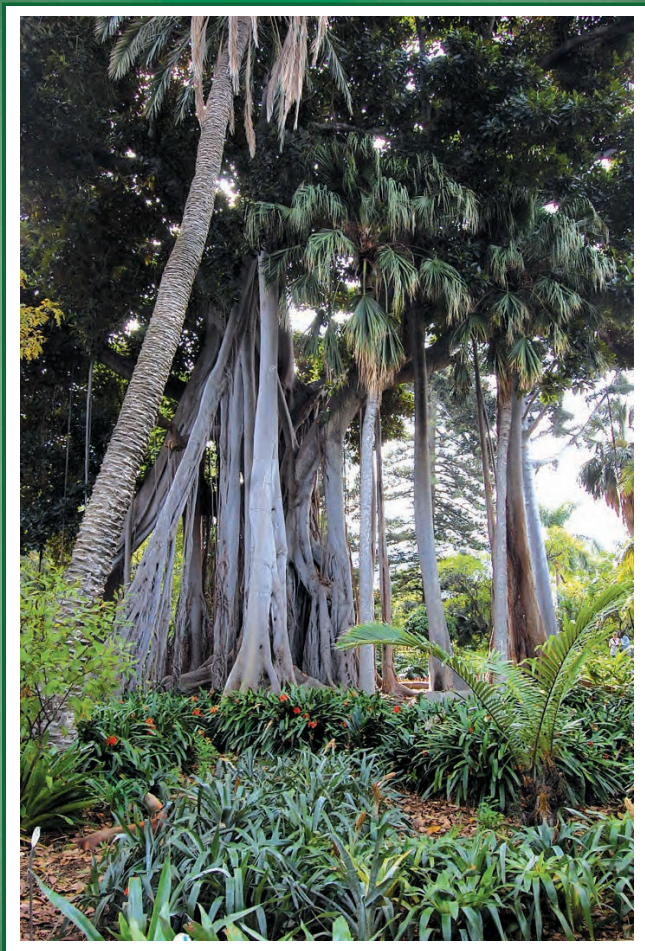


М. Ю. Гончаров, М. Н. Повыдыш,
Г. П. Яковлев

СИСТЕМАТИКА цветковых растений



Санкт-Петербург
СпецЛит

Рецензенты:

Н. В. Кириллова — заведующая кафедрой биохимии ГБОУ ВПО СПХФА, доктор биологических наук, профессор;

Л. И. Крупкина — ученый секретарь отдела Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, старший научный сотрудник, кандидат биологических наук

Гончаров М. Ю., Повыдыш М. Н., Яковлев Г. П.

Г65 Систематика цветковых растений : учебное пособие / под ред. Д. Д. Соколова. — Санкт-Петербург : СпецЛит, 2015. — 176 с. : ил. — ISBN 978-5-299-00700-8

В учебном пособии «Систематика цветковых растений» приведены сведения по современной систематике цветковых растений, основанной на молекулярно-филогенетических данных, дана характеристика системы Angiosperm Phylogeny Group (APG III, 2009) и важнейших семейств с учетом их современного систематического положения.

Пособие предназначено для аспирантов и студентов биологических специальностей университетов и педагогических вузов, а также для студентов фармацевтических факультетов, интернов и аспирантов по специальности «Фармацевтическая химия и фармакогнозия».

Учебное пособие одобрено на заседании Ученого совета ГБОУ ВПО СПХФА (июнь 2014 г.).

УДК 582

Первая сторона обложки: фото фикуса крупнолистного (*Ficus macrophylla* Desf. ex Pers.), о. Тенерифе, Пуэрто де ла Крус. Ботанический сад (Jardín de Aclimatación de La Orotava, Puerto de la Cruz, Tenerife).

СОДЕРЖАНИЕ

Условные сокращения	5
Предисловие	6
Разделы систематики	12
Типы систем	13
Кладистика	15
Молекулярная филогенетика	19
Системы APG	22
Порядок <i>Nymphaeales</i>	36
Семейство <i>Nymphaeaceae</i> Salisb. (кувшинковые)	37
Порядок <i>Magnoliales</i>	39
Семейство <i>Magnoliaceae</i> Juss. (магнолиевые)	40
Порядок <i>Ranunculales</i>	42
Семейство <i>Ranunculaceae</i> Juss. (лютиковые)	43
Семейство <i>Papaveraceae</i> Juss. (маковые)	47
Порядок <i>Caryophyllales</i>	50
Семейство <i>Polygonaceae</i> Juss. (гречишные)	52
Семейство <i>Cactaceae</i> Juss. (кактусовые)	54
Порядок <i>Rosales</i>	57
Семейство <i>Rosaceae</i> Juss. (розовые)	59
Семейство <i>Urticaceae</i> Juss. (крапивные)	63
Порядок <i>Fabales</i>	64
Семейство <i>Fabaceae</i> Lindl. / <i>Leguminosae</i> Juss. (бобовые)	65
Порядок <i>Fagales</i>	71
Семейство <i>Fagaceae</i> Dumort. (буковые)	72
Порядок <i>Myrtales</i>	74
Семейство <i>Myrtaceae</i> Juss. (миртовые)	75
Порядок <i>Sapindales</i>	77
Семейство <i>Rutaceae</i> Juss. (рутовые)	78
Порядок <i>Malpighiales</i>	81
Семейство <i>Euphorbiaceae</i> Juss. (молочайные)	82
Семейство <i>Violaceae</i> Batsch (фиалковые)	86
Семейство <i>Salicaceae</i> Mirbel (ивовые)	88
Семейство <i>Hypericaceae</i> Juss. (зверобойные)	91
Порядок <i>Malvales</i>	91
Семейство <i>Malvaceae</i> Juss. (мальвовые)	92
Порядок <i>Brassicales</i>	96
Семейство <i>Brassicaceae</i> Burnett/ <i>Cruciferae</i> Juss. (крестоцветные)	98
Порядок <i>Ericales</i>	100
Семейство <i>Ericaceae</i> Juss. (вересковые)	102

Порядок <i>Gentianales</i>	105
Семейство <i>Gentianaceae</i> Juss. (горечавковые)	107
Семейство <i>Apocynaceae</i> Juss. (кутровые)	108
Семейство <i>Rubiaceae</i> Juss. (мареновые)	112
Семейство <i>Boraginaceae</i> Juss. (бурачниковые)	114
Порядок <i>Solanales</i>	118
Семейство <i>Solanaceae</i> Juss. (пасленовые)	119
Порядок <i>Lamiales</i>	123
Семейство <i>Lamiaceae</i> Martynov / <i>Labiatae</i> Juss. (губоцветные)	124
Семейство <i>Scrophulariaceae</i> Juss. (норичниковые)	128
Порядок <i>Asterales</i>	130
Семейство <i>Asteraceae</i> Link / <i>Compositae</i> Giseke (сложноцветные)	131
Порядок <i>Dipsacales</i>	138
Семейство <i>Valerianaceae</i> Juss. (валериановые)	139
Порядок <i>Apiales</i>	141
Семейство <i>Apiaceae</i> Lindley / <i>Umbelliferae</i> Juss. (зонтичные)	142
Семейство <i>Araliaceae</i> Juss. (аралиевые)	145
Порядок <i>Liliales</i>	147
Семейство <i>Liliaceae</i> Juss. (лилейные)	148
Порядок <i>Asparagales</i>	150
Семейство <i>Orchidaceae</i> Juss. (орхидные)	151
Порядок <i>Arecales</i>	155
Семейство <i>Arecaceae</i> Bercht. / <i>Palmae</i> Juss. (пальмы)	156
Порядок <i>Poales</i>	159
Семейство <i>Poaceae</i> Barnhart / <i>Gramineae</i> Juss. (злаки)	160
Приложение. Стратиграфическая таблица (от средней юры до неогена)	165
Указатель формул	166
Указатель латинских названий родов, семейств и порядков	167
Рекомендуемая литература	175

«Я не думаю, что постоянное стремление к совершенствованию системы нуждается в оправдании. В наш век быстрого развития ботанических исследований и возрастающего применения новых методов и новой техники система классификации любой группы растительного мира не может оставаться неизменной. Каковы бы ни были чисто практические неудобства постоянно изменяющейся системы классификации, она должна постоянно совершенствоваться...»

А. Л. Тахтаджян. Введение в книгу «Система магнолиофитов» (1987)

РАЗДЕЛЫ СИСТЕМАТИКИ

Систематика — (от греч. *systematikos* — упорядоченный) — биологическая наука, изучающая разнообразие всех существующих и вымерших организмов. Термин (в значении «расположение организмов в элементарной классификации») был введен в употребление Карлом Линнеем (1751). В задачи современной систематики входят выявление, описание, идентификация, классификация и группирование организмов в систему. Конечной целью систематических исследований является создание такой системы организмов, в которой было бы однозначно определено место каждого таксона.

Современная систематика — синтетическая наука, опирающаяся на данные всех разделов биологии, и особенно — на эволюционное учение, которое является теоретической основой систематики.

Систематика подразделяется на несколько разделов. Главнейший из них — **таксономия**. Этот термин (от греч. *taxis* — строй) предложен в 1813 г. О. П. Деканделем¹. Он обозначает теорию и практику **классификации** организмов. Важнейшая задача классификации — установление сходства и различия между таксонами и оценка этих различий, расположение объектов (организмов, видов и т. д.) на основе общих свойств, группирование их в иерархической системе. **Таксономия** — теоретическая основа классификации, правила, на основании которых таксоны располагаются в системе.

¹ Augustin Pyramus de Candolle (1778—1841) — швейцарский и французский ботаник, автор одной из первых естественных систем растений.

Установлением правильных названий как для вновь открытых, так и для уже известных организмов занимается второй важный раздел систематики — **номенклатура**. Под номенклатурой в современной ботанике понимают всю совокупность названий таксонов. Обязательные положения ботанической номенклатуры, имеющие для всех ботаников законодательный характер, изложены в «Международном кодексе номенклатуры водорослей, грибов и растений», утверждаемом на международных ботанических конгрессах. «Кодекс», действующий в настоящее время, был утвержден в 2011 г. в Мельбурне (Австралия).

Филогенетика как раздел современной эволюционной биологии призвана устанавливать филогению (от греч. *phylon* — род, племя), т. е. родство организмов в историческом плане и ход исторического развития мира живых организмов (филогенез) как в целом, так и для отдельных систематических групп.

ТИПЫ СИСТЕМ

Все многообразие систем живых организмов принято делить на три основных типа — искусственные, естественные и генеалогические. **Искусственные** системы строятся на основе одного или нескольких (немногих) морфологических признаков. Вследствие того, что между разными признаками нет абсолютной корреляции, растения, оказавшиеся в одном таксоне искусственной системы, зачастую могут отличаться множеством признаков, и наоборот, весьма сходные растения попадают в разные таксоны. Такие системы, как правило, не отражают сущности объектов классификации и предназначены в основном для удобства «сортировки» и узнавания объектов. Известнейшая и наиболее удобная в практическом применении искусственная система была предложена в середине XVIII в. шведским естествоиспытателем К. Линнеем (1753). В настоящее время искусственные системы не используются, хотя ключи в определителях растений близки по своим свойствам к искусственным системам.

В **естественных** системах учитываются сходство и различия организмов по многим признакам, т. е. организмы группируются по максимальному сходству. Естественные системы обычно несут большую биологическую информацию и имеют предсказательную (прогностическую) ценность. Так, зная положение объекта в системе, можно предсказать некоторые его вероятные свойства. Первая естественная система растений принадлежит французско-

му ботанику М. Адансону (1726—1806). Согласно ей, всем признакам придается одинаковое систематическое значение. В таксоны объединяются организмы, которые по изучаемым признакам ближе друг к другу, чем к другим организмам. Б. Жюсье (1699—1777) полагал, что признакам следует придавать различный «вес», а при построении системы нужно использовать совокупность признаков, свойственных каждой группе. Хотя первые естественные системы появились в XVIII в., они, в отличие от искусственных систем, имеют некоторое значение и в наши дни.

«Потомками» естественных систем (в особенности подходов М. Адансона) являются современные системы, называемые **фенетическими**. Методически фенетическая систематика ориентирована на разного рода количественные меры оценки сходства организмов и широко использует возможности вычислительной техники. Поэтому данный подход часто называют нумерической таксономией. В основе фенетики лежит стремление сделать систематику более объективной, не зависящей от субъективных взглядов. Идеологами этого направления систематики являлись Р. Р. Сокэл² и П. Г. Э. Снит³; в нашей стране его ярким представителем был энтомолог Е. С. Смирнов⁴. Фенетическая систематика (фенетика) уделяет основное внимание разнообразию на низших таксономических уровнях — видовом и внутривидовом. Принцип родства (филогенеза) в таких системах обычно игнорируется. Считается, что все многообразие признаков организма состоит из элементарных единиц фенотипа — **фенов** (названных так по аналогии с генами, поскольку ранее считалось, что существование каждого фена определяется одним геном). Все фены (или признаки) являются равноценными, поскольку придание одним признакам большего значения, чем другим, является субъективным и, следовательно, ведет к субъективности классификации. Графически результат фенетического анализа изображается в виде единого иерархически ветвящегося дерева (дендрограммы), называемого **фенограммой**. Отсутствие эволюционного значения в фенетике не позволило ей оказать существенного влияния на классификацию растений, и впоследствии интерес к использованию фенетики значительно уменьшился.

² R. R. Sokal (1926—2012) — американский ученый австрийского происхождения, специалист в области биологической статистики и антропологии, основатель (наряду с П. Г. Э. Снитом) нумерической таксономии.

³ P. H. A. Sneath (1923—2011) — английский микробиолог, один из основателей нумерической таксономии.

⁴ Е. С. Смирнов (1898—1977) — российский энтомолог, философ, развивавший (в том числе и тайно) фенетическую систематику в СССР.

Генеалогические системы появились в конце XIX в. Их создание предопределило широкое признание эволюционной теории. Генеалогические системы призваны, помимо сходства и различий, отражать филогению, т. е. историческое родство организмов. Существует два варианта генеалогических систем. *Эволюционные* системы (в зарубежной литературе иногда используется термин «ортодоксальная классификация») отражают главным образом результаты эволюционного процесса. К таким системам относятся большинство систем цветковых растений, появившихся в конце XIX в. и в XX в., — системы А. Энглера, Р. Веттштейна, Дж. Хатчинсона, А. Л. Тахтаджяна. Начиная с 60-х гг. XX в., в зоологии, а позднее и в ботанике появились **филогенетические** системы. Их авторы стремились к воспроизведению точного соответствия структуры системы последовательности событий в филогенезе, произошедших в ходе эволюционных преобразований таксонов. **Филогенетическая систематика** — область биологической систематики, которая занимается выяснением эволюционных взаимоотношений между живыми организмами как ныне существующими, так и вымершими.

Разработанная для этих целей система подходов и методик получила название **кладистики**. Поскольку эти методы являются относительно новыми для российской ботаники и большинство работ, посвященных теории кладистики, предназначены прежде всего для специалистов-ботаников, мы посчитали необходимым рассмотреть этот метод более подробно.

КЛАДИСТИКА

В конце 1950-х годов немецкий энтомолог Вилли Хенниг (Willi Hennig, 1913—1976) высказал идею о том, что систематика должна как можно точнее отражать эволюционную историю организмов. На этой идее был основан подход, который сам В. Хенниг назвал **филогенетической систематикой**.

Противники В. Хеннига пренебрежительно называли его последователей «кладистами» из-за признания ими только **монофилетических групп**, или **клад**. Кладисты же приняли это название и утвердили в качестве термина.

Кладистика (кладизм) (от др.-греч. κλάδος, klados — ветвь) — метод классификации организмов на группы, называемые **кладами**, которые состоят из общего предка и всех его потомков. Клада представляет собой единичную «ветвь» на «древе жизни». Термин

«клада» был предложен Дж. Хаксли⁵ в 1958 г., «кладистика» — А. Кейном⁶ и Г. Харрисоном (Harrison) в 1960 г.

Рассмотрим основные термины кладистики.

Монофилетическая группа, или **клада**, — группа организмов, включающая всех потомков общего предка и его самого.

Парафилетическая группа характеризуется тем, что включает лишь часть потомков общего предка. В такую группу входит ее общий предок, но не все его потомки к ней принадлежат. Таким образом, парафилетическая группа усечена, так как из нее исключены одна или более групп, восходящих к ее общему предку. Если таким образом исключена крупная клада, перед обособлением которой дихотомии филогенетического древа все время носили асимметричный характер (с одной, богатой видами, и другой, бедной видами, группой), то оставшуюся парафилетическую группу называют **градой**. В рамках кладистической терминологии парафилетическая группа всегда не монофилетична.

Полифилетическая группа — набор таксонов, происходящих от более чем одного общего предка, но имеющих сходство, возникшее конвергентно или параллельно. Как следствие, полифилетическая группа всегда является искусственной.

«Отправной точкой» кладистического анализа является группа видов, набор молекулярных, морфологических или иных признаков, характеризующих данные виды и состояния признаков. Выделяют исходное (плезиоморфное) и эволюционно производное (апоморфное) состояние признака. Новое состояние признака, возникшее в ходе эволюции исследуемой группы, называется **апоморфией**. Если несколько членов рассматриваемой группы обладают конкретной апоморфией, то говорят о том, что эти члены группы характеризуются **синапоморфией**. Примером синапоморфии у цветковых растений может служить способность к накоплению полисахарида инулина представителями семейств *Asteraceae* (сложноцветные) и *Campanulaceae* (колокольчиковые). **Аутапоморфия** — уникальная апоморфия, которая встречается только у одного члена исследуемой группы. **Плезиоморфия**, в отличие от апоморфии, есть исходное для анализируемой группы состояние признака. Например, плезиоморфией у цветковых растений является отсутствие способности к накоплению инулина.

⁵Julian Sorell Huxley (1887—1975) — английский биолог, эволюционист, популяризатор. Один из создателей синтетической теории эволюции.

⁶Arthur James Cain (1921—1999) — английский специалист в области эволюционной биологии и экологии. Внес важный вклад в определение статуса различных таксономических категорий.

Представители большинства семейств цветковых (кроме сложноцветных, колокольчиковых и немногих других) не накапливают инулин, и эта особенность является **симплезиоморфией** для данного набора растений.

Деление состояний признака на апоморфные и плезиоморфные обоснованно только применительно к какой-либо конкретной группе. Так, в отношении высших растений побеговая организация спорофита является апоморфией, а талломная — плезиоморфией. Применительно же к цветковым растениям побеговая организация — плезиоморфия, а ее отсутствие, например у раффлезий, — апоморфия. В кладизме о родстве свидетельствует не любое сходство между организмами, а лишь сходство по апоморфным состояниям признаков (синапоморфии). Например, наличие инулина у сложноцветных и колокольчиковых — аргумент в пользу близкого родства между этими семействами. Сходство по плезиоморфным состояниям (симплезиоморфии) игнорируется, так как оно неспецифично для общего предка и не указывает на общность происхождения. Так, отсутствие инулина у злаков и осоковых ничего не говорит о потенциальном близком родстве между этими семействами.

Сложности возникают в тех случаях — к сожалению, весьма обычных, — когда аргументы, основанные на синапоморфиях по разным признакам, противоречат друг другу. Такие противоречия возникают из-за того, что эволюция признаков не идет наиболее простым из возможных путей. Например, возникнув однажды, новое состояние признака (апоморфия) может в ходе дальнейшей эволюции исчезнуть. С другой стороны, одно и то же новое состояние может возникнуть в ходе эволюции многократно. Приходится предполагать, что при противоречиях между аргументами, основанными на синапоморфиях по разным признакам, часть синапоморфий являются истинными, а часть — ложными. Только истинные синапоморфии отражают появление нового состояния признака у общего предка и наследование этого признака потомками. Явление, при котором эволюция не носит максимально экономного характера, называется **гомоплазией**.

При традиционных подходах в таксономии используются фиксированные уровни иерархии живого: царство, класс, порядок, семейство и ряд второстепенных и дополнительных уровней (рангов). Подобная терминология с трудом применима в кладистической (филогенетической) номенклатуре, поскольку эволюционные взаимоотношения порой слишком глубоки и сложны, чтобы их можно было отразить, используя фиксированное число уровней.

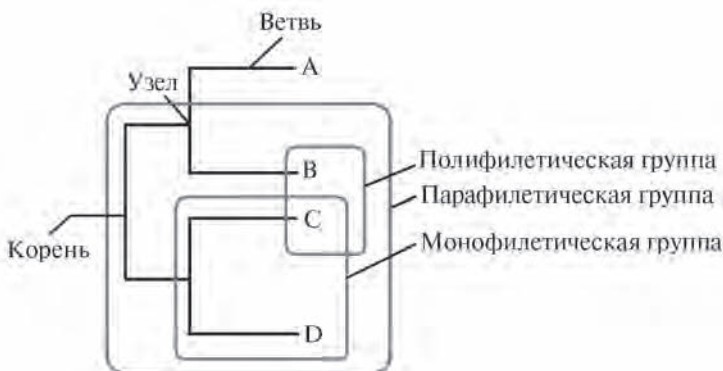


Рис. 1. Внешний вид кладограммы и ее элементы:

A, B, C, D — этапы эволюционного процесса

Результатом кладистического анализа является диаграмма, отражающая взаимоотношения и называемая **кладограммой**. Кладограмма представляет собой графическое отображение гипотезы о ходе эволюционного процесса (рис. 1).

Существует ряд специальных терминов, используемых при характеристике кладограмм.

Узел — точка разделения предковой группы на две независимо эволюционирующие.

Ветвь определяет взаимоотношения между узлами или узлом и оперативной таксономической единицей.

Топология — правило, по которому разветвляется дерево.

Длина ветви отражает число изменений, которые произошли на ее протяжении.

Корень — общий предок всех рассматриваемых организмов.

Оперативная таксономическая единица — реальный объект — конкретный вид, род и т. д., используемый для проведения кладистического анализа.

Таким образом, методические принципы В. Хеннига и его последователей могут быть сведены к следующим положениям:

1. Кладограммы (филогенетические схемы) строятся по дихотомическому принципу.

2. Таксоны выделяются только по вертикальному принципу.

3. Ранг таксонов определяется последовательностью их ответвления на кладограмме, понижаясь от основания кладограммы к вершине; таким образом, степень родства таксонов соответствует последовательности их разделения.

4. Таксоны выделяются только по апоморфным признакам.
5. Критерием родства является синапоморфия; соответственно, последовательность обособления различных таксонов на кладограмме определяется путем сопоставления их апоморфных признаков.
6. Пары таксонов, исходящие на кладограмме из одной точки, образуют сестринские группы.
7. Хотя из пары сестринских групп одна обычно сохраняет значительно большее сходство с предковым таксоном, чем другая (правило девиации), обеим сестринским таксонам придается, тем не менее, одинаковый ранг. Выполнение этого требования на практике обычно трудно реализовать.
8. Предковый таксон, давая начало двум сестринским, исчезает, что определяется требованиями дихотомического принципа построения кладограмм.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНЕТИКА

Со дня основания до конца 1980-х гг. кладистика оставалась редким подходом в систематике и подвергалась критике со стороны многих авторитетных ученых. Однако на рубеже 1980—1990-х гг. значение кладистики резко возросло, и она стала преобладающим методом в эволюционной биологии. Компьютерные программы сделали возможной достаточно быструю обработку больших объемов данных об организмах и их характеристиках. В те же годы развитие метода полимеразной цепной реакции (ПЦР) позволило использовать кладистику для анализа молекулярно-генетических данных наравне с морфологическими, анатомическими и другими признаками. Возникло новое направление — **молекулярная систематика (молекулярная филогенетика)**. Проведение кладистического анализа на основе одних только морфологических признаков сейчас уже рассматривается как анахронизм.

Макромолекулярные данные — нуклеотидные последовательности ДНК и аминокислотные последовательности белков — накапливаются быстрыми темпами благодаря успехам молекулярной биологии. Для эволюционной биологии эти данные имеют большую ценность. Результаты сравнения последовательностей ДНК различных генов и некодирующих участков у разных организмов могут помочь в решении вопроса об их эволюционных взаимоотношениях, которые не могут быть реконструированы на основе их морфологии или анатомии. Поскольку один из путей эволюции

геномов — постепенное накопление мутаций, количество различий в последовательностях нуклеотидов между геномами двух организмов может указать на то, как давно эти два генома отделились от общего предка. Геномы организмов, которые разделились в недавнем прошлом, должны иметь меньше отличий, чем геномы организмов, отделившихся от общего предка очень давно. Таким образом, можно получить сведения об эволюционных взаимоотношениях между организмами. Это является главной задачей молекулярной филогенетики.

В ряде случаев на основе молекулярных данных пришлось существенно пересмотреть традиционные представления об эволюции конкретных групп. Однако молекулярная систематика — не альтернативна систематике, основанной на анализе морфологических признаков. Данные разных типов призваны дополнять друг друга. Современные данные молекулярной систематики носят во многом предварительный характер, так как к настоящему времени изучено лишь небольшое число участков ДНК (лишь для единичных видов расшифрован полный геном).

Основные требования к участкам ДНК, используемым для молекулярно-систематического исследования, следующие: они должны содержать достаточное число информативных позиций, должны быть представлены одной копией в геноме (особенно это касается ядерной ДНК, где многие гены представлены множественными копиями), должны легко амплифицироваться⁷ и секвенироваться⁸. Также важно выбрать такую последовательность, чтобы скорость накопления замен в ней соответствовала поставленной таксономической проблеме. В каждом наборе данных (последовательности участка ДНК) есть некоторое количество потенциально информативных признаков, совокупность которых обозначают как «филогенетический сигнал», в отличие от тех, которые не дают информации («шум»).

К настоящему времени среди исследуемых последовательностей ДНК растений преобладают хлоропластные. Чаще и ранее других для филогенетических исследований использовался ген большой субъединицы рибулосодифосфаткарбоксилазы (*rbcL*, длиной более 1400 пн). Используются также гены *trn* (транспортной РНК), гены *rps* (белков малой рибосомной субъединицы), гены *rpl* (белков большой рибосомной субъединицы), белков, участвующих

⁷ Амплификация ДНК — любой процесс, увеличивающий число копий какого-либо гена или последовательности ДНК.

⁸ Секвенирование ДНК — определение первичной нуклеотидной последовательности ДНК.

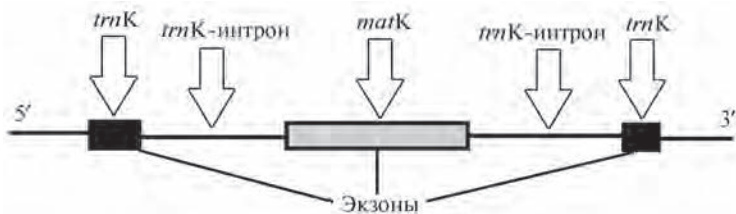


Рис. 2. Взаимное расположение гена *matK* и интрона гена *trnK*

щих в фотосинтетических реакциях (гены *psa*, *psb*, *pet*), аденозинтрифосфатсинтетазы (гены *atp*), никотинамиддегидрогеназы (гены *ndh*). В последние годы много работ выполнено с использованием гена *matK* (фермента матуразы), располагающегося внутри интрона гена *trnK* (рис. 2).

Но большая часть наследственной информации содержится все же в ядерном геноме. Кроме того, наследование хлоропластной ДНК у большинства растений происходит унипарентально, поэтому при исследовании близких видов выявляемая на основе данного участка филогения может отличаться от филогении таксонов.

Гены рибосомных РНК давно привлекли к себе внимание исследователей. Ядерные рРНК-гены включают длинные тандемные повторы. Каждый повтор содержит один транскрибируемый район, включающий три гена — 18S, 5.8S и 26S рРНК, два небольших внутренних транскрибируемых спейсера⁹ (ITS1 и ITS2) (рис. 3), один большой внешний транскрибируемый спейсер (ETS) и нетранскрибируемый межгенный спейсер (NTS).

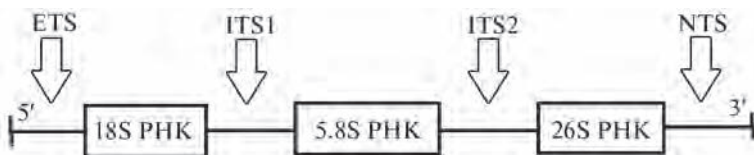


Рис. 3. Расположение внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2

Последовательности ITS1 и ITS2 длиной около 300 пн каждая у покрытосеменных (у голосеменных они могут быть гораздо длиннее) оказались полезными для исследований отношений близкородственных таксонов (уровня семейства и ниже), так как они эволюционируют быстрее, чем фланкирующие их (находящиеся

⁹Спейсер — нетранскрибируемая последовательность ДНК между тандемно повторяющимися генами.

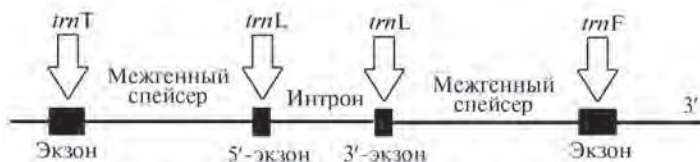


Рис. 4. Расположение интрона *trnL*

по бокам от них) кодирующие районы. К 2014 г. последовательности ITS секвенированы уже более чем у 300 000 таксонов. Но на низших таксономических уровнях вариабельность этих участков иногда оказывается слишком низкой.

Для исследования в пределах семейства, трибы, группы родов или видов крупного рода чаще других анализировались участки ITS, ETS, спейсеры *trnL-trnF*, *trnT-trnL*, *atpB-rbcL*, интроны¹⁰ *rps16*, *rpl16*, *rpoC1*. Интрон *trnL* (рис. 4) длиной 350—600 пн секвенирован уже более чем у 7000 таксонов покрытосеменных.

Для анализа отношений таксонов крупного ранга (например, основных групп покрытосеменных, а также порядков или групп семейств) с успехом были использованы гены *rbcL*, *atpB*, 18S рРНК, 26S рРНК.

СИСТЕМЫ APG

Первая глобальная филогенетическая система цветковых, базирующаяся на молекулярно-генетических данных, была создана международной группой «Angiosperm Phylogeny Group» — APG («Группа по филогении покрытосеменных») и опубликована в 1998 г. в журнале «Annals of the Missouri Botanical Garden» в статье «An ordinal classification for the families of flowering plants». Основными разработчиками системы были К. Бремер (K. Bremer) (университет Г. Уппсала, Швеция), М. Чейз (M. Chase) (Королевские ботанические сады Кью, Великобритания) и П. Стивенс (P. Stevens) (Гарвардский университет, США). В работе также принимали участие такие известные специалисты в области молекулярной систематики, как А. Андерберг (A. Anderberg), П. Эндресс (P. Endress), П. Голдблатт (P. Goldblatt), Э. Келлогг (E. Kellogg), Р. Ольмстед (R. Olmstead), П. Рудалл (P. Rudall), В. Саволайнен (V. Savolainen), М. Тулин (M. Thulin) и др.

¹⁰ Интрон — участок ДНК, который является частью гена, но не содержит информации о последовательности аминокислот белка. (Экзон — последовательность ДНК, которая обычно представлена в зрелой информационной РНК, кодирующей первичную структуру белка.)

Система отличается от всех ранее имевшихся систем цветковых растений в первую очередь тем, что базируется не на интегральных принципах доказательства родственных связей между таксонами, а на анализе нуклеотидных последовательностей трех генов — двух генов хлоропластной ДНК и одного из рибосомных генов ядерного генома. Отображение системы в виде кладограммы представлено на рис. 5. Следует отметить, что в этой системе не все семейства отнесены к каким-либо порядкам.

Система APG, как и большинство эволюционных и фенологических систем, признает, что в отличие от однодольных (monocots) двудольные (dicots) не являются монофилетической группой. На кладограмме системы они образуют две группы: граду палеодикот (palaeodicots) и кладу эудикот (eudicots), включающую основной массив (около 95 % всех видов) двудольных. Показательно, что состав групп, выделенных в результате молекулярных исследований, подтверждается результатами исследований, основанных и на других принципах: так, например, морфологический анализ пыльцы подтверждает существенное различие между группой eudicots и прочими таксонами, ранее относимыми к двудольным растениям.

Одной из особенностей системы APG I является также то, что авторы не стали устанавливать ботанических названий для групп таксонов рангом выше порядка. Названия этих групп даны только на английском языке (monocots, eudicots, rosids, asterids). В начале

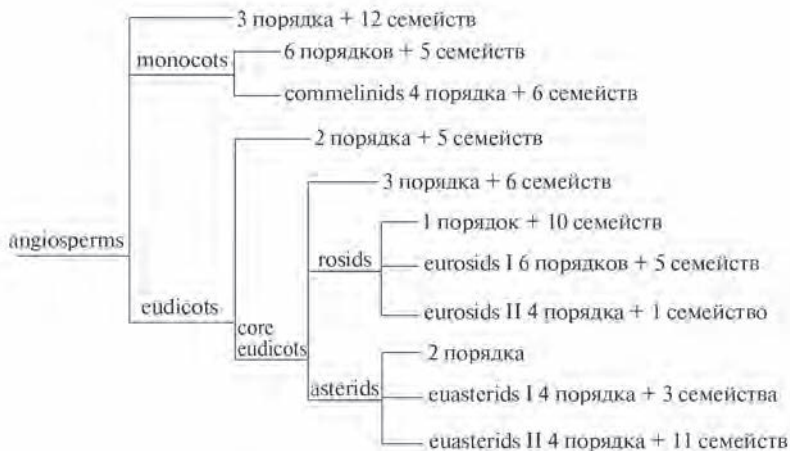


Рис. 5. Общий вид системы APG I в упрощенном варианте (не имеющие названия группы на самом деле представляют собой грады)

каждой группы находятся те семейства и порядки, место которых в подчиненной (нижестоящей группе) является неопределенным. Внутри этих групп, по сравнению с традиционными системами, также произошел ряд изменений. Некоторые традиционные семейства были разделены, другие же, напротив, объединены.

Всего система APG I включает 40 порядков и 462 семейства. Ряд семейств рассматриваются как так называемые прикрепленные (брекетированные) семейства. В текстовом отображении системы они обозначаются [+...]. Эти семейства могут рассматриваться и в составе того семейства, к которому они прикреплены, и как самостоятельные семейства, например *Nymphaeaceae* [+ *Cabombaceae*], *Papaveraceae* [+ *Fumariaceae*] и др.

В системе APG I три порядка и 12 семейств, ранее в основном включавшиеся в наиболее архаичный подкласс *Magnoliidae*, имеют неопределенное положение. Это порядки *Laurales* (семейства *Lauraceae*, *Calycanthaceae*, *Monimiaceae* и др.), *Magnoliales* (семейства *Magnoliaceae*, *Annonaceae*, *Degeneriaceae*, *Myristicaceae* и др.), *Piperales* (семейства *Piperaceae*, *Aristolochiaceae* и др.), а также ряд семейств, принадлежность которых к какому-либо из перечисленных выше порядков, по мнению авторов системы, сомнительна (*Amborellaceae*, *Illiciaceae*, *Winteraceae*, *Schisandraceae*, *Nymphaeaceae*, *Rafflesiaceae* и др.).

Однодольные (monocots) представляют собой, по мнению авторов системы, монофилетическую группу, включающую в себя 2 клады. Одну из них составляют члены большой группы коммелинид (commelinids). Эта клада включает в себя такие порядки, как монотипный *Arecales*, а также *Commelinales* (семейства *Commelinaceae* и др.), *Poales* (семейства *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*, *Typhaceae* и др.), *Zingiberales* (семейства *Zingiberaceae*, *Musaceae*, *Strelitziaceae* и др.), а также несколько небольших, малоизвестных отечественным ботаникам семейств. Отдельную граду составляют несколько порядков и семейств, ранее традиционно относившихся к лилиидам (*Liliales*, *Dioscoreales*, *Asparagales*, *Acorales* и др.).

Так называемое ядро настоящих (eu-) двудольных (core eudicots) составляют около 35 порядков. Одну из ветвей этой группы (возможно, архаичную) представляет очень крупный порядок¹¹ *Caryophyllales* (семейства *Caryophyllaceae*, *Amaranthaceae*, *Cacta-*

¹¹ Следует отметить, что в системе APG (особенно APG I) приняты значительно более крупные порядки, чем в традиционных системах. Ряд порядков по объему практически соответствуют подклассам, а данный порядок включает всех представителей подкласса кариофиллиды системы А. Л. Тахтаджяна и ряд других семейств.

ceae, Droseraceae, Nepenthaceae, Plumbaginaceae, Polygonaceae и др.), а также Saxifragales (семейства Saxifragaceae, Crassulaceae, Grossulariaceae, Hamamelidaceae, Paeoniaceae и др.) и несколько семейств, из которых наиболее известны Dilleniaceae и Vitaceae.

Основная часть ядра двудольных распределена по двум крупным группам, получившим названия розиды (rosids) и астериды (asterids)¹². Розиды образуют две крупные субклады (eurosids I и II), а также небольшую группу, включающую порядок *Geraniales* и ряд семейств (*Krameriaceae*, *Staphyleaceae*, *Zygophyllaceae*). Субклада eurosids I включает ряд хорошо известных отечественным ботаникам семейств, сгруппированных, однако, в порядки нового объема: *Cucurbitales* (*Cucurbitaceae*, *Datisceae*, *Begoniaceae* и др.), *Fabales* (*Fabaceae*, *Polygalaceae* и др.), *Fagales* (*Fagaceae*, *Betulaceae*, *Casuarinaceae*, *Juglandaceae*), *Rosales* (*Rosaceae*, *Rhamnaceae*, *Moraceae*, *Ulmaceae*, *Urticaceae*)¹³, а также гигантский (32 семейства!) порядок *Malpighiales*, включающий такие, казалось бы, разнородные семейства, как *Clusiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Linaceae*, *Hypericaceae*, *Passifloraceae*, *Salicaceae*, *Violaceae*.

Группа eurosids II включает 4 порядка: *Brassicales* (*Brassicaceae*, *Caricaceae*, *Resedaceae* и др.), *Malvales* (*Malvaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Thymelaeaceae* и др.), *Myrtales* (*Myrtaceae*, *Lythraceae*, *Onagraceae* и др.) и практически полностью тропический и субтропический порядок *Sapindales* (*Sapindaceae*, *Anacardiaceae*, *Simaroubaceae*, *Rutaceae* и др.).

Структура клады asterids аналогична розидной кладе. Эта группа состоит из базальной грады и ядра астерид (euasterids). Базальная града включает порядок *Cornales* (*Cornaceae*, *Hydrangeaceae*) и крупный порядок *Ericales*, объединяющий семейства, традиционно относившиеся не только к разным порядкам, но и к разным подклассам (*Ericaceae*, *Actinidiaceae*, *Ebenaceae*, *Primulaceae*, *Polemoniaceae*, *Theaceae* и др.).

Ядро астерид, как и у розид, представлено двумя субкладами: euasterids I и euasterids II. В первую субкладу входят порядки *Gentianales* (*Gentianaceae*, *Apocynaceae*, *Rubiaceae* и др.), *Lamiales* (*Lamiaceae*, *Acanthaceae*, *Bignoniaceae*, *Oleaceae*, *Plantaginaceae*, *Scrophulariaceae*, *Verbenaceae* и др.) и *Solanales* (*Solanaceae*, *Convolvulaceae* и др.). Во вторую группу (euasterids II) входят порядки *Apiales* (*Apiaceae*, *Araliaceae* и др.), *Dipsacales* (*Dipsacaceae*,

¹²Эти группы не аналогичны подклассам розиды и астериды, принятым в системе А. Л. Тахтаджяна.

¹³На более детальной схеме системы эти четыре порядка составляют общую группу — азотфиксирующую кладу (nitrogen fixing clade).