, 2005: 67).

Серьёзным изъяном биосистематики в большинстве концептуализаций (обзоры: Тахтаджян, 1970; Small, 1989) является мнимая очевидность ее основоположений, порождаемая известным гносеологическим оптимизмом и принципиальной недооценкой сложности изучаемых феноменов. На проверку, положение об “иерархической”, “систематической” структуре” (Turesson, 1923; Vavilov, 1931) структура “Линнеевского вида” — это всего лишь ошибочный постулат (Juzepczuk, 1939, 1958), поскольку Линней был строгим монотипистом (Juzepczuk, 1939, 1958), и “широкие” виды Линнея (такие, как *S. triandra*) обязаны своим появлением недостатку материала, имевшегося в распоряжении Натуралиста ко времени их описания (Juzepczuk, 1939, 1958). 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: 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 и других авторов — 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* Pojark. (Semenova-Tyan-Shanskaya, Poyarkova, 1956: 184–186, 365–366; Suchorukow, 2006) — фоновая лебеда ряда участков побережья Баренцева моря и часть растительной ассоциации *Atriplicetum lapponicae* (обзоры: Thanneiser, 1974; Popova et al., 2017: 79), диагностические таксоны которой — это ***A. kuzenevae* N. Semenova**, ***A. praecox***, ***A. lapponica*** и *Cakile maritima* Scop. (Popova et al., 2017). Малоизученная лебеда Кузенева (*A. kuzenevae*) была описана из родства *A. glabriuscula* Edmondston (Semenova-Tyan-Shanskaya, Poyarkova, 1956: 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 ими большой работы. Похожая ситуация возникает и с биосистематической монографией Марии Розановой о таксономическом комплексе *Ranunculus auricomus* L. (Rozanova, 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*, James et al. (2021) 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 нам 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 *S. fursaevii* как на нечто едва ли не само собой разумеющееся. **Во времена В.Н. Сукачева (Sukachev, 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 *S. triandra* с известной долей сомнения. Тем более, что В.Н. Сукачев “в запутанные вопросы систематики ив ... никогда не вникал; ивы интересовали его в других аспектах” (Skvortsov, 1980: 89), а популяции экотипов *S. triandra* и *S. viminalis* из низовий Волги, согласно Сукачеву, можно принять “уже почти за особые виды”, по крайней мере, в “... объеме, который принят во Флоре СССР” (Sukachev, 1953: 678; Mavrodiev et al., 2012a).

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. (Schanzer et al., 2022) аргументы, на основании которых можно было бы счесть название *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 (например, Laktionov et al., 2012, 2018; Vasjukov et al., 2015; Maslennikov, Maslennikova, 2019), в котором видовая самостоятельность *S. fursaevii* смотрится совершенно естественно.

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

Беляева (Belyaeva in Belyaeva, Skvortsov, 2018: 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. (Schanzer et al., 2022: 174).

Морфологическая часть исследования Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022) — это поистине попытка “поверить алгеброй гармонию”. Отталкиваясь от ошибочного (см. ниже) тезиса о том, что среди отличий ивы Фурсаева Мавродиев и др. (Mavrodiev et al., 2012a) при описании этого вида указали только число и ширину листьев на женском генеративном побеге и более позднее время цветения (Schanzer et al., 2022: 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 ряде статистических тестов. На самом деле, Мавродиев и др. (Mavrodiev et al., 2012a) указывают в описании и последующем ему кратком определении

тельном 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. (Schanzer et al., 2022), если не считать достаточно хаотичных заметок о распространении поволжского эндемика (см. ниже).

Тем не менее, Шанцеру и др. (Schanzer et al., 2022: 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. fursaevii*”. 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” (Schanzer et al., 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. (Schanzer et al., 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. (Schanzer et al., 2022: 174) 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 Мавродиева с соавт. ...”. В действительности, Шанцер и др. (Schanzer et al., 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 их исследования.

Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022: 173) отмечают, что образцы *S. fursaevii* “... **были строго приурочены к пойме реки Волги** за исключением нескольких образцов из **верховьев реки Суры ...**”. Имея в виду то обстоятельство, что река Сура — это правый северный приток Волги, а упоминаемые “несколько образцов” ивы Фурсаева, были собраны в Пензенской области (“Пензенская обл., окраина пос. Нижняя Елюзань, пойма р. Кадады у шоссе ...”). (Schanzer et al., 2022: 163)), т. е. почти в шестистах километрах от классического местонахождения последнего вида, мы хотим подчеркнуть, что, как показано Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022), ива Фурсаева имеет значительный ареал, тесно связанный с бассейном Волги, а не только с ее поймой, о чем говорится в резюме того же исследования. В самом деле, *S. fursaevii* приводится Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022: 163) не только для востока Пензенской области (см. выше), но и для района Жигулей (“Самарская обл., Жигулёвский государственный природный заповедник имени И. И. Спрыгина, пос. Бахилова Поляна, правый берег р. Волги ...”), а также для Старополтавского района Волгоградской области (“Волгоградская обл., Старополтавский р-н, левый берег Волги в устье р. Еруслан ...”). Широкое распространение ивы Фурсаева было спрогнозировано Мавродиевым и др. (Mavrodiev et al., 2012a) исходя из утверждения о палеоэндемичной природе этого вида, но об этом прогнозе Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022) предпочитают не говорить в своей статье.

Таким образом, Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022) установлено, что **ива Фурсаева**:

- 1) морфологически отлична от ивы трехтычинковой (в ее понимании авторами последнего исследования),
- 2) и что она имеет значительный ареал, связанный с Волжским бассейном.

Итак, с точки зрения морфологии и ботанической географии в свете данных Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022), видовую самостоятельность *S. fursaevii* можно считать полностью 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: 39).

Возможно, противоречия между композицией резюме обсуждаемого исследования и результатами последнего были бы и вовсе нивелированы, если бы Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022) обратили внимание на морфологию побеговых систем ивы Фурсаева — как отмечалось, женские особи ивы Фурсаева обладают выраженной акротонией побегов (Mavrodiev et al., 2012a: 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. (Schanzer et al., 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 (Belyaeva et al., 2006: 14).

Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022: 173-174) пишут о линнеевской *S. amygdalina* L. в ее сравнении с *S. triandra*, но не обращают внимания на замечание Мавродиева и др. (Mavrodiev et al., 2012: 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. (Mavrodiev et al., 2012: 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 не был использован в исследовании Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022).

Такой простой **качественный** признак, как “недружное” время цветения ивы Фурсаева, как было отмечено выше, присутствующий в определительном ключе Мавродиева и др. (Mavrodiev et al., 2012a), (“в мае–августе на одном и том же побеге у [*S. fursaevii* и *S. serotina* Pall., 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* ...” (Mavrodiev et al., 2012a: 63)), также не обратил на себя внимание Шанцера и др. (2022). **Мы не можем найти объяснение этому обстоятельству**, поскольку эта особенность указывается А. К. Скворцовым (Skvortsov, 1968: 195) для *S. serotina*, которую он считал “позднепойменной формой” (экотипом) *S. viminalis* L. (обзоры: Laktionov et al., 2018; Mavrodiev et al., 2012a; Skvortsov, 1980), а также В. Н. Сукачевым (Skvortsov, 1980, Sukachev, 1935, 1953) для “позднепойменной” *S. triandra* L. (т. е. для *S. fursaevii*) (обзор: Mavrodiev et al., 2012a: 63).

3. Почему ива Фурсаева — это не синоним ивы трехтычинковой: аргументы, основанные на результатах анализа ядерного локуса ITS, представленных Шанцером и др. (Schanzer et al., 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: 417).

Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022: 165) отмечают, что последовательности ядерных ITS (см. ниже) изученных ими образцов *S. triandra* и *S. fursaevii* 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 созданные программой DnaSP последовательности ITS, ставшие предметом анализа, Шанцер и др. (Schanzer et al., 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" (Schanzer et al., 2022: 172). В итоге "... распределение образцов ("аллелей" ITS (см. ниже), авторы) по кладам дерева, полученного по данным ITS ядерной рибосомальной ДНК, было совершенно хаотичным и никак не связанным с их видовой принадлежностью (Schanzer et al., 2022: 173). Отсюда эти авторы заключают, что "... популяции *S. triandra* и *S. fursaevii* не различаются по последовательностям ядерных ITS". Таким образом, согласно Шанцеру и др. (Schanzer et al., 2022: 173), "... результат, полученный Мавродиным с соавт. (Mavrodiev et al., 2012), когда оба вида образовали на дереве сестринские клады, можно с полным основанием считать артефактом недостаточной выборки".

В свете приведенной Шанцером и др. (Schanzer et al., 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" (Schanzer et al., 2022) сразу двух таксонов — *S. viminalis* и *S. vinogradovii* А.К. Skvortsov, включенные в анализ Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022: 172), также оказались распределенными по кладам их ITS дерева безо всякой связи с видовой принадлежностью этих ив. Более того, "кладограмма аллелей" Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022) показывает полифилию не только ивы трехтычинковой (как в узком, так и в широком понимании этого вида), но и ивы Виноградова (Schanzer et al., 2022: 172). Одного этого результата, почему-то не обсуждаемого Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022), признающих видовую самостоятельность и *S. triandra* s.l., и *S. vinogradovii* (Schanzer et al., 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. (Schanzer et al., 2022: 160, 164) 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”. 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 взгляда, согласно которому единообразие цистрона 18S–5.8S–26S рРНК (см. ниже) оказывается результатом “согласованной эволюции” (“concerted evolution”) (обзор содержания термина: Alvarez, Wendel, 2003), в основе которой лежат прежде всего феномены неравного кроссинговера и генетической конверсии (обзоры: Baldwin et al., 1995; Alvarez, Wendel, 2003), разбор сути которых выходит за рамки настоящей статьи. Набирающие популярность среди современных ботаников альтернативные взгляды, изначально сформулированные на основе зоологического материала и анализа собственно мультигенных семейств (Nei et al., 1997), здесь нами 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 считывается 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 терминации транскрипции рРНК и другие регуляторные элементы” (Shcherban, 2014: 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: 5). При этом локус 45S, включающий в себя цистрон 18S–5.8S–26S рРНК, также нередко называемый межгенным спейсером — **это последовательность — повтор** (Shcherban, 2014). **Отсюда понятно, что локусы ITS-1 и ITS-2, как части этого повтора, присутствуют в геномах высших растений (вкл. виды *Salix*) в сотнях и тысячах копий (обзор: Alvarez, Wendel, 2003, см. также Baldwin, 1992; Baldwin et al., 1995). Поэтому применительно к этим участкам ДНК, можно лишь *по аналогии* говорить об “аллелях” и “гетерозиготности”, как это и делается в научной литературе, но отнюдь не в прямом смысле этого слова, как это делают Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022). О вырожденных случаях, когда буквальное словоупотребление здесь 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 оказываются **гомогенными** или **гомогенизируются** в ходе их “согласованной эволюции” (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 ив также обратили внимание на этот локус еще на заре молекулярно-систематических исследований (Leskinen, Alström-Rapport, 1999).

Тем не менее, гомогенизация повторов ITS может проходить с нарушениями (Baldwin et al., 1995; Alvarez, Wendel, 2003), либо вообще отсутствовать. И тогда, например, в геноме одного индивидуума оказываются повторы ITS с разной первичной структурой: скажем, **возможные** псевдогены, исходно полиморфные наборы разных копий повторов, в т. ч. полученные от предполагаемых гибридных родителей и т. д. (например, Zhang et al., 2022). 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 and Wendel (2003), в которой последний вопрос, обсуждаемый уже Baldwin et al. (1995), ставится именно “ребром”, была, по версии online платформы Web of Science (<https://www.webofscience.com/wos/>; <https://clarivate.com/>), к концу 2023 г., процитирована почти 1500 раз (интернет-ресурс Google Scholar (<https://scholar.google.com/>) оценивает общее число цитат этой публикации в конце ноября 2023 почти в 2400). Эта простая статистика позволяет уяснить все серьезность поднятой Alvarez and Wendel (2003) проблемы. Действительно, приходится признать, что локус ITS не может быть автоматически, т. е. 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 или затрудняющих 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, как отмечено выше, даже в пределах генома одного индивидуума (Alvarez, Wendel, 2003). Существует значительная литература по этой теме. Локус ITS, таким образом, **в лучшем случае**, начинает маркировать индивидуальные отличия, но никак не видовые. Это и делает ITS непригодным не только для систематических, но и для популяционных исследований. Почему? Потому, что в случае нарушений гомогенизации повторов ITS поиск закономерностей в наблюдаемой индивидуальной изменчивости этого локуса редко приводит к положительному результату. Скажем, будучи включенными в филогенетический анализ, отличные друг от друга последовательности ITS, отсекуенные у индивидуумов различных популяций одного вида, либо клоны этого фрагмента ДНК, полученные у одного индивидуума, как правило, начинают занимать различные, нередко весьма многочисленные позиции на всем филогенетическом дереве.

При собственно филогенетических исследованиях, основанных на небольшом числе образцов, факт нарушения гомогенизации повторов ITS **может быть** до определенной степени терпимым, поскольку, как это было ясно уже толкователям Аристотеля перво-

го тысячелетия нашей эры, при сравнении индивидуумов, относящихся к разным видам или родам, индивидуальные различия могут выступать в качестве видовых. Однако для исследований популяционно-генетических, таких, как работа Шанцера и др. (2022), локус ITS, по причине возможного значительного внутривидового **случайного** полиморфизма у изученных ими видов *Salix*, в деталях показанного, в частности, для видов *Populus* (Borkhert et al., 2018), по-видимому, просто непригоден.

Например, обнаруженные Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022: 165, 172) у особей ивы трехтычинковой, ивы Фурсаева, ивы Виноградова, а также *S. viminalis* “неоднозначно прочитанные позиции”, которые на хроматограммах Сэнгера (“электрофореграммах”) видны, как двойные (шире, многовершинные) пики указывают вовсе не на подлежащие “фазированию” “аллели” ITS (Schanzer et al., 2022: 165, 172), но на различные отличающиеся друг от друга первичной структурой копии этого локуса, обнаруживаемые у одного или нескольких индивидуумов изученных видов. Попытки выделить в подобной ситуации “аллели” неизбежно приведут к появлению в анализе секвенсов- артефактов, просто в силу большого числа повторов локуса ITS в геноме. Например, если речь идет о “двойных” пиках, которых на ITS хроматограмме насчитывается более одного, то это означает, что часть повторов ITS может иметь в данной неоднозначной позиции первичной структуры (строго говоря, первичных структур) аденин (А), а другая часть – цитозин (С). При этом в позиции следующего “двойного пика” **уже совершенно другая часть** повторов может иметь тимин (Т), а все прочие последовательности – гуанин (G). И т. д. Аккуратное разделение крайне многочисленной фракции негомогенных повторов на некоторое число “аллелей” в общем случае 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. (Schanzer et al., 2022) является полное отсутствие здесь смысловой связки между двумя блоками данных, а именно:

1) между приводимыми этими авторами сведениями о полиморфных последовательностях локуса ITS *S. triandra* и *S. fursaevii*, и

2) их же данными о том, что **все изученные образцы этих двух видов ив — высокоплоидные полиплоиды** (Schanzer et al., 2022) неизвестной природы.

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

Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022) пишут о предполагаемом гибридном 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.

В случае, если речь идет об аллополиплоиде, относительно недавно 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 может показать какое-то количество двойных пиков, однако и в этой ситуации молекулярно-филогенетический анализ таких последовательностей в контексте филогенной 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. (Schanzer et al., 2022).

За последние 30 лет локусу ITS прямо или косвенно посвящены тысячи статей, это уже плохо обозримый пласт литературы. Поэтому наверняка можно найти работы, в

которых бы предпринимались попытки разделить наблюдаемый здесь в ряде ситуаций полиморфизм при помощи компьютерных программ. Выше мы привели аргументы в пользу того, что в случае неизвестной природы последнего, ссылки на подобные 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 *Salix* не совпадают ни с их же таксономией или морфологическими данными, ни с географией анализированных образцов, ни с результатами анализов, основанных на выделенных Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022) “гаплотипах” (см. ниже) хлоропластной ДНК видов *Salix* (Рисунки 1, 2).** Но естественного для такой ситуации вывода о том, что локус ITS не подходит для целей их исследования, статья Шанцера и др. (2022) не содержит.

В силу изложенного, из результатов анализа ядерного локуса ITS, представленных Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022), нельзя извлечь аргументы в пользу синонимизации ивы Фурсаева с ивой трехтычинковой.

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

The Modern Synthesis: theoretical or institutional event?

Gayon, Huneman (2019: 519).

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

Nelson (1989: 276).

В пределах ивы трехтычинковой в ее широком понимании (вкл. иву Фурсаева), Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022, с. 173) обнаружили шесть “гаплотипов” (см. ниже) 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 позднецветущей форм *S. triandra*, но никак не о видовом уровне различий.”

Оставляя в стороне недоумение по поводу того, что именно здесь должно свидетельствовать о “видовом уровне различий”, мы бы хотели отметить, что после прочтения исследования Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022) нам все еще непонятно, **какое точное содержание эти ботаники вкладывают в термин “гаплотип” применительно к геномам хлоропластов?** Этот термин — омоним вводится Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022: 161) в текст их статьи без его определения — и даже без необходимых пояснений. По этой причине мы здесь закавычиваем слово “гаплотип”, используя этот лишенный однозначного содержания термин в **нашем** значении варианта изменчивости **данного локуса** хлоропластного генома у особей **одного вида**. Если мы правильно уловили смысл, в котором этот термин используется Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022), то весь вопрос состоит в том, на основании чего различные последовательности одного и того же хлоропластного локуса у разных ив объявляются ими “гаплотипами”?

Возьмем “крайний” пример — почему две последовательности локуса *atpB-rbcL* 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 достаточной таксономической выборки, сделанный на основании последовательностей фрагмента *atpB-rbcL*, результаты которого совпадают с рядом других источников данных, не покажет близкого родства *Salix* и *Typha*. Т. е. прежде, чем объявлять какие-то варианты изменчивости той или иной последовательности 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 почти случайных данных для семи — восьми ив, как у Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022). К сожалению, последняя *atpB-rbcL* филогения *Salix*, извлекаемая из результатов Wu et al. (2015), не используется — и не цитируется в работе Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022).

Однако даже **не представленная в виде графа**, крайне неполная филогения рода, построенная Шанцером и др. (2022), немедленно показывает, что “гаплотип” V *S. triandra* “связан с гибридизацией с одним из видов внешней группы” (Schanzer et al., 2022: 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” (все они (см. ниже) — из подрода *Vetrix* системы Скворцова (Skvortsov, 1968)), считается “гаплотипом” самой ивы трехтычинковой, вида подрода *Salix* (Skvortsov, 1968; Schanzer et al., 2022: 170, 171, их Таблица 4 и Рисунки 5 и 6)?** И почему “гаплотип” V оказывается производным от “гаплотипа” А ивы трехтычинковой, как это получается в анализе Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022: 170, 171)? **Одного этого, более, чем курьезного результата вполне достаточно для того, чтобы счесть весь анализ хлоропластных “гаплотипов”, проделанный Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022), грубо ошибочным.**

Что же представляют собой хлоропластные “гаплотипы”, выделенные Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022) у образцов широко определенной ими ивы трехтычинковой? Наш кладистический анализ, сделанный в рамках ДНК-матрицы, построенной на основе 67 опубликованных последовательностей *atpB-rbcL* видов *Salix* (Wu J. et al., 2015; Wu D. et al., 2019), в которую мы дополнительно включили наиболее важные для темы этой статьи секвенсы того же хлоропластного локуса, полученные Шанцером и др. (Schanzer et al., 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* (Schanzer et al., 2022) принадлежит не образцам ивы трехтычинковой, а **другому виду ивы** — на выбор можно взять любой из следующих: *S. acutifolia* Willd., *S. gmelinii* Pall., *S. cinerea* L., *S. viminalis*, и *S. vinogradovii* (Таблица 2, Рисунки 1, 2);

2) а образец *S. triandra* с “гаплотипом” А, якобы, “анцестральным” для “гаплотипов” V и В (и посредством этого — для всех остальных “гаплотипов” ивы трехтычинковой) (Schanzer et al., 2022), это либо сестринская группа клады, которая включает в себя два образца последнего таксона, **собранных в Китае, а также образец замечательного вида *S. triandroides* Fang** (Fang, 1948; Fang et al., 1999, Wu et al., 2015) (Рисунок 1), либо часть этой клады (Рисунок 2). Последний вид был описан из провинции Сычуань (Sichuan, Szechuan) на юго-западе Китая (Fang, 1948) и является ее эндемиком (Fang, 1948; 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 “Евразиатской” клады, включившей “гаплотипы” В, С, D, и Е восточноевропейской *S. triandra* s.l. (Schanzer et al., 2022). Таким образом, в точном соответствии с анализами Мавродиева и др. (Mavrodiev et al., 2012a), наш текущий анализ однозначно указывает на необходимость признания в видовом ранге ряда азиатских популяций ивы трехтычинковой. Иными словами, *S. trinadra* — это полифилетический вид (Рисунки 1, 2) — или таксономический комплекс, требующий глубокой ревизии (Mavrodiev et al., 2012a).

Местонахождение образцов *S. triandra*, имеющих “гаплотип” А, указывается Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022: 161) следующим образом: “Рязанская обл., Шацкий р-н, 1 км ЮЗ дер. Лесная Слобода, низкий левый берег р. Цна ...”. Однако несложно заметить, что **менее, чем в четырех километрах** от рязанской деревни Лесная Слобода проходит автомобильная трасса федерального значения Москва-Челябинск (“Урал М-5”), построенная в 80-х годах прошлого века, **она соединяется с названной деревней асфальтированной дорогой**. В свою очередь, автомагистраль “Урал М-5” является частью Азиатского маршрута АН-6, одного из главных в международной автомобильной сети, соединяющей Восточную Европу с Кореей и проходящего в том числе через территорию Китая (<https://ru.wikipedia.org/>). Поэтому связь местонахождения растений *S. triandra* с “гаплотипом А” с Китаем и другими азиатскими регионами, представляется нам ясной. Таким образом, находка ив, несущих “гаплотип” А — **вероятных адвентиков, натурализовавшихся на берегах среднерусской реки Цна** (либо гибридов последних со среднерусскими растениями ивы трехтычинковой), имеет интерес не только для систематиков комплекса “*S. triandra*”, но и для флористов центральной России.

Теперь рассмотрим “Евразиатскую” кладу, включающую “гаплотипы” В, С, D и Е. Уникальный “гаплотип” Е был обнаружен Шанцером и др. (2022) у **единственного** растения ивы трехтычинковой из Самарской области (“Самарская обл., Жигулёвский государственный природный заповедник имени И.И. Спрыгина, близ с. Бахилова Поляна, берег Волги...”) (Schanzer et al., 2022)). **Смысл его присутствия в анализах статьи, доказывающей то, что ива Фурсаева – это, в действительности, 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, соединяя последние “гаплотипы” в кладу (В, С), выносит “гаплотип” Е за ее пределы, оставляя его положение в составе “Евразиатской” клады *S. triandra* s.l. неопределенным (Рисунок 1). Впрочем, находка ивы — носителя этого филогенетически примечательного “гаплотипа”, может представлять особый интерес для исследователей эндемичных растений знаменитых Жигулей, поскольку ива эта, как оказывается, была собрана прямо в классическом местонахождении *Lotus zhegulensis* Klok. (“Куй-

бышевская обл., Жигули, Гос. заповедник, **близ Бахиловой Поляны, берег Волги**, в верхней части бечевника у опушки лиственного леса (песок и галька) ...” (Kramina et al., 2021; Vasjukov, Senator, 2022)), где произрастает, как уже отмечалось выше, совместно с ивой Фурсаева. Поэтому носитель редкого уникального “гаплотипа” E (Schanzer et al., 2022), вполне может оказаться неописанным эндемичным таксоном района Жигулевских гор — этой природной жемчужины Среднего Поволжья. Последние сформировались в северной части Самарской Луки (излучина Волги в среднем течении, ограниченная с трех сторон её долиной). В плиоцене в Среднем и Нижнем Поволжье неоднократно изменялись климатические условия в результате гляциальной динамики и морских трансгрессий, но биотогенез в Жигулевских горах не прерывался природными катастрофами, и они являются крупнейшим рефугиумом флоры на юго-востоке Европейской России (Saksonov, 2006).

1. Таким образом, из шести “гаплотипов” *S. triandra*, лишь три формально релевантны теме исследования Шанцера и др. (Schanzer et al., 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.

2. 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 нашей ДНК матрицы), 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).

3. В сочетание последнего факта с тем обстоятельством, что “гаплотип” D найден Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022) у **единственного** растения ивы Фурсаева, мы не можем исключить того, что речь идет о случайной аберрации, ошибки секвенса или интерпретации хроматограммы. Вообще, если говорить 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 растений, но отнюдь не в анализах, имеющих предметом критику таксономических выводов.

4. Таким образом, Шанцером и др. (Schanzer et al., 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. (Schanzer et al., 2022), а также за их Таблицей 4, Рисунками 5 и 6 и сопровождающими их анализами.

В резюме исследования Шанцера и др. (Schanzer et al., 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. (Schanzer et al., 2022) результатов, следует говорить о недостаточной вариабельности используемого этими авторами хлоропластного локуса для целей популяционных и систематических исследований ив, как это делают, например, другие авторы (Wagner et al., 2021).** Так, визуальный сравнительный анализ показывает, что последовательности локуса *atpB-rbcL*, полученные Шанцером и др. (Schanzer et al., 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 об-

разцов 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 ив “Внешней группы” из анализов Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022), относящихся к пяти разным секциям подрода *Vetrix* в системе А. К. Скворцова (Skvortsov, 1968), совершенно идентичны (Таблица 2), при этом включенные в наш анализ 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, например, *S. cinerea*, *S. viminalis* и *S. vinogradovii* относятся к одному виду, ведь их хлоропластные последовательности так слабо дифференцированы?** О чем Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022: 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. (Schanzer et al., 2022)? Если тождество первичной структуры локуса *atpB-rbcL*, например, у избранных образцов *S. viminalis* (Sect. *Vimen*) (Skvortsov, 1968) и *S. cinerea* (Sect. *Vetrix*) (Skvortsov, 1968) не является аргументом против видовой самостоятельности последней, то почему 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*?” (Schanzer et al., 2022).

Отметим, что замечание Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022: 164) о том, что используемые ими локусы (ITS и *atpB-rbcL*) были выбраны на основании того, что они оказались “наиболее информативными в работе Мавродиёва с соавт (Mavrodiev et al., 2012)”, не соответствует действительности (Mavrodiev et al., 2012a: 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. (Schanzer et al., 2022) (другие массивы данных принципиально могут потребовать иных интерпретаций), мы считаем необходимым показать, что **логически** доводы Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022) никак не противоречат выводу Мавродиёва и др. (Mavrodiev et al., 2012a) о видовой самостоятельности ивы Фурсаева. В самом деле, локус *atpB-rbcL* был отсекуен в ходе исследования Мавродиёва и др. (Mavrodiev et al., 2012a) с другой пары праймеров, если ее сравнивать с той, которая была использована Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022). Поэтому последовательность фрагмента *atpB-rbcL*, полученная Мавродиёвым и др. (Mavrodiev et al., 2012a), 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 (Schanzer et al., 2022). Выше мы уже сталкивались с похожей ситуацией — гибридный образец ивы трехтычинковой с каким-то из таксонов “внешней группы” (Schanzer et al., 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) — соавтор статьи Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022), не смогла отличить гибрид ивы трехтычинковой — от последней. Здесь также можно вспомнить о том, что И. Беляева, пишет о гибридной природе ивы Фурсаева (Belyaeva, Skvortsov, 2018: 15), правда, по неясным нам причинам, и вопреки первичным данным Мавродиёва и др. (Mavrodiev et al., 2012a), ею утверждается, что *S. fursaevii* — это гибрид ивы трехтычинковой и *S. viminalis*. Остается лишь спросить, каким же образом гибрид — это экотип и синоним *S. triandra* (Schanzer et al., 2022)? О теоретической возможности гибридизации ив, имеющих “гаплотипы” С и В, Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022: 174) кратко говорят в заключительном абзаце 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 структуре других хлоропластных локусов (Mavrodiev et al., 2012a)). Но как же тогда объяснить то, что другие образцы *S. fursaevii*, имеют “гаплотип” С? Простейшее объяснение здесь принципиально то же, что и в первом случае — интрогрессивная гибридизация. Но с каким видом? **Наверное, здесь и нужно вспомнить о том, что ива Фурсаева трактуется Мавродиёвым и др. (Mavrodiev et al., 2012a) как палеоэндемик.** Иными словами, ива — носитель “гаплотипа” С, с которой предположительно скрещивалась *S. fursaevii*, вполне могла исчезнуть из Долины Волги, оставшись здесь лишь в виде хлоропластных геномов своих интрогрессантов с ивой Фурсаева, морфологически уже неотличимых от последней, и потому справедливо относимых исследователями к этому виду (Schanzer et al., 2022). То есть минимальный полиморфизм локуса *atpB-rbcL*, выявленный Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022) в пределах *S. fursaevii*, принципиально может рассматриваться как еще один довод в пользу того, что последний вид — это палеоэндемик, законсервированный в Волжской Долине (Mavrodiev et al., 2012a).

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. (Schanzer et al., 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 долины 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: 277).

Невозможность синонимизации ивы трехтычинковой и ивы Фурсаева напрямую следует из того, что *S. triandra* — не монофилетична (Рисунки 1 и 2). Ниже мы также укажем на те принципиальные сложности, которые влечет за собой любая попытка изложить результаты биосистематических анализов на языке филогенетической систематики. Нижеследующее рассуждение кажется нам оправданным не только в силу того, что из него можно уяснить ряд дополнительных аргументов в пользу невозможности синонимизации *S. fursaevii* с *S. triandra*, но и по причине того, что работа Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022) использует оба этих языка, и тем самым вносит в предмет обсуждения определенную смысловую путаницу.

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. (Schanzer et al., 2022), к сожалению, остается незатронутой принципами кладизма. Анализируя “гаплотипы” тех или иных видов ив, не имеющие кладистически информативных взаимных отличий, Шанцер и др. (Schanzer et al., 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 (Schanzer et al., 2022, с. 172)). Дело именно в том, что Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022) не принимают того, что, в рамках филогенетической систематики в любом из ее вариантов, **ива Фурсаева и восточноевропейская ива трехтычинковая — это сестринские таксоны** (Mavrodiev et al., 2012a). 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. (Schanzer et al., 2022), формальное нарушение отношения сестринства может быть связано с явлением гибридизации, а также не быть очевидным в силу относительно незначительной вариабельности использованного ими хлоропластного маркера, либо тех или иных особенностей локуса ITS видов *Salix*.

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 филогенетики сестринские таксоны не могут быть связаны отношением “предок” — “потомок”**. Между тем, именно последнее отношение в простейшем случае, как, например, тот, который обсуждает-

ся Сукачевым (Sukachev, 1935, 1953), Скворцовым (Skvortsov, 1968, 1980) и Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022), и связывает между собой возможные 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 общее 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 (Lavrov, Mavrodiev, 2003, см. также Skvortsov, 1971: 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 происхождения от общего предка (Lavrov, Mavrodiev, 2003). Поэтому следует признать, что язык традиционной филогенетики либо вообще непригоден для описания формирования экотипов (Lavrov, Mavrodiev, 2003), либо **следует изменять семантику филогенетического анализа на структурную** (Рисунок 1). 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 здесь действительно знаем — это формальные кладистические отношения (Рисунок 1).

Но Шанцер и др. (Schanzer et al., 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 неточностях и противоречиях исследования Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022)

Как мы показали выше, резюме и выводы статьи Шанцера и др. (Schanzer et al., 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 было бы логичным спросить о том, что же такое *S. triandra* (в том числе, нижеволжская *S. triandra*), экотипом которой, якобы, оказывается ива Фурсаева. Например, образцы ивы трехтычинковой с одноцветными листьями из долины Нижней Волги описывались Гандоже (Gandoger, 1892) под названием *Salix sareptana* Gand., Fl. Eur. 21: 78. 1892, nom. inval. Связано ли отсутствие последнего бинаминала в исследовании Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022) только с номенклатурными вопросами относительно цитируемого труда французского ботаника? Естественно задать второй связанный вопрос —

тождественна ли *S. kalmucensis* Gand., Fl. Eur. 21: 81. 1892, nom. inval., которую Гандоже относил с родству *S. amygdalina*, и которая, подобно указанной выше иве сарептской, также распространена от “Сарепты до Астрахани” (Gandoger, 1892: 81), иве Фурсаева — или же *S. triandra* s.str. в ее понимании Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022).

Ниже мы остановимся еще на некоторых моментах рассматриваемой работы, которые касаются ее логики — и смежных проблем.

Вообще говоря, нам не вполне ясно, каким же образом разноразличной вариацией 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. (Schanzer et al., 2022: 161–164) показано, что ива Фурсаева встречается в различных местообитаниях, а именно по берегам рек, в парках, на заболоченных лугах, в зарослях кустарников вокруг пруда, вдоль автомобильных трасс. На наш взгляд, этот набор биотопов слишком широк для единственного экотипа. Он более соответствует Турессоновскому экотипу (см. выше), связанному с Волжским руслом.

При том, что найденные Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022: 171) паттерны изменчивости локуса *atpB-rbcL*, в общем, неплохо структурированы географически, простейший ботанико-географический анализ наших критиков не отличается точностью. Так, эти исследователи (Schanzer et al., 2022: 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)”** (Schanzer et al., 2022: 169).

Из вводных параграфов статьи Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022) у читателя может создаться впечатление того, что признание видовой самостоятельности ивы Фурсаева Мавродиным и др. (Mavrodiev et al., 2012a) — это результат молекулярных анализов, основанных на ограниченном числе образцов, а вовсе не многолетних наблюдений авторов последнего исследования за флорой Нижнего Поволжья (например, Laktionov, 2009; Mavrodiev et al., 2012a-c; Mavrodiev et al., 2015). Между тем, изначально описание ивы Фурсаева планировалось дать исключительно на основе морфологических признаков, и молекулярный анализ был сделан Мавродиным и др. (Mavrodiev et al., 2012a) 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. (Mavrodiev et al., 2012a) специально подчеркнули, что **“молекулярные особенности нижеволжских *Salix*” были изучены “в контексте более широкого исследования”** (Mavrodiev et al., 2012a: 64), **результаты которого не публиковались**. При этом Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022) ничего не говорят о том, что анализы были предприняты Мавродиным и др. (Mavrodiev et al., 2012a) с опорой на лучшие из опубликованных до 2011 года филогенетические исследования ив (Chen et al., 2010; Hardig et al., 2010): отсюда и следует набор используемых Мавродиным и др. (Mavrodiev et al., 2012a) локусов (маркеров), который к 2022 году, конечно, мог устареть.

Часть статьи Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022), касающаяся определения ploidy изученных образцов широко определенной ивы трехтычинковой, при всем ее интересе, не имеет отношения к теме их исследования, поскольку Мавродиев и др. (Mavrodiev et al., 2012a) не писали “о возможной дифференциации” *S. fursaevii* и *S. triandra* “по уровню ploidy”, т. е. здесь наши взгляды не требуют “опровержения” (Schanzer et al., 2022: 173).

Из чтения труда Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022) может сложиться неверное впечатление о сути биосистематических 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 (Schanzer et al., 2022: 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 (Laktionov et al., 2012; Mavrodiev et al., 2012a), а не только с “паводками”, которые всегда случайны и нерегулярны. Акцент же на скрытом эндемизме Волжской Долины, отсутствующей в исследовании Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022), крайне важен в силу того, что природоохранные следствия последнего (см. ниже) 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. (Schanzer et al., 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 не известно 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 исключения можно назвать статью Г. Ю. Клиновой (Klinkova, 1992), переоткрывшей вслед за А. Д. Фурсаевым, эндемичный вид *Rorippa wolgensis* Fursajev ex Laktionov et Mavrodiev = *R. sarmentosa* Klinkova (homonym) на аллювиях Средней Ахтубы (Laktionov, Mavrodiev, 2013).

Однако, формально не принимая основных постулатов “саратовского ботаника”, Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022) вполне соглашаются с фурсаевской идеей о скрытом разнообразии флоры долины Волги, просто формулируя ее на 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. (Mavrodiev et al., 2012a) о том, что эндемизм Волжской Долины может иметь в том числе и другое объяснение, не связанное с процессом видообразования, также близка Шанцеру и др. (Schanzer et al., 2022) (Таблица 3), которые, подобно Мавродиеву и др. (Mavrodiev et al., 2012a), оказываются, совсем не исключают того, что долина р. Волги “могла служить рефугиумом для *S. triandra* s. l. в ледниковое время” (Schanzer et al., 2022: 169). Чтобы не утомлять читателя дальнейшими деталями, мы рекомендуем просто посмотреть Таблицу 3 — и сделать все дальнейшие выводы самостоятельно.

Вместо заключения

*После сооружения плотины Волгоградской гидроэлектростанции для *S. viminalis* и *S. triandra* свойство развиваться поздно в значительной мере потеряло свой приспособительный смысл ... Уже в 1962 г. создавалось впечатление, что отсутствие прежнего паводка плохо сказалось на позднепойменных ивах: огромное количество кустов *S. viminalis* засохло. Интересно было бы посмотреть на судьбу этого вида в нижневолжской пойме теперь.*

Скворцов (Skvortsov, 1980: 91).

Итак, статья Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022) – это неполный ряд аргументов в пользу видовой самостоятельности *S. fursaevii*, представленный без учета всего комплекса морфологических и ботанико-географических данных, касающихся последнего вида, хлоропластной 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 о своеобразном характере флоры Поволжья, имеющей палеоэндемическую компоненту (Mavrodiev et al., 2012a). Однако последнее обстоятельство во многом теряет свои актуальность и остроту при использовании ботаниками популяционно-генетического и биосистематических терминологических аппаратов (Schanzer et al., 2022) — ведь термины “гаплотип” и “экотип” — это не таксономические категории (например, Turesson, 2022a,б, 1923; Sinskaya, 1961; Sukachev, 1953; Тахтаджян, 1970; Цвелев, 2005, см. также Mavrodiev et al., 2012a), 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 таксономической ревизии. Более того, рационально необъяснимо, почему иве, которая имеет статистически достоверные морфологические отличия от родственной *S. triandra* (см. выше), Шанцером и др. (Schanzer et al., 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, Kramina et al., 2021; Schanzer et al., 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 et Mavrodiev) (Laktionov et al., 2014; Tzvelev, Probatova, 2019) — уже привело к тому, что в 2022 году 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. **Мнимо очевидное** для сотрудников Администрации Волгоградской области, и, по видимому, для ученых, обеспечивавших научное обоснование неудавшегося протеста, положение о том, что взамен аутентичных пойменных дубов в пойме Волги можно посадить другие (скажем, из питомников под Воронежем) — и тем самым запросто сохранить уничтожаемые своеобразные (в том числе и в части флористического состава) экосистемы, как будто специально прилаженные к пойменным условиям — в конце концов и было взято за основу очередного массового истребления уникальных растений и биотопов биосферного Заповедника ЮНЕСКО.

Как резюмировала Е. Г. Кузьмина (Kuzmina, 2013: 52), дубравы поймы Волги и Ахтубы — это “ ... **реликтовые** лесные сообщества, достигшие заключительных стадий сукцессионного развития, **характерных для пойм южных рек. Отсутствие семенного возобновления, экземпляров 1-й генерации и сильное поражение листьев свидетельствует об их неблагоприятном состоянии. ... Отсутствие затопления исследуемой территории и высокая степень минерализации грунтовых вод свидетельствуют о крайне неблагоприятных условиях для произрастания дуба и требуют принятия решения о включении лесных массивов с доминированием дуба череш-**

чатого в систему особо охраняемых природных территорий долины Нижней Волги”.

При том, что семена (желуди) дуба черешчатого относительно успешно всходят как на заливаемых, там и на незаливаемых пойменных участках (Bakaneva, 2022: Table 2), негативное влияние на семенное возобновление пойменных дубов оказывает как чрезмерно длительное (более месяца) затопление, так и иссушение их естественных местобитаний (Kuzmina, 2013). Из чего следует, что дубы Волго-Ахтубинской поймы способны эффективно выживать лишь в строго определенной, достаточно узкой экологической нише: экологический оптимум возобновления дубрав находится на внутренней полого-гравистой пойме (Novikova et al., 2010) и фитоценозы, образованные дубом черешчатым на незаливаемых гривах — именно реликтовые. (Novikova et al., 2010: 42). Таким образом, текущая массовая вырубка касается реликтовых дубрав, сообщества которых и без того находятся в критическом состоянии, вплоть до значительного ослабления (Chuvashov, Golub, 2021) либо полного прекращения (Novikova et al., 2010; Kuzmina, 2013) естественного семенного воспроизведения растений на значительных территориях. При этом активно идущие в настоящее время общая ксерофитизация и антропогенная деградация флоры и растительности поймы Волги и Ахтубы (Laktionov et al., 2012) уже убедительно продемонстрирована в серии публикаций В.Б. Голуба и коллег (обзор Golub et al., 2020a, b; Chuvashov, Golub, 2021).

Поэтому неудивительно, что при оценке состояния древесной растительности природного парка “Волго-Ахтубинская пойма” на отдельном тестовом участке в площадью 4838,22 га в районе поселка “Колхозная Ахтуба”, было показано, что с 2002 по 2014 года здесь утрачено уже более 100 га леса (Yuferev, Taranov, 2016). Те же авторы подчеркивают, что “в масштабах всей территории ... ситуация выглядит еще более тяжелой.” (Yuferev, Taranov, 2016: 68).

Добавим от себя, что описанная Юферевым и Тарановым (Yuferev, Taranov, 2016) ситуация усугубляется тем, что ни из чего не следует, что дубы Волгоахтубинской поймы — это именно *Quercus robur* L., к слову, находящийся здесь на краю своего ареала, а не новый (либо забытый) эндемичный вид *Quercus*, например описанный Гандоже (Gandoger, 1892) по сарептским сборам Александра Беккера (A. Becker) *Q. wolgensis* Gand., Fl. Eur. 21: 33. 1892, nom. inval., который не был распознан более поздними исследователями поволжской флоры просто в силу ряда априорных теоретических установок, к сожалению, давно играющих как в отечественной, так и в зарубежной ботанике роль своеобразных суеверий, мешающих делать положенные выводы в соответствии с данными опыта.

Кажущееся отступление от основной темы исследования в действительности напрямую касается эндемика Поволжья ивы Фурсаева, основного предмета этой статьи. Если достоверно показано, что оригинальные реликтовые пойменные дубравы сегодня пребывают в состоянии депрессии — и их площадь сокращается, то почему последнее неверно в отношении оригинальных пойменных (шире, поволжских) ивняков (Skvortsov, 1980: 91)? Текущее замещение ивы трехтычинковой интродуцированным *Fraxinus pennsylvanica* Marshall s.l. в пойменных сообществах уже отмечено геоботаниками (Chuvashov, Golub, 2021).

За все достаточно продолжительное время протеста против вырубки пойменных дубов, имя Фурсаева, исследователя, посвятившего значительную часть своего творчества именно изучению эндемизма цветковых растений Нижней Волги и его возможных причин (Laktionov et al., 2012), ни разу не прозвучало ни в официальных документах Волгоградской областной Администрации, ни в средствах массовой информации, ни в письме кафедры Высших растений МГУ им. М.В. Ломоносова, написанном в поддержку протестующих экологов. Результат не заставил себя долго ждать — решение о массовой вырубке принято — и, вероятно,

будет осуществлено до конца 2024 года. К удаче местных бизнесменов, ради удивительного качества древесины истребляющих в пойме Волге и Ахтубы вековые растения из таксономического комплекса *Q. robur* начиная с 90-х годов прошлого века, будет спилено не менее 4000—6000 дубов с уникальными морфологией и ритмикой цветения (Becker, 1858).

На основании простой ссылки на теорему ботаника из Саратова (Laktionov et al., 2012) вандализм можно было бы пресечь буквально “в один ход” — или, по крайней мере — отсрочить на неопределенное время. Теперь же массовая выруб-ка непосредственно затронет не только собственно пойменные дубравы, но и местообитания эндемика Волжской Долины *Rorippa wolgensis* Fursajev ex Laktionov et Mavrodiev (*R. sarmentosa* Klinkova) (Laktionov, Mavrodiev, 2013), а также классические местонахождения *Potamogeton skvortsovii* Klinkova (Клинкова, 1993) и *Typha austro-orientalis* Mavrodiev (Mavrodiev, Sukhorukov, 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 (“*Rossia, prov. Volgograd, distr. Svetlojarskij, proper portum Tumak*”) (Mavrodiev et al., 2012a)), а не из Астраханской области, как отмечено И. Беляевой (Belyaeva, Skvortsov, 2018), а также 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 все еще фоновый вид (в отличие от существенно исчезнувшей из поймы Волги и Ахтубы уникальной палласовской ивы поздней (*S. serotina*) (обзоры: Mavrodiev et al., 2012a; Laktionov et al., 2018), так никогда и не внесенной ни в какие списки охраняемых растений юго-востока европейской России).

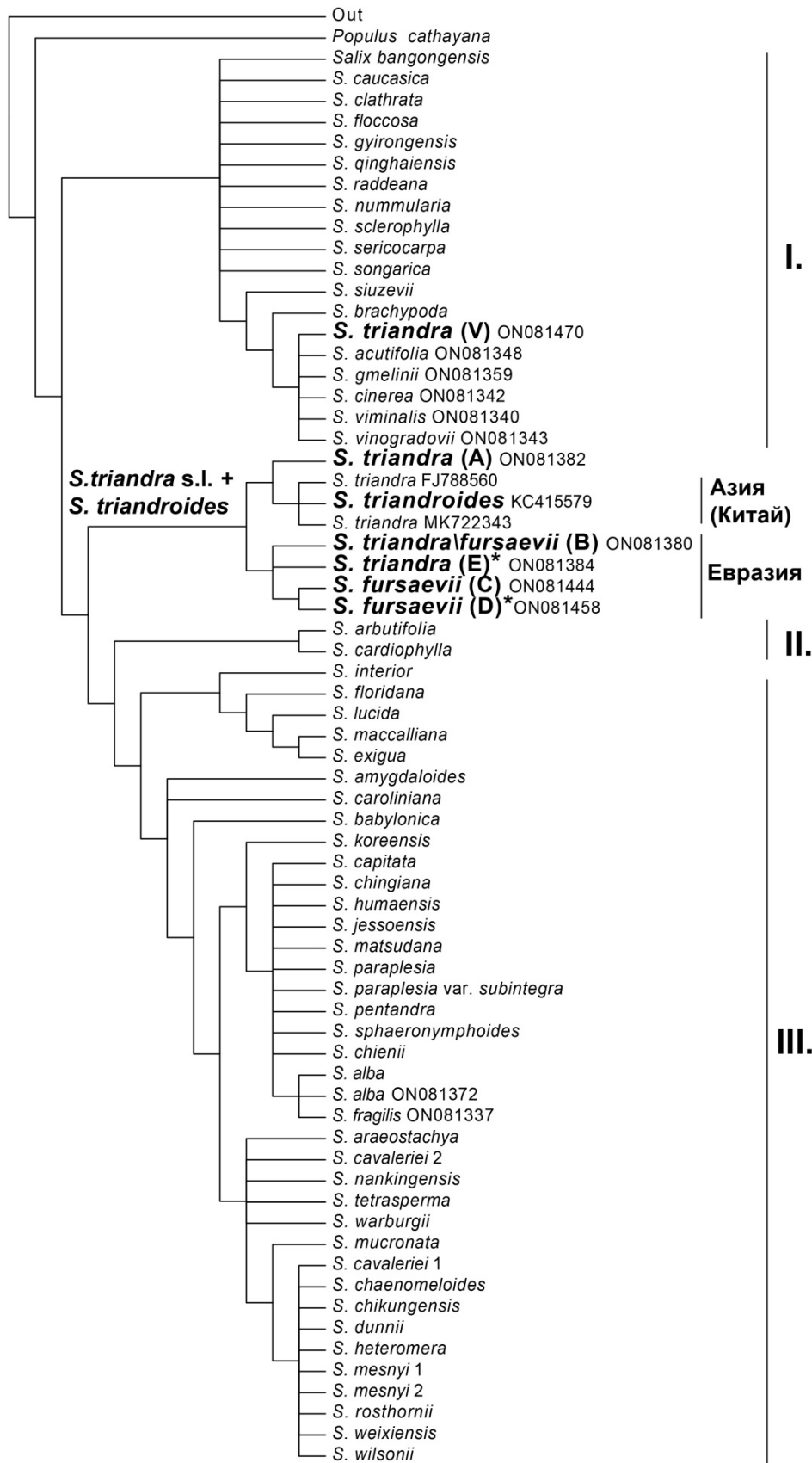


Рис. 1. Укорененная иерархия кладистических отношений (паттернов) в роде *Salix*
Fig. 1. The nested hierarchy of cladistic relationships (patterns) within genus *Salix*

Укорененная иерархия кладистических отношений (паттернов) в роде *Salix*, представленная в виде кладограммы, рассчитанной методом среднего консенсуса (Lapointe, Cucumel, 1997; Mavrodiev et al., 2017; Mavrodiev and Madorsky, 2023) на основе 28 укорененных деревьев, каждое из которых соответствует единственному информативному признаку хлоропластной ДНК-матрицы *Salix* (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. (Schanzer et al., 2022) в соответствии с алгоритмом MUSCLE (Edgar, 2004). Каждый из шести вариантов изменчивости (“гаплотипов”) локуса *atpB-rbcL* *S. triandra* s.l., открытых Шанцером и др. (2022), представлен единственным секвенсом. Восьмизначные последовательности литер и цифр, данные после биномиалов, обозначают номера ГенБанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Представление ДНК матрицы посредством серии укорененных деревьев и вычисление среднего консенсуса последних было осуществлено в соответствии с протоколами Mavrodiev et al. (2017) и Mavrodiev and Madorsky (2023). Все расчеты проведены в программах PAUP* 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 представления серией укорененных деревьев, ДНК-матрица включала в себя 69 последовательностей (одну последовательность операционной внешней группы, одну *P. cathayana* и 67 последовательностей различных образцов *Salix*), а также 696 признаков, 28 из которых — информативные. Звездочкой отмечены секвенсы локуса *atpB-rbcL*, обнаруженные Шанцером и др. (2022) у единственного экземпляра *S. triandra* s.l. (“гаплотипы” E и D). Основные клады (кроме (*S. triandra* s.l. + *S. triandroides*)), обозначены римскими цифрами.

The nested hierarchy of Cladistic relationships (patterns) within genus *Salix*, presented as a cladogram, calculated by the average consensus method (Lapointe and Cucumel, 1997; Mavrodiev et al., 2017; Mavrodiev and Madorsky, 2023) based on 28 rooted trees, each corresponding to a single informative character of the plastid *Salix* DNA matrix (locus *atpB-rbcL*), constructed from data of J. Wu et al. (2015), D. Wu et al. (2019) (in part of the locus *atpB-rbcL*), and Schanzer et al. (Schanzer et al., 2022) according to the MUSCLE algorithm (Edgar, 2004). Each of the six variants of sequence variability (“haplotypes”), discovered by Schanzer et al. (2022), is represented by a single sequence. The eight-digit sequences of letters and numbers given after the binomials denote the GenBank accessions (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). The conversion of the DNA matrix to the forest of rooted trees and the calculation of the average consensus were carried out following the protocols of Mavrodiev et al. (2017) and Mavrodiev and Madorsky (2023). All calculations were performed in the programs PAUP* v. 4.0 (Swofford, 2002) and Clann v. 4.2.5 (Creevey, McInerney, 2009), located on the CIPRES portal (Miller et al., 2010), as described in Mavrodiev et al. (2017). A heuristic search allowed the discovery of 10,000 trees (score = 1.43109). Their strict consensus is presented in the figure as the main result of the analysis. As the operational external group (“Out”), the sequence of *Populus cathayana* Rehder was chosen. All characters of the DNA matrix corresponding to deletions in the outgroup were excluded from the analysis. Thus, before conversion to a series of rooted trees, the DNA matrix included 69 sequences (one of operational outgroup, one of *P. cathayana*, and 67 *atpB-rbcL* sequences of different *Salix* species) and 696 characters, 28 of which are informative. Sequences of the locus *atpB-rbcL* that were found by Schanzer et al. (2022) in a single specimen of *S. triandra* s.l. (“haplotypes” E and D) are marked with an asterisk. The main clades (except (*S. triandra* s.l. + *S. triandroides*)) are marked with Roman numerals.

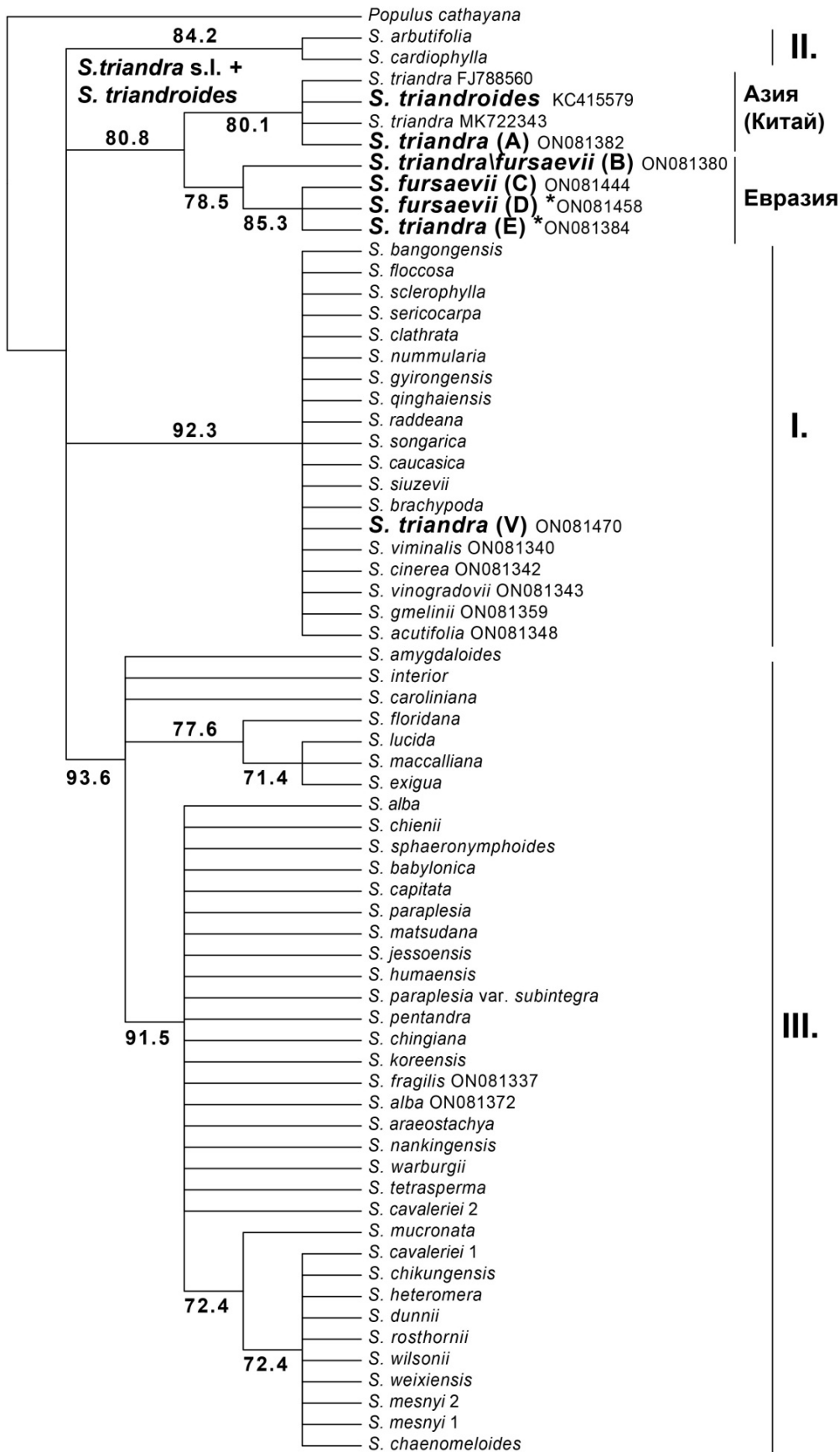


Рис. 2. Филогения рода *Salix*, построенная методом максимального правдоподобия
Fig. 2. Phylogeny of genus *Salix*, recovered from the maximum likelihood analysis

Филогения рода *Salix*, построенная методом максимального правдоподобия (Maximum Likelihood, ML) (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) (–log likelihood: 1450.514). 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 последовательностей локуса *atpB-rbcL* (одну последовательность *P. cathayana* (внешняя группа) и 67 последовательностей различных видов *Salix*), а также 744 признака, 54 из которых (7.26%) вариабельные. Дерево *a posteriori* укоренено относительно *P. cathayana* (Wu et al., 2015). Звездочкой отмечены секвенсы локуса *atpB-rbcL*, обнаруженные Шанцером и др. (Schanzer et al., 2022) у единственного экземпляра *S. triandra* s.l. (“гаплотипы” E и D). Основные клады (кроме (*S. triandra* s.l. + *S. triandroides*)), обозначены римскими цифрами.

Phylogeny of genus *Salix*, recovered from the maximum likelihood analysis (ML; IQ-Tree v 2) (Felsenstein, 1981; Minh et al., 2020) under the K80 + Γ model of nucleotide substitution (Felsenstein, 1981) automatically selected by IQ-Tree v 2 followed Schwarz’s information criterion (Schwarz, 1978) (–log likelihood: 1450.514). Numbers above or below branches indicate ML aLRT (“Approximate likelihood-ratio test for branches”) (Anisimova, Gascuel, 2006) support values, calculated in IQ-Tree v 2. Molecular alignment includes 68 *atpB-rbcL* sequences of species of *Salix* and *P. cathayana* (outgroup) (also see the legend of Figure 1 for more details). From 744 analyzed characters, 54 were variable (7,26%). The figure shows only clades that received aLRT support higher than 0.7. The asterisk indicates the sequences of the *atpB-rbcL* locus discovered by Schanzer et al. (2022) in a single specimen of *S. triandra* s.l. (“haplotypes” E and D). Following Wu et al. (2015), the obtained ML tree was *a posteriori* rooted relative to *P. cathayana*. Roman numerals indicate the main clades of the tree besides (*S. triandra* s.l. + *S. triandroides*).

Таблица 1. Сравнение последовательностей B, C и D (Schanzer et al., 2022) хлоропластного локуса *atpB-rbcL* *S. fursaeveii* и *S. triandra* с последовательностями того же локуса голотипа *S. fursaeveii*, а также таксонов внешних групп.

Table 1. Patterns of variation in *atpB-rbcL* sequences B, C, and D (Schanzer et al., 2022) of *S. fursaeveii* (incl. holotype), *S. triandra* and outgroups; the number at the top refers to the diagnostic position on the *atpB-rbcL* sequence alignment; “?” refers to gap/uncertain nucleotides.

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. fursaeveii</i> : ON081380 [B]	T	T	T	T	T	T	G	T	T	C	T	T	A	A
<i>S. fursaeveii</i> : ON081444 [C]	T	T	T	T	T	T	G	T	T	C	C	T	A	A
<i>S. fursaeveii</i> : ON081458 [D](*)	T	T	T	T	T	T	G	T	T	C	C	C	A	A
<i>S. fursaeveii</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. (Schanzer et al., 2022) у единственного растения *S. fursaevii*. Восьмизначные последовательности литер и цифр, данные после биномиалов, обозначают номера ГенБанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>)

An asterisk (*) indicates a sequence variant of the *atpB-rbcL* locus found by Schanzer et al. (2022) in a single plant of *S. fursaevii*. Eight-digit sequences of letters and numbers given after binomials indicate GenBank numbers (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Таблица 2. Результаты сравнения последовательностей хлоропластного локуса *atpB-rbcL* избранных видов *Salix*, вкл. *S. triandra* s.l. (варианты В и V) (Schanzer et al., 2022)

Table 2. The results of the comparison of the plastid *atpB-rbcL* sequences of selected *Salix* species (incl. *S. triandra*) (variants B and V) (Schanzer et al., 2022).

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/>).

An asterisk (*) indicates sequence variants of the *atpB-rbcL* locus that do not have deletions that distinguish them. Eight-digit sequences of letters and numbers given after binomials indicate GenBank numbers (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Таблица 3. Сопоставление ряда цитат исследований Мавродиёва и др. (Mavrodiev et al., 2012a) и Шанцера и др. (Schanzer et al., 2022).

Table 3. Comparison of selected quotes from Mavrodiev et al. (Mavrodiev et al., 2012a) and Schanzer et al. (Schanzer et al., 2022).

Мавродиёв и др. (Mavrodiev et al., 2012a)	Шанцер и др. (Schanzer et al., 2022).
<p>Впрочем, гены, влияющие на позднее время цветения, имеют сложную структуру регуляции с выраженной эпигенетической компонентой ... (с. 64).</p>	<p>... было показано, что время цветения у ив, на примере <i>S. viminalis</i>, находится под эпигенетическим контролем ... (с. 171).</p>
<p>... <i>S. fursaevii</i> не является неоэндемиком Волжской долины, этот вид старше, чем южноевропейские и ниже-волжские популяции ивы трехтычинковой... Скорее всего, речь идет о палеоэндемичном таксоне, сохранившимся в долине. Последняя, таким образом, оказывается возможным местом консервации древних «рас», ее эндемизм может иметь значительно более сложную структуру, чем казалось ранее (Фурсаев, 1937, 1940). 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>

Продолжение таблицы 3

<p>В.Н. Сукачев (1953, с. 675) показал, что крайне своеобразная ритмика развития сохраняется у особей «позднепойменных экотипов ив», выращенных из семян в 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>Позднецветущие пойменные формы у ивы трехтычинковой и ряда других видов ив известны давно и были достаточно детально изучены и описаны в качестве 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>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Álvarez I., Wendel J.F. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 29: 417–434.
- Anisimova M., Gascuel O. 2006. Approximate likelihood-ratio test for branches: a fast, accurate, and powerful alternative. — *Systematic Biology*. 55: 539–552.
- Albach D. 2023. What is a species in *Veronica*? Reflections on the occasion of Manfred A. Fischer's 80th birthday. — *Neireichia* 13–14: 305–323.
- [Bakaneva] Баканева А.А. 2022. Исследования всхожести желудей и роста однолетних сеянцев дуба черешчатого в почвенно-климатических условиях Волго-Ахтубинской поймы Астраханской области. — *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агронимия и животноводство*. 17(3): 350–359. <https://doi.org/10.22363/2312-797X-2022-17-3-350-359>
- 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.
- 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. 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.
- Becker A.K. 1858. Verzeichniss der um Sarepta wildwachsenden Pflanzen // *Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou*. 31(1): 1–85.
- [Belyaeva et al.] Беляева И.В., Епанчинцева О.В., Шаталина А.А., Семкина Л.А. 2006. Ивы Урала: атлас-определитель. Екатеринбург. 169 с.
- [Belyaeva, Skvortsov] Беляева И.В., Скворцов А.К. 2018. *Salix* L. — Ива. — В кн.: Флора Нижнего Поволжья. Т. 2(1). Раздельнолепестные двудольные цветковые растения (Salicaceae — Droseraceae). М. С. 10–26.
- 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.
- 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.
- Chen J.H., Sun H., Wen J., Yank Y.P. 2010. Molecular phylogeny of *Salix* L. (Salicaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications. — *Taxon*. 59: 29–37. <https://doi.org/10.1002/tax.591003>
- Chuvashov A.V., Golub V.B. 2021. Xerophytization of the flora and vegetation in the northern part of the Volga-Akhtuba floodplain. — *Russian Journal of Ecology*. 52: 18–26. <https://doi.org/10.1134/S1067413621010033>
- 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. New York. 206 p.
- Creevey C.J., McInerney, J.O. 2009. Trees from trees: Construction of phylogenetic super-trees using Clann. — In: Posada D. (ed.) *Bioinformatics for DNA Sequence Analysis*, Springer. P. 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): 179–297.

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. 1999. Salicaceae Mirbel. — In: *Flora of China*. Vol. 4. Beijing (China); St. Louis (US). P. 139–274.

Felsenstein J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. — *Journal of molecular evolution*. 17: 368–376.

Gandoger M. 1892 (1890). *Florae Europae terrarumque adjacentium sive enumeratio plantarum per Europam atque totam regionem mediterraneam cum insulis atlanticis sponte crescentium, novo fundamento instauranda*, 21. — Paris (F. Savy); London (Bernard Quaritch), Berlin (Friedländer und Sohn).

Gayon J., Huneman P. 2019. The Modern Synthesis: theoretical or institutional event? — *Journal of the History of Biology*. 52: 519–535.

Golub V.B., Chuvashov A.V., Bondareva V.V., Gerasimova K. A., Nikolaichuk L.F. 2020a. Changes in the flora composition of the Volga-Akhtuba floodplain after regulation of the flow of Volga River. — *Arid Ecosystems*. 10: 44–51. <https://doi.org/10.1134/S2079096120010047>

Golub V.B., Chuvashov A.V., Bondareva V.V., Gerasimova K.A., Nikolaichuk L.F., Maltsev M.V. 2020b. Results of Long-Term Observations on Stationary Transects in the Volga–Akhtuba Floodplain. — *Biology Bulletin*. 47: 1309–1317.

Hardig T.M., Anttila C.K., Brunsfeld S.J. 2010. A phylogenetic analysis of *Salix* (Salicaceae) based on *matK* and ribosomal DNA sequence data. — *Journal of Botany*, Article ID 197696. 12 pages. <https://doi.org/10.1155/2010/197696>

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.

[Juzepczuk] Юзепчук С.В. 1939. Проблема вида в свете учения Дарвина. — *Советская ботаника*. 6–7: 12–34.

[Juzepczuk] Юзепчук С.В. 1958. Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во «Флоре СССР». — В кн.: *Проблема вида в ботанике*. Вып. 1. М.; Л. С. 130–204.

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.

[Klinkova] Клинкава Г.Ю. 1992. Два новых вида флоры водоемов Нижнего Поволжья. — *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 97(6): 100–103.

[Klinkova] Клинкава Г.Ю. 1993. К систематике узколистных рдестов sect. *Graminifolii* Fries Нижнего Поволжья. — *Бюллетень Главного Ботанического сада*. 168: 47–51.

[Komarov] Комаров В.Л. 1927. Флора полуострова Камчатки. Т. 1. Л. 339 с.

[Kramina et al.] Крамина Т.Е., Мещерский И. Г., Федорова А.В., Васильева Н.В., Степанова Н.Ю., Шанцер И.А. 2021. Что такое *Lotus zhegulensis* Клок. (Fabaceae): самостоятельный вид, эндемичный для Среднего Поволжья, или форма изменчивости широко распространенного *L. corniculatus* L.? — *Turczaninowia*. 24(4): 73–83.

[Kuzmina] Кузьмина Е.Г. 2013. О состоянии дубрав в Волго-Ахтубинской пойме. — *Естественные науки*. 4: 52–55.

[Laktionov] Лактионов А.П. 2009. Флора Астраханской области. — Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет». 296 с.

[Laktionov et al.] 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.

[Laktionov, Mavrodiev] Лактионов А.П., Мавродиев Е.В. 2013. О виде рода *Rorippa* (Brassicaceae) с Нижней Волги. — Ботанический журнал. 98(6): 765–766.

[Laktionov et al.] 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.

[Laktionov et al.] 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.

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.

[Lavrov, Mavrodiev] Лавров С.А., Мавродиев Е.В. 2003. Эпигенетическое наследование признаков и его возможная роль в микроэволюции растений. — Журнал общей биологии. 64(5): 403–420.

Leskinen E., Alström-Rapaport C. 1999. Molecular phylogeny of Salicaceae and closely related Flacourtiaceae: evidence from 5.8S, ITS 1 and ITS 2 of the rDNA. — *Plant Systematics and Evolution*. 215: 209–227. <https://doi.org/10.1007/BF009846561>

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.

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): e11450.

Marchenko A.M., Kuzovkina Y.A. 2022. Notes on the nomenclature and taxonomy of *Salix fragilis* (Salicaceae). — *Taxon*. 71(4): 721–732.

[Maslennikov, Maslennikova] Масленников А.В., Масленникова Л.А. 2019. Особо охраняемые природные территории зон развития кальциевых ландшафтов — центры сохранения биоразнообразия флоры и растительного покрова Ульяновского Предволжья. — Вопросы степеведения. 15: 201–204.

Mavrodiev E.V., Madorsky A. 2023. On pattern-cladistic analyses based on complete plastid genome sequences. — *Acta Biotheoretica*. 71(4):22. <https://doi.org/10.1007/s10441-023-09475-5>

Mavrodiev E.V., Gomez, J.P., Laktionov, A.P., Robinson, S.K. 2015. Invasive plant distributions recapitulate patterns found in native plant assemblages in a heterogeneously landscape. — *Ecosphere*, 6(4), 1-16. <https://doi.org/10.1890/ES14-00395.1>

[Mavrodiev et al.] 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.

[Mavrodiev et al.] Мавродиев Е.В., Лактионов, А.П., Алексеев Ю.Е. 2012b. Анализ флоры долины Нижней Волги методом PAE/CADE: элементарный пример синтеза региональной флористики и исторической биогеографии. — *Естественные науки*. (2): 17–27.

[Mavrodiev et al.] Mavrodiev E.V., Laktionov A.P., Cellinese N. 2012c. 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.

[Mavrodiev et al.] Mavrodiev E.V., Dell C., Schroder L. 2017. A laid-back trip through the Hennigian Forests. — *Peerj*. 5: e3578.

Mavrodiev E.V., Soltis D.E. 2001. Recurring polyploid formation: an early account from the Russian literature. — *Taxon*, 50(2): 469–474.

[Mavrodiev, Sukhorukov] Мавроди́ев 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.

Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. From the viewpoint of a zoologist. New York. 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). New Orleans. P. 1–8.

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.

Müntzing A., Tedin O., Turesso, 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.

Nelson G. 1989. Cladistics and evolutionary models *Cladistics* 5(3): 275–289.

[Novikova et al.] Новикова Н.М., Кузьмина Е.Г., Лазарева В.Г. 2010. О реликтовости дубрав в Волго-Ахтубинской пойме. Юг России: экология, развитие. 4: 41–44.

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.

Ownbey M. 1950. Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. — *American Journal of Botany*. 37(7): 487–499.

[Popova et al.] 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.

Raven P.H. 1976. Systematics and Plant population biology. — *Systematic Botany*. 1: 284–316.

[Rozanova] Розанова М.А. 1932. Опыт аналитической монографии conspecies *Ranunculus auricomus* Korsh. — *Труды Петергофского биологического института*. 8: 19–148.

[Saksonov] Саксонов С.В. 2006. Самаролукский флористический феномен. М. 263 с.

[Schanzer et al.] 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.

Schwarz G. 1978. Estimating the dimension of a model. — *Annals of Statistics*. 6: 461–464.

[Semenova-Tyan'-Shanskaya, Poyarkova] Семенова-Тянь-Шанская Н.З., Пояркова А.И. 1956. Маревые или Лебедовые — *Chenopodiaceae*. — В кн.: Флора Мурманской области. Вып. 3. М.; Л. С. 179–192, 365–367.

[Shcherban] Щербань А.Б. 2014. Повторяющиеся последовательности ДНК в геномах растений. — *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 18(4): 618–629.

[Sinskaya] Синская Е.Н. 1961. Учение о виде и таксонах (конспект лекций). Л. 46 с.

[Skvortsov] Скворцов А.К. 1968. Ивы СССР. Систематический и географический обзор. — В кн.: Материалы к познанию фауны и флоры СССР, издаваемые Московским обществом испытателей природы. Новая серия. Отдел ботанический. Вып. 12 (XXIII). М. 262 с.

[Skvortsov] Скворцов А.К. 1971. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений (некоторые соображения и предложения), III–IV. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 76(6): 74–83.

[Skvortsov] Скворцов А.К. 1980. Работы В.Н. Сукачева по изучению позднепойменных экотипов ив. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 85(3): 89–97.

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. 272 p.

Stronen A.V., Norman A.J., Vander W.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.

[Sukachev] Сукачев В.Н. 1935. О новом роде экотипов у некоторых растений. — Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. 64(2): 209–217.

[Sukachev] Сукачев В.Н. 1953. О позднепойменных экотипах ив. — Доклады Академии наук СССР. Новая серия. 92(3): 675–678.

Swofford D.L. 2002 PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4.0b10. Sunderland.

[Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1970. Биосистематика: прошлое, настоящее и будущее. — Ботанический журнал. 55(3): 331–345.

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.

Turesson G. 1922b. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*. The species and the variety as ecological units. — *Hereditas*. 3: 100–113.

Turesson G. 1923. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*. The scope and import of genecology. — *Hereditas*. 4: 171–176.

Turesson G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of genecological units. — *Hereditas* 6: 147–236.

Turesson G., Turesson B. 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.

[Tzvelev] Цвелев Н.Н. 2005. Проблемы теоретической морфологии и эволюции высших растений. Сборник избранных трудов. М.; СПб. 407 с.

[Tzvelev, Probatova] Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. 2019. Злаки России. М. 646 с.

[Yuferev, Taranov] Юферев В.Г., Таранов Н.Н. 2016. Ретроспективный анализ деградации лесов Волго-Ахтубинской поймы. — Известия Нижневолжского агро-

университетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование. 3(43): 66–71.

[Vasjukov et al.] Васюков В.М., Саксонов С.В., Сенатор С.А. 2015. Эндемичные растения бассейна Волги. — Фиторазнообразии Восточной Европы. 9(3): 27–44.

[Vasjukov, Senator] Васюков В.М., Сенатор С.А. 2022. Заметка о *Lotus zhegulensis* Клоков (Fabaceae). — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 127(5): 78–80.

[Vavilov] Вавилов Н.И. 1931. Линнеевский вид как система. М.; Л. 32 с.

Wagner N.D., Volf M. and Hörandl E. 2021. Highly diverse shrub willows (*Salix* L.) share highly similar plastomes. *Frontiers in plant science*. — 12(662715): 1–13.

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* (Chenopodiaceae, Chenopodioideae, Amaranthaceae). — *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 54: 125660.

Zhang J., Chi X., Zhong J., Fernie A., Alseikh S., Huang L., Qian D. 2022. Extensive nrDNA ITS polymorphism in *Lycium*: Non-concerted evolution and the identification of pseudogenes. — *Front Plant Sci*. 13: 984579.

ON TAXONOMIC RANK OF *SALIX FURSAEVII* MAVRODIEV AND RELATED ISSUES: A REPLY TO SCHANZER ET AL. (2022)

© 2024 E.V. Mavrodiev^{1*}, A.P. Laktionov^{2,3,4}, Yu.E. Alexeev⁵, V.M. Vasjukov⁶

¹Florida Museum of Natural History, University of Florida
Gainesville, Florida, 32611, USA

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

³All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology
st. Lomonosov, 105, Voronezh, 394018, Russia

⁴State Natural Biosphere Reserve “Rostovsky”
lane Chapayevsky, 102, Orlovsky settlement, 347510, Rostov region, Russia

⁵Lomonosov Moscow State University, M.V. Lomonosov
Leninskie Gory, 1, Moscow, 119991, Russia

⁶Samara Federal Research Scientific Center of Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences
10, Komzin Str., Togliatti, 445003.

*e-mail: evgeny@ufl.edu

Abstract. Schanzer et al. (2022) argue 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 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: Biosystematics, ecotype, floristic studies, haplotype, Lower Volga Valley, maximum likelihood method, method of average consensus, molecular phylogenetics, morphology, pattern-cladistics, species, taxonomy, *atpB-rbcL*, cpDNA, ITS, Salicaceae, *Salix fursaevii* Mavrodiev, *S. triandra* L.

Submitted: 23.11.2023. **Accepted for publication:** 15.02.2024.

For citation: Mavrodiev E.V., Laktionov A.P., Alexeev Yu.E., Vasjukov V.M. 2024. On taxonomic rank of *Salix fursaevii* Mavrodiev and related issues: a reply to Schanzer et al. (2022). — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 18(2): 133–178. DOI: 10.24412/2072-8816-2024-18-1-133-178

REFERENCES

- Álvarez I., Wendel J.F. 2003. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 29: 417–434.
- Albach D. 2023. What is a species in *Veronica*? Reflections on the occasion of Manfred A. Fischer's 80th birthday. — *Neireichia* 13–14: 305–323.
- Anisimova M., Gascuel O. 2006. Approximate likelihood-ratio test for branches: a fast, accurate, and powerful alternative. — *Systematic biology*. 55: 539–552.
- Bakaneva A.A. 2022. Germination of acorns and growth of one-year common oak seedlings in conditions of the Volga-Akhtuba floodplain, Astrakhan region. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. — 17(3): 350–359. <https://doi.org/10.22363/2312-797X-2022-17-3-350-359> (In Russ.).
- 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.
- 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. 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.
- Becker A.K. 1858. Verzeichniss der um Sarepta wildwachsenden Pflanzen // *Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou*. 31(1): 1–85.
- Belyaeva I.V., Epanchintseva O.V., Shatalina A.A., Semkina L.A. 2006. Willows of Urals: atlas and identification key. Ekaterinburg. 169 p. (In Russ.).
- Belyaeva I.V., Skvortsov A.K. 2018. *Salix* L. — Willow. — In: *Flora Nizhnego Povolzhya*. T. 2(1). Choripetalae (Salicaceae — Droseraceae) [Flora of the Lower Volga region. Vol. 2(1). Choripetalae (Salicaceae — Droseraceae)]. Moscow. P. 10–26. (In Russ.).
- 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.

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.

Chen J.H., Sun H., Wen J., Yank Y.P. 2010. Molecular phylogeny of *Salix* L. (Saliaceae) inferred from three chloroplast datasets and its systematic implications. — *Taxon*. 59: 29–37. <https://doi.org/10.1002/tax.591003>

Chuvashov A.V., Golub V.B. 2021. Xerophytization of the flora and vegetation in the northern part of the Volga-Akhtuba floodplain. — *Russian Journal of Ecology*. 52: 18–26. <https://doi.org/10.1134/S1067413621010033>

Clausen J. 1951. Stages in the evolution of plant species. New York. 206 p.

Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.M. 1939. The concept of species based on experiment. — *American Journal of Botany*. 26: 103–106.

Creevey C.J., McInerney, J.O. 2009. Trees from trees: Construction of phylogenetic super-trees using Clann. — In: Posada D. (ed.) *Bioinformatics for DNA Sequence Analysis*, Springer. P. 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): 179–297.

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. 1999. Salicaceae Mirbel. — In: *Flora of China*. Vol. 4. Beijing (China); St. Louis (US). P. 139–274.

Felsenstein J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. — *Journal of molecular evolution*. 17: 368–376.

Gandoger M. 1892 (1890). *Florae Europae terrarumque adjacentium sive enumeratio plantarum per Europam atque totam regionem mediterraneam cum insulis atlanticis sponte crescentium, novo fundamento instauranda*, 21. — Paris (F. Savy); London (Bernard Quaritch), Berlin (Friedländer und Sohn).

Gayon J., Huneman P. 2019. The Modern Synthesis: theoretical or institutional event? — *Journal of the History of Biology*. 52: 519–535.

Golub V.B., Chuvashov A.V., Bondareva V.V., Gerasimova K.A., Nikolaichuk L.F. 2020a. Changes in the flora composition of the Volga-Akhtuba foodplain after regulation of the flow of Volga River. — *Arid Ecosystems*. 10: 44–51. <https://doi.org/10.1134/S2079096120010047>

Golub V.B., Chuvashov A.V., Bondareva V.V., Gerasimova K.A., Nikolaichuk L.F., Maltsev M.V. 2020b. Results of Long-Term Observations on Stationary Transects in the Volga-Akhtuba Floodplain. — *Biology Bulletin*. 47: 1309–1317.

Hardig T.M., Anttila C.K., Brunsfeld S.J. 2010. A phylogenetic analysis of *Salix* (Salicaceae) based on *matK* and ribosomal DNA sequence data. — *Journal of Botany*, Article ID 197696. 12 pages. <https://doi.org/10.1155/2010/197696>

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.

Juzepczuk S.V. 1939. Problema vida v svete ucheniya Darvina [The problem of the species in the light of Darwin's teachings.]. — *Sovetskaya botanika*. 6–7: 12–34. (In Russ.).

Juzepczuk S.V. 1958. Komarovskaya kontseptsiya vida, ee istoricheskoe razvitie i otrazhenie vo «Flore SSSR» [Komarov's concept of the species, its historical development and reflection in the “Flora of the USSR”]. — In: *Problema vida v botanike*. Vol. 1. Moscow; Leningrad. P. 130–204. (In Russ.).

Kapitonova O.A., Muldashev A.A., Platunova G.R., Mavrodiiev E.V. 2022. *Typha lep-echinii* Mavrodiiev et Kapit. sp. nov. (Typhaceae Juss.) — A new endangered endemic cattail in the outmost East of European Russia. — MDPI Taxonomy. 2: 180–195.

Klinkova G.Yu. 1992. Two new species of Lower Volga region reservoirs flora. — Byulleten Moskovskogo obshhestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii. 97(6): 100–103. (In Russ.).

Klinkova G.Yu. 1993. On the systematics of narrow-leaved *Potamogeton* sect. *Graminifolii* Fries of Lower Volga region. — Byulleten Glavnogo Botanicheskogo sada. 168: 47–51. (In Russ.).

Komarov V.L. 1927. Flora poluostrova Kamchatki [Flora of the Kamchatka Peninsula]. Vol. 1. Leningrad. 339 p. (In Russ.).

Kramina T.E., Meschersky I.G., Fedorova A.V., Vasilieva N.V., Stepanova N.Yu., Schanzer I.A. 2021. Is *Lotus zhegulensis* Klok. (Fabaceae) a separate species endemic of the Middle Volga Region or just a variety of a widespread *L. corniculatus* L.? — Turczaninowia. 24(4): 73–83. (In Russ.).

Kuzmina E.G. 2013. About state of oak grove in Volgo-Akhtuba flood-plain. — Natural Sciences. 4: 52–55. (In Russ.).

Laktionov A.P. 2009. Flora Astrakhanskoy oblasti. [Flora of the Astrakhan region]. Astrakhan, Astrakhan University Publ. House. 296 p. (In Russ.).

Laktionov A.P., Mavrodiiev E.V., Pilipenko V.N., Volodina A.A. 2018. Some preliminary results on current studies of the Volga valley flora's endemism. — Astrakhan Bulletin of Ecological Education. 3: 133–150. (In Russ.).

Laktionov A.P., Pilipenko V.N., Vostrikova N.O., Mavrodiiev E.V. 2012. Notes on “Fursajew's theorem” of endemism in the Volga Valley flora. — Natural Sciences. 2: 13–17. (In Russ.).

Laktionov A.P., Tzvelev N.N., Arkhipova E.A., Mavrodiiev E.V. 2014. *Elytrigia fursaevii* Laktionov, Tzvelev et Mavrodiiev (Poaceae), a new species from the Lower Volga Region. — Novitates Systematicae Plantarum Vascularium. 45: 18–21. (In Russ.).

Laktionov A.P., Mavrodiiev E.V. 2013. On a species of the genus *Rorippa* (Brassicaceae) from the Lower Volga region. — Botanicheskii Zhurnal. 98(6): 765–766. (In Russ.).

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.

Lavrov S.A., Mavrodiiev E.V. 2003. Epigenetic inheritance and its possible role in the evolution of plant species. — Journal of General Biology. 64(5): 403–420. (In Russ.).

Leskinen E., Alström-Rapaport C. 1999. Molecular phylogeny of Salicaceae and closely related Flacourtiaceae: evidence from 5.8S, ITS 1 and ITS 2 of the rDNA. — Plant Systematics and Evolution. 215: 209–227. <https://doi.org/10.1007/BF009846561>

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.

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): e11450.

Marchenko A.M., Kuzovkina Y.A. 2022. Notes on the nomenclature and taxonomy of *Salix fragilis* (Salicaceae). — Taxon. 71(4): 721–732.

Maslennikov A.V., Maslennikova L.A. 2019. Specially protected natural territories of the development areas of the calcium landscapes — centers for the conservation of the biodiversity of flora and the plant cover of the Ulyanovsk Predvolzhie. — Steppe Science. 15: 201–204. (In Russ.).

Mavrodiiev E.V., Madorsky A. 2023. On pattern-cladistic analyses based on complete plastid genome sequences. — Acta Biotheoretica. 71(4): 22. <https://doi.org/10.1007/s10441-023-09475-5>

Mavrodiev E.V., Gomez J.P., Laktionov A.P., Robinson S.K. 2015. Invasive plant distributions recapitulate patterns found in native plant assemblages in a heterogeneous landscape. — *Ecosphere*. 6(4): 1–16. <https://doi.org/10.1890/ES14-00395.1>

Mavrodiev E.V., Laktionov A.P., Alekseev Yu.E. 2012a. On the new species *Salix fursaevii* Mavrodiev in context of the old question about rapid speciation in river plains. — *Byulleten Moskovskogo obshhestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*. 117(4): 62–68. (In Russ.).

Mavrodiev E.V., Laktionov A.P., Alekseev Yu.E. 2012b. Cladistic analysis of the Low Volga Valley's flora: an elementary example of synthesis of local floristics studies with historical biogeography. — *Natural Sciences*. (2): 17–27. (In Russ.).

Mavrodiev E.V., Laktionov A.P., Cellinese N. 2012c. 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.

Mavrodiev E.V., Dell C., Schroder L. 2017. A laid-back trip through the Hennigian Forests. — *PeerJ*. 5: e3578.

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., Sukhorukov A.P. 2006. Some new and critical taxa of the flora of outermost European south-east. — *Byulleten Moskovskogo obshhestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*. 111(1): 77–83. (In Russ.).

Mayr E. 1942. *Systematics and the origin of species. From the viewpoint of a zoologist*. New York. 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)*. New Orleans. P. 1–8.

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.

Müntzing A., Tedin O., Turesso, 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.

Nelson G. 1989. Cladistics and evolutionary models *Cladistics* 5(3): 275–289.

Novikova N.M., Kuzmina E.G., Lazareva V.G. 2010. On the relict nature of oak forests in the Volga-Akhtuba floodplain. — *The South of Russia: ecology, development*. 4: 41–44. (In Russ.).

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.

Ownbey M. 1950. Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. — *American Journal of Botany*. 37(7): 487–499.

Popova K.B., Cherednichenko O.V., Razumovskaya A.V. 2017. Classification of coastal vegetation of the Rybachiy and Sredniy peninsulas (Barents Sea coast). — *Vegetation of Russia*. 31: 77–92. (In Russ.).

Raven P.H. 1976. *Systematics and Plant population biology*. — *Systematic Botany*. 1: 284–316.

Rozanova M.A. 1932. Opyt analiticheskoi monografii conspecies *Ranunculus auricomus* Korsh. [The analytical essay on conspecies *Ranunculus auricomus* established as a monograph]. — *Trudy Petergofskogo biologicheskogo instituta*. 8: 19–148. (In Russ.).

- Saksonov S.V. 2006. Samarolukskiy floristicheskiy fenomen [Samaroluk floristic phenomenon]. M. 263 p. (In Russ.).
- Schanzer I.A., Fedorova A.V., Kuznetsova O.I., Belyaeva I.V., Razumova O.V. 2022. Is *Salix fursaevii* Mavrodiev (Salicaceae) a palaeoendemic of the Volga River valley or an ecotype of *S. triandra* L.? — *Turczaninowia*. 25(3): 159–176. (In Russ.).
- Schwarz G. 1978. Estimating the dimension of a model. — *Annals of Statistics*. 6: 461–464.
- Semenova-Tyan-Shanskaya N.Z., Poyarkova A.I. 1956. Chenopodiaceae. — In: *Flora Murmanskoi oblasti* [Flora of the Murmansk region]. Vol. 3. Moscow; Leningrad. P. 179–192, 365–367. (In Russ.).
- Shcherban A.B. 2014. Repetitive DNA sequences in the genomes of plants. — *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*. 18(4): 618–629. (In Russ.).
- Sinskaya E.N. 1961. Ucheniye o vide i taksonakh (konspekt lektsii) [The doctrine of species and taxa (lecture notes)]. Leningrad. 46 c. (In Russ.).
- Skvortsov A.K. 1968. Ivy SSSR. Sistematicheskii i geograficheskii obzor [Willows of the USSR. Systematic and geographical overview]. — In: *Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR, izdavayemyye Moskovskim obshchestvom ispytatelei prirody*. Novaya seriya. Otdel botanicheskii. Vol. 12 (XXIII). Moscow. 262 c. (In Russ.).
- Skvortsov A.K. 1971. The essence of a taxon and problems of intraspecific plants taxonomy (some considerations and proposals), III–IV. — *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*. 76(6): 74–83. (In Russ.).
- Skvortsov A.K. 1980. The works of V.N. Sukachev on the late-flood-plant ecotypes of willows. — *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*. 85(3): 89–97. (In Russ.).
- 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. 272 p.
- Stronen A.V., Norman A.J., Vander W.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.
- Sukachev V.N. 1935. O novom rode ekotipov u nekotorykh rastenii [About a new genus of ecotypes in some plants]. — *Trudy Leningradskogo obshchestva estestvoispytatelei*. 64(2): 209–217. (In Russ.).
- Sukachev V.N. 1953. O pozdnepoimennykh ekotipakh iv [About late-flood ecotypes of willows]. — *Doklady Akademii nauk SSSR. Novaya seriya*. 92(3): 675–678. (In Russ.).
- Swofford D.L. 2002 PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4.0b10. Sunderland.
- Takhtajan A.L. 1970. Biosystematics: past, present and future. — *Botanicheskii Zhurnal*. 55(3): 331–345. (In Russ.).

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.

Turesson G. 1922b. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*. The species and the variety as ecological units. — *Hereditas*. 3: 100–113.

Turesson G. 1923. The genotypical response of the plant species to the habitat. *Hereditas*. The scope and import of genecology. — *Hereditas*. 4: 171–176.

Turesson G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Contributions to the knowledge of genecological units. — *Hereditas* 6: 147–236.

Turesson G., Turesson B. 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.

Tzvelev N.N. 2005. Problems of theoretical morphology and the evolution of higher plants. Selected papers. Moscow; Saint-Petersburg. 407 p. (In Russ.).

Tzvelev N.N., Probatova N.S. 2019. Grasses of Russia. Moscow. 646 p. (In Russ.).

Yuferev V.G., Taranov N.N. 2016. Retrospective analysis of Volga-Akhtuba floodplain forests degradation. — *Proceedings of the lower Volga agro-University complex: science and higher education*. 3(43): 66–72. (In Russ.).

Vasjukov V.M., Saksonov S.V., Senator S.A. 2015. Endemic plants of the Volga river basin. — *Phytodiversity of Eastern Europe*. 9(3): 27–44. (In Russ.).

Vasjukov V.M., Senator S.A. 2022. A note about *Lotus zhegulensis* Klokov (Fabaceae). — *Byulleten Moskovskogo obshhestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*. 127(5): 78–80. (In Russ.).

Vavilov N.I. 1931. The Linnean species as a system. Moscow; Leningrad. 32 p. (In Russ.).

Wagner N.D., Volf M. and Hörandl E. 2021. Highly diverse shrub willows (*Salix* L.) share highly similar plastomes. *Frontiers in Plant Science*. — 12(662715): 1–13.

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* (Chenopodiaceae, Chenopodioideae, Amaranthaceae). — *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*. 54: 125660.

Zhang J., Chi X., Zhong J., Fernie A., Alseekh S., Huang L., Qian D. 2022. Extensive nrDNA ITS polymorphism in *Lycium*: Non-concerted evolution and the identification of pseudogenes. — *Front Plant Sci*. 13: 984579.