

УДК 582.999

А.Н. Сенников

A. Sennikov

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ В РОДЕ *HIERACIUM* L. s. l. (ASTERACEAE)TAXONOMIC CONCEPT IN *HIERACIUM* L. s. l. (ASTERACEAE)

Существенные разногласия между различными таксономическими школами в трактовке объема и ранга основного таксона в роде (или группе родов) *Hieracium* L. s. l. потребовали обсуждения проблемы вида в этой группе. Имеется достаточно аргументов в пользу принятия видового ранга для основного таксона в роде *Hieracium* s. str., поскольку большая часть морфологически очерченных микровидов *Hieracium* является предположительно межвидовыми гибридами неясного происхождения, стабилизировавшимися на основе облигатного апомиксиса (диплоспории). В противоположность этому, выделявшиеся ранее «микровиды» *Pilosella* предлагается рассматривать в качестве внутривидовых форм или гибридогенных морфотипов, группирующихся в гибридные виды по общности происхождения независимо от морфологического приближения к тому или иному родительскому виду (видам); при необходимости им может быть придан ранг разновидности. Рассматриваются критерии и операциональные характеристики вида, применявшиеся различными авторами при выработке таксономических концепций: философский, морфологический, географический критерии, критерии исторической судьбы и объема таксона, а также психологический аспект изучения проблемы вида. Наиболее пригодной для апомиктических таксонов *Hieracium* s. l. является концепция филогенетического вида, подразумевающая в качестве ведущих операциональных критериев в характеристике вида монофилию и генеалогическую обособленность наименьшей значимой клады; морфологические признаки сами по себе не являются свидетельствами существования (и доводами в пользу формального признания) таксонов любого ранга.

### 1. Введение

Классификация родов с широким распространением апомиктических форм размножения сильно затруднена высоким полиморфизмом выделяемых традиционным способом таксонов, сопоставимых по объему с таковыми в неапомиктических группах. Этот феномен для рода *Hieracium* L. был отмечен еще в начале 19 в. (Wimmer, Grabowsky, 1829). Вплоть до настоящего времени усилия многих поколений ботаников-систематиков направлены на выработку теоретически приемлемой и применимой на практике классификации апомиктов, что подразумевает (в явном или неявном виде) создание таксономической концепции таких outstanding групп. История изучения одного из наиболее полиморфных родов, *Hieracium* s. l., возможно, наиболее богата примерами принципиально различных подходов к выделению и применению основных таксономических подразделений ранга вида и ниже.

Попытка таксономической ревизии отдельных групп *Hieracium* для региональных «Флор» и «Определителей», охватывающих различные территории Восточной Европы и Фенноскандии (Hackman, Sennikov, 1998; Сенников, 1999а,

1999б, 2000а), обнаружила определенные недостатки подхода к систематике *Hieracium*, воплощенного во «Флоре СССР» (Юксип, 1960) и «Флоре европейской части СССР» (Шляков, 1989). Это потребовало нового обсуждения концепции вида у *Hieracium*, т. е. определения объема и места вида в апомиктической группе, его принципиальной делимости и возможностей объединения, а также критериев выделения основной единицы классификации апомиктов и ее ранга. Непрерывающаяся дискуссия о таксономическом статусе *Hieracium* и *Pilosella*, рассматриваемых либо как отдельные роды, либо как подроды в составе *Hieracium*, на наш взгляд, также имеет значение для решения проблемы вида. Предлагаемое обсуждение и выводы основаны на изучении ястребинок севера европейской части России, стран Балтии, Белоруссии и Финляндии. Я полагаю, что даже такая ограниченная попытка является шагом к созданию «согласованной таксономической концепции» («an agreed taxonomical concept» – Gutermann, 2000) для объединения таксономических трактовок *Hieracium* Центральной Европы и Фенноскандии, в настоящее время практически несопоставимых.

## 2. Таксономический ранг крупнейших подразделений группы *Hieracium* s. l.

Ранг групп *Hieracium* s. str. и *Pilosella*, объединяемых в качестве подродов в единый род *Hieracium* или признаваемых самостоятельными родами, пока остается предметом дискуссий. Формально род *Pilosella* Hill был установлен еще в линнеевское время (Hill, 1756) в соответствии с работами «отцов ботаники», признававших его самостоятельность (Bauhin, 1623). По-видимому, благодаря авторитетному мнению С. Linné (1751), особо высказавшемуся против самостоятельности *Pilosella*, этот род был забыт более чем на 100 лет. Попытка восстановить родовой статус *Pilosella* (Schultz, Schultz-Bipontinus, 1862), принимаемого многими ботаниками в качестве подрода после фундаментальных монографий Е.М. Fries (1848, 1862), имела небольшой успех среди ястребинковедов (Norrlin, 1884a, b, 1895a). В недавнее время ранг подрода *Pilosella* Tausch был поднят до родового в работах P.D. Sell и С. West (1967, 1974). В настоящее время этот род принят в британской, чешской, русскоязычной и финской литературе (Soják, 1971; Dostál, 1984; Шляков, 1989; Stace, 1991; Jalas, 1998; Баркалов, 1992; Тупицына, 1998; Сенников, 2000а; Тихомиров, 2000) и монографии семейства *Asteraceae* (Bremer, 1994), а также, по-видимому, будет принят в стартовавшем проекте «Flora Nordica» (Tyler, 2001).

Основным признаком, разграничивающим данные группы, является строение семянков. У видов *Hieracium* ребра семянки на верхушке слиты в кольцеобразный валик, углубления в котором соответствуют верхушкам наиболее крупных ребер, не имеющих проводящего пучка. Напротив, у видов *Pilosella* верхушки ребер свободные, отчетливо выступают над верхним краем семянки, обычно с выраженным клювовидным отгибом, слабо различающимся у ребер с проводящим пучком и без него: как правило, у первых отгиб верхушки ребра направлен вверх, у вторых – отклонен в сторону. Также в литературе у *Pilosella*

отмечаются обычно незубчатые листья, постепенно оттянутые в черешок (редкий для *Hieracium* признак), и характерное для многих видов образование ползучих побегов (чего никогда не бывает у *Hieracium*), а также отсутствие гибридизации между видами *Pilosella* и *Hieracium*, обычное в пределах каждой из этих групп (по Шлякову, 1989, с дополнениями).

Дополнительные аргументы в пользу разделения *Hieracium* и *Pilosella* были получены при изучении анатомии семян (Сенников, Илларионова, 2001). В мезокарпии семян *Hieracium* сплошной слой склерифицированных клеток состоит из 3–9 рядов в ребрах с проводящим пучком, 2–7 рядов в ребрах без проводящего пучка и (1)2–4 рядов между ребрами, в то время как у *Pilosella* в ребрах с проводящим пучком имеется 2–6 рядов клеток, в ребрах без проводящего пучка и между ребрами – всегда 1 ряд клеток. Заметим, что род *Stenotheca* Monn. (=subgen. *Chionoracium* Sch. Bip.) оказался карпологически сильно гетерогенным. Семянки видов этой группы по морфологическим признакам наиболее близки таковым *Pilosella*, но гистологически представляют собой промежуточный между *Hieracium* и *Pilosella* тип, включающий ряд своеобразных вариантов. К сходным выводам пришли ранее братья Schultz (Schultz, Schultz-Bipontinus, 1862), помещавшие группу *Stenotheca* в род *Pilosella*.

Имеющие более чем столетнюю историю исследования способов размножения в роде *Hieracium* s. l. давно установили различные типы апомиксиса у *Hieracium* и *Pilosella* (см. библиографию в: Петров, 1988; Battaglia, 1991): диплоспорию у *Hieracium*, когда гаметофиты развиваются из материнских клеток зародышевых мешков, и апоспорию у *Pilosella*, когда гаметофиты образуются из соматических клеток зародышевого мешка. Отдельные виды, образующие семена половым путем, имеются как у *Hieracium*, так и у *Pilosella*, но в первом роде апомиктически воспроизводящиеся формы относительно стабильны из-за облигатного характера апомиксиса (Gustafsson, 1946–1947), в то время как у *Pilosella* множество морфо- и цитотипов образуются в результате серий скрещиваний на разных уровнях плоидности, в которых могут участвовать и половые, и апомиктические формы (Gadella, 1987). Различное протекание популяционных процессов у апомиктических форм, резко преобладающих в обоих родах, приводит к неодинаковому «поведению» и, следовательно, эволюционной судьбе морфологически выраженных линий (lineage), составляющих эти роды, что закономерно отражается и в неодинаковой таксономической трактовке этих линий у *Hieracium* и *Pilosella* (см. напр.: Hackman, Sennikov, 1998; Jalas, 1998; Сенников, 2000a). Биологическое своеобразие может рассматриваться как один из важнейших дополнительных доводов в пользу придания группам *Hieracium* и *Pilosella* статуса самостоятельных родов.

### 3. «Микровиды» у *Hieracium* – таксономическая трактовка и критерии вида.

Существуют два подхода к классификации основных таксономических единиц у *Hieracium*. Так, немецкая традиция (напр.: Naegeli, Peter, 1885; Zahn,

1921–1923), появившаяся во время расцвета так называемого «German fasion of classifying» (Rydberg, 1924, цит. по: Юзепчук, 1958), предпочитала оперировать неясно трактуемыми подвидами, группирующимися в объемные сборные, или «базовые» виды. В качестве обоснования этого подхода выдвигалось утверждение, что в такой классификации виды ястребинок будут соответствовать таковым в неапомиктических группах растений (также дискуссия в работах Löve, 1960; Stace, 1998a). Эта точка зрения принимается в некоторых современных монографиях (Gottschlich, Raabe, 1991). Операциональным недостатком данной концепции является неопределенность трактовки таксонов ранга подвида (поскольку этому рангу субъективно уделяется менее тщательное внимание), а также необходимость громоздкой многоуровневой классификации (Sell, West, 1974; Цвелев, 1995).

Со времени выработки биологической концепции вида (Mayr, 1944) категория подвида используется для обозначения не трудноразличимых, «мелких» рас, как в некоторых скандинавских обобщающих работах (Nyman, 1878–1890; Lindberg, 1901), а преимущественно слабо различающихся морфологически географических рас в пределах полиморфного политипического вида, особенно если эти расы гибридизируют при перекрывании ареалов; предполагается, что подвиды – это начальная стадия дифференциации видов (Grant, 1971). Как указал Б. Löve (1960: 141), «the distribution area ... is the only characteristic of the subspecies shared also by many apomictic microspecies». Поэтому для достижения сопоставимости объема таксонов в разных группах и минимального изменения терминологии в номенклатуре Löve предложил ввести категорию «agamospecies» уровня подвида; причем виды в таком случае могли содержать как амфимиктические (subspecies), так и апомиктические (agamospecies) подразделения равного ранга таксономической значимости (отметим, что подобное предложение было впоследствии опубликовано и на русском языке: Завадский, 1966). Здесь нетрудно провести параллель между сборными видами в понимании Löve и видами-агрегатами, концепция которых была предложена двумя годами ранее I. Manton (1958). Она предложила объединять в агрегат «один или несколько первичных, амфимиктических микровидов в комплексе с производными и гибридогенными формами...», развивавшихся под действием сходных историко-климатических факторов. Для апомиктов искусственность объединения таких форм в один вид была показана Е. Hörandl (1998) на примере микровидов *Ranunculus*; на современном уровне знаний мы не можем быть уверены в монофилетичности группировок микровидов, очерченных только на основе морфологического сходства.

Противоположный подход к классификации выражен в работах фенноскандских, британских и «русских» специалистов (напр., Brenner, 1892; Norrlin, 1906; Johansson, 1928; Pugsley, 1948; Юксип, 1960 и другие авторы), исключая ранние работы скандинавских авторов (Dahlstedt, 1890 и др.). Основной единицей классификации здесь является таксономический вид («микровид»), фактически понимаемый как морфологически неделимая, минимально различимая морфологическая единица; ранг подвида использовался только в немногочисленных случаях для наиболее сходных форм, иначе рассматриваемых как синонимы.

Эта концепция принята в настоящее время многими ястребинковедами в Скандинавии (Tyler, 1998), Финляндии (Hackman, 1986), России (Шляков, 1989) и Центральной Европе (Chrtek jun., 1997), а также в родах *Ranunculus* (Marklund, 1961 и др.; Hörandl, 1998) и *Taraxacum* (Kirschner, 1998; Lundevall, Øllgaard, 1999). Практическим недостатком данного подхода является особое положение апомиктических видов среди неапомиктических групп растений и их морфологическая трудноразличимость.

Еще один подход к систематике ястребинок, когда в качестве основных единиц классификации принимаются «крупные» виды, в настоящее время на практике применяется только в случае недостатка информации о «микровидах» как вынужденное и временное решение проблемы (ср. Миняев, 1981; Gavrilova, Šulcs, 1999).

Чтобы принять ту или иную точку зрения на объем и ранг основной (минимальной) единицы классификации, ниже кратко рассмотрены представления о том, что представляет собой природа этой единицы, в соответствии с представлениями о виде, выработанными практикой систематики и представленными в различных концепциях вида.

**3.1. Философские критерии: вид как понятие.** Прежде обсуждения биологической природы вида ястребинок и его характеристик следует определить основные свойства самого понятия «вид». Как и всякое другое, понятие вида характеризуется определенным содержанием – объемом, охватывающим совокупность признаков понятия и распределение элементов представлений, определяющих ценность отдельных признаков для состава понятия. Для образования логически группового понятия вида используется взаимодействие различения и приравнивания; суждения о понятиях и отношения между понятиями всегда сводятся к суждениям о мере тождества и различия между содержаниями понятий, а значит, и между их объемами (Виндельбанд, 1904). Задача практикующего систематика при образовании понятия вида, таким образом, сводится к определению его содержательности (равным образом через совокупность характеристик и простое определение объема через оценку охвата подчиненных субъектов), а также к установлению принципов отношения между такими понятиями, определяемых через свойства содержания понятия и вторично влияющих на его содержание (ср. Любарский, 1996, 1997).

Применение этих принципов имеет следующие следствия: в качестве формально-логического понятия понятие вида является операционально эквивалентным понятиям таксонов любых других рангов (ср. Mishler, Donoghue, 1982; Lidén, Oxelman, 1989; Цвелев, 1995); сравнение с другими таксонами заложено в смысловые границы конкретного выделенного таксона; ранг и объем таксона также являются его сущностными характеристиками. При выделении нового таксона или оценке уже установленного все его характеристики являются взаимосвязанными и должны быть рассмотрены как единое смысловое пространство.

Все указанные характеристики относятся к пониманию вида как класса. Биологический смысл понятия вида как класса выражается в неполной его

интегрированности из-за отсутствия актуального скрещивания как на обширных территориях и при разрывах ареалов, так и в крупных популяциях, а также в дифференциации многих широко распространенных видов на географические расы и различным образом адаптированные к местным условиям метапопуляции (Levin, 2001).

Отметим, что отстаиваемое в концепции биологического вида представление о виде как индивидууме, согласно которому вид как логическое понятие не может являться классом (Ghiselin, 1987; Мауг, 1987), апеллирует к предполагаемой качественной границе между популяционным и надпопуляционным (видовым) уровнем, обнаружение которой в каждом конкретном случае должно быть решающим критерием выделения вида. Как показали многочисленные исследования видов растений последних лет, обнаруживающие более широкое распространение интрогрессивной гибридизации и слабо обособленных биологически, викарирующих рас, такое представление является идеализацией действительности и вид имеет сложную структуру слабо связанных популяций (Levin, 2001). В то же время, другие авторы (Rieseberg, Burke, 2001) указывают на достаточность даже минимального потока генов, связанного с разносом семян растений на дальние расстояния, для интеграции популяций и преодоления дрейфа генов и действия дизруптивного отбора.

Совмещая требования логической операбельности (как формально-логическое понятие) и биологической содержательности (как дескриптор живой природы), помимо указанных выше категорий понятие вида содержит в себе также категорию историчности, описывающую происхождение и эволюционную судьбу сложившегося к настоящему времени таксона. Добавление последней категории к числу ведущих характеристик понятия вида, произведенное в концепции эволюционного вида и принятое в концепции филогенетического вида (Mishler, Brandon, 1987), выводит это понятие за пределы формальной логики и позволяет применять его к самым различным группам организмов, не требуя решающего определения вида ни через совокупность заданных диагностических признаков (как в типологической концепции вида), ни через предустановленную меру общности (в концепции биологического вида). Историчность в данном случае не является темпоральной характеристикой, но указывает на монофилетическое происхождение таксона (группирующий критерий) и его историческую судьбу под действием специфических биологических процессов, обусловивших возникновение и сохранение этого таксона (ранжирующий критерий).

При постоянно возрастающем познании родственных отношений между группами растений самого разного уровня иерархии возникает необходимость более точного отражения наших представлений об эволюционном процессе как составом выделяемых таксонов – эволюционных линий, так и введением большего количества (возможно, неименуемых или неформально именуемых) рангов для более информативного соотношения таксонов в классификации (de Queiroz, 1996). Возможно, после выяснения происхождения конкретных апомиктических микровидов возникнет необходимость изменения их формального таксономического

ранга для уравнивания системы апомиктических и амфимиктических групп, со введением дополнительных рангов согласно предложению Löve (1960). Тем не менее, до детального исследования происхождения апомиктических линий методами молекулярной систематики использование ранга вида для микровидов, занимающих в иерархической системе место амфимиктических видов, является оправданным применением практического метода “флаговой” (т.е. соотносимой только в пределах конкретных эволюционных ветвей) иерархии (Stevens, 2002).

**3.2. Морфологический критерий.** Один из основных и наиболее старых критериев систематики, апеллирующий к концепции морфологического вида. Своеобразие комплекса морфологических признаков (иногда фактически приравниваемое к наличию какого-либо маркерного признака) обычно характеризует вид в практике систематиков; это предполагает наличие разрыва в морфологическом континууме, соответствующем границе между видами. Практика применения этого критерия в истории систематики вела к признанию все более дробных единиц с уменьшением их объема и величины гиагуса. Такая «эволюция» основной таксономической единицы есть прямое следствие применения типологической концепции вида, в которой морфологический критерий является ведущим. В этой концепции вид – минимальная устойчивая единица, различимая на практике (Cronquist, 1978, цит. по: Mayr, 1987).

Как и всем морфологически характеризваемым таксонам, микровиду у апомиктов присущ определенный архетип – образ общности, абстрагируемый из совокупности признаков с учетом их изменчивости и полиморфизма (Любарский, 1996). Фенотипическая изменчивость отдельных признаков выявляется сравнительно-морфологическим анализом особей, принадлежащих к одному клону, что облегчается разнообразием признаков ястребинок, доступностью этих признаков для изучения и нередкой многочисленностью особей в предположительно одноклоновых поселениях. Как показывает наше изучение морфологии ястребинок Фенноскандии и прилежащих регионов, наиболее вариабельными в пределах клона оказываются признаки формы листьев. Но изменчивость многих широко распространенных микровидов, традиционно выделяемых ястребинковедами Фенноскандии (*H. patale* Norrl. (incl. *H. distractum* Norrl.), *H. lepidoides* (Johanss. ex Dahlst.) Brenn., *H. ravidum* Brenn. (= *H. galbanum* (Dahlst.) Brenn.), *H. prolixum* Norrl. (incl. *H. caesitium* (Norrl.) Brenn.), *H. diaphanoides* Lindeb. и др.) позволяет предположить, что они достоверно состоят из более чем одного клона, что выражается в заметной изменчивости формы листьев, степени опушенности листьев и листочков обертки, а также окраски рылец при сохранении константности ряда прочих признаков. Такие виды могут образовывать локальные или региональные «расы», различимые при попарном сравнении по небольшим отклонениям в немногочисленных признаках, но при сопоставлении признаков более чем 5 клонов эти отличия сливаются и не позволяют выделять дискретные единицы, равноценные прочим микровидам. Таким образом, для характеристики микровида наиболее важно проведение анализа изменчивости и полиморфизма морфологических признаков, выявляющего общие и инвариантные признаки,

формирующие архетип и интегрирующие представление о конкретном виде как морфологической системе, в то время как анализ различий, всегда являющийся психологически и методологически первичным (Молчанов, 1992), может служить лишь начальным руководством для интуиции систематика.

**3.3. Географическое распространение.** Характер географического распространения особей, обладающих определенным выраженным комплексом морфологических признаков, является одним из наиболее старых критериев при установлении нового таксона (Комаров, 1940; Юзепчук, 1958; Завадский, 1968). Общность более или менее целостного ареала признается одним из важнейших свойств, разделяемых особями одного вида. Как и в родах с половым размножением, в применении к апомиктам критерий географического распространения является отчасти группирующим, отчасти ранжирующим, позволяя уверенно объединять схожие формы на едином ареале и дисквалифицировать (*disregard*) локальные морфотипы и случайные отклонения, а также многочисленные узкоареальные морфологически очерчиваемые «расы».

Применение географического критерия в качестве ранжирующего введено в практику систематики рода *Rubus* (Weber, 1981, 1996, 1999), где многочисленные локальные морфотипы-клоны, по-видимому, образовались как результат расщепления и хромосомных перестроек при недавней гибридации. Для практического решения проблемы классификации апомиктических морфотипов *Rubus* H. Weber предложил не рассматривать в качестве самостоятельных таксонов расы с диаметром ареала менее 20 км, для которых предполагается использовать предварительные названия, не требующие валидации. Такое решение проблемы таксономической значимости морфотипа в настоящее время было отвергнуто в исследованиях лютиков (Hörandl, 1998), где постулируется, что отдельные обособленные микровиды могут занимать очень ограниченную территорию.

Географический критерий не является универсальным в практике систематики; так, его применение невозможно при таксономической классификации заносных видов облигатных апомиктов, ареал которых остается неизвестным (Nylander, 1943; Marklund, 1964; Railonsala, 1976).

В отдельных случаях применение этого критерия в неформализованном виде к уже выделенным морфолого-географическим отдельностям ведет к установлению более четко очерченных (и достаточно однородных) таксонов. Так, локальный морфотип *Hieracium petiolatum* Brenn. (описан с о. Гогланд) квалифицирован нами как форма *H. silenii* (Norrl.) Norrl. с более волосистыми листочками обертки, с характерной для последнего белоопушенной каймой по краю листочков (Сенников, 2000а). Также нами не придается никакого таксономического значения формам со звездчатыми волосками на листочках обертки и без них у *H. plumbeum* Blytt et Fr. (= *H. caesium* sensu Dahlst.), поскольку последняя форма встречается редко и спорадически в различных частях общего ареала *H. plumbeum*. Могут быть объединены и формы с большим или меньшим количеством звездчатых и железистых волосков на листочках обертки и ножках корзинок у *H. krylovii* Nevski ex Schljak., в изобилии встречающегося на Урале,

поскольку этот полиморфный вид, как и прочие виды секции *Aestiva* (Juxip ex Schljak.) Sennik., имеет предположительно гибридное происхождение, и на Урале, возможно, гибридизация происходила в относительно недавнее время *in situ* с сохранением «веера» образовавшихся форм, достаточно сходных, чтобы быть признанными за один таксон (Сенников, 1999б). По-видимому, не заслуживают признания соединенные нами ранее (Hackman, Sennikov, 1998) формы *H. prolixum* Norrl. (основной ареал – Норвегия, Швеция, Аландские о-ва) и *H. caesitium* (Norrl.) Brenn. (= *H. christianense* (Dahlst.) Dahlst.) (основной ареал – Норвегия, Швеция, Финляндия, страны Балтии, Белоруссия, Россия), различающиеся степенью опушения листочков обертки звездчатыми волосками и соотношением количества простых и железистых волосков на них и рассеянно встречающиеся далеко за пределами своих постулированных ареалов.

У некоторых видов секции *Hieracium* встречаются мелкокорзиночные формы как единичные или узкорегionalные девиации (фенноскандский вид *H. basifolium* (Fr. ex Almq.) Lönnr. и его мелкокорзиночный вариант в центральной и южной Финляндии *H. imitans* Brenn.; аналогичные формы *H. vulgatum* Fr. и *H. parvuliceps* Brenn.), иногда занимающие довольно широкий ареал (*H. distractum* Norrl. в южной Финляндии и бореальной и гемибореальной зонах Восточной Европы, но также единично в Швеции, и мелкокорзиночный *H. patale* Norrl. в Швеции и на Аландских островах, но рассеянно – в центральной Финляндии). Другой пример пары видов, отличающихся по величине корзинок и сопряженной с ней длине опушения листочков обертки – произрастающий в Швеции и западной Балтии крупнокорзиночный вид *H. ornatum* и обитающий в Финляндии и прилегающих областях России вид с корзинками средней величины *H. silenii* (Norrl.) Norrl., являющиеся строгими викариантами и рассматриваемые нами как самостоятельные виды. В этом случае географический критерий оказывается полезным для дополнительного разграничения форм, неоднозначно трактуемых морфологически.

Ареалы выделяемых нами микровидов *Hieracium* чрезвычайно различны. В качестве минимальных (большинство известных нам локальных рас заслуживает помещения в синонимику) можно указать ареалы узкоареального *H. pinegense* Sennik. (до 50 км в диам.?), юго-восточно-финляндского *H. crispulum* Norrl. (около 300 км в диам.) и балтийского *H. submarginellum* (Zahn) Juxip ex Schljak. (около 500 км в диам.), примеры крупных ареалов – фенноскандско-восточноевропейский *H. prolixum* (2500 км в диам.), очень крупных ареалов – общеевропейский *H. diaphanoides* Lindeb. (до 4000 км). Таким образом, величина ареала у «микровидов» *Hieracium* не является определяющим признаком при разграничении видов.

**3.4. Объем и единство основного таксона.** Принципы объединения особей в один таксон составляют группирующий компонент концепции вида, выделенный в работах по концепции филогенетического вида (Donoghue, 1985; Mishler, Brandon, 1987; Mishler, Budd, 1990). Микровиды ястребинок состоят из апомиктических клонов или группы клонов, и важнейшей проблемой систематики

в этой концепции является установление количества клонов (либо морфотипов), которые содержит конкретный микровид. Морфологически единство выделяемой таксономической группировки определяется целостностью ее архетипа (Любарский, 1996), составляемого с учетом реальных и потенциальных возможностей изменчивости, и сведением полиморфизма внутри выделяемого таксона к минимуму, определяемому биологическими особенностями конкретных рассматриваемых групп.

В соответствии с принципом монофилетичности выделяемых таксонов первичные диплоиды и производные от них негибридогенные полиплоидные формы также могут быть объединены в один (микро)вид, как это принято в систематике *Pilosella* (Gadella, 1991) и отдельных секций *Hieracium* (Chrtek jun., 1997). Морфологическая однородность и своеобразие микровида предположительно указывают на его монофилетическое происхождение, насколько принцип строгой монофилии может быть применен к таксонам вообще (Mishler, Budd, 1990; Rieseberg, Brouillet, 1994).

Биологическая концепция вида, указывающая на актуальную или потенциальную возможность скрещивания особей в качестве основного группирующего критерия (Donoghue, 1985; Mishler, Brandon, 1987), имела множество сторонников, разрабатывавших теоретические аспекты проблемы вида в последние 60 лет (Mayr, 1944; Юзепчук, 1958; Löve, 1960; Завадский, 1968; Ghiselin, 1987; Mayr, 1987). Поскольку актуального скрещивания у облигатных апомиктов фактически не происходит, применение концепции биологического вида и ее критериев оказывается невозможным как к апомиктам, так и к сборным видам апомиктов (Hörandl, 1998). При отсутствии скрещивания как одного из наиболее важных интегрирующих вид процессов (Кашин, Куприянов, 1993) к интегрирующим механизмам могут быть отнесены стабилизирующий отбор (Шмальгаузен, 1968), действующий на микровиды апомиктов при наличии изменчивости, вызванной фенетической пластичностью особей и возможностью генных изменений, а также единство нормы реакции на сходные экологические условия и канализованный, четко ограниченный спектр возможных реализаций генотипа в морфотипе (Mishler, Brandon, 1987; Северцов и др., 1993). Таким образом, морфогенетические взаимодействия обеспечивают интеграцию (cohesion по терминологии Mishler) микровидов и в отсутствие возможностей скрещивания, что позволяет признать микровиды реальными биологическими единицами, а не только формально-логическими группировками.

### **3.5. Историческая судьба и онтологический статус микровидов.**

Из предыдущих пунктов обсуждения следует, что апомиктический микровид состоит из особей одного клона или достаточно однородного набора клонов. Как предполагается многими исследователями (Gustafsson, 1946–1947; Chrtek jun., 1997; Hörandl, 1998), гибридизация является одним из основных способов возникновения апомиктических клонов. Другими способами могут быть частичный кроссинговер (Rosenberg, 1927) и различные мутации, увеличивающие изменчивость внутри микровида и превращающие его в систему клонов, расселяю-

щихся на большие территории. Последние исследования генетического полиморфизма микровидов ястребинок группы *Alpina* s. l. (Shi et al., 1996) показали как молекулярную инвариантность отдельных микровидов (достаточно широко распространенный *H. holosericeum* Backh.), так и наличие 2–3 молекулярных и хромосомных рас в пределах довольно узко распространенных видов (*H. calenduliflorum* Backh., *H. tenuifrons* P.D. Sell et C. West). К сожалению, у нас не было возможности оценить, насколько значимы морфологические различия между такими расами; не исключено, что эти виды являются сборными и должны быть разделены. Известные нам микровиды секции *Aestiva*, также происходящей, как и группа *Alpina* s. l. excl. typo, от межгрупповой гибридизации, охватывают значительное количество локальных или узкорегиональных морфотипов, предположительно отражающих полиморфизм результата акта гибридизации. Особенно велико разнообразие морфотипов в горных районах, где половые формы могли сохраняться до последнего оледенения или (как у *H. alpinum* L. в Восточных Карпатах (Chrtek jun., 1997)) сохраняются и сейчас. На основании критерия общности эволюционной судьбы, предложенного в концепции эволюционного вида (Simpson, 1951; Wiley, 1978), я склонен рассматривать морфотипы как принадлежащие к одному микровиду, если такой микровид достаточно интегрирован ясно выраженной совокупностью общих морфологических признаков, общим ареалом и предположительно общей эволюционной судьбой. В качестве примера можно указать полиморфные виды *H. krylovii* и *H. reticulatum* (Lindeb.) Lindeb. (= *H. pruiniiferum* (Norrl.) Norrl.) (Сенников, 1999б), сильно варьирующие на Урале и в Русской Карелии по форме листьев и количеству железистых волосков на листочках оберток и ножках корзинок. Разделение этих видов на «мелкие» расы может привести к «распадению» их на множество локальных клонов, которым прежде не придавали значения даже в скандинавской традиции. Тем не менее, нельзя исключить возможность дальнейшего разделения этих видов при накоплении репрезентативного материала, показывающего самостоятельность некоторых форм.

Из последовательного применения критерия эволюционной судьбы может следовать принципиальное возражение против таксономического различения апомиктических микровидов в ранге вида. Некоторые исследователи ставят под сомнение возможность существования облигатного апомиксиса как биологического явления, полагая, что образование нередуцированных зародышевых мешков является специфическим ответом растений на стрессовые природные условия (б. ч. «факультативный» апомиксис: Петров, 1988) или адаптацией к переживанию нестабильной фазы формообразования посредством межвидовой (отдаленной) гибридизации и крупных, немейотических хромосомных перестроек, ускоряющей или даже позволяющей осуществлять синтезогенез (Кашин, 1998, 2000). Переход от амфимиктического способа размножения к апомиктическому и наоборот предполагается обычным течением эволюционного процесса (Кашин, Куприянов, 1993), а апомиктические отдельности – эфемерным этапом стабилизации вида. На наш взгляд, даже если такая гипотеза является справедливой,

величина ареалов микровидов «облигатных» апомиктов показывает, что они имеют особую эволюционную судьбу, исторически достаточно долгую для придания им видового статуса. Как показывают современная эволюция рода *Pilosella*, в котором практически отсутствуют генетические препятствия для межвидовой гибридизации, и обилие современных гибридов и «промежуточных», предположительно гибридогенных форм в районах распространения первичных, диплоидных видов *Hieracium* (Merxmüller, 1975), основным источником широкой изменчивости и, возможно, распространения апомиксиса в *Hieracium* s. l. была межвидовая гибридизация. Образовавшиеся гибриды занимали множество новых экологических ниш и территорий, особенно при отступлении ледника в позднем плейстоцене – голоцене, что, несомненно, способствовало временному успешному расселению представителей рода на широком ареале. Обнаружение реликтовых видов апомиктических *Taraxacum* в Скандинавии (Dahlstedt, 1928) и достаточно далеко оторванных от основного ареала, предположительно реликтовых местонахождений микровидов *Hieracium* на Северо-Западе европейской части России (Сенников, 2000а, б) скорее подтверждает распространенную точку зрения, что «облигатно» апомиктические формы имеют лишь временное преимущество и исчезают с отдельных территорий или с лица Земли при существенных климатических изменениях, которые неоднократно происходили в голоцене (ср. Грант, 1984). Тем не менее, ни сравнительная краткость существования, ни уязвимость апомиктических таксонов не являются препятствием к признанию их в качестве таксономических видов как из-за обсуждавшейся выше невозможности их объединения с какими-либо «крупными» видами, так и потому, что те же процессы так же эффективно действуют и на многие другие виды, которые нередко в кратчайшие сроки радикально сокращают ареалы и остаются во флоре в качестве реликтов каких-либо климатических эпох (Гроссет, 1967).

**3.6. Философско-психологический аспект проблемы вида.** Рассматривая и классифицируя биологические объекты, при стремлении к наибольшей «объективности» мы не можем избавиться от субъективных факторов, привносимых в теорию со стороны исследователя. Биологическая систематика с неизбежностью является синтетической биолого-исторической наукой, вынужденной вновь и вновь возвращаться к слову и букве текстов, стоящих у истоков науки. Как заметил Ж.-П. Сартр (1994: 38), «экспериментатор составляет часть экспериментальной системы» и должен быть изучаем вместе с таковой. Поле исследования лежит в двух пересекающихся, но самостоятельных плоскостях: биологического объекта или, вернее, представления конкретного исследователя об этом объекте (включая как фактологию, так и концептуальный аппарат), и суммы всех текстов, относящихся к разработке представлений об объекте прежними авторами. Упорядочение описания и именованя объекта требует ассимиляции этих плоскостей с выработкой новых представлений о действительности.

Объектную и историческую плоскости исследования объединяют знаки, указывающие на объект, несущие признаки соотнесенности объектов, воплощающие в себе новую, переработанную исследователем сущность его представ-

ления об объекте. Предельным выражением искусственного знака является имя. Как и все знаки, имя многомерно; взятое в форме обозначения, оно не несет иного смысла, кроме при-вносимого выговаривающим (пишущим) это имя, что легко приводит к разногласиям в понимании именуемого. Взятое в полной форме, имя несет в себе исторический контекст эпохи, в которую оно было впервые выговорено (или позднее – интерпретировано), стиль и традиции, которых придерживался его автор (что особенно важно для таксономии, где имена не только должны жестко фиксироваться смыслом означаемого, но и несут признаки авторства, указывающего на исторический пласт содержания имени), а также многие последующие интерпретаторы. Передача от исследователя к исследователю обретаемого смысла возможна лишь при посредстве знаков, что неизбежно диктуется изолированностью единичного сознания (Гуссерль, 1999); относительная точность восприятия обеспечивается только доброй волей воспринимающего и общностью парадигм, в рамках которых происходит творчество исследователей (Молчанов, 1992), т. е. глубоким изучением предшествующих традиций, «вживанием» в них, в стили, язык, способы существования и коммуникации. До тех пор, пока биологическая систематика не является полностью формализованным полем деятельности и включает в себя область номенклатуры, в значительной степени базирующуюся на принципе приоритета, подобная искусству дешифровка знаков, посылаемых объектом и оставляемых исследователями, останется основной деятельностью практикующего систематика, таким образом сочетающего в себе обязанности биолога, историко-библиографа, философа и музейного хранителя.

История систематики является рабочим материалом не только для исследователя-систематика, но и психолога, иногда желательного для объяснения причин, приведших к написанию тех или иных работ, созданию всего творческого наследия исследователя и даже формированию научных школ. Для характеристики систематики очень важно понятие стиля, обозначающее сущность общности в пределах какой-либо группы феноменов (Любарский, 1996; Делез, 1999). Стилем будет являться наделенный чертами специфичности образ общности особей, характеризующий естественный таксон любого ранга, а также группы, искусственно выделяемые на основании общности параллельно или независимо возникших признаков (парафилетические и искусственные группировки); стилем также является совокупность черт и подходов, характеризующих (творческие) личности и (творческие) процессы; на протяжении времени существования личности или общества формируется индивидуальный стиль, выявляющий общность в различиях, связанных с темпоральными структурами. Все многообразие стилей, сливающееся в некотором моменте в определенной личности исследователя, вкладывается в понятие, означаемое именем; это значит, что дешифровка конкретного понятия полностью восходит к работам и личности исследователя, который ввел или интерпретировал это имя. После такой дешифровки имя ассимилируется в новом смысловом контексте и вводится в новый оборот.

В применении к систематике *Hieracium* мы можем попытаться интерпретировать причины, приведшие исследователей ястребинок Фенноскандии и Балтии к искусственному «умножению сущностей сверх необходимости» («бритва Оккама»), т.е. к излишнему описанию многочисленных «видов». Последняя «Флора Финляндии», не учитывавшая микровиды, насчитывала 17 видов ястребинок (Saetan, Saetan, 1866). Классические работы лихенолога и флориста J.P. Norrlin и натуралиста М. Brenner впервые выявили разнообразие «микровидов» *Hieracium* Финляндии. Оба автора основывали свои труды на обширном оригинальном материале, собранном на единой территории, но подходы к изучению видов были принципиально различными. Norrlin развивался как академический ученый; его первые работы положили основу флористического изучения Карелии и ботанического района *Tavastia australis*, где находился дом его родителей. Основными работами по систематике *Hieracium* s. l. у Norrlin были монография рода *Pilosella* Финляндии (Norrin, 1884a, с дополнениями 1895a) и таксономические обработки *Hieracium* для «Флоры Финляндии» (Norrin, 1884b, 1889, 1895b, 1899, 1906). Эти работы были «иллюстрированы» двумя сериями эксикат (Norrin, 1884–1894, 1888–1912). Обработки ястребинок у Norrlin были написаны по коллекциям, собранным самим автором и многочисленными флористами и ботаниками-любителями: A.J. Mela, Th. Saetan, J. Montell, A.J. Silfvenius, L. Högman-Wexell, I.O. Bergroth, E. Wainio, Hj. Hjelt, K. Collan, J. Pekkarinen и др. Знание видов со всей территории Восточной Фенноскандии обеспечило относительную стабильность номенклатуры и таксономической трактовки видов в работах Norrlin. Принимаемые им виды, как правило, имели широкое распространение; многие из них могут быть приняты за естественные таксоны. Исключением являются работы Norrlin позднего периода с большим количеством описаний локальных видов (Norrin, 1904, 1912). Многочисленные работы Brenner (23 статьи содержат номенклатурные новинки в роде *Hieracium*, описаны 300 новых видов: Sennikov, 2002) представляют собой обработки почти исключительно собственных гербарных коллекций, представляющих флору локальных территорий или немногих отдельных провинций; каждая обработка содержала многочисленные диагнозы новых, нередко локальных видов, не сводившихся в систему. Интересно отметить, что не только гербарные коллекции Brenner и Norrlin были разобщены и практически не были просмотрены «конкурентами», но также очень немногие описываемые виды учитывались в работах другого автора. Из-за отсутствия упоминаний во «Флорах» и флористических списках, где гербарные материалы идентифицировались только Norrlin, почти все названия, данные Brenner, были забыты. К сожалению, многие из них имеют приоритет и должны заменить известные, но более поздние названия Norrlin.

Переоценка видового разнообразия ястребинок Финляндии, вызвавшаяся в около 1000 названий видов, описанных в работах финских авторов, происходит не только от «издержек» периода первоначального накопления гербарного материала, когда изменчивость видов изучена еще недостаточно, и «конкуренции» между двумя известными знатоками финских *Hieracium*. По традиции конца

XIX – начала XX веков некоторые апомиктические группы растений (*Hieracium*, *Pilosella*, *Taraxacum*) изучались как единый биологический феномен. Norrlin начал изучение ястребинок с рода *Pilosella*, в котором многочисленные морфотипы, происходящие от гибридизации одних и тех же видов, он рассматривал как самостоятельные виды. Морфотипы *Hieracium* и *Pilosella* считали равноценными также Brenner и Н. Dahlstedt. Кроме того, Brenner и Dahlstedt посвятили много времени систематике рода *Taraxacum*, микровиды которого имеют совершенно иные биологические особенности, изменчивость и характер распространения. По-видимому, многие клоны *Hieracium*, уклоняющиеся по форме листьев, были описаны Brenner в качестве самостоятельных видов под влиянием изучения изменчивости микровидов *Taraxacum*, у которых форма листьев является более стабильным диагностическим признаком.

#### 4. Концепция вида у ястребинок

**4.1. Объем и ранг таксономических единиц у *Hieracium* s. str.** С отказом от применения категории подвида и особых таксономических единиц для апомиктов, использование ранга вида в качестве основного таксона представляется удобным и биологически оправданным для обозначения микровидов, являющихся достаточно стабильными и определенными единицами классификации. Гипотетическая или фактическая (Shi et al., 1996) немногочисленность генотипов, охватываемых такими видами, не является основанием для отрицания видового статуса таксона (Kirschner, 1998), поскольку виды нередко различаются несколькими генами или генными комплексами (Levin, 2001), и нередко компенсируется широким расселением этих видов и достаточной многочисленностью особей, составляющих вид. Кроме того, микровиды разделяют многие основные признаки вида: морфологическую, географическую, экологическую и историческую определенность и своеобразие, а также обособленность друг от друга. Различие в объеме амфимиктических и апомиктических видов едва ли может быть аргументом против сохранения за последними статуса вида, поскольку внутривидовое разнообразие (как количество популяций, так и генотипов) может быть принципиально различным в зависимости от исторического пути, пройденного конкретным видом.

Я согласен с Н.Н. Цвелевым (1995), что едва ли может быть выработано исчерпывающее (дескриптивное) определение вида, поскольку виды естественным образом являются различными из-за различности процессов, приводящих к обособлению оригинальных надорганизменных систем высокого уровня – видообразованию, даже в пределах нескольких секций одного и того же рода. Поэтому для выработки концепции вида в каждой конкретной группе требуется изучение не только наблюдаемых параметров системы, характеризующих вид как паттерн, но, по возможности, также и процессов, приведших к становлению такой системы и изменяющих ее (ср. «важность» процессов, на которой основано определение вида у Mishler, Budd, 1990).

Применимыми к таксонам разных рангов являются определения вида,

основанные на указании его общих признаков и свойств и изолирующих барьеров (Тахтаджян, 1955, 1984). Несмотря на высказанную претензию на концептуальную универсальность, только к операциональным могут быть отнесены и современные попытки возрождения типологической концепции вида на основе фенетической кладистики (Nixon, Wheeler, 1990; Baum, Donoghue, 1995). Таким образом, представляется оправданной характеристика вида через генеалогическую общность и особую историческую судьбу наиболее тесно интегрированного таксона (Mishler, Brandon, 1987).

Используя определение вида в концепции филогенетического вида (Mishler, Brandon, 1987), мы принимаем следующую формулировку, пригодную и для апомиктических микровидов *Hieracium*:

Вид – минимальная эволюционная линия, генеалогически обособленная и отличимая от себе подобных, включающая в себя всех потомков основателя (основателей) этой линии, разделяющих ее историческую судьбу.

В таком определении вид является совокупностью популяций или апомиктических линий, являющихся непосредственным материалом микроэволюции; имеющих особую и общую историю, приводящую к образованию и развитию устойчивого своеобразного комплекса характерных свойств, которые позволяют этим популяциям (линиям) актуально объединяться в половом процессе или потенциально – в схожем ответе на одинаковые условия обитания, а также быть отграниченными от прочих аналогичных систем организмов; имеющих единое происхождение (либо от одного основателя или локального процесса, либо от тождественных процессов на основе однородного материала – того же самого предкового таксона/таксонов). Вид – это минимальный основной таксон (Цвелев, 1995) с максимальным уровнем охвата (inclusiveness) элементарных эволюционных процессов на общей основе. Ни количество генетических отличий (Rieseberg, Burke, 2001), ни характеристика морфологического и географического своеобразия (это дескриптивный признак уже выделенного таксона), будучи лишь маркерами эволюционных процессов самого разного уровня и направления, сами по себе не могут определять вид и служить критериями его выделения (Скворцов, 1971). Равным образом не существует критериев определения таксономической значимости и таксономического ранга отдельных признаков – ни как произвольно выхваченных элементов образа, ни как соотнесенных с биологическим смыслом наблюдаемого («естественно вычлененных») меронов; понятие о ранжированности признаков утвердилось в кантианском течении немецкой философской школы в систематике на рубеже 19 и 20 веков и приводило к построению сильно формализованных систем, нередко далеких от биологической реальности.

Вид – это естественная природная структура, а не продукт ментальной деятельности, каковым всегда останется понятие вида. Но поскольку единицами эволюции являются популяции (макропопуляции), актуально не связанные друг с другом и, таким образом, способные к различному специфическому ответу на разное воздействие окружающей среды (Levin, 2001), который может привести к возникновению новых, особых таксонов, применение ранжирующего критерия

для образования понятия конкретного вида (с соответствующей «субъективностью» суждения) оказывается неизбежным (Mishler, Brandon, 1987; Любарский, 1991).

Отметим, что в связи с существующей в пределах апомиктических микровидов *Hieracium* изменчивостью возможно выделение внутривидовых таксонов, чтобы отметить наиболее примечательные морфологические формы. Как для локальных рас, так и для аберрантов лучше всего подходит ранг разновидности, показывающий их неустойчивое положение в природе и подчеркивающий их факультативное значение для таксономии как достаточно формально выделяемых вспомогательных таксонов.

Концепция микровидов неприменима к широко распространенному во внетропической зоне Северного полушария и занимающему множество разнообразных местообитаний полиморфному виду *H. umbellatum* L., в популяциях которого резко преобладает амфимиктический способ размножения. Этот вид интегрирован актуальным скрещиванием особей, что можно проследить на более или менее постепенном переходе морфологических признаков в наблюдавшемся мной на Карельском перешейке в Ленинградской области ряду широколистных (*H. latifolium* Juxip, non Link = *H. umbellatum* s. str.) – узколистных (*H. filifolium* Juxip) форм, имеющих локальную экологическую приуроченность и, по-видимому, политопное происхождение. Фактически только в русской традиции (Юксип, 1959; Ёксип, 1961; Шляков, 1966, 1989; Gavrilova, Šulcs, 1999) данные формы рассматривались как виды, в то время как в финской, скандинавской и старой французской литературе лишь единичные, сильно уклоняющиеся морфотипы были описаны в ранге вида. Большинство исследователей (напр., Zahn, 1921–1923) принимали *H. umbellatum* как один вид, состоящий из ряда подвидов и множества разновидностей и форм; такая классификация оправдана морфологически и обоснована биологически. Заметим, что *H. umbellatum* рассматривается как классический пример широко распространенного вида, полиморфизм которого связан с освоением разнообразных условий существования (Turesson, 1922). Наиболее приемлемым рангом для классификации экотипов в пределах полиморфного вида *H. umbellatum* нам представляется ранг разновидности, причем разновидность может быть, вслед за Шляковым (1979: 17), определена как «морфологически выраженное проявление географической изменчивости» благодаря определенной географической упорядоченности характерных для произрастания отдельных форм экотопов.

Применение таксономических категорий надвидового ранга в роде *Hieracium* вызывает мало разногласий и принципиальных сложностей, но на некоторые из них стоит обратить особое внимание.

Группировки основных таксономических единиц (видов или подвидов, в зависимости от принимаемой конкретным автором концепции) низших рангов рассматривались у *Hieracium* двояко, что связано с принятой в работах Zahn политипической концепцией вида. Zahn (1921–1923) объединял подвиды в достаточно узко очерченные группы (grex) в пределах огромных (многие из сотен

подвидов) «сборных» видов. В дальнейшем большинство исследователей, принимавших монотипическую концепцию вида (напр., Sell, West, 1976; Шляков, 1967, 1989), вслед за D.H. Valentine и V.H. Heywood (1961) группировали апомиктические микровиды по морфологическому сходству в предположительно соответствующие «крупным» видам агрегаты. Объем таких достаточно формальных агрегатов во многих случаях соответствовал видам в работах Zahn и отличался от первоначального предложения Manton (1958) объединять в агрегат несколько гибридирующих амфимиктических рас и их апомиктических производных. Номенклатура агрегатов Heywood, являвшихся согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (МКБН: Greuter et al., 2000) неформальными группировками, не требовала валидации особого названия. Особый подход применил А. Юксип (1960), который группировал апомиктические виды по теснейшему морфологическому сходству в циклы (cyclus), концептуально соответствовавшие грех у Zahn. Циклы были формальными таксонами согласно МКБН (ст. 2.1, 4.3), но их названия остались невалидизированными, поскольку сопровождалась только русским описанием.

Ранг ряда (series) применялся в систематике *Hieracium* только дважды. Впервые он употреблялся Fries (1848, 1862) для названий внутриродовых таксонов наивысшего ранга, что было технически корректно (Garland, 1990) согласно современному МКБН. В последние годы ранг серии был применен P.D. Sell и C. West (1974, 1975) как замена общепринятого в 19–20 столетиях секционного ранга для основной группировки «крупных» видов *Hieracium*, поскольку, как пояснил J.E. Dandy (цит. по: Sell, West, 1974: 243), секции у апомиктов «являются группировками микровидов и не соответствуют таковым, обычно различаемым в других родах».

Попытка пересмотра ранга основной группировки видов, предпринятая Sell и West, не нашла последователей и ее ранг в настоящее время достаточно прочно утвердился секционным (Stace, 1998b). Иногда в пределах секций выделяются подсекции (Юксип, 1960; Шляков, 1989), которые соответствуют наиболее тесным группировкам микровидов и либо не заслуживают обособления (ср. Юксип, 1960), либо более соответствуют рядам в формальном понимании этого ранга как наименьшей значимой группировки видов (ср. Шляков, 1989). Отметим, что современную, очень жестко понимаемую номенклатуру сильно осложняет общепринятая в 19 веке, особенно среди французских авторов (напр., Boissier, 1875), понимать секции как буквально «срезы» ветвей родов самого разного ранга и объема, что приводило к выделению секций нескольких (до трех) уровней (напр., Arvet-Touvet, 1880), имеющих неясный статус согласно современному МКБН.

**4.2. Объем и ранг таксономических единиц у *Pilosella*.** До недавнего времени микровиды *Pilosella* выделялись по тем же принципам и морфологическим признакам, как и в роде *Hieracium* (ср. Шляков, 1989). При таком подходе на узкой территории обнаруживались десятки микровидов одного агрегата, нередко произрастающие совместно и отличающиеся небольшими изменениями признаков. Но поскольку в роде *Pilosella* не существует облигатного

апомиксиса (обычно в пределах одной корзинки в определенной пропорции развиваются как апомиктические, так и амфимиктические зародышевые мешки) и только отдельные клоны (несбалансированные гибриды: Gadella, 1991) переходят к устойчивому строго апомиктическому воспроизводству, популяции видов *Pilosella* оказываются интегрированы актуальным скрещиванием; кроме того, в пределах рода *Pilosella* (как, по-видимому, и *Hieracium*) в настоящее время существует практически безграничная гибридизация между произрастающими совместно амфимиктическими видами, с образованием фертильных гибридов и дальнейших интрогрессантов. В настоящее время на Северо-Западе (по личным наблюдениям в природе) среди обнаруживаемых особей *Pilosella*, особенно в антропогенных местообитаниях, соотношение гибридных и негибридных особей не менее чем равное или гибриды численно преобладают. Многие интрогрессанты были описаны как подвиды «крупных» видов, иногда с примечанием, что они уклоняются к другим видам (Naegeli, Peter, 1885). Биологическая обоснованность отделения таких «уклоняющихся» форм и объединения прочих в более крупные виды без выделения микровидов достаточно очевидна при применении принципа монофилетичности выделяемых таксонов (Сенников, 1995).

По-видимому, в свете современных данных о популяционных процессах и характере апомиксиса у видов *Pilosella* все попытки пренебречь обширностью современной гибридизации в этом роде (Tyler, 2001) следует считать предвзятыми крайностями. Определенные методологические сложности представляет трактовка конкретных гибридных форм, поскольку морфологические признаки гибридов занимают все возможное поле между исходными родительскими видами, как бы далеки они ни были, и ярко выраженные отличия гибридов, уклоняющихся в стороны разных родителей (вплоть до почти полного совпадения по большинству признаков, кроме опушения и цвета рылец), приводят исследователей (Шляков, 1989) к установлению разных видов, даже если происхождение таких форм определено известно. Как подчеркивалось нами ранее (Сенников, 2000в), такая трактовка является биологически неоправданной и формально противоречит МКБН, требующему (ст. Н 4.1) установления только одного таксона для всех гибридных потомков от скрещивания представителей одних и тех же таксонов (если только такие гибриды не становятся особыми таксонами, имеющими своеобразную эволюционную судьбу, что в случае с *Pilosella* с очевидностью не происходит). В пределах очерченных по единству происхождения гибридогенных видов при необходимости могут быть выделены (ст. Н 12.1) подчиненные таксоны низших уровней, предпочтительно (в соответствии с биологическим смыслом отражения неустоявшейся фактически внутривидовой изменчивости, несмотря на масштаб различий) ранга разновидности.

Секции у *Pilosella* трактуются весьма узко и более соответствуют рядам в других родах цветковых растений. Тем не менее, до построения филогенетической системы этого рода узко понимаемые секционные подразделения являются удобными единицами классификации; в противном случае надвидовые группировки могут не применяться совсем (Николаев, 1989).

## ЛИТЕРАТУРА

- Баркалов В.Ю.** Роды Ястребинка – *Hieracium* L., Гладковник – *Hololeion* Kitam., Ястребиночка – *Pilosella* Hill, Узкоячейник – *Stenotheca* Monn. // *Харкевич С.С.* (ред.). Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – СПб.: Наука, 1992. – Т. 6. – С. 321–326.
- Виндельбанд В.** Система категорий // *Виндельбанд В.* Прелюдии. Философские статьи и речи. – СПб., 1904. – С. 334–350.
- Грант В.** Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – 528 с.
- Гроссет Г.Э.** Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.*, 1967. – Т. 72, вып. 5. – С. 47–76.
- Гуссерль Э.** Идеи к чистой феноменологии и феноменологической философии. Т. 1. Общее введение в чистую феноменологию. – М.: Дом интеллектуальной книги, 1999. – 336 с.
- Делез Ж.** Марсель Пруст и знаки. Статьи. – СПб.: Лаборатория метафизических исследований философского факультета СПбГУ; Алетейя, 1999. – 190 с.
- Завадский К.М.** Проблема вида у апомиктических растений // *Совещание по проблемам апомиксиса у растений (21–24 июня 1966 года). Тезисы докладов.* – Саратов: изд-во Саратовского ун-та, 1966. – С. 17–20.
- Завадский К.М.** Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968. – 396 с.
- Кашин А.С.** Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // *Журн. общ. биол.*, 1998. – Т. 59, N 2. – С. 171–191.
- Кашин А. С.** Особенности формо- и видообразования у цветковых при гаметофитном апомиксисе как неустойчивой системе семенного размножения / Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – СПб.: СПбГУ, 2000. – 48 с.
- Кашин А.С., Курпrianов П.Г.** Апомиксис в эволюции цветковых растений: онто- и филогенетические аспекты проблемы. – Саратов: изд-во Саратовского ун-та, 1993. – 196 с.
- Комаров В.Л.** Учение о виде у растений (Страница из истории биологии). – М.-Л.: изд-во АН СССР, 1940. – 240 с.
- Любарский Г.Ю.** Объективация категории таксономического ранга // *Журн. общ. биол.*, 1991. – Т. 52, N 5. – С. 613–626.
- Любарский Г.Ю.** Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. – М.: КМК Scientific Press, 1996. – 434 с.
- Любарский Г.Ю.** Филогенетика: образ результата и ранжирование хронологии // *Журн. общ. биол.*, 1997. – Т. 58, N 6. – С. 21–45.
- Миняев Н.А.** Род Ястребинка – *Hieracium* L. // *Миняев Н. А., Орлова Н. И., Шмидт В. М.* (ред.). Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – Л.: изд-во ЛГУ, 1981. – С. 350–357.
- Молчанов В.И.** Парадигмы сознания и структуры опыта // *Логос*, 1992. – Т. 3. – С. 7–36.
- Николаев В.Я.** Род Ястребинка (*Hieracium* L.) на Кавказе / Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Л., 1989. – 13 с.
- Петров Д. Ф.** Апомиксис в природе и опыте. – Новосибирск: Наука, 1988. – 215 с.
- Сартр Ж.-П.** Проблемы метода. – М.: Издательская группа «Прогресс», 1994. – 240 с.
- Северцов А.С., Креславский А.Г., Черданцев В.Г.** Три механизма эволюции // *Современные проблемы теории эволюции.* – М.: Наука, 1993. – С. 17–42.
- Сенников А.Н.** Проблема вида и низших надвидовых таксономических категорий у ястребинок // *Росков Ю.Р., Чубаров С.И.* (ред.). Труды Пятой молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. – СПб., 1995. – С. 38–41.

**Сенников А.Н.** Первые итоги изучения ястребинок (*Hieracium*, Asteraceae) флоры Белоруссии // Бот. журн., 1999а. – Т. 84, N 7. – С. 119–128.

**Сенников А.Н.** Род *Hieracium* s. str. (Asteraceae) во флоре европейской части России. Секции *Foliosa*, *Robusta*, *Accipitrina*, *Prenanthoidea*, *Prenanthea*, *Aestiva*, *Alpestris* // Бот. журн., 1999б. – Т. 84, N 12. – С. 124–133.

**Сенников А.Н.** Роды *Hieracium* L. – Ястребинка, *Pilosella* Hill – Ястребиночка // Н. Н. Цвелев. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: изд-во СПХФА, 2000а. – С. 655–671, 681.

**Сенников А.Н.** О видовом составе рода Ястребинка (*Hieracium* L. s. l.) флоры Новгородской области // Литвинова Е.М. (ред.). Исследования на охраняемых природных территориях Северо-Запада России. Материалы региональной научной конференции, посвященной 10-летию Валдайского национального парка. 25–26 апреля 2000 года. – Новгород: НовГУ им. Ярослава Мудрого, 2000б. – С. 275–280.

**Сенников А.Н.** Таксономическая концепция в родах *Hieracium* и *Pilosella* (Asteraceae) // Первая научная молодежная школа и конференция «Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов». Тезисы. – Москва: МГУ, 2000в. – С. 89.

**Сенников А.Н., Илларионова И.Д.** Морфологическое и анатомическое строение семян видов рода *Hieracium* (Asteraceae) и близких родов // Бот. журн., 2001. – Т. 86, N 3. – С. 37–59, таб. I–III.

**Скворцов А.К.** Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений (некоторые соображения и предложения) // Бюлл. МОИП, 1971. – Т. 76, N 5. – С. 72–81; N 6. – С. 74–83.

**Тахтаджян А.Л.** Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений // Бот. журн., 1955. – Т. 40, N 6. – С. 789–796.

**Тахтаджян А.Л.** Предисловие редактора перевода // Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – С. 5–9.

**Тихомиров Вал. Н.** Род *Pilosella* (Asteraceae) во флоре Беларуси // Бот. журн., 2000. – Т. 85, N 11. – С. 104–114.

**Тулицына Н.Н.** Роды *Hieracium* L. – Ястребинка, *Pilosella* Hill – Ястребиночка // Красноборов И.М. (ред.). Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1998 («1997»). Т. 13. – С. 308–353, 438–449.

**Цвелев Н.Н.** Вид как один из таксонов // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1995. – Т. 100, вып. 5. – С. 62–68.

**Шляков Р.Н.** Род Ястребинка – *Hieracium* L. // Пояркова А.И. (ред.). Флора Мурманской области. – М.; Л.: Наука, 1966. – Т. 5. – С. 268–424, 427–460.

**Шляков Р.Н.** О виде у ястребинок (*Hieracium* L.) // Тахтаджян А. Л. (ред.). Совещание по объему вида и внутривидовой систематике (4–7 апреля 1967 г., г. Ленинград). Тезисы докладов. – Л.: Наука, 1967. – С. 60–61.

**Шляков Р.Н.** Печеночные мхи Севера СССР. – Л.: Наука, 1979. – Вып. 2. – 191 с.

**Шляков Р.Н.** Роды Ястребинка – *Hieracium* L., Ястребиночка – *Pilosella* Hill // Цвелев Н.Н. (ред.). Флора европейской части СССР. – Л.: Наука, 1989. – Т. 8. – С. 140–379.

**Шмальгаузен И.И.** Факторы эволюции. – М.: Наука, 1968. – 451 с.

**Юзепчук С.В.** Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во «Флоре СССР» // Баранов П.А. (ред.). Проблема вида в ботанике. – Л.: изд-во АН СССР, 1958. – С. 130–204.

**Юксии А.Я.** Новые виды ястребинок Советского Союза // Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, 1959. – Т. 19. – С. 467–530.

**Юксун А.Я.** Ястребинка – *Hieracium* L. // *Шушкин Б.К., Бобров Е.Г.* (ред.). Флора СССР. – М.; Л.: изд-во АН СССР, 1960. – Т. 30. – С. 1–698.

**Arvet-Touvet C.** Essai de classification sur les genres *Pilosella* & *Hieracium* principalement pour les espèces et les formes de la région Sud-Ouest de l'Europe // Bull. Soc. Dauph. Échange Pl., 1880. – Sér. 1. – Bull. 7. – P. 278–292.

**Battaglia E.** Embryological questions: 16. Unreduced embryo sacs and related problems in angiosperms (Apomixis, Cyclosis, Cellularization...) // Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Mem. Ser. B. 1991. – Vol. 98. – P. 1–134.

**Bauhin C.** Pinax theatri botanici sive Index in Theophrasti Dioscoridis Plinii et botanicorum qui à seculo scripserunt opera plantarum circiter sex millium ab ipsis exhibiturum nomina cum earundum synonymiis et differentiis methodicè secundum earum et genera et species proponens. Opus XL hactenus non editum summopere expetitur et ad auctoris intelligendus plurimum facicus. Sumptibus et typis L. Regis, 1623. XXIV + 522 + XXII p.

**Baum D.A., Donoghue M.J.** Choosing among alternative «phylogenetic» species concepts // Syst. Bot., 1995. – Vol. 20, N 4. – P. 560–573.

**Boissier E.** Flora Orientalis sive Enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum. – Genevae et Basileae: H. Georg, 1875. – 1033 p.

**Bremer K.** Asteraceae – cladistics and classification. – Portland (Oregon): Timber Press, 1994. – VI + 752 p.

**Brenner M.** Spridda bidrag till kännedom af Finlands *Hieracium*-former. I. Sydfinska Archieracia, hufvudsakligen från Nyland // Meddel. Soc. Fauna Fl. Fenn., 1892. – H. 18. – S. 75–131.

**Chrtek jun. J.** Taxonomy of the *Hieracium alpinum* group in the Sudeten Mts., the West and the Ukrainian East Carpathians // Folia Geobot. Phytotax., 1997. – Vol. 32. – P. 69–97.

**Dahlstedt H.** Bidrag till sydöstra Sveriges (Smålands, Östergötlands och Gotlands) *Hieracium*-flora. I. Piloselloidea // Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl., 1890. – Bd. 23, N 15. – S. 1–135.

**Dahlstedt H.** De svenska arterna av släktet *Taraxacum* // Kongl. Sv. Vet.-Akad. Handl., 1928. – Ser. 3. – Bd. 6, N 3. – S. 1–66.

**de Queiroz K.** The Linnean hierarchy and the evolutionization of taxonomy, with emphasis on the problem of nomenclature // Aliso, 1996. – Vol. 15. – P. 125–144.

**Donoghue M.J.** A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative // The Bryologist., 1985. – Vol. 88, N 3. – P. 172–181.

**Dostál J.** Notes to the nomenclature of the taxa of the Czechoslovak flora // Folia Mus. Rer. Nat. Bohem. Occid. Bot., 1984. – Vol. 21. – P. 1–22.

**Fries E.M.** Symbolae ad Historiam *Hieraciorum*. – Uppsala: Leffler et Sebell, 1848. – XXXIV+220 p.

**Fries E.M.** Epicrisis generis *Hieraciorum* // Upps. Univ. Årsskr., 1862. – 158 p.

**Gadella T.W.J.** Sexual tetraploid and apomictic pentaploid populations of *Hieracium pilosella* (Compositae) // Pl. Syst. Evol., 1987. – Vol. 157. – P. 219–245.

**Gadella T.W.J.** Reproduction, variation and interspecific hybridisation in three species of *Hieracium* section *Pilosellina* (Compositae) // Polish Bot. Stud., 1991. – Vol. 2. – P. 85–103.

**Garland M.A.** Infrageneric names applicable to *Hieracium* subgenus *Chionoracium* (Compositae: Lactuceae) // Taxon, 1990. – Vol. 39, N 1. – P. 119–124.

**Gavrilova G., Šulcs V.** Latvijas vasculāro augu flora: taksonu saraksts. – Rīga: Latvijas Akadēmiskā bibliotēka, 1999. – 136 lpp.

**Ghiselin M.T.** Species concepts, individuality and objectivity // Biol. Philos., 1987. – Vol. 2. – P. 127–143.

**Gottschlich G., Raabe U.** Zur Verbreitung, Ökologie und Taxonomie der Gattung

*Hieracium* L. (*Compositae*) in Westfalen und angrenzenden Gebieten // Abh. Westfäl. Mus. Naturk., 1991. – 53. Jg., H. 4. – S. 1–140.

**Grant V.** Plant speciation. Ed. 2. – New York, London: Columbia University Press, 1971. – 435 p.

**Greuter W., McNeill J., Barrie F.R., Burdet H.M., Demoulin V., Filgueiras T.S., Nicolson D.H., Silva P.C., Skog J.E., Trehane P., Turland N.J., Hawksworth D. L. (eds.)**. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the Sixteenth International Botanical Congress, St Louis, Missouri, July–August 1999 // *Regnum Vegetabile*, 2000. – Vol. 138. – P. I–XVIII + 1–474.

**Gustafsson Å.** Apomixis in higher plants. Parts I, II, III // *Lunds Univ. Årsskr. N.F. Avd. II*. 1946. – Bd. 42, N. 3. – P. 1–69; 1947. – Bd. 43, N 2. – P. 70–180; 1947. – Bd. 43, N 12. – P. 181–370.

**Gutermann W.** *Hieracium*: towards a Central European checklist. Needs, aims, possibilities // *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz.*, 2000. – Bd. 72, Suppl. – S. 5.

**Hackman W.** *Hieracium* L. (s. str.) – ukonkeltanot // *Hämet-Ahti L., Suominen J., Ulvinen T., Uotila P., Vuokko S. (eds.)*. Retkeilykasvio. – Helsinki: Suomen Luonnonsuojelun Tuki Oy, 1986. Ed. 3. – S. 421–435.

**Hackman W., Sennikov A.N.** *Hieracium* L. (s. str.) – ukonkeltanot // *Hamet-Ahti L., Suominen J., Ulvinen T., Uotila P. (eds.)*. Retkeilykasvio (Field Flora of Finland). Ed. 4. – Helsinki: Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo, 1998. – S. 466–479.

**Hill J.** The British Herbal: an history of plants and trees, natives of Britain, cultivated for use, or raised for beauty. – London: T. Osborn and J. Shipton, 1756. – 535 p.

**Hörandl E.** Species concepts in agamic complexes: applications in the *Ranunculus auricomus* complex and general perspectives // *Folia Geobot. Phytotax.*, 1998. – Vol. 33, N 3. – P. 335–348.

**Hylander N.** Die Grassameneinkömmlinge schwedischer Parke mit besonderer Berücksichtigung der *Hieracia silvaticiformia* // *Symb. Bot. Upsal.*, 1943. – Bd. 7, N 1. – S. I–XIII + 1–432, Taf. I–XXIV.

**Jalas J.** *Pilosella* Hill – harakankeltanot // *Hamet-Ahti L., Suominen J., Ulvinen T., Uotila P. (eds.)* Retkeilykasvio (Field Flora of Finland). Ed. 4. – Helsinki: Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo, 1998. – P. 479–483.

**Johansson K.** Enumerantur *Hieracia vulgata* Sueciae // *Ark. Bot. (Stockholm)*, 1928. – Bd. 21, N 15. – S. 1–98.

**Kirschner J.** A note on the taxonomy of agamic complexes. A reply to Tim Dickinson // *Folia Geobot. Phytotax.*, 1998. – Vol. 33, N 3. – P. 333–334.

**Levin D. A.** 50 years of plant speciation // *Taxon*, 2001. – Vol. 50, N 1. – P. 69–91.

**Lidén M., Oxelman B.** Species – pattern or process? // *Taxon*, 1989. – Vol. 38, N 2. – P. 228–232.

**Lindberg H.** Enumeratio plantarum in Fennoscandia orientali sponte et subsponte nascentium. – Helsingfors: Söderström et Co., 1901. – VIII+79 p.

**Linnaeus C.** *Philosophia botanica in qua explicantur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariorum, adjectis figuris aeneis.* – Stockholm: Godofr. Kiesewetter, 1751. – 362 p.

**Löve Å.** Biosystematics and classification of apomicts // *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.*, 1960. – Bd. 63, H. 2. – P. 136–148.

**Lundevall C.-F., Øllgaard H.** The genus *Taraxacum* in the Nordic and Baltic countries: Types of all specific, subspecific and varietal taxa, including type locations and sectional belonging // *Preslia*, 1999. – Vol. 71, N 1. – P. 43–171.

- Manton I.** The concept of the aggregate species // Uppsala Univ. Årsskr., 1958. – N. 6. – P. 104–111.
- Marklund G.** Der *Ranunculus auricomus*-Komplex in Finland, I. Diagnosen und Fundortslisten einiger Sippen des *R. auricomus* L. coll. (s. str.) // Flora Fennica, 1961. – Vol. 3. – S. 1–128, Taf. 1–94.
- Marklund G.** En för mellersta Norrland och den Västnyländska Svenskbygden gemensam majranunkel // Sv. Bot. Tidskr., 1964. – Bd. 58, Hf. 1. – S. 18–26.
- Mayr E.** Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist. – New York: Columbia University Press, 1944. – 334 p.
- Mayr E.** The ontological status of species: scientific progress and philosophical terminology // Biol. Philos., 1987. – Vol. 2. – P. 145–166.
- Merxmüller H.** Diploide *Hieracien* // Anal. Inst. Bot. Cavanilles, 1975. – Vol. 32, N 2. – S. 189–196.
- Mishler B.D., Brandon R.N.** Individuality, pluralism, and the phylogenetic species concept // Biol. Philos., 1987. – Vol. 2, N 4. – P. 397–414.
- Mishler B.D., Budd A.F.** Species and evolution in clonal organisms – Introduction // Syst. Bot., 1990. – Vol. 15, N 1. – P. 79–85.
- Mishler B.D., Donoghue M.J.** Species concepts: a case for pluralism // Syst. Zool., 1982. – Vol. 31. – P. 491–503.
- Naegeli P., Peter G.A.** Die Hieracien Mittel-Europas. Bd. 1. – München: R. Oldenbourg, 1885. – 931 S.
- Nixon K.C., Wheeler Q.D.** An amplification of the phylogenetic species concept // Cladistics, 1990. – Vol. 6, N 3–4. – P. 211–223.
- Norrlin J.P.** Anteckningar ofver Finlands *Pilosellae* // Acta Soc. Fauna Fl. Fenn., 1884a. – T. 2, N 4. – S. 1–176.
- Norrlin J.P.** *Hieracium* L. – Keltano // *Mela A. J. Lyhykainen kasvioppi ja kasvio*. Ed. 2. – Helsinki: Suomalaisen Kirjallisuuden Seuran Kirjapaino, 1884b. Osa 2. – S. 207–214.
- Norrlin J.P.** Herbarium *Pilosellarum* Fenniae. Fasc. 1–2. – Helsingfors, 1884–1894.
- Norrlin J.P.** *Hieracia* exsiccata. Fasc. 1–12. – Helsingfors, 1888–1912.
- Norrlin J.P.** *Hieracium* // Herbarium Musei Fennici. Ed. 2. 1889. – T. 1. – P. 107–120, 146–153.
- Norrlin J.P.** *Pilosellae* boreales praecipue florae Fennicae novae // Acta Soc. Fauna Fl. Fenn., 1895a. – T. 12, N 4. – S. 1–83.
- Norrlin J.P.** Suomen Keltanot // *Mela A. J. Suomen Koulukasvio*. Ed. 3. – Helsinki: Suomalaisen Kirjallisuuden Seuran Kirjapaino, 1895b. – S. 501–572.
- Norrlin J.P.** Suomen Keltanot // *Mela A. J. Suomen Koulukasvio*. Ed. 4. – Helsinki: Suomalaisen Kirjallisuuden Seuran Kirjapaino, 1899. – S. 489–581.
- Norrlin J.P.** Nya nordiska *Hieracia*, I // Acta Soc. Fauna Fl. Fenn., 1904. – T. 26, N 7. – P. 1–124.
- Norrlin J.P.** Suomen Keltanot // *Cajander A.K. A. J. Melan Suomen Kasvio*. Ed. 5. – Helsinki: Suomalaisen Kirjallisuuden Seura, 1906. – S. 613–746.
- Norrlin J.P.** Nya nordiska *Hieracia*, II // Acta Soc. Fauna Fl. Fenn., 1912. – T. 36, N 4. – P. 1–127.
- Nyman C.F.** Conspectus florae europaeae, seu enumeratio methodica plantarum phanogamarum Europae indigenarum, indicatio distributionis geographicae singularum etc. – Örebro, 1878–1890. Pt. 1–4. Suppl. 1–2. 1046 + 404 p.
- Pugsley H.W.** A prodromus of the British *Hieracia* // Journ. Linn. Soc. London, 1948. – Vol. 54. – P. 1–356, pl. 1–17.

**Railonsala A.** New species of *Taraxacum* in Finland // *Aquilo. Ser. Bot.*, 1976. – T. 14. – P. 6–31; Appendix, p. 1–67.

**Rieseberg L.H., Brouillet L.** Are many plant species paraphyletic? // *Taxon*, 1994. – Vol. 43. – P. 21–32.

**Rieseberg L.H., Burke J.M.** The biological reality of species: gene flow, selection, and collective evolution // *Taxon*, 2001. – Vol. 50, N 1. – P. 47–67.

**Rosenberg O.** Die semiheterotypische Teilung und ihre Bedeutung für die Entstehung verdoppelter Chromosomenzahlen // *Hereditas*, 1927. – Vol. 8. – S. 305–338.

**Saelan E.L., Saelan Th.** Flora Fennica. Suomen Kasvio. Helsinki: Suomalaisen Kirjallisuuden Seuran Kirjapaino, 1866. – Ed. 2. XX+427 s., Tab. I–III.

**Schultz F.W., Schultz-Bipontinus C.H.** *Pilosella* als eigene Gattung aufgestellt // *Flora (Regensburg)*. 1862. – N 27. – S. 417–432; N 28. – S. 433–441.

**Sell P.D., West C.** [Taxonomic and nomenclatural notes on the British flora] *Hieracium* L., *Pilosella* Hill // *Watsonia*, 1967. – Vol. 6, N 5. – P. 303–314.

**Sell P.D., West C.** [Materials for a flora of Turkey, XXX] *Hieracium* // *Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh.*, 1974. – Vol. 33, N 2. – P. 241–248.

**Sell P.D., West C.** *Hieracium* L., *Pilosella* Hill // *Davis P. H.* (ed.). *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*. – Edinburgh: University Press, 1975. – Vol. 5. – P. 696–769.

**Sell P.D., West C.** *Hieracium* L. (incl. *Pilosella* Hill) // *Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M., Webb D.A., Chater A.O., De Filippis R.A., Richardson I.B.K.* (eds.). *Flora Europaea*. – Cambridge, London, New York, Melbourne: Cambridge University Press, 1976. – Vol. 4. – P. 358–410, 479–489.

**Sennikov A.N.** Bibliographic catalogue of *Hieracium* and *Pilosella* names published by Finnish authors // *Norrinia*, 2002. – Vol. 9. – P. 1–109.

**Shi Y., Gornall R. J., Draper J., Stace C.** Intraspecific molecular variation in *Hieracium* sect. *Alpina* (*Asteraceae*), an apomictic group // *Folia Geobot. Phytotax.*, 1996. – Vol. 31, N 3. – P. 305–313.

**Simpson G.L.** The species concept // *Evolution*, 1951. – Vol. 5, N 4. – P. 285–298.

**Sojak J.** Prehled ceskoslovenskych druhu rodu *Pilosella* Hill // *Preslia*, 1971. – Vol. 43, N 2. – P. 183–186.

**Stace C.A.** *New flora of the British Isles*. – Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press, 1991. – XXX+1226 p.

**Stace C.A.** Species recognition in agamosperms – the need for a pragmatic approach // *Folia Geobot. Phytotax.*, 1998a. – Vol. 33, N 3. – P. 319–326.

**Stace C.A.** Sectional names in the genus *Hieracium* (*Asteraceae*) sensu stricto // *Edinb. Journ. Bot.*, 1998b. – Vol. 55, N 3. – P. 417–441.

**Stevens P.F.** Why do we name organisms? Some reminders from the past // *Taxon*, 2002. – Vol. 51, N 1. – P. 11–26.

**Turesson G.** The genotypical response of the plant species to the habitat // *Journ. Hered.*, 1922. – Vol. 3. – P. 211–350.

**Tyler T.** Hag-, skogs- och klippfibblor i södra Götaland – alla vilda arter som uppgivits från Skåne, Halland, Blekinge, Öland och Småland samt en lista över påträffade adventiva arter // *Lunds Bot. För. Medl.*, 1998. – Bd. 1998, N 2. – S. 1–64.

**Tyler T.** Förslag till ny taxonomisk indelning av stängfibblorna (*Pilosella*) i Norden // *Sv. Bot. Tidskr.*, 2001. – Bd. 95, N 1. – S. 39–67.

**Üksip A.** Perekond hunditubakad – *Hieracium* L. // *Eesti NSV Floora. T. 7.* – Tallinn: Eesti riiklik kirjastus, 1961. – 481 l.

**Valentine D.H., Heywood V.H.** An approach to the taxonomic treatment of polyploidy and apomixis in Flora Europaea // *Bailey D. L.* (ed.). Recent advances in botany. From lectures & symposia presented to the IX International Botanical Congress, Montreal 1959. – Toronto: University of Toronto Press, 1961. – P. 944–947.

**Weber H.E.** Revision der Sektion *Corylifolii* (Gattung *Rubus*, *Rosaceae*) in Skandinavien und im nördlichen Mitteleuropa. – Hamburg, Berlin: P. Parey, 1981. – 229 p. (Sonderbände Naturwiss. Vereins Hamburg. Bd. 4).

**Weber H.E.** Former and modern taxonomic treatment of the apomictic *Rubus* complex // *Folia Geobot. Phytotax.*, 1996. – Vol. 31. – P. 373–380.

**Weber H.E.** The present state of taxonomy and mapping of blackberries (*Rubus*) in Europe // *Acta Bot. Fenn.*, 1999. – Vol. 162. – P. 161–168.

**Wiley E.O.** The evolutionary species concept reconsidered // *Syst. Zool.*, 1978. – Vol. 27. – P. 17–26.

**Wimmer F., Grabowski H.** Flora Silesiae. Vratislava: G. T. Korn, 1829. – Vol. 2, pars 2. [I–IV] + 400 p.

**Zahn K.H.** *Compositae–Hieracium* // Engler A. Das Pflanzenreich. – Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1921–1923. – Hf. 75–77, 79, 82. – S. 1–1705.

## SUMMARY

Significant discrepancies in the treatment of circumscription and rank of the main taxonomic level in the genus (or the group of genera) *Hieracium* L. s. l. between different taxonomic traditions required to discuss the species problem in this group. Some arguments favour the specific rank of the main taxonomic level in *Hieracium* s. str., because most of the morphologically defined microspecies of *Hieracium* is highly probably interspecific hybrids of uncertain origin, stabilized by obligate apomixis (diplospory). Unlike that, recognized already “microspecies” of *Pilosella* proposed to be treated as infraspecific forms or unstable hybrid morphotypes. These morphotypes may be grouped in formal “hybrid species” according to their origin and irrespective of morphological similarity to the parent species. If desirable, such morphotypes may be recognized in varietal rank. Several criteria and operational characteristics of species used by different authors in taxonomic concepts are discussed here: philosophical, morphological, geographical and historical criteria, inclusiveness, and psychological aspects of species problem. Most suitable to circumscription of apomictic taxa of *Hieracium* is believed the phylogenetic species concept which operates first with monophily and genealogical isolation of the least of informative clade. Morphological characters alone cannot be treated as an evidence of existence (and arguments in favour of formal recognition) of taxa at any level.