

© В. С. Шнеер, В. В. Коцеруба

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН,
Санкт-Петербург

Криптические виды известны давно, но в последние годы все чаще и в больших количествах они выявляются у животных, грибов, водорослей благодаря исследованиям внутривидовой генетической дифференциации с помощью методов, основанных на ПЦР. Реже они обнаруживаются у растений. В обзоре сведены и проанализированы работы, в которых у видов споровых и семенных растений выявлены генетически дифференцированные линии, которые могут рассматриваться как криптические виды. Обсуждены причины их сравнительно редких находок у растений, обстоятельства, сопутствующие таким находкам, распространение криптических видов, природа возможных различий между ними и другие факторы.

✿ **Ключевые слова:** криптические виды; генетическая дифференциация; популяции; растения.

КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ И ИХ ВЫЯВЛЕНИЕ ПО ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ

ВВЕДЕНИЕ

Криптическими (или скрытыми) называют виды, морфологически настолько сходные, что при таксономическом анализе входящие в них особи были отнесены к одному виду, но позже, при более детальном анализе, было выяснено, что они репродуктивно изолированы и различаются какими-либо другими особенностями (поведенческими, экологическими, цитогенетическими и др.). Описание форм, подходящих под описание криптических видов, можно прочесть еще у Ч. Дарвина (Darwin, 1859) — «формы, обладающие признаками вида, но настолько сходные с другим видом или связанные с ним рядом промежуточных градаций, что натуралисты не склонны относить их к отдельному виду». Однако сам термин «криптический» применительно к виду впервые появился в работе Дарлингтона (1940). Вскоре Э. Майр (Mayr, 1942) предложил использовать (возможно, неудачно — см. ниже) термин *sibling species* как виды-двойники — виды, которые невозможно распознать по морфологическим различиям, по крайней мере, что важно подчеркнуть, при обычном таксономическом анализе. Существование криптических видов было одним из главных аргументов за использование биологического критерия вида (Mayr, 1963). Нередко более пристальное изучение таких видов, привлечение дополнительных морфолого-анатомических признаков, все же позволяло обнаружить между ними небольшие отличия, тогда их называли «псевдо-криптическими», «псевдо-двойниками» или «полукриптическими» (Knowlton, 1993; Dong et al., 2012). Таким образом, для некоторых видов статус «криптических» можно считать временным но важным этапом в ходе их изучения.

Хотя термин «виды-двойники» редко используется нашими ботаниками, хочется отметить, какая это удачная замена (скорее, чем перевод) английского «*sibling species*». Последнее было введено Майром (1942), с уточняющей оговоркой о широком понимании, но часто используется как синоним термина «криптический вид». Между тем, как неоднократно указывалось (Steyskal, 1972; Knowlton, 1993; Bickford et al., 2007), главный смысл в термине «*sibling*» — генетическая близость. Энтомолог G. Steyskal (1972) полагал, что само предложение термина *sibling* в значении «виды-двойники» и его широкое распространение является искажением (perversion) основного смысла термина, так как в нем упор на родство, а не на сходство. Всё же недавно было предложено (Bickford et al., 2007) использовать *sibling species* в значении «сестринские криптические виды» в отличие от *sister species* — сестринские виды вообще. Однако ещё Steyskal (1972) подчёркивал, что если виды сестринские, они непременно и «*siblings*». Нам представляется, что в связи с открывшейся в последние годы частой встречаемостью криптических видов, следовало бы рекомендовать использование именно этого термина (*cryptic species*) в статьях на английском. При этом стоит учесть, что именно несестринский статус выявляемых внутривидовых линий (немонофилетичность вида) часто является аргументом в пользу трактовки этих линий как видов (а не подвидов или разновидностей) в соответствии с филогенетической или генеалогической концепциями вида. Однако часто криптическими видами называют и сестринские линии. Свидетельством того, что речь в данном случае идет именно о видообразовании, считают наличие явной фило-

Поступила в редакцию 24.01.2014
Принята к публикации 25.09.2014

генетической структуры (высокий уровень дивергенции последовательностей и четкое разделение линий с высокой статистической поддержкой) и дополнительные географические, экологические или иные различия.

В настоящее время важным свидетельством наличия криптических видов признается выраженная внутривидовая генетическая дифференциация, первым молекулярным методом выявления которой был электрофоретический анализ изозимов, затем добавились методы анализа нуклеотидных последовательностей ДНК.

Ситуация с выявлением криптических видов особенно резко поменялась с внедрением ПЦР (полимеразной цепной реакции), когда стало возможным массово секвенировать протяженные участки геномов, что стимулировало молекулярно-филогенетические исследования, в том числе на видовом уровне. От использования в работах отдельных образцов, представляющих вид, перешли к анализу множества их. Такая возможность предопределила появление подхода, названного ДНК-штрихкодирование, заключающегося в секвенировании у разных (конечная цель — всех) видов определенного (ДНК-штрихкодированного) участка генома, нуклеотидная последовательность которого у всех видов разная и может обеспечить молекулярную идентификацию вида (Hebert et al., 2003, см. Шнеер, 2009). Подход предполагает, в идеале, чтобы ДНК-штрихкод вида был определен на основе анализа множества образцов, представляющих всё его эколого-географическое разнообразие. Устанавливаются определенные пороговые значения внутривидовой дивергенции для данного участка генома (и для данной таксономической группы), при превышении которых следует рассмотреть возможность, что это может быть не один вид. Кроме того, как упоминалось выше, выявляемая немонофилия образцов какого-либо вида при построении филогенетического древа по секвенированным последовательностям служит указанием на возможное наличие криптических видов.

В результате развертывания работ по ДНК-штрихкодированию появилось множество сообщений о выявлении в пределах одного вида в разных группах животных молекулярно дивергентных линий, которые могут оказаться отдельными видами. Было замечено, что количество обнаруживаемых криптических видов у животных увеличивается в последние годы экспоненциально (Bickford et al., 2007), и эта тенденция не ослабевает. Много их находят в тех группах, где скудны морфологические признаки, например, у земляных червей, причем в разных родах и на разных территориях (Novo et al., 2010), и особенно много — у очень мелких организмов, например, микроскопических простейших (Harper et al., 2009).

Но и у более крупных животных криптические виды встречаются гораздо чаще, чем это ранее предполагали. Их находят даже в давно известных и хорошо изученных видах. Часто в одном виде обнаруживается по 2–3 вида,

иногда их число превышает десяток. Их много у беспозвоночных, наибольшее количество пока найдено у ракообразных остракод *Eucypris virens* — 35 (Koenders et al., 2012). Немало их обнаруживается и у позвоночных, например, в виде рыб *Schindleria praematura* найдено 14 видов (Kon et al., 2007), у лягушки *Limnonectes kuhlii* — 16 (McLeod, 2010), и предполагают, что их много даже в таких, лучше других исследованных группах, как млекопитающие.

Часто криптические виды находят на малоисследованных территориях, например, в бассейне Амазонки (Fouquet et al., 2007), и особенно часто — в недостаточно изученных средах, водной, почвенной (Knowlton, 1993). Последнее в полной мере относится к грибам и водорослям, многие из которых живут в почвенной и водной среде и, к тому же, часто представлены очень мелкими организмами. Сообщений об обнаружении криптических видов у грибов очень много (Pavlic et al., 2009; Bennett et al., 2011). У них, впрочем, и до появления молекулярных методов скрупулезное изучение отдельных видов на большом и представительном материале почти в каждом случае выявляло репродуктивно изолированные линии, часто различающиеся по патогенности, условиям роста или по виду организма-хозяина (Hawksworth, Rossman, 1997; Михайлова и др., 2009). Допускают, что у водорослей около половины всех неописанных еще видов может быть представлено криптическими видами (Guiry, 2012). Их находят особенно много у красных (Saunders, 2005; Payo et al., 2012), но также у зеленых (Fawley et al., 2005), диатомовых (Amato et al., 2007), бурых (Poong et al., 2013) водорослей.

Авторы обзора-сводки по криптическим видам отметили, что на удивление мало сообщений об их обнаружении у растений (Bickford et al., 2007), хотя выдающийся ботаник-эволюционист В. Грант допускал, что виды-двойники встречаются во многих видах высших растений, особенно в сочетании с полиплоидией (Grant, 1971). Далее в обзоре будет рассмотрено выявление криптических видов у споровых и семенных растений путем исследования внутривидовой молекулярной дифференциации.

ПРИЧИНЫ РЕДКИХ НАХОДОК КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ У РАСТЕНИЙ

Впрочем, сразу укажем, что поиск статей для обзора (Bickford et al., 2007) велся по ключевым словам «cryptic species» и «sibling species». Однако знакомство с литературой показывает, что эти термины (особенно второй) более популярны у зоологов, тогда как ботаники не всегда прибегают к ним, констатируя в работе выявление возможного нового вида в пределах существовавшего, даже в тех случаях когда дифференцирующие морфологические признаки не найдены. Так, филогения семейства Ариáceе (Зонтичные) очень активно изучается молекулярными методами и часто исследуется много об-

разцов каждого вида. Считается, что виды в нем неплохо разграничены. Мы взяли такие работы по 5 небольшим родам и обнаружили, что в четырех из них у одного вида была обнаружена выраженная внутривидовая дивергенция по ITS участку, позволившая авторам предположить наличие новых видов (Downie et al., 2004; Lee, Downie, 2006; Feist, Downie, 2008). Изучение нуклеотидных последовательностей у представительной выборки ряда видов бобовых из рода *Coursetia* позволило обнаружить наличие двух новых видов (Duno de Stefano et al., 2010; Queiroz, Lavin, 2011). Исследование 7 видов злаков из рода *Cynodon* выявило более 7 групп гаплотипов (по хлоропластным участкам), авторы работы предположили, что две группы могут представлять новые виды (Jewell et al., 2012). В упомянутых случаях новые виды не были названы криптическими, поэтому они не попадают в число соответствующих статей при поиске по ключевым словам (и не включены в нашу таблицу), по-видимому, немало подобных случаев и в работах по другим таксонам.

Авторы, обнаруживающие криптические виды у растений, обсуждая причины их редких находок в молекулярных исследованиях, допускают, что классификации растений, основанные на морфологии, высоко надежны (Okuyama, Kato, 2009), но подчеркивают, что экспериментальных работ такого рода явно недостаточно. Число исследованных образцов может быть очень важным фактором. Сообщения о нахождении криптических видов у животных, как правило, основаны на изучении большого числа образцов. К сожалению, для растений нет таких надежных переменных молекулярных маркеров, как для животных. У большинства животных высокая и относительно стабильная по темпам накопления варибельность присуща митохондриальным генам, один из которых (половина субъединицы гена цитохромоксидазы CO1) используется в качестве ДНК-штрихкода в большинстве таксономических групп. У большинства растений митохондриальная ДНК эволюционирует медленно и неравномерно (подвержена частым перестройкам, что не позволяет использовать универсальные праймеры для амплификации). У растений на видовом уровне наиболее информативными являются хлоропластные некодирующие последовательности (интроны и спейсеры), а также ядерные внутренние и внешние транскрибируемые спейсеры рибосомальных генов (ITS1, ITS2 и ETS). Высоко вариабельны ядерные низкокопийные гены, но последние гораздо успешнее амплифицируются из свежего материала, чем из гербарного, что ограничивает их использование. Кроме того, уровень их варибельности может сильно варьировать даже у близких видов — участок, демонстрирующий высокую варибельность в одной группе видов растений, не обязательно будет таковым в другой группе, поэтому приходится проводить предварительный поиск подходящих маркеров, что тормозит темпы исследований.

В некоторых случаях авторы, при нахождении внутривидовой дифференциации, констатировали, что для окончательного решения о статусе разных линий необходимо исследование дополнительных образцов (Särkinen et al., 2011; Kadereit et al., 2012). Есть основания полагать, что по мере увеличения выборок число обнаруживаемых криптических видов растений будет расти быстрее.

КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ У СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ

Тем не менее надо оговорить, что у споровых растений — мохообразных и папоротников, криптические виды выявлялись молекулярными методами уже давно — поначалу методом электрофореза изозимов. При некоторой скудости морфологических признаков мохообразных построить основанную на них систему очень непросто. Некоторые виды, при единообразии морфологических признаков, занимают очень широкие ареалы, встречаясь на разных континентах, в различных условиях, и вопрос о том, действительно ли столь разобщенные популяции представляют один вид, занимал бриологов давно. Уже к 2001 году методом электрофореза энзимов были достоверно выявлены криптические виды не менее чем в 7 видах мхов (*Fontinalis antipyretica*, *Mielichhoferia elongata*, *M. mielichhoferiana*, *Mnium hornum*, *Neckera pennata*, *Plagiomnium ciliare*, *Polytrichum commune*) и 7 видах печеночниц (*Aneura pinguis*, *Conocephalum conicum*, *Marchantia polymorpha*, *Pellia endivifolia*, *Porella cordeana*, *Reboulia hemisphaerica*, *Riccia dictiospora*). Эти случаи описаны в обзорной работе (Shaw, 2001). При этом было найдено, что, например, представитель маршанциевых *Conocephalum conicum* включает 6–7 морфологически очень сходных видов, генетическое расстояние между которыми больше, чем между многими морфологически различными видами маршанциевых.

Оценка дивергенции последовательностей участков ДНК подтвердила многие результаты, полученные электрофоретически, и расширила список предполагаемых находок криптических видов у мхов: *Pyrrhobrium mnioides* (McDaniel, Shaw, 2003), в нескольких видах рода *Campylopus* (Stech, Wagner, 2005), у *Grimmia laevigata* (Fernandez et al., 2006), *Hamatocaulis vernicosus* (Hedenäs, Eldenäs, 2007), *Leptodon corsicus* (Sotiaux et al., 2009). В видовом комплексе *Orthotrichum consimile* было обнаружено 4 криптических вида (Medina et al., 2012). Много их выявлено у печеночников: *Pellia epiphylla* (Fiedorow et al., 2001), *Conocephalum japonicum* (Miwa et al., 2003), *Herbertus sendtneri* (Feldberg et al., 2004), *Ptychanthus striatus* (Ahonen et al., 2005), *Marchesinia brachiata* (Heinrichs et al., 2009), *Metzgeria furcata*, *M. conjugata* (Fuselier et al., 2009), *Adelanthus lindenbergianus* (Feldberg et al., 2010), *Frullania asagrayana* (Ramaiya et al., 2010), *F. tamariscii* (Heinrichs et al., 2010), *Ptilidium ciliare* (Kreier et al.,

2010), *Diplasiolejeunea pauckertii*, *D. cavifolia* (Dong et al., 2012). В виде печеночника *Frullania tamariscii*, возможно, содержится до 8 видов (Heinrichs et al., 2010). Криптический вид, описанный как *Herbertus norenius*, был найден среди образцов *Herbertus borealis* в ходе разворачивающихся работ по ДНК-штрихкодированию (Bell et al., 2012).

В ряде случаев исследование молекулярных маркеров позволило решить давно стоявшие вопросы о самостоятельности некоторых видов мохообразных. Так, в 1919 году был обнаружен подземный беловато-желтоватый печеночник, который приняли за бесхлорофильную форму вида *Aneura pinguis* (L.) Dumort.; позже его описали как *Cryptothallus mirabilis* Malmb. Оба варианта находили сторонников, пока анализ участков ядерного, хлоропластного и митохондриального геномов не дали оснований полагать, что печеночник представляет собой самостоятельный вид рода *Aneura* — *A. mirabilis* (Malmb.) Wickett & Goffinet (Wickett, Goffinet, 2008). Молекулярный анализ помог положительно решить и вопрос о видовой самостоятельности *Homalothecium mandonii*, встречающегося на Мадейре и морфологически очень сходного с *H. sericeum*, распространенным в западной Палеарктике и Северной Америке (Huttunen et al., 2008).

В большинстве случаев криптические виды мохообразных имеют широко перекрывающиеся ареалы, хотя экологически дифференцированы. Например, изучение около 50 образцов произрастающего на камнях космополитного мха *Grimmia laevigata* (методом AFLP — анализа длин амплифицированных фрагментов) показало существование лишь в одной Калифорнийской Флористической Провинции двух репродуктивно изолированных видов с перекрывающимися ареалами (Fernandez et al., 2006). Тщательное исследование таких групп показало, что выделяемые нередко «морфовиды» представляют собой искусственные группировки, появившиеся в результате конвергентного развития морфологических признаков, например формы листа. В то же время стоит оговорить, что хотя исследование ряда видов мхов с широким ареалом и некоторой морфологической или фитохимической вариабельностью выявило у них генетическую дифференциацию (*Hylocomium splendens*: Chiang, Schaal, 1999; *Plagiochila bifaria*: Heinrichs et al., 2004), она была недостаточна для выдвижения гипотезы о видовом статусе дивергентных линий. Кроме того, как было отмечено (Heinrichs et al., 2009), еще не ясно, относится ли выявляемая во многих морфовидах мохообразных генетическая дифференциация к генетически несовместимым единицам. Отсутствие обмена генов может вызываться не генетическими, а географическими причинами — значительной удаленностью, при сохраняющемся потенциале к скрещиванию.

Криптические виды были найдены по генетической дифференциации в нескольких видах папоротников — *Adiantum pedatum* (Paris and Windham 1988),

Polypodium vulgare (Haufler and Windham 1991), *Gymnocarpium dryopteris* (Pryer and Haufler 1993), *Athyrium obtitescens* (Kurihara et al. 1996), *Botrychium lunaria* (Hauk and Haufler 1999; Daufin et al., 2014), *Asplenium nidus* (Yatabe et al., 2001), *Metaxya rostrata* (Smith et al., 2001), *Ceratopteris thalictroides* (Masuyama et al. 2002), *Microlepia marginata* (Inoue et al., 2004), *Cheilanthes yavapensis* (Grusz et al., 2009). По большей части это полиплоидные комплексы, в которых тетраплоидные виды представляют собой чаще гибриды разных диплоидных видов, чем результат внутривидовых скрещиваний (Hauk, Hoffler, 1999). При этом у папоротников внутривидовые дивергентные линии обнаружены даже по такому консервативному гену как *rbcL* — (*Metaxya lanosa*, *Ceratopteris thalictroides*, *Asplenium nidus*). У *A. nidus* уровень его дивергенции (найденно 5 линий) составляет 4–5% (Murakami et al., 1999), что очень много, и разные *rbcL*-типы этого папоротника не скрещиваются между собой (Yatabe et al., 2001). *C. thalictroides* — морфологически полиморфный вид, встречающийся в теплых водах тропических областей. В нем, среди японских образцов, сначала нашли два криптических вида с помощью изозимного анализа (Watano, Masuyama, 1994). Позднее, с помощью анализа последовательностей хлоропластных маркеров — еще один, причем результат был подтвержден экспериментальными скрещиваниями (Masuyama, 2008).

У плаунов криптический вид был найден при изучении дивергенции ITS и интрона гена *LEAFY* в американском видовом комплексе *Isöetes melanopoda*; он был представлен популяцией из штата Арканзас, отличавшейся от популяций из соседних штатов Миссисипи и Луизиана (Hoot, Taylor, 2001).

Высказывались предположения, что у споровых растений, где размножение не требует привлекать опылителей и вырабатывать соответствующие морфологические изменения, может быть больше криптических видов, чем у семенных, однако пока изученность этих групп не достаточна, чтобы оценить, так ли это.

КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ У СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

А как же обстоит дело с выявлением молекулярными методами криптических видов в самой большой группе растений, у семенных?

Криптические виды были найдены у некоторых голосеменных, в родах *Juniperus* (Adams et al., 2005) и *Taxus* (Liu et al., 2011). При этом у вида *Taxus walllichiana* было найдено, пожалуй, наибольшее из известных на настоящий момент у семенных растений число дивергентных линий — семь. Две из них представляли выделявшиеся ранее некоторыми исследователями подвиды (или даже самостоятельные виды), а четыре соответствовали географическим группам, из которых существование лишь одной было показано ранее на основании морфологического анализа.

Но что касается покрытосеменных, действительно, они найдены пока у сравнительно небольшого числа видов относительно их общей численности в этой группе (около 350 000), но постепенно их количество увеличивается (табл. 1), хотя и медленно по сравнению с тем, что мы видим для животных.

Как отмечал еще Майр (1963), большинство криптических видов было открыто не в процессе обычного таксономического анализа, а при изучении видов, имеющих особое значение для медицины, сельского хозяйства, генетики и других областей науки и практики, т. е. более скрупулезного, чем обычно, изучения. Некоторые виды действительно вызывают повышенный интерес. Так, *Brachypodium distachyon*, самоопыляющийся вид с маленьким геномом и коротким жизненным циклом, служит моделью для исследования пищевых, кормовых и биотопливных злаков, поэтому выяснение того, что в его состав входят три криптических вида (Catalan et al., 2012) очень важно. Скрупулезному изучению подвергаются некоторые инвазионные виды растений из-за их вредного воздействия на местные виды и сельское хозяйство, и у них тоже обнаружены криптические виды. Предположительно, новые виды найдены в одном из самых злостных сорных видов, занесенных в США — «русском чертополохе» *Salsola tragus* (Hrusa, Gaskin, 2010), среди австралийских инвазионных видов злаков из рода *Cynodon* (Jewell et al., 2012).

Обнаружение криптических видов во многих случаях стало результатом целенаправленного поиска и проверки видов, у которых ранее была выявлена выраженная внутривидовая вариабельность или даже дивергенция по каким-либо признакам, или существовали гипотезы о наличии криптических видов и/или внутривидовых подразделений (подвидов, разновидностей) в данной группе (*Linanthus bicolor*: Goodwill, Stiller, 2001; *Lasthenia californica*: Chan et al., 2002; *Brachypodium distachyon*: Catalan et al., 2012; *Gymnadenia conopsea*: Ефимов, 2013). Однако морфологические различия иногда вызываются фенотипической пластичностью, а не генетическими различиями, поэтому так ценен молекулярно-филогенетический анализ. В виде *Linanthus bicolor* по морфологическим данным выделялось два подвида. Но дифференциация на два ITS-типа, соответствующих этим подвидам, оказалась столь велика (более 50 нуклеотидных замен, дивергенция 8,5%), что авторы сочли ее соответствующей видовым различиям (Goodwill, Stiller, 2001). Морфологически вариабельная и сложная серия *Andinae* рода *Mimosa* включала 4 общепризнанных вида, а также ряд видов и подвидов, выделявшихся отдельными авторами. Исследование плотной выборки образцов этих таксонов по всему ареалу молекулярным и последующим морфологическим анализом подтвердило наличие 6 видов и 3 криптических линий, одна из которых была описана как новый вид *M. jaenensis* (Särkinen et al., 2011). У вышеупомянутого *Brachypodium distachyon*

имелось до 30 гетеротипных синонимов, хотя в последние годы преобладала широкая концепция вида. Согласно выявленным цитогенетическим, молекулярным (по ядерным и хлоропластным маркерам) и фенотипическим различиям, в нем были выявлены три криптических вида, соответствующих разным циторасам (Catalan et al., 2012). Насекомоядное охраняемое растение *Sarracenia alata* — вид с разорванным ареалом в юго-восточных штатах США, разрыв проходит по бассейну реки Миссисипи. Такой же разрыв свойствен некоторым другим видам растений и животных, поэтому значительные усилия были предприняты американскими учеными для изучения *Sarracenia alata*, и в конце концов высокая генетическая дифференциация, соответствующая видовой, была выявлена (Carstens, Satler, 2013).

В некоторых случаях выраженная молекулярная дифференциация выявляется в малоизученных видах, что неудивительно. Род *Schoenocaulon* включает более 20 эндемичных видов Южной Америки и Мексики, разграничение которых неясно, а сборов немного и их нельзя повторить, так как соответствующие территории застроены. Четыре вида из 24 изученных оказались монофилетичными, авторы предполагают, что в выборке могут присутствовать криптические виды (Zomlefer et al., 2006). Малоизученными были виды *Plantago* (подорожника) с Гавайского архипелага, где, при множестве островов и разнообразии экологических условий, активно проходят процессы адаптивной радиации. Оказалось, что образцы *Plantago princeps* var. *princeps* образуют не монофилетическую кладу, а граду, причем морфологически неотличимые образцы разделились в соответствии с географической приуроченностью к разным островам архипелага (Dunbar-Co et al., 2008). Авторы считают, что разные группы могут быть криптическими видами. Исследование 10 видов рода *Mitella* из Японии выявило криптические виды в двух из них, и двух подвидов — в третьем, причем наличие репродуктивной изоляции между криптическими видами было показано проведением экспериментальных скрещиваний (Okuyama, Kato, 2009).

Весьма велика вероятность нахождения криптических видов в тех родах, где затруднена видовая идентификация, и они были найдены у *Potamogeton* (Whittall et al., 2004), *Carex* (Roalson, Friar, 2004), а также в составе сложных видовых комплексов (*Cesalpinia hintonii*: Sotuyo et al., 2007; *Ancistrocladus tectorius*: Meimberg et al., 2010). Разные авторы насчитывали в роде *Ancistrocladus* в Юго-Восточной Азии от 1 (*A. tectorius* s.l.) до 12 морфологически мало отличающихся видов. При этом у образцов из данного региона был выявлен значительный полиморфизм по составу нафтилизохинолиновых алкалоидов и наблюдалась некоторая географическая приуроченность отдельных вариантов. Исследование выявило не менее выраженную генетическую дифференциацию среди образцов этого

Таблица 1

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

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

Таблица 1 (Окончание)

Таксоны	Число образцов одного вида	Число внутривидовых линий	Распространение	Симпатрические или аллопатрические	Сестринские	Маркеры и/или метод	Ссылки
<i>Mitella japonica</i> , <i>M. joshinaga</i> (Saxifragaceae)	18 30	2	Япония	алл.	—	<i>psbA-trnH</i> , <i>matK</i> , ITS , ETS	Окуяма, Kato, 2009
<i>Ancistrocladus tectorius</i> (Anacardiaceae)	75	2	Юго-Восточная Азия	симп.	—	ITS , интрон <i>trnK</i> , ISSR	Meimberg et al., 2010
<i>Cedrela odorata</i> (Meliaceae)	8	2–3	Южн. Америка	алл.	—	ITS , <i>psbB</i> , <i>psbN</i> , <i>psbT</i> , <i>trnS-trnG</i>	Mueller et al., 2010
<i>Navaretia sinistra</i> (Polemoniaceae)	8–32	2	Сев. Америка	симп.	—	ITS , интроны <i>idhA</i> , <i>idhB</i> , <i>g3pdh</i> , <i>trnL-trnL-trnF</i> , <i>trnS-G</i> , <i>trnG-G</i>	Johnson, Cairns-Heath, 2010
<i>Gaultheria</i> , 3 вида (Ericaceae)	3–7	2–3	Вост. Азия	симп.	—	ITS , <i>matK</i> , <i>rpl16</i> , <i>trnL-trnF</i> , <i>trnS-trnG</i>	Lu et al., 2010
<i>Downingia yina</i> (Campanulaceae)	14	2	Северо-Запад Сев. Америки	?	—	ITS , <i>trnK</i> , <i>matK</i>	Schultheis, 2010
<i>Taxus wallichiana</i> (Taxaceae)	29	7	Евразия	алл.	—	ITS , <i>trnL-F</i> , <i>matK</i> , <i>trnH-psbA</i> , <i>rbcL</i>	Liu et al., 2011
<i>Mimosa montana</i> , <i>M. weberbaueri</i> (Fabaceae)	3 2	2, 3	Перу	алл.	—	<i>trnD-trnT</i>	Särkinen et al., 2011
<i>Brachypodium distachyon</i> (Poaceae)	27	3	Средиземноморье	симп.	—	ITS , ETS , <i>ndhF</i> , <i>trnL-F</i>	Catalan et al., 2012
<i>Navaretia saximontana</i> (Polemoniaceae)	~40	2	Сев. Америка	алл.	—	ITS , <i>trnH-psbA</i> , <i>rpl16</i> , <i>trnS-trnG</i> , <i>trnG-trnG</i>	Johnson et al., 2012
<i>Gymnadenia conopsea</i> (Orchidaceae)	25	2–4	Евразия	алл.	—	ITS	Ефимов, 2013
<i>Sarracenia alata</i> (Sarraceniaceae)	82	2	Сев. Америка	алл.	+	ITS , <i>atp1-atpH</i> , <i>trnC-ycf6</i> , <i>ycf6-psbM</i> , <i>trnH-psbA</i> , <i>rpl16</i> , <i>rps16-trnK</i> , 21 locus NGS-технология	Carstens, Satler, 2013
<i>Aster amellus</i> (Asteraceae)	290	2	Европа	симп.	—	микросателлиты	Münzbergová et al., 2013
<i>Tetralia triangularis</i> (Syringaceae)	332	5	ЮАР	алл., симп.	—	ETS , <i>trnH-psbA</i>	Britton et al., 2014

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

вида, оказавшегося парафилетичным относительно индийских видов, а также внутривидовую вариабельность, превышающую таковую у африканских видов рода, свидетельствующую о возможном присутствии криптических видов (Meimberg et al., 2010).

Однако иногда криптические виды выявляются весьма неожиданно. При исследовании рода *Allium* (лук) оказалось, что образцы вида *Allium darwasicum* разделились на две ITS-клады, которые не были сестринскими, более того, они располагались на филогенетическом древе довольно далеко друг от друга, хотя все образцы были собраны примерно в одном географическом районе (Gurushidze, 2008). Их генетическая дифференциация свидетельствует, что это могут быть криптические виды. Совершенно неожиданно две несестринские группы были выявлены в виде злаков с широким ареалом — *Milium effusum* (бор развесистый). Этот вид широко распространен в бореальной зоне в Евразии и на северо-востоке Северной Америки. Молекулярный анализ (ITS) десятков образцов из разных точек ареала показал наличие двух клад — одной, включающей образцы из Европы, Азии вплоть до Забайкалья, Джунгарии и Гималаев, и Северной Америки, и другой, восточноазиатской (Дальний Восток России, включая Камчатку, Курилы, о-ва Японского моря, некоторые провинции Китая, Корея, Япония). Генетическая дивергенция между кладами составляет более 5 %, при этом вторая клада является сестринской кладе секции *Milium*, включающей первую кладу, и 2 других вида секции (Коцера и др., 2008). По-видимому, восточноазиатская клада является криптическим видом. Морфологических или цитогенетических различий пока найти не удалось.

Характерно, что некоторые из выявленных сильно дивергировавших линий и внутренне негомогенны (*Lasthenia californica* — White: Chan et al., 2002; *Milium effusum* восточноазиатская клада: Коцера и др., 2008; *Ancistrocladus tectorium*: Meimberg et al., 2010; *Gymnadenia conopsea* азиатская клада: Ефимов, 2013), что дало основания авторам в ряде случаев предполагать присутствие нескольких криптических видов в одном. Возможно, применение дополнительных маркеров и увеличение выборки может внести большую ясность относительно генетической и таксономической структуры этих групп.

Иногда не все использованные в конкретной работе маркеры выявляют дифференциацию. Так, в таксономически сложной серии *Trichophyllae* рода *Gaultheria* дифференциацию, свидетельствующую о наличии криптических видов, показали участки хлоропластной ДНК, а по ITS полиморфизм практически отсутствовал (Lu et al., 2010), сходная картина получена при изучении *Plantago princeps* (Dunbar-Co et al., 2008). А вот при изучении видов *Mitella* (Окуяма, Като, 2009) была обратная картина — хлоропластный участок *psbA-trnH* дифференцировал виды рода хуже, чем ядерные ITS + ETS.

При этом степень репродуктивной изоляции у них больше соответствовала генетическим расстояниям, выявляемым ядерными маркерами, чем хлоропластными. У *Cedrella odorata* участки ITS показывали три отдельных линии, а 4 хлоропластных участка — лишь две (Muellner et al., 2009). По-видимому, для надежного выявления криптических видов растений желательны исследование и ядерных и хлоропластных участков.

Иногда криптические виды удавалось обнаружить только после приложения немалых усилий. Так, у уже упоминавшегося вида *Sarracenia alata* исследование участка ITS2 не показало разницы между восточными и западными популяциями (Neuland, 2008). Однако анализ микросателлитной ДНК, а также участка *trnK-rps16* (он один из 6 изученных хлоропластных участков оказался более или менее вариабельным) указывали на существование некоторой структуры популяций (Коорман, Karstens, 2010). Анализ последовательностей 21 локуса методами секвенирования следующего поколения (NGS) все же убедительно показал, что в виде существуют две дивергентные линии, по-видимому, представляющие собой криптические виды (Carstens, Satler, 2013). Пока метод NGS широко не вошел в практику подобных исследований, и используются методы множественных локусов (RAPD, AFLP, микросателлиты, ISSR), также иногда дающие хорошие результаты.

Выявляемое наличие криптических видов заставляет вспомнить о дуализме биологических и таксономических видов, о котором писал еще Грант (1971). В качестве яркого примера криптических видов он приводил комплекс *Gilia transmontana* (Polemoniaceae), содержащий 5 видов, столь сходных по фенотипу, что их идентификация затруднена, но при этом полностью взаимостерильных (к сожалению, этот комплекс, произрастающий в пустыне Мохаве, до сих пор не проанализирован с помощью молекулярных методов). Все же Грант указывал, что такие виды нельзя считать таксономическими видами в силу трудностей с их определением, поэтому за единицу классификации приходится принимать весь комплекс видов-двойников.

То, что криптические виды, найденные по генетической дифференциации, являются и репродуктивно изолированными биологическими видами, было продемонстрировано для некоторых растений экспериментальными скрещиваниями (Masuyama, 2008; Окуяма, Като, 2009; Yatabe et al., 2001). Но такая корреляция не всегда наблюдается, что показало изучение трех арктических видов рода *Draba* (*D. fladnizensis*, *D. subcapitata*, *D. nivalis*). Экспериментальные скрещивания были проведены внутри разных географических популяций и между ними. Они выявили в каждом из видов множество репродуктивно изолированных популяций — возможных криптических видов (Grundt et al., 2006). Но последующее исследование молекулярной дифференциации или совсем не выявило ее (по ITS и хлоропластным маркерам), или

выявило в гораздо меньшей степени (по микросателлитной ДНК) — когда в одном виде найдено три дивергентных линии, в другом — две, в третьем их не было (Skrede et al., 2009). Тот факт, что молекулярная дифференциация в видах *Draba* выявила гораздо меньшее количество генетически обособленных групп, чем экспериментальные скрещивания, авторы (Skrede et al., 2009) объясняют тем, что развитие барьеров стерильности в этой группе происходит очень быстро и затрагивает лишь маленькую часть генома. Если раньше допускали, что при возникновении репродуктивной изоляции изменениям подвергается весь геном или большая его часть, теперь показано, что на первых порах она может быть вызвана действием отдельных генов, называемых генами видообразования. У растений уже известно более 40 таких генов, действующих на разных этапах изоляции — презиготическом, постзиготическом, нежизнеспособности гибридов или их стерильности (Rieseberg, Blackman, 2010). В таких случаях исследование отдельных участков генома обеспечивает меньшую вероятность уловить начинающуюся дивергенцию, чем методы множественных локусов, даже если изоляция уже произошла некоторое время назад. Обычно считается, что криптические виды — молодые, представляющие собой начальные этапы видообразования. По-видимому, это справедливо для большинства случаев. Однако показано, что возраст некоторых может быть солидным. Время дивергенции двух видов, обнаруженных у мха *Pyrrhobryum mnioides*, оценивается в 80 млн лет (McDaniel, Shaw, 2003). Отметим, что эта цифра превышает таковые, найденные пока для криптических видов в других группах организмов.

ВОЗМОЖНЫЕ РАЗЛИЧИЯ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

Известно, что у животных морфологически неразличимые криптические виды могут различаться по характеру издаваемых звуков, демонстрационному и миграционному поведению, феромонам, специфичности по «хозяину», пищевым предпочтениям и т.п. По каким же признакам различаются криптические виды растений?

Существование криптических видов у растений связывали в первую очередь с полиплоидией. У многих видов покрытосеменных (до 13 % по разным оценкам), еще чаще — у папоротников, существуют хромосомные расы (циторасы или цитотипы) с разным уровнем плоидности. Иногда при тщательном изучении между ними выявлялись географические, морфологические, экологические и другие различия, хотя вопрос о том, в какой степени эти различия присущи расам, и как часто они репродуктивно изолированы друг от друга, — остается открытым. Высказывалось предложение о выделении циторас как таковых в самостоятельные виды (Löve, 1964), делались предложения, касающиеся отдельных таксонов (на-

пример, Ball, Heywood, 1962; Vaghan et al., 1997), хотя по большей части их рассматривали в рамках внутривидовой изменчивости. Также следует отметить, что морфологические различия между диплоидами и полиплоидами (и циторасами вообще) чаще всего носят скорее количественный, чем качественный характер (это касается и генеративных и вегетативных органов), то есть их сложно выявить и зафиксировать так, как требуется для таксономических признаков.

Тем не менее, не так давно группа авторитетных авторов выступила с предложением описывать автополиплоидные цитотипы как отдельные виды (Soltis et al., 2007), если получены дополнительные доказательства их видового статуса (например, экологические различия, отсутствие потока генов). В статье приводились примеры наиболее подходящих, по мнению авторов, кандидатов в новые виды — это цитотипы видов *Tolmiea menziesii* и *Heuchera grossulariifolia* (Saxifragaceae), *Galax urceolata* (Diapensiaceae), *Chamerion angustifolium* (Onagraceae), *Vaccinium corymbosum* (Ericaceae). Чтобы избежать путаницы в названиях, было предложено в названиях новых видов добавлять к видовому эпитету существовавшего вида указание на уровень плоидности, как было с видами рода *Zea* — был известен тетраплоидный *Zea perennis*, а найденный позже похожий диплоидный вид был назван — *Zea diploperennis* (Iltis et al., 1979).

Надо сказать, что В. Грант, Д. Л. Стеббинс и ряд других видных исследователей не считали автополиплоидию значимым механизмом видообразования (считали строго доказанными менее десятка примеров) и не допускали, что цитотипы могут представлять собой разные виды. Грант полагал, что автополиплоидия — явление, необычное у растений, а цитогенетические критерии, по которым оно обычно распознается — в первую очередь спаривание бивалентов в мейозе — нельзя считать диагностическими (как и морфологическое сходство полиплоидов с близкими диплоидными видами). Позже было установлено, что наиболее надежным доказательством автополиплоидной природы является полисомное наследование. В последнее десятилетие использование генетических и в особенности молекулярных маркеров позволило получать во многих случаях убедительные свидетельства автополиплоидии и показало, что она распространена гораздо более, чем предполагалось раньше (Soltis et al., 1999), особенно в некоторых семействах, например, Saxifragaceae и Sactaceae.

В то же время установить, являются ли расы автополиплоидными или аллополиплоидными бывает очень сложно. Даже анализ четырех ядерных низко-копийных генов видов *Zea perennis* и *Z. diploperennis* не позволил полностью исключить гипотезу о происхождении *Z. perennis* путем межвидовой гибридизации с участием предка вида *Z. diploperennis* и какого-то ныне вымершего вида рода (Tiffin, Gaut, 2001). Три циторасы вида *Brachypodium distachyon* s.l. долго считались автопо-

липлоидной серией, пока GISH и FISH гибридизация не показали, что расы с $2n = 10$ и $2n = 20$ являются диплоидами с $x = 5$ и $x = 10$, а раса с $2n = 30$ — производным от них аллотетраплоидом (Hasterok et al., 2004). Детальные морфометрический, цитогенетический и молекулярный анализы показали, что все три расы — самостоятельные криптические виды (Catalan, 2012).

Стоит отметить, что и в случае исследования циторас (в том числе по молекулярной дивергенции) заключения авторов о том, что данный вид может содержать несколько самостоятельных видов часто выражены в неявной форме, не содержат таксономических рекомендаций (напр., *Glycine tomentella*: Doyle et al., 2004; *Solidago simplex*: Peirson et al., 2012, *Aster amellus*: Münzbergová et al., 2013 и др.) и остаются мало замеченными, особенно при поиске по названиям или ключевым словам. Тем не менее комплексы циторас представляют собой потенциальный резерв криптических видов и ожидают своего исследования современными методами, включая молекулярные.

Известно, что у покрытосеменных в большинстве случаев дифференцирующими видовыми признаками являются признаки генеративной сферы, а различия в вегетативных признаках часто относят за счет внутривидовой вариабельности. Но оказалось, что, например, два криптических вида у орхидей *Gymnadenia conopsea* и *G. densiflora*, выявленных по молекулярной дифференциации, весьма устойчиво различаются по вегетативным признакам (Ефимов, 2013). В случае криптических видов хорошие результаты иногда дает морфометрический анализ (Catalan et al., 2012; Ефимов, 2013). Что касается признаков генеративных, показано, что они могут носить более сложный характер, чем простое описание отдельных элементов. В виде *Caesalpinia hintonii* различали три морфы, отличавшиеся некоторыми морфологическими особенностями соцветий и цветков, обеспечивавших три разных синдрома опыления. Оказалось, что одна из этих морф образует отдельную кладу на дереве, построенном по последовательностям 4 участков хлоропластной ДНК, она аллопатрична относительно других морф и была выделена в самостоятельный вид (Sotuyo et al., 2007). Некоторые с трудом уловимые морфологические различия еще необходимо отличать от возможной фенотипической пластичности, изучение которой очень важно, так как наличие её может затуманивать картину соответствия морфологической и генетической дифференциации, их корреляции.

Криптические виды растений могут различаться по составу низкомолекулярных химических соединений. Так, в роде *Juniperus* они различаются по терпеноидам листа (Adams et al., 2005), в роде *Ancistrocladus* — по составу нафтилизохинолиновых алкалоидов (Meimberg, 2010). Морфологически очень сходные виды цветковых, опыляемых насекомыми и птицами (особенно у двудомных растений), могут различаться компонентами, определяющими аромат цветка, что ведет к различиям в опы-

лителях. Это относится, например, к орхидеям из родов *Ophrys* (Bateman et al., 2011) и *Chiloglottis* (Bower, Brown, 2009), у последнего в пределах некоторых видов было выявлено по 2–5 криптических видов, обладающих уникальными опылителями. Различия в ароматах могут привести к репродуктивной изоляции (или по крайней мере коррелировать с ней), как показано, например, для видов рода *Silene* (Wälti et al., 2008).

Получены сведения, позволяющие предположить, что криптические виды растений могут различаться также особенностями развития и фотосинтеза, экологическими нишами. Разные *rbcl*-типы папоротника эпифита *Asplenium nudus* различаются высотой местности их произрастания над уровнем моря и положением на стволе дерева (Yatabe et al., 2009). Растения из американского вида бобовых *Amphicarpaea bracteata* разделились на три линии при анализе последовательностей ДНК, при этом линии различались по способности образовывать клубеньки с определенными штаммами бактерий из рода *Bradyrhizobium* (Parker et al., 2004). Анализ двух высоко-вариабельных низко-копийных ядерных генов у *Spiraeanthemum ellipticum* и *S. pubescens* из Новой Каледонии показал, что в обоих этих видах есть по два криптических вида, характеризующихся разными эдафическими потребностями (Pillon et al., 2009). Было показано, что ареалы диплоидного и тетраплоидного криптических видов *Brachypodium distachyon* отличаются степенью аридности, т.е. растения отличаются эффективностью использования воды (Manzaneda et al., 2012). Известно, что внутривидовые различия могут быть фенологическими, например, у цветковых — по времени цветения, но криптических видов, различающихся по этому признаку, пока не выявлено.

Как можно видеть по приведенным в таблице 1 результатам, криптические виды могут быть и аллопатрическими и симпатрическими, при этом то и другое может трактоваться как указание на видовую самостоятельность, аллопатрия — на обособленность ареалов, а симпатрия — на репродуктивную изоляцию, хотя в случае обособленных ареалов виды легче различать.

Пока неясно, есть ли области Земли, где более вероятно найти криптические виды. Даже среди зоологов, имеющих большой материал по животным, пока нет согласия относительно того, к каким географическим, климатическим, экологическим регионам в большей мере приурочены такие виды. Проведя анализ публикаций и базы данных по животным Zoological Record (1978–2006), где содержались сведения о более 2000 криптических видов в разных группах, M. Pfenniger и K. Schwenk (2007) пришли к выводу о их равномерной встречаемости в разных макротахсонах и разных биогеографических районах. Однако есть мнение, что их особенно много в тропических районах (Strutzenberger et al., 2011). Есть также предположения, что их изобилие может быть связано с местообитаниями в экстремальных условиях, ог-

раничивающих разнообразие путей адаптации, таких как глубоководные, в карстовых пещерах, в Арктике и т. д. (Bickford et al., 2007). С другой стороны, совсем недавно были получены данные, позволяющие допустить, что криптические виды могут быть характерны для регионов, где изменчивы топографические факторы и связанные с ним климатические условия, и, соответственно, наблюдается видовое богатство, таких, например, как Капская область (Britton et al., 2014),

Сравнительно небольшое число найденных криптических видов растений пока не позволяет судить, равномерно ли они распространены и приурочены ли к определенным местообитаниям. Из перечисленных в таблице 1 примеров *Ancistrocladus tectorius*, *Caesalpinia oyamae*, *Plantago princeps*, виды *Mimose* ser. *Andinae*, родов *Cedrella*, *Schoenocaulon* — растения тропического пояса, другие — умеренных районов, виды рода *Draba* — арктические, и авторы этой работы (Grundt et al., 2006) высказали предположение, что и в других арктических видах растений криптические виды могут быть найдены. Очевидно, что значительный интерес представляют виды с дизъюнктивным ареалом, они интенсивно изучаются, и среди них были найдены криптические виды (Parker et al., 2004; Medina et al., 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ранее отмечалось (Egge, Simons, 2002), что после обнаружения криптических видов сравнительно редко они получают названия и бывают описаны по всем правилам, ввиду того, что сделать это гораздо труднее, чем описать морфологически хорошо отличающийся вид. Возможно, в наши дни, когда получает распространение практика включения в описание вида молекулярных признаков, например, наличие определенных (диагностических) нуклеотидов в определенных положениях генной последовательности (Filipowicz et al., 2012; Kadereit et al., 2012), формальное описание криптических видов как новых таксонов станет более обычным. Для нахождения новых признаков предлагается подход, получивший название «реципрокное прояснение» — «reciprocal illumination» — когда морфологически варьируемые группы тестируются молекулярно-генетическими методами, а выявленные ими линии подвергаются более углубленному морфологическому анализу с применением морфометрии (Muellner et al., 2009; Medina et al., 2012)

Криптические виды представляют собой брешь в познании биоразнообразия, их выявление и изучение очень важно для его полного описания, для познания эволюции и видообразования, для охраны редких видов, а также в других областях науки и практики.

Работа выполнена в соответствии с исследованиями, поддержанными грантами РФФИ 12-04-01470-а и 11-04-01167-а и программой «Динамика генофондов».

ЛИТЕРАТУРА

1. Ефимов П. Г. (2013) Криптические виды кокушников (*Gymnadenia*: Orchidaceae, Magnoliophyta) России. Генетика. Т. 49: С. 343–354.
2. Кошеруба В. В., Пробатова Н. С., Блаттнер Ф. (2008) Полиморфизм *Milium effusum* L. (Poaceae) в географическом ареале вида по данным ITS секвенирования рибосомальной РНК. Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск. Карельский научный центр. Ч 3. С. 39–42.
3. Михайлова Ю. В., Кастелло С., Наумова Е. С., Наумов Г. И. (2009) Алло- и симпатрические виды-двойники *Saccharomyces cerevisiae*: ДНК–ДНК гомология. Экол. генет. Т. 7: С. 3–7.
4. Шнеер В. С. (2009) ДНК штрихкодирование — новое направление в сравнительной геномике растений. Генетика. Т. 54: С. 1436–1448.
5. Adams R. P., Morris J. A., Pandey R. N., Schwarzbach A. E. (2005) Cryptic speciation between *Juniperus deltooides* and *Juniperus oxycedrus* (Cupressaceae) in the Mediterranean. Biochem. Syst. Ecol. V. 33: P. 771–787.
6. Ahonen I., Sass-Gyarmati A., Pócs T. (2005) Molecular, morphological, and taxonomic evaluation of the *Ptychanthus striatus* — complex. Acta Bot. Hung. V. 47: P. 225–246.
7. Amato A., Kooistra W. H. C. F., Ghiron J. H. L. et al. (2007) Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms. Protist. V. 158: P. 193–207.
8. Bateman R. M., Bradshaw E., Devey D. S. et al. (2011) Species arguments: clarifying competing concepts of species delimitation in the pseudo-copulatory orchid genus *Ophrys* Bot. J. Linn. Soc. V. 165: P. 336–347.
9. Bell D., Long D. G., Forrest A. D., et al. (2012) DNA barcoding of European *Herbertus* (Marchantiopsida, Herbertaceae) and the discovery and description of a new species. Mol. Ecol. Res. V. 12: P. 36–47.
10. Bennett C., Aime M. C., Newcombe G. (2011) Molecular and pathogenic variation within *Melampsora* on *Salix* in western North America reveals numerous cryptic species. Mycologia. V. 103: P. 1004–1018.
11. Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N. S. et al. (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. Trends Ecol. Evol. V. 22: P. 148–155.
12. Bower C. C., Brown G. R. (2009) Pollinator specificity, cryptic species and geographical patterns in pollinator responses to sexually deceptive orchids in the genus *Chiloglottis*: the *Chiloglottis gunnii* complex. Austral. J. Bot. V. 57: P. 37–55.
13. Britton M. N., Hedderson T. A., Verboom G. A. (2014) Topography as a driver of cryptic speciation in the high-elevation cape sedge *Tetralix triangularis* (Boeck.) C. B. Clarke (Cyperaceae: Schoeneae) Mol. Phylogenet. Evol. V. 77: P. 96–109.

14. Carstens B. C., Satler J. D. (2013) The carnivorous plant described as *Sarracenia alata* contains two cryptic species. *Biol. J. Linn. Soc.* V. 109: P. 737–746.
15. Catalán P., Müller J., Hasterok R. et al. (2012) Evolution and taxonomic split of the model grass *Brachypodium distachyon*. *Ann. Bot.* V. 109: P. 385–405.
16. Chan R., Baldwin B. G., Ornduff R. (2002) Cryptic goldfields: a molecular phylogenetic reinvestigation of *Lasthenia californica* sensu lato and close relatives (Compositae: Heliantheae sensu lato). *Amer. J. Bot.* V. 89: P. 1103–1112.
17. Chiang T. Y., Schaal B. A. (1999) Phylogeography of North American populations of the moss species *Hylocomium splendens* based on the nucleotide sequence of internal transcribed spacer 2 of nuclear ribosomal DNA. *Mol. Ecol.* V. 8: P. 1037–1042.
18. Darlington C. D. (1940) Taxonomic species and genetic systems. In: J. S. Huxley, editor. *The new systematics*. Oxford: University Press. p. 137–160.
19. Darwin C. (1859) *On the origin of species by means of natural selection*. London: John Murray.
20. Dauphin B., Vieu J., Grant J. R. (2014) Molecular phylogenetics supports widespread cryptic species in moonworts (*Botrychium* s. s., Ophioglossaceae) *Am. J. Bot.* V. 101: P. 128–140.
21. Doyle J. J., Doyle J. L., Rauscher J. T., Brown A. H. D. (2004) Evolution of the perennial soybean polyploid complex (*Glycine* subgenus *Glycine*): a study of contrasts *Biol. J. Linn. Soc.* V. 82: P. 583–597.
22. Duno de Stefano R., Fernández-Concha G. C., Can-Itza L. L., Lavin M. (2010) The morphological and phylogenetic distinctions of *Coursetia greenmanii* (Leguminosae): taxonomic and ecological implications. *Syst. Bot.* V. 35: P. 289–295.
23. Dong S., Schafer-Verwimp A., Meinecke P. et al. (2012) Tramps, narrow endemics and morphologically cryptic species in the epiphyllous liverwort *Diplasiolejeunea*. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 65: P. 582–594.
24. Downie S. R., Sun F.-J., Katz-Downie D. S., Colletti G. J. (2004) A phylogenetic study of *Perideridia* (Apiaceae) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *Syst. Bot.* V. 29: P. 737–751.
25. Dunbar-Co S., Wiczorek A. M., Morden C. W. (2008) Molecular phylogeny and adaptive radiation of the endemic Hawaiian *Plantago* species (Plantaginaceae). *Amer. J. Bot.* V. 95: P. 1177–1188.
26. Egge J. J. D., Simons A. M. (2006) The challenge of truly cryptic diversity: diagnosis and description of a new madtom catfish (Ictaluridae: *Noturus*). *Zool. Scripta*. V. 35: P. 581–595.
27. Fawley M. W., Dean M. L., Dimmer S. K., Fawley K. P. (2005) Evaluating the morphospecies concept in the Selenastraceae (Chlorophyceae, Chlorophyta). *J. Phycol.* V. 42: P. 142–154.
28. Feist M. A. E., Downie S. R. (2008) A phylogenetic study of *Oxyopolis* and *Ptilimnium* (Apiaceae) based on nuclear rDNA ITS sequences. *Syst. Bot.* V. 33: P. 447–458.
29. Feldberg K., Groth H., R. Wilson R. et al. (2004) Cryptic speciation in *Herbertus* (Herbertaceae, Jungermanniopsida): Range and morphology of *Herbertus sendtneri* inferred from nrITS sequences. *Pl. Syst. Evol.* V. 249: P. 247–261.
30. Feldberg K., Váňa J., Long D. G. et al. (2010) A phylogeny of Adelanthaceae (Jungermanniales, Marchantiophyta) based on nuclear and chloroplast DNA markers, with comments on classification, cryptic speciation and biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 55: P. 293–304.
31. Fernandez C. C., Shevock J. R., Glazer A. N., Thompson J. N. (2006) Cryptic species within the cosmopolitan desiccation-tolerant moss *Grimmia laevigata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 103: P. 637–642.
32. Fiedorow P., Odrzykoski I., Szweykowski J., Szweykowska-Kulińska Z. (2001) Phylogeny of the European species of the genus *Pellia* (Hepaticae; Metzgeriales) based on the molecular data from nuclear tRNA (Leu) (CAA) intergenic sequences. *Gene*. V. 262: P. 309–315.
33. Filipowicz N., Nee M. H., Renner S. S. (2012) Description and molecular diagnosis of a new species of *Brunfelsia* (Solanaceae) from the Bolivian and Argentinian Andes. *PhytoKeys*. V. 10: P. 83–94.
34. Fouquet A., Gilles A., Vences M. et al. (2007) Underestimation of species richness in neotropical frogs revealed by mtDNA analyses. *PLoS ONE*. V. 2: e1109.
35. Fuselier L., Davison P. G., Clements M. (2009) Phylogeographic analyses reveal distinct lineages of the liverworts *Metzgeria furcata* (L.) Dumort. and *Metzgeria conjugata* Lindb. (Metzgeriaceae) in Europe and North America. *Biol. J. Linn. Soc.* V. 98: P. 745–756.
36. Goodwillie C., Stiller J. W. (2001) Evidence for polyphyly in a species of *Linanthus* (Polemoniaceae): Convergent evolution in self-fertilizing taxa. *Syst. Bot.* V. 26: P. 273–282.
37. Grant V. (1971) *Plant speciation*. New York: Columbia University Press.
38. Grundt H. H., Kjolner S., Borgen L. et al. (2006) High biological species diversity in the arctic flora. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 103: P. 972–975.
39. Grusz A. L., Windham M. D., Pryer K. M. (2009) Deciphering the origins of apomictic polyploids in the *Cheilanthes yavapensis* complex (Pteridaceae) *Amer. J. Bot.* V. 96: P. 1636–1645.
40. Guiry M. D. (2012) How many species of algae are there? *J. Phycol.* V. 48: P. 1057–1063.
41. Gurushidze M., Fritsch R. M., Blattner F. R. (2008) Phylogenetic analysis of *Allium* subg. *Melanocrommyum* infers cryptic species and demands a new sec-

- tional classification. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 49: P. 997–1007.
42. Harper J.T., Gile G.H., James E.R. et al. (2009) The inadequacy of morphology for species and genus delineation in microbial eukaryotes: An example from the parabasalian termite symbiont *Coronympha*. *PLoS ONE* V. 4 (8): e6577.
 43. Hasterok R., Draper J., Jenkins G. (2004) Laying the cytotoxic foundations of a new model grass, *Brachypodium distachyon* (L.) Beauv. *Chrom. Res.* V. 12: P. 397–403.
 44. Hauk W.D., Haufler C.H. (1999) Isozyme variability among cryptic species of *Botrychium* subgenus *Botrychium* (Ophioglossaceae). *Amer. J. Bot.* V. 86: P. 614–633.
 45. Haufler C.H., Windham M.D. (1991) New species of North American *Cystopteris* and *Polypodium*, with comments on their reticulate relationships. *Amer. Fern J.* V. 81: P. 7–23.
 46. Hawksworth D.L., Rossman A.Y. (1997) Where are all the undescribed fungi? *Phytopathology* V. 87: P. 888–891.
 47. Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., DeWaard J.R. (2003) Biological identification through DNA barcodes. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* V. 270: P. 313–321.
 48. Hedenäs L., Eldenäs P. (2007) Cryptic speciation, habitat differentiation, and geography in *Hamatocaulis vernicosus* (Calliergonaceae, Bryophyta). *Pl. Syst. Evol.* V. 268: P. 131–145.
 49. Heinrichs J., Groth H., Lindner M., Feldberg K. (2004) Molecular, morphological, and phytochemical evidence for a broad species concept of *Plagiochila bifaria* (Hepaticae). *The Bryologist.* V. 107: P. 28–40.
 50. Heinrichs J., Hentschel J., Bombosch A. et al. (2010) One species or at least eight? Delimitation and distribution of *Frullania tamarisci* (L.) Dumort. s.l. (Jungermanniopsida, Porellales) inferred from nuclear and chloroplast DNA markers. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 56: P. 1105–1114.
 51. Heinrichs J., Hentschel J., Feldberg K. et al. (2009) Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. *Journal Syst. Evol.* V. 47: P. 497–508.
 52. Hoot S.B., Taylor W.C. (2001) The utility of nuclear ITS, a LEAFY homolog intron, and chloroplast *atpB-rbcL* spacer region data in phylogenetic analyses and species delimitation in *Isoetes*. *Amer. Fern J.* V. 91: P. 166–177.
 53. Hrusa G.F., Gaskin J.F. (2008) The *Salsola tragus* complex in California (Chenopodiaceae): characterization and status of *Salsola australis* and the autochthonous allopolyploid *Salsola ryanii* sp. nov. *Madrono*. V. 55: P. 113–131.
 54. Huttunen S., Hedenäs L., Ignatov M.S. et al. (2008) Origin and evolution of the northern hemisphere disjunction in the moss genus *Homalothecium* (Brachytheciaceae). *Amer. J. Bot.* V. 95: P. 720–730.
 55. Iltis H.H., Doebley J.F., Guzman R. et al. (1979) *Zea diploperennis* (Gramineae): a new teosinte from Mexico. *Science.* V. 203: P. 186–188.
 56. Inoue Y., Ishikawa H., Ohsawa T.A. (2004) Cryptic species in the *Microlepia marginata* suggested by nuclear and chloroplast DNA markers. *J. Plant Res.* V. 117 (Supplement): P. 42–43.
 57. Jewell M., Frère C.H., Harris-Shultz K. et al. (2012) Phylogenetic analysis reveals multiple introductions of *Cynodon* species in Australia. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 65: P. 390–396.
 58. Johnson L.A., Cairns-Heath H. (2010) Decrypting cryptic species: morphological and molecular evidence for recognizing *Navarretia linearifolia* as distinct from *N. sinistra* (Polemoniaceae). *Syst. Bot.* V. 35: P. 618–628.
 59. Johnson L.A., Chan L.M., Burr K., Hendrickson D. (2012) *Navarretia furnissii* (Polemoniaceae), a new diploid species from the intermountain western United States distinguished from tetraploid *Navarretia saximontana*. *Phytotaxa.* V. 42: P. 51–61.
 60. Kadereit G., Piirainen M., Lambinon J., Vanderpoorten A. (2012) Cryptic taxa should have names: Reflections in the glasswort genus *Salicornia* (Amaranthaceae) *Taxon.* V. 61: P. 1227–1239.
 61. Knowlton N. (1993) Sibling species in the sea. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 24: P. 189–216.
 62. Koenders A., Martens K., Halse S., Schön I. (2012) Cryptic species of the *Eucypris virens* species complex (Ostracoda, Crustacea) from Europe have invaded Western Australia. *Biol. Invasions.* V. 14: P. 2187–2201.
 63. Kon T., Yoshino T., Mukai T., Nishida M. (2007) DNA sequences identify numerous cryptic species of the vertebrate: A lesson from the gobioid fish *Schindleria*. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 44: P. 53–62.
 64. Koopman M.M., Carstens B.C. (2010) Inferring population structure and demographic parameters across a riverine barrier in the carnivorous plant *Sarracenia alata* (Sarraceniaceae). *Conserv. Genet.* V. 11: P. 2027–2038.
 65. Kreier H.-P., Feldberg K., Mahr F. et al. (2010) Phylogeny of the leafy liverwort *Ptilidium*: Cryptic speciation and shared haplotypes between the Northern and Southern Hemispheres. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 57: P. 1260–1267.
 66. Kurihara T., Watano Y., Takamiya M., Shimizu T. (1996). Electrophoretic and cytological evidence for genetic heterogeneity and the hybrid origin of *Athyrium oblitescens*. *J. Plant Res.* V. 109: P. 29–36.
 67. Lee C.-S., Downie S.R. (2006) Phylogenetic relationships within *Cicuta* (Apiaceae tribe Oenantheae) inferred from nuclear rDNA ITS and cpDNA sequence data. *Can. J. Bot.* V. 84: P. 453–468.

68. Liu J., Möller M., Gao L.-M. et al. (2011) DNA barcoding for the discrimination of Eurasian yews (*Taxus* L., Taxaceae) and the discovery of cryptic species. *Mol. Ecol. Res.* V. 11: P. 89–100.
69. Löve A. (1964) The biological species concept and its evolutionary structure. *Taxon.* V. 13. P. 33–45.
70. Lu L., Fritsch P.W., Cruz B.C. et al. (2010) Reticulate evolution, cryptic species, and character convergence in the core East Asian clade of *Gaultheria* (Ericaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 57: P. 364–379.
71. Manzaneda A.J., Rey P.J., Bastida J.M., et al. (2012) Environmental aridity is associated with cytotype segregation and polyploidy occurrence in *Brachypodium distachyon* (Poaceae). *New Phytol.* V. 193: P. 797–805
72. Masuyama S. (2008) Cryptic species in the fern *Ceratopteris thalictroides* (Parkeriaceae). III. Referential diagnostic characters of three cryptic species. *J. Plant Res.* V. 121: P. 279–286.
73. Masuyama S., Yatabe Y., Murakami N., Watano Y. (2002) Cryptic species in the fern *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. (Parkeriaceae). I. Molecular analyses and crossing tests. *J. Plant. Res.* V. 115: P. 87–97.
74. Mayr E. (1942) Systematics and the origin of species. New York: Columbia Univ. Press.
75. Mayr E. (1963) Animal species and evolution Cambridge, Mass.: The Belknap Press, Harvard University Press.
76. McDaniel S.F., Shaw A.J. (2003) Phylogeographic structure and cryptic speciation in the trans-antarctic moss *Pyrrhobryum mnioides*. *Evolution.* V. 57: P. 205–215.
77. McLeod D.S. (2010) Of least concern? Systematics of a cryptic species complex: *Limnonectes kuhlii* (Amphibia: Anura: Dicroglossidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 56: P. 991–1000.
78. Medina R., Lara F., Goffinet B. et al. (2012) Integrative taxonomy successfully resolves the pseudo-cryptic complex of the disjunct epiphytic moss *Orthotrichum consimile* s.l. (Orthotrichaceae). *Taxon.* V. 61: P. 1180–1119.
79. Meimberg H., Rischer H., Turini F.G. et al. (2010) Evidence for species differentiation within the *Ancistrocladus tectorius* complex (Ancistrocladaceae) in Southeast Asia: a molecular approach. *Pl. Syst. Evol.* V. 284: P. 77–98.
80. Miwa H., Odrzykoski I.J., Matsui A. et al. (2009) Adaptive evolution of *rbcL* in *Conocephalum* (Hepaticae, bryophytes). *Gene.* V. 441: P. 169–175.
81. Muellner A.N., Pennington T.D., Koecke A.V., Renner S.S. (2010) Biogeography of *Cedrela* (Meliaceae, Sapindales) in Central and South America. *Amer. J. Bot.* V. 97: P. 511–518.
82. Münzbergová Z., Šurinová M.S., Castro S. (2013) Absence of gene flow between diploids and hexaploids of *Aster amellus* at multiple spatial scales *Heredity.* V. 110: P. 123–130.
83. Murakami N., Nogami S., Watanabe M. et al. (1999) Phylogeny of Aspleniaceae inferred from *rbcL* nucleotide sequences. *Amer. Fern J.* V. 89: P. 232–243.
84. Neyland R. (2008) Intraspecific systematic relationships of *Sarracenia alata* Wood (Sarraceniaceae) inferred from nuclear ribosomal DNA sequences. *J. Mississippi Acad. Sci.* V. 53: P. 238–245.
85. Novo M., Almodovar A., Fernandez R., Cosin D.J.D. (2010) Cryptic speciation of hormogastrid earthworms revealed by mitochondrial and nuclear data. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 56: P. 507–512.
86. Okuyama Y., Kato M. (2009) Unveiling cryptic species diversity of flowering plants: successful biological species identification of Asian *Mitella* using nuclear ribosomal DNA sequences. *BMC Evol. Biol.* V. 9: P. 105.
87. Paris C.A., Windham M.D. (1988) A biosystematic investigation of the *Adiantum pedatum* complex in Eastern North America. *Syst. Bot.* V. 13: P. 240–255.
88. Parker M.A., Doyle J.L., Doyle J.J. (2004) Comparative phylogeography of *Amphicarpaea* legumes and their root-nodule symbionts in Japan and North America. *J. Biogeogr.* V. 31: P. 425–434.
89. Pavlic D., Slippers B., Coutinho T.A., Wingfield M.J. (2009) Multiple gene genealogies and phenotypic data reveal cryptic species of the Botryosphaeriaceae: a case study on the *Neofusicoccum parvum*/*N. ribis* complex. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 51: P. 259–268.
90. Payo D.A., Leliaert F., Verbruggen H. et al. (2013) Extensive cryptic species diversity and fine-scale endemism in the marine red alga *Portieria* in the Philippines. *Proc. R. Soc. B* V. 280, 20122660. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2660>.
91. Peirson J.A., Reznicek A.A., Semple J.C. (2012) Polyploidy, infraspecific cytotype variation, and speciation in Goldenrods: The cytogeography of *Solidago* subsect. *Humiles* (Asteraceae) in North America *Taxon* V. 61: P. 197–210.
92. Pfenninger M., Schwenk K. (2007) Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evol. Biol.* V. 7: P. 121.
93. Pillon Y., Hopkins H.C.F., Munzinger J. et al. (2009) Cryptic species, gene recombination and hybridization in the genus *Spiraeanthemum* (Cunoniaceae) from New Caledonia. *Bot. J. Linn. Soc.* V. 161: P. 137–152.
94. Poong S.-W., Lim P.-E., Phang S.-M. et al. (2013) *Mesospora elongata* sp. nov. (Ralfsiales, Phaeophyceae), a new crustose brown algal species from the Indo-Pacific region. *Phycologia.* V. 52: P. 74–81.
95. Pryer K.M., Haufler C.H. (1993). Isozymic and chromosomal evidence for the allotetraploid origin of *Gymnocarpium dryopteris* (Dryopteridaceae). *Syst. Bot.* V. 18: P. 150–172.

96. Queiroz L. P. de, Lavin M. (2011). *Coursetia* (Leguminosae) from eastern Brazil: nuclear ribosomal and chloroplast DNA sequence analysis reveal the monophyly of three caatinga-inhabiting species. *Syst. Bot.* V. 36. P. 69–79.
97. Ramaiya M., Johnson M. G., Shaw B. (2010) Morphologically cryptic biological species within the liverwort *Frullania asagrayana*. *Amer. J. Bot.* V. 97: P. 1707–1718.
98. Rieseberg L. H., Blackman B. K. (2010) Speciation genes in plants. *Ann. Bot.* V. 106: P. 439–455.
99. Roalson E. H., Friar E. A. (2004) Phylogenetic relationships and biogeographic patterns in North American members of *Carex* section *Acrocystis* (Cyperaceae) using nrDNA ITS and ETS sequence data. *Pl. Syst. Evol.* V. 243: P. 175–187.
100. Ryan F. J., Ayres D. R. (2000) Molecular markers indicate two cryptic, genetically divergent populations of Russian thistle (*Salsola tragus*) in California. *Can. J. Bot.* V. 78: P. 59–67.
101. Särkinen T. E., Marcelo-Pena J. L., Yomona A. D. et al. (2011) Underestimated endemic species diversity in the dry inter-Andean valley of the Rio Marañon, northern Peru: An example from *Mimosa* (Leguminosae, Mimosoideae). *Taxon.* V. 60: P. 139–150.
102. Saunders G. W. (2005) Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future application. *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 360 (1462): P. 1879–1888.
103. Schultheis L. M. (2010) Morphologically cryptic species within *Downingia yina* (Campanulaceae). *Madroño.* V. 57: P. 20–41.
104. Shaw J. (2001) Biogeographic patterns and cryptic speciation in bryophytes. *J. Biogeogr.* V. 28: P. 253–261.
105. Skrede I., Borgen L., Brochmann C. (2009) Genetic structuring in three closely related circumpolar plant species: AFLP versus microsatellite markers and high-arctic versus arctic–alpine distributions. *Heredity.* V. 102: P. 293–302.
106. Smith A. L., Tuomisto H., Pryer K. M. et al. (2001) *Metaxya lanosa*, a second species in the genus and fern family Metaxyaceae. *Syst. Bot.* V. 26: P. 480–486.
107. Soltis D. E., Soltis P. S., Schemske D. W. et al. (2007) Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? *Taxon.* V. 56: P. 13–30.
108. Soltis D. E., Soltis P. S., Tate J. A. (2004) Advances in the study of polyploidy since “Plant Speciation”. *New Phytol.* V. 161: P. 173–191.
109. Sotiaux A., Enroth J., Olsson S. et al. (2009) When morphology and molecules tell us different stories: a case-in-point with *Leptodon corsicus*, a new and unique endemic moss species from Corsica. *J. Bryol.* V. 31: P. 186–196.
110. Sotuyo S., Delgado-Salinas A., Chase M. W. et al. (2007) Cryptic speciation in the *Caesalpinia hintonii* complex (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a seasonally dry Mexican forest. *Ann. Bot.* V. 100: P. 1307–1314.
111. Stech M., Wagner D. (2005) Molecular relationships, biogeography, and evolution of Gondwanan *Campylopus* species (Dicranaceae, Bryopsida). *Taxon.* V. 54: P. 377–382.
112. Steyskal G. S. (1972) The meaning of the term “sibling species”. *Syst. Zool.* V. 21: P. 446.
113. Strutzenberger P., Brehm G., Fiedler K. (2011) DNA barcoding-based species delimitation increases species count of *Eois* (Geometridae) moths in a well-studied tropical mountain forest by up to 50 %. *Insect Science.* V. 18: P. 349–362.
114. Tiffin P., Gaut B. S. (2001) Sequence diversity in the tetraploid *Zea perennis* and the closely related diploid *Z. diploperennis*: Insights from four nuclear loci. *Genetics.* V. 158: P. 401–412.
115. Vaughan H. E., Taylor S., Parker J. S. (1997) The ten cytological races of the *Scilla autumnalis* species complex *Heredity.* V. 79: P. 371–379.
116. Wälti M. O., Mühlemann J. K., Widmer A., Schiestl F. P. (2008) Floral odor and reproductive isolation in two species of *Silene*. *J. Evol. Biol.* V. 21: P. 111–121.
117. Watano Y., Masuyama S. (1994) Genetic differentiation in population of the polymorphic fern *Ceratopteris thalictroides* in Japan. *J. Plant Res.* V. 107: P. 139–146.
118. Wickett N. J., Goffinet B. (2008) Origin and relationships of the myco-heterotrophic liverwort *Cryptothalpus mirabilis* Malmb. (Metzgeriales, Marchantiophyta) *Bot. J. Linn. Soc.* V. 156: P. 1–12.
119. Williams E. W., Waller D. M. (2012) Phylogenetic placement of species within the genus *Botrychium* s. s. (Ophioglossaceae) on the basis of plastid sequences, Amplified Fragment Length Polymorphisms, and Flow Cytometry *J. Plant Sci.* V. 173: P. 516–531.
120. Whittall J. B., Hellquist C. B., Schneider E. L., Hodges S. A. (2004) Cryptic species in an endangered pondweed community (*Potamogeton*, Potamogetonaceae) revealed by AFLP markers. *Amer. J. Bot.* V. 91: P. 2022–2029.
121. Zomlefer W. B., Whitten W. M., Williams N. H., Judd W. S. (2006) Infrageneric phylogeny of *Schoenocaulon* (Liliales: Melanthiaceae) with clarification of cryptic species based on ITS sequence data and geographical distribution. *Amer. J. Bot.* V. 93: P. 1178–1192.
122. Yatabe Y., Masuyama S., Darnaedi D., Murakami N. (2001) Molecular systematics of the *Asplenium nidus* complex from mt. Halimun national park, Indonesia: evidence for reproductive isolation among three sympatric *rbcL* sequence types *Amer. J. Bot.* V. 88: P. 1517–1522.

**CRYPTIC SPECIES IN PLANTS AND THEIR DETECTION
BY GENETIC DIFFERENTIATION BETWEEN POPULATIONS**

Shneyer V. S., Kotseruba V. V.

✿ **SUMMARY:** Many cryptic species were found during last years in animals, fungi, algae by their intraspecific genetic differentiation revealed by PCR-based methods. But they were rarely found yet in plants. In this review, we summarized the information on detection of cryptic species of spore and seed plants by the data on genetic differentiation between populations. Reasons for their rare discovery, the surrounding circumstances, the distinguishing features, and other issues are discussed.

✿ **KEY WORDS:** cryptic species; genetic differentiation; populations; plants.

✿ **REFERENCES (TRANSLITERATED)**

1. Efimov P. G. (2013) Kripticheskie vidy kokushnikov (Gymnadenia: Orchidaceae, Magnoliophyta) Rossii. [Sibling species of fragrant orchids (Gymnadenia: Orchidaceae, Magnoliophyta) in Russia] Russian Journal of Genetics. V. 49: P. 299–309.
2. Kotseruba V. V., Probatova N. S., Blattner F. (2008) Polimorfizm *Milium effusum* L. (Poaceae) v geograficheskom areale vida po dannym ITS sekvenirovaniya ribosomal'noy RNK. [Polymorphism in *Milium effusum* in its geographical range revealed by ITS DNA sequences] Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka. Petrozavodsk. Karel'skiy nauchnyy tsentr. Ch. 3. S. 39–42.
3. Mikhaylova Yu. V., Castello S., Naumova E. S., Naumov G. I. (2009) Allo- i simpatricheskie vidy-dvoyniki *Saccharomyces cerevisiae*: DNK–DNK gomologiya. [Allo- and sympatric sibling species of *Saccharomyces cerevisiae*: DNA–DNA gomologies] Ecological genetics. V. 7: P. 3–7.
4. Shneyer V. S. (2009) DNK shtrikhkodirovanie — novoe napravlenie v sravnitel'noy genomike rasteniy. [DNA barcoding is a new approach in comparative genomics of plants] Russian J. of Genetics. V. 45: P. 1267–1278.
5. Adams R. P., Morris J. A., Pandey R. N., Schwarzbach A. E. (2005) Cryptic speciation between *Juniperus deltooides* and *Juniperus oxycedrus* (Cupressaceae) in the Mediterranean. Biochem. Syst. Ecol. V. 33: P. 771–787.
6. Ahonen I., Sass-Gyarmati A., Pócs T. (2005) Molecular, morphological, and taxonomic evaluation of the *Ptychanthus striatus* — complex. Acta Bot. Hung. V. 47: P. 225–246.
7. Amato A., Kooistra W.H.C.F., Ghiron J.H.L. et al. (2007) Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms. Protist. V. 158: P. 193–207.
8. Bateman R. M., Bradshaw E., Devey D. S. et al. (2011) Species arguments: clarifying competing concepts of species delimitation in the pseudo-copulatory orchid genus *Ophrys* Bot. J. Linn. Soc. V. 165: P. 336–347.
9. Bell D., Long D. G., Forrest A. D., et al. (2012) DNA barcoding of European *Herbertus* (Marchantiopsida, Herbertaceae) and the discovery and description of a new species. Mol. Ecol. Res. V. 12: P. 36–47.
10. Bennett C., Aime M. C., Newcombe G. (2011) Molecular and pathogenic variation within *Melampsora* on *Salix* in western North America reveals numerous cryptic species. Mycologia. V. 103: P. 1004–1018.
11. Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N. S. et al. (2007) Cryptic species as a window on diversity and conservation. Trends Ecol. Evol. V. 22: P. 148–155.
12. Bower C. C., Brown G. R. (2009) Pollinator specificity, cryptic species and geographical patterns in pollinator responses to sexually deceptive orchids in the genus *Chiloglottis*: the *Chiloglottis gunnii* complex. Austral. J. Bot. V. 57: P. 37–55.
13. Britton M. N., Hedderson T. A., Verboom G. A. (2014) Topography as a driver of cryptic speciation in the high-elevation cape sedge *Tetraria triangularis* (Boeck.) C. B. Clarke (Cyperaceae: Schoeneae) Mol. Phylogenet. Evol. V. 77: P. 96–109.
14. Carstens B. C., Satler J. D. (2013) The carnivorous plant described as *Sarracenia alata* contains two cryptic species. Biol. J. Linn. Soc. V. 109: P. 737–746.
15. Catalán P., Müller J., Hasterok R. et al. (2012) Evolution and taxonomic split of the model grass *Brachypodium distachyon*. Ann. Bot. V. 109: P. 385–405.
16. Chan R., Baldwin B. G., Ornduff R. (2002) Cryptic goldfields: a molecular phylogenetic reinvestigation of *Lasthenia californica* sensu lato and close relatives (Compositae: Heliantheae sensu lato). Amer. J. Bot. V. 89: P. 1103–1112.
17. Chiang T. Y., Schaal B. A. (1999) Phylogeography of North American populations of the moss species *Hylocomium splendens* based on the nucleotide sequence of internal transcribed spacer 2 of nuclear ribosomal DNA. Mol. Ecol. V. 8: P. 1037–1042.
18. Darlington C. D. (1940) Taxonomic species and genetic systems. In: J. S. Huxley, editor. The new systematics. Oxford: University Press. p. 137–160.
19. Darwin C. (1859) On the origin of species by means of natural selection. London: John Murray.
20. Dauphin B., Vieu J., Grant J. R. (2014) Molecular phylogenetics supports widespread cryptic species in moonworts (*Botrychium* s. s., Ophioglossaceae) Am. J. Bot. V. 101: P. 128–140.
21. Doyle J. J., Doyle J. L., Rauscher J. T., Brown A. H. D. (2004) Evolution of the perennial soybean polyploid complex (*Glycine* subgenus *Glycine*): a study of contrasts Biol. J. Linn. Soc. V. 82: P. 583–597.
22. Duno de Stefano R., Fernández-Concha G. C., Can-Itza L. L., Lavin M. (2010) The morphological and phylogenetic distinctions of *Coursetia greenmanii* (Leguminosae): taxonomic and ecological implications. Syst. Bot. V. 35: P. 289–295.

23. Dong S., Schafer-Verwimp A., Meinecke P. et al. (2012) Tramps, narrow endemics and morphologically cryptic species in the epiphyllous liverwort *Diplasiolejeunea*. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 65: P. 582–594.
24. Downie S.R., Sun F.-J., Katz-Downie D.S., Colletti G.J. (2004) A phylogenetic study of *Perideridia* (Apiaceae) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *Syst. Bot.* V. 29: P. 737–751.
25. Dunbar-Co S., Wieczorek A.M., Morden C.W. (2008) Molecular phylogeny and adaptive radiation of the endemic Hawaiian *Plantago* species (Plantaginaceae). *Amer. J. Bot.* V. 95: P. 1177–1188.
26. Egge J.J.D., Simons A.M. (2006) The challenge of truly cryptic diversity: diagnosis and description of a new madtom catfish (Ictaluridae: *Noturus*). *Zool. Scripta.* V. 35: P. 581–595.
27. Fawley M.W., Dean M.L., Dimmer S.K., Fawley K.P. (2005) Evaluating the morphospecies concept in the Selenastraceae (Chlorophyceae, Chlorophyta). *J. Phycol.* V. 42: P. 142–154.
28. Feist M.A.E., Downie S.R. (2008) A phylogenetic study of *Oxypolis* and *Ptilimnium* (Apiaceae) based on nuclear rDNA ITS sequences. *Syst. Bot.* V. 33: P. 447–458.
29. Feldberg K., Groth H., R. Wilson R. et al. (2004) Cryptic speciation in *Herbertus* (Herbertaceae, Jungermanniopsida): Range and morphology of *Herbertus sendtneri* inferred from nrITS sequences. *Pl. Syst. Evol.* V. 249: P. 247–261.
30. Feldberg K., Váňa J., Long D.G. et al. (2010) A phylogeny of Adelanthaceae (Jungermanniales, Marchantiophyta) based on nuclear and chloroplast DNA markers, with comments on classification, cryptic speciation and biogeography. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 55: P. 293–304.
31. Fernandez C.C., Shevock J.R., Glazer A.N., Thompson J.N. (2006) Cryptic species within the cosmopolitan desiccation-tolerant moss *Grimmia laevigata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 103: P. 637–642.
32. Fiedorow P., Odrzykoski I., Szweykowski J., Szweykowska-Kulińska Z. (2001) Phylogeny of the European species of the genus *Pellia* (Hepaticae; Metzgeriales) based on the molecular data from nuclear tRNA (Leu) (CAA) intergenic sequences. *Gene.* V. 262: P. 309–315.
33. Filipowicz N., Nee M.H., Renner S.S. (2012) Description and molecular diagnosis of a new species of *Brunfelsia* (Solanaceae) from the Bolivian and Argentinean Andes. *PhytoKeys.* V. 10: P. 83–94.
34. Fouquet A., Gilles A., Vences M. et al. (2007) Underestimation of species richness in neotropical frogs revealed by mtDNA analyses. *PLoS ONE.* V. 2: e1109.
35. Fuselier L., Davison P.G., Clements M. (2009) Phylogeographic analyses reveal distinct lineages of the liverworts *Metzgeria furcata* (L.) Dumort. and *Metzgeria conjugata* Lindb. (Metzgeriaceae) in Europe and North America. *Biol. Journal Linn. Soc.* V. 98: P. 745–756.
36. Goodwillie C., Stiller J.W. (2001) Evidence for polyphyly in a species of *Linanthus* (Polemoniaceae): Convergent evolution in selffertilizing taxa. *Syst. Bot.* V. 26: P. 273–282.
37. Grant V. (1971) Plant speciation. New York: Columbia University Press.
38. Grundt H.H., Kjolner S., Borgen L. et al. (2006) High biological species diversity in the arctic flora. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 103: P. 972–975.
39. Grusz A.L., Windham M.D., Pryer K.M. (2009) Deciphering the origins of apomictic polyploids in the *Cheilanthes yavapensis* complex (Pteridaceae). *Amer. J. Bot.* V. 96: P. 1636–1645.
40. Guiry M.D. (2012) How many species of algae are there? *J. Phycol.* V. 48: P. 1057–1063.
41. Gurushidze M., Fritsch R.M., Blattner F.R. (2008) Phylogenetic analysis of *Allium* subg. *Melanocrommyum* infers cryptic species and demands a new sectional classification. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 49: P. 997–1007.
42. Harper J.T., Gile G.H., James E.R. et al. (2009) The inadequacy of morphology for species and genus delineation in microbial eukaryotes: An example from the parabasal termite symbiont *Coronympha*. *PLoS ONE* V. 4 (8): e6577.
43. Hasterok R., Draper J., Jenkins G. (2004) Laying the cytotaxonomic foundations of a new model grass, *Brachypodium distachyon* (L.) Beauv. *Chrom. Res.* V. 12: P. 397–403.
44. Hauk W.D., Haufler C.H. (1999) Isozyme variability among cryptic species of *Botrychium* subgenus *Botrychium* (Ophioglossaceae). *Amer. J. Bot.* V. 86: P. 614–633.
45. Haufler C.H., Windham M.D. (1991) New species of North American *Cystopteris* and *Polypodium*, with comments on their reticulate relationships. *Amer. Fern J.* V. 81: P. 7–23.
46. Hawksworth D.L., Rossman A.Y. (1997) Where are all the undescribed fungi? *Phytopathology* V. 87: P. 888–891.
47. Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., DeWaard J.R. (2003) Biological identification through DNA barcodes. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* V. 270: P. 313–321.
48. Hedenäs L., Eldenäs P. (2007) Cryptic speciation, habitat differentiation, and geography in *Hamatocaulis vernicosus* (Calliergonaceae, Bryophyta). *Pl. Syst. Evol.* V. 268: P. 131–145.
49. Heinrichs J., Groth H., Lindner M., Feldberg K. (2004) Molecular, morphological, and phytochemical evidence for a broad species concept of *Plagiochila bifaria* (Hepaticae). *The Bryologist.* V. 107: P. 28–40.

50. Heinrichs J., Hentschel J., Bombosch A. et al. (2010) One species or at least eight? Delimitation and distribution of *Frullania tamarisci* (L.) Dumort. s.l. (Jungermanniopsida, Porellales) inferred from nuclear and chloroplast DNA markers. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 56: P. 1105–1114.
51. Heinrichs J., Hentschel J., Feldberg K. et al. (2009) Phylogenetic biogeography and taxonomy of disjunctly distributed bryophytes. *Journal Syst. Evol.* V. 47: P. 497–508.
52. Hoot S.B., Taylor W.C. (2001) The utility of nuclear ITS, a LEAFY homolog intron, and chloroplast *atpB-rbcL* spacer region data in phylogenetic analyses and species delimitation in *Isoetes*. *Amer. Fern J.* V. 91: P. 166–177.
53. Hrusa G.F., Gaskin J.F. (2008) The *Salsola tragus* complex in California (Chenopodiaceae): characterization and status of *Salsola australis* and the autochthonous allopolyploid *Salsola ryanii* sp. nov. *Madronõ.* V. 55: P. 113–131.
54. Huttunen S., Hedenäs L., Ignatov M.S. et al. A. (2008) Origin and evolution of the northern hemisphere disjunction in the moss genus *Homalothecium* (Brachytheciaceae). *Amer. J. Bot.* V. 95: P. 720–730.
55. Iltis H.H., Doebley J.F., Guzman R. et al. (1979) *Zea diploperennis* (Gramineae): a new teosinte from Mexico. *Science.* V. 203: P. 186–188.
56. Inoue Y., Ishikawa H., Ohsawa T.A. (2004) Cryptic species in the *Microlepia marginata* suggested by nuclear and chloroplast DNA markers. *J. Plant Res.* V. 117 (Supplement): P. 42–43.
57. Jewell M., Frère C.H., Harris-Shultz K. et al. (2012) Phylogenetic analysis reveals multiple introductions of *Cynodon* species in Australia. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 65: P. 390–396.
58. Johnson L.A., Cairns-Heath H. (2010) Decrypting cryptic species: morphological and molecular evidence for recognizing *Navarretia linearifolia* as distinct from *N. sinistra* (Polemoniaceae). *Syst. Bot.* V. 35: P. 618–628.
59. Johnson L.A., Chan L.M., Burr K., Hendrickson D. (2012) *Navarretia furnissii* (Polemoniaceae), a new diploid species from the intermountain western United States distinguished from tetraploid *Navarretia saximontana*. *Phytotaxa.* V. 42: P. 51–61.
60. Kadereit G., Piirainen M., Lambinon J., Vanderpoorten A. (2012) Cryptic taxa should have names: Reflections in the glasswort genus *Salicornia* (Amaranthaceae) *Taxon.* V. 61: P. 1227–1239.
61. Knowlton N. (1993) Sibling species in the sea. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 24: P. 189–216.
62. Koenders A., Martens K., Halse S., Schön I. (2012) Cryptic species of the *Eucypris virens* species complex (Ostracoda, Crustacea) from Europe have invaded Western Australia. *Biol. Invasions.* V. 14: P. 2187–2201.
63. Kon T., Yoshino T., Mukai T., Nishida M. (2007) DNA sequences identify numerous cryptic species of the vertebrate: A lesson from the gobioid fish *Schindleria*. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 44: P. 53–62.
64. Koopman M.M., Carstens B.C. (2010) Inferring population structure and demographic parameters across a riverine barrier in the carnivorous plant *Sarracenia alata* (Sarraceniaceae). *Conserv. Genet.* V. 11: P. 2027–2038.
65. Kreier H.-P., Feldberg K., Mahr F. et al. (2010) Phylogeny of the leafy liverwort *Ptilidium*: Cryptic speciation and shared haplotypes between the Northern and Southern Hemispheres. *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 57: P. 1260–1267.
66. Kurihara T., Watano Y., Takamiya M., Shimizu T. (1996) Electrophoretic and cytological evidence for genetic heterogeneity and the hybrid origin of *Athyrium oblitescens*. *J. Plant Res.* V. 109: P. 29–36.
67. Lee C.-S., Downie S.R. (2006) Phylogenetic relationships within *Cicuta* (Apiaceae tribe Oenantheae) inferred from nuclear rDNA ITS and cpDNA sequence data. *Can. J. Bot.* V. 84: P. 453–468.
68. Liu J., Möller M., Gao L.-M. et al. (2011) DNA barcoding for the discrimination of Eurasian yews (*Taxus* L., Taxaceae) and the discovery of cryptic species. *Mol. Ecol. Res.* V. 11: P. 89–100.
69. Löve A. (1964) The biological species concept and its evolutionary structure. *Taxon.* V. 13. P. 33–45.
70. Lu L., Fritsch P.W., Cruz B.C. et al. (2010) Reticulate evolution, cryptic species, and character convergence in the core East Asian clade of *Gaultheria* (Ericaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 57: P. 364–379.
71. Manzaneda A.J., Rey P.J., Bastida J.M., et al. (2012) Environmental aridity is associated with cytotype segregation and polyploidy occurrence in *Brachypodium distachyon* (Poaceae). *New Phytol.* V. 193: P. 797–805
72. Masuyama S. (2008) Cryptic species in the fern *Ceratopteris thalictroides* (Parkeriaceae). III. Referential diagnostic characters of three cryptic species. *J. Plant Res.* V. 121: P. 279–286.
73. Masuyama S., Yatabe Y., Murakami N., Watano Y. (2002) Cryptic species in the fern *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. (Parkeriaceae). I. Molecular analyses and crossing tests. *J. Plant. Res.* V. 115: P. 87–97.
74. Mayr E. (1942) Systematics and the origin of species. New York: Columbia Univ. Press.
75. Mayr E. (1963) Animal species and evolution Cambridge, Mass.: The Belknap Press, Harvard University Press.
76. McDaniel S.F., Shaw A.J. (2003) Phylogeographic structure and cryptic speciation in the trans-antarctic moss *Pyrrhobryum mnioides*. *Evolution.* V. 57: P. 205–215.
77. McLeod D.S. (2010) Of least concern? Systematics of a cryptic species complex: *Limnonectes kuhlii* (Am-

- phibia: Anura: Dicroglossidae). Mol. Phylogenet. Evol. V. 56: P. 991–1000.
78. Medina R., Lara F., Goffinet B. et al. (2012) Integrative taxonomy successfully resolves the pseudo-cryptic complex of the disjunct epiphytic moss *Orthotrichum consimile* s.l. (Orthotrichaceae). Taxon. V. 61: P. 1180–1119.
 79. Meimberg H., Rischer H., Turini F.G. et al. (2010) Evidence for species differentiation within the *Ancistrocladus tectorius* complex (Ancistrocladaceae) in Southeast Asia: a molecular approach. Pl. Syst. Evol. V. 284: P. 77–98.
 80. Miwa H., Odrzykoski I.J., Matsui A. et al. (2009) Adaptive evolution of *rbcL* in *Conocephalum* (Hepaticae, bryophytes). Gene. V. 441: P. 169–175.
 81. Muellner A.N., Pennington T.D., Koecke A.V., Renner S.S. (2010) Biogeography of *Cedrela* (Meliaceae, Sapindales) in Central and South America. Amer. J. Bot. V. 97: P. 511–518.
 82. Münzbergová Z., Šurinová M.S., Castro S. (2013) Absence of gene flow between diploids and hexaploids of *Aster amellus* at multiple spatial scales Heredity. V. 110: P. 123–130.
 83. Murakami N., Nogami S., Watanabe M. et al. (1999) Phylogeny of Aspleniaceae inferred from *rbcL* nucleotide sequences. Amer. Fern J. V. 89: P. 232–243.
 84. Neyland R. (2008) Intraspecific systematic relationships of *Sarracenia alata* Wood (Sarraceniaceae) inferred from nuclear ribosomal DNA sequences. J. Mississippi Acad. Sci. V. 53: P. 238–245.
 85. Novo M., Almodovar A., Fernandez R., Cosin D.J.D. (2010) Cryptic speciation of hormogastrid earthworms revealed by mitochondrial and nuclear data. Mol. Phylogenet. Evol. V. 56: P. 507–512.
 86. Okuyama Y., Kato M. (2009) Unveiling cryptic species diversity of flowering plants: successful biological species identification of Asian *Mitella* using nuclear ribosomal DNA sequences. BMC Evol. Biol. V. 9: P. 105.
 87. Paris C.A., Windham M.D. (1988) A biosystematic investigation of the *Adiantum pedatum* complex in Eastern North America. Syst. Bot. V. 13: P. 240–255.
 88. Parker M.A., Doyle J.L., Doyle J.J. (2004) Comparative phylogeography of *Amphicarpaea* legumes and their root-nodule symbionts in Japan and North America. J. Biogeogr. V. 31: P. 425–434.
 89. Pavlic D., Slippers B., Coutinho T.A., Wingfield M.J. (2009) Multiple gene genealogies and phenotypic data reveal cryptic species of the Botryosphaeriaceae: a case study on the *Neofusicoccum parvum*/*N. ribis* complex. Mol. Phylogenet. Evol. V. 51: P. 259–268.
 90. Payo D.A., Leliaert F., Verbruggen H. et al. (2013) Extensive cryptic species diversity and fine-scale endemism in the marine red alga *Portieria* in the Philippines. Proc. R. Soc. B V. 280, 20122660. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2660>.
 91. Peirson J.A., Reznicek A.A., Semple J.C. (2012) Polyploidy, infraspecific cytotype variation, and speciation in Goldenrods: The cytogeography of *Solidago* subsect. *Humiles* (Asteraceae) in North America Taxon V. 61: P. 197–210.
 92. Pfenninger M., Schwenk K. (2007) Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. BMC Evol. Biol. V. 7: P. 121.
 93. Pillon Y., Hopkins H.C.F., Munzinger J. et al. (2009) Cryptic species, gene recombination and hybridization in the genus *Spiraeanthemum* (Cunoniaceae) from New Caledonia. Bot. J. Linn. Soc. V. 161: P. 137–152.
 94. Poong S.-W., Lim P.-E., Phang S.-M. et al. (2013) *Mesospora elongata* sp. nov. (Ralfsiales, Phaeophyceae), a new crustose brown algal species from the Indo-Pacific region. Phycologia. V. 52: P. 74–81.
 95. Pryer K.M., Haufler C.H. (1993) Isozymic and chromosomal evidence for the allotetraploid origin of *Gymnocarpium dryopteris* (Dryopteridaceae). Syst. Bot. V. 18: P. 150–172.
 96. Queiroz L.P. de, Lavin M. (2011) *Coursetia* (Leguminosae) from eastern Brazil: nuclear ribosomal and chloroplast DNA sequence analysis reveal the monophyly of three caatinga-inhabiting species. Syst. Bot. V. 36: P. 69–79.
 97. Ramaiya M., Johnson M.G., Shaw B. (2010) Morphologically cryptic biological species within the liverwort *Frullania asagrayana*. Amer. J. Bot. V. 97: P. 1707–1718.
 98. Rieseberg L.H., Blackman B.K. (2010) Speciation genes in plants. Ann. Bot. V. 106: P. 439–455.
 99. Roalson E.H., Friar E.A. (2004) Phylogenetic relationships and biogeographic patterns in North American members of *Carex* section *Acrocystis* (Cyperaceae) using nrDNA ITS and ETS sequence data. Pl. Syst. Evol. V. 243: P. 175–187.
 100. Ryan F.J., Ayres D.R. (2000) Molecular markers indicate two cryptic, genetically divergent populations of Russian thistle (*Salsola tragus*) in California. Can. J. Bot. V. 78: P. 59–67.
 101. Särkinen T.E., Marcelo-Pena J.L., Yomona A.D. et al. (2011) Underestimated endemic species diversity in the dry inter-Andean valley of the Rio Marañon, northern Peru: An example from *Mimosa* (Leguminosae, Mimosoideae). Taxon. V. 60: P. 139–150.
 102. Saunders G.W. (2005) Applying DNA barcoding to red macroalgae: a preliminary appraisal holds promise for future application. Phil. Trans. R. Soc. B. V. 360 (1462): P. 1879–1888.
 103. Schultheis L.M. (2010) Morphologically cryptic species within *Downingia yina* (Campanulaceae). Madroño. V. 57: P. 20–41.
 104. Shaw J. (2001) Biogeographic patterns and cryptic speciation in bryophytes. J. Biogeogr. V. 28: P. 253–261.

105. Skrede I., Borgen L., Brochmann C. (2009) Genetic structuring in three closely related circumpolar plant species: AFLP versus microsatellite markers and high-arctic versus arctic–alpine distributions. *Heredity*. V. 102: P. 293–302.
106. Smith A. L., Tuomisto H., Pryer K. M. et al. (2001) *Metaxya lanosa*, a second species in the genus and fern family Metaxyaceae. *Syst. Bot.* V. 26: P. 480–486.
107. Soltis D. E., Soltis P. S., Schemske D. W. et al. (2007) Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? *Taxon*. V. 56: P. 13–30.
108. Soltis D. E., Soltis P. S., Tate J. A. (2004) Advances in the study of polyploidy since “Plant Speciation”. *New Phytol.* V. 161: P. 173–191.
109. Sotiaux A., Enroth J., Olsson S. et al. (2009) When morphology and molecules tell us different stories: a case-in-point with *Leptodon corsicus*, a new and unique endemic moss species from Corsica. *J. Bryol.* V. 31: P. 186–196.
110. Sotuyo S., Delgado-Salinas A., Chase M. W. et al. (2007) Cryptic speciation in the *Caesalpinia hintonii* complex (Leguminosae: Caesalpinioideae) in a seasonally dry Mexican forest. *Ann. Bot.* V. 100: P. 1307–1314.
111. Stech M., Wagner D. (2005) Molecular relationships, biogeography, and evolution of Gondwanan *Campylopus* species (Dicranaceae, Bryopsida). *Taxon*. V. 54: P. 377–382.
112. Steyskal G. S. (1972) The meaning of the term “sibling species”. *Syst. Zool.* V. 21: P. 446.
113. Strutzenberger P., Brehm G., Fiedler K. (2011) DNA barcoding-based species delimitation increases species count of *Eois* (Geometridae) moths in a well-studied tropical mountain forest by up to 50 %. *Insect Science*. V. 18: P. 349–362.
114. Tiffin P., Gaut B. S. (2001) Sequence diversity in the tetraploid *Zea perennis* and the closely related diploid *Z. diploperennis*: Insights from four nuclear loci. *Genetics*. V. 158: P. 401–412.
115. Vaughan H. E., Taylor S., Parker J. S. (1997) The ten cytological races of the *Scilla autumnalis* species complex *Heredity*. V. 79: P. 371–379.
116. Wälti M. O., Mühlemann J. K., Widmer A., Schiestl F. P. (2008) Floral odor and reproductive isolation in two species of *Silene*. *J. Evol. Biol.* V. 21: P. 111–121.
117. Watano Y., Masuyama S. (1994) Genetic differentiation in population of the polymorphic fern *Ceratopteris thalictroides* in Japan. *J. Plant Res.* V. 107: P. 139–146.
118. Wickett N. J., Goffinet B. (2008) Origin and relationships of the myco-heterotrophic liverwort *Cryptothalpus mirabilis* Malmb. (Metzgeriales, Marchantiophyta) *Bot. J. Linn. Soc.* V. 156: P. 1–12.
119. Williams E. W., Waller D. M. (2012) Phylogenetic placement of species within the genus *Botrychium* s. s. (Ophioglossaceae) on the basis of plastid sequences, Amplified Fragment Length Polymorphisms, and Flow Cytometry *Journal Plant Sci.* V. 173: P. 516–531.
120. Whittall J. B., Hellquist C. B., Schneider E. L., Hodges S. A. (2004) Cryptic species in an endangered pondweed community (*Potamogeton*, Potamogetonaceae) revealed by AFLP markers. *Amer. J. Bot.* V. 91: P. 2022–2029.
121. Zomlefer W. B., Whitten W. M., Williams N. H., Judd W. S. (2006) Infrageneric phylogeny of *Schoenocaulon* (Liliales: Melanthiaceae) with clarification of cryptic species based on ITS sequence data and geographical distribution. *Amer. J. Bot.* V. 93: P. 1178–1192.
122. Yatabe Y., Masuyama S., Darnaedi D., Murakami N. (2001) Molecular systematics of the *Asplenium nidus* complex from mt. Halimun national park, Indonesia: evidence for reproductive isolation among three sympatric *rbcL* sequence types *Amer. J. Bot.* V. 88: P. 1517–1522.

✿ Информация об авторах

Шнеер Виктория Семеновна — лаборатория биосистематики и цитологии. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН. 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.
E-mail: shneyer@rambler.ru.

Коцербуа Виолетта Владимировна — лаборатория биосистематики и цитологии. Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН. 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.
E-mail: viola.kotseruba@gmail.com.

Shneyer Viktoriya Semenovna — Department of Biosystematics and Cytology. Komarov Botanical Institute of RAS. 197376, Saint Petersburg, Professor Popov St., 2. Russia.
E-mail: shneyer@rambler.ru.

Kotseruba Violetta Vladimirovna — Department of Biosystematics and Cytology. Komarov Botanical Institute of RAS. 197376, Saint Petersburg, Professor Popov St., 2. Russia.
E-mail: viola.kotseruba@gmail.com.