

УДК 528.20

СИСТЕМА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ: СИНТЕЗ ТРАДИЦИОННЫХ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ

© 2003 г. А. Б. Шипунов

Московская Гимназия на Юго-Западе

117571 Москва, ул. 26 Бакинских Комиссаров, д. 3, кор. 5

e-mail: plantago@herba.msu.ru

Поступила в редакцию 14.11.2002 г.

Предлагаемая версия системы Angiospermae основана на синтезе результатов кладистических исследований разных авторов, морфологических данных и данных “традиционных” систематиков. Класс Angiospermae разделен на 4 подкласса: Magnoliidae, Liliidae, Rosidae и Asteridae. Таким образом, однодольные составляют подкласс Liliidae, а так называемые “двудольные” – три остальных подкласса. Всего в системе 35 порядков и 329 семейств покрытосеменных. Предложено выделить 3 новых семейства.

Систематика цветковых растений по праву считается одной из самых разработанных областей биологической систематики. Это объясняется как историческими причинами, так и огромной хозяйственной ценностью цветковых растений. Знание, хотя бы и в общих чертах, таксономического разнообразия цветковых являлось и является признаком образованного человека.

Несмотря на это, система цветковых растений еще чрезвычайно далека от завершения, хотя за последние десять лет наметились серьезные сдвиги в пользу существенного повышения устойчивости наших взглядов на макросистему этого таксона.

1. “КЛАССИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

В середине 80-х годов XX в. система цветковых растений переживала период стабильности. Четыре ведущих систематика второй половины прошлого века (А. Cronquist, R. Dahlgren, R. Thorne и А. Л. Тахтаджян), казалось, выяснили основные законы разнообразия покрытосеменных. Действительно, их системы во многих аспектах сходны. Однако при более внимательном рассмотрении можно заметить и серьезные противоречия, касающиеся в основном разнообразия на уровне порядков. Системы **порядков** цветковых растений, можно сказать, не существовало. Такое категорическое утверждение следует, например, из анализа числа таксонов этой категории, которое от системы к системе и от автора к автору различается в несколько раз. В системе А. Л. Тахтаджяна (1966) 94 порядка, в 1987 г. он же (Тахтаджян, 1987) признает 166 порядков, а в 1997 г. (Takhtajan, 1997) – 231. Семейств же он выделял соответственно около 460, 533 и 589. Аналогичная картина и у других

систематиков: в системе Кронквиста (Cronquist, 1983, 1988) 84 порядка, у Дальгрена (Dahlgren, 1989) – 113 порядков, а у Торна (Thorne, 2000, 2002) – 74 порядка. Семейств они выделяли соответственно 389, 463, 372. Таким образом, на уровне семейств расхождения наименьшие. В том же русле находится и недавно вышедшая работа Ву и др. (Wu et al., 2002) – эти авторы насчитывают 202 порядка и 572 семейства. Очень показательны результаты сравнения системы цветковых с системами других таксонов на порядковом (или отрядном) уровне. Например, число отрядов в системе насекомых (при любом понимании объема этой группы) колеблется обычно в пределах 25–35 (см., например, Whiting et al., 1997), а ведь число видов этих животных по крайней мере вчетверо превышает число видов покрытосеменных. Аналогичная картина (25–35 таксонов ранга отряда) наблюдается в систематике крупных и (или) хорошо изученных групп животных, таких, как костистые рыбы, птицы и млекопитающие (см., например, Murphy et al., 2001).

Следует также отметить, что упомянутые выше систематики (за исключением Торна) практически не использовали категорий, промежуточных между порядком и семейством, что можно также объяснить небольшой устойчивостью предлагаемых порядков.

Системы упомянутых авторов различаются и в других аспектах. Так, например, Торн (Thorne, 1992, 2000, 2002) понимает цветковые в ранге класса, а “двудольные” не считает таксоном, равноправным однодольным. Дальгрэн и Торн (Dahlgren, 1983, 1989; Thorne, 1992, 2000, 2002) не признают принямую А.Л. Тахтаджяном (1966, 1987; Takhtajan, 1980, 1997) и Кронквистом (Cronquist, 1983, 1988) группировку раздельнолепестных двудольных в

подклассы Dilleniidae и Rosidae. Дальгрэн широко использовал в своих системах биохимические признаки и первым среди макросистематиков обратил внимание на широкое распространение иридоидных соединений среди спайнолепестных двудольных, а также на сходство мирозинсодержащих растений, впоследствии подтвержденное молекулярными методами (Rodman et al., 1996).

2. ДАННЫЕ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ГЕНОМИКИ

Формальные, в том числе парсимонные (клатидстические), методы не получали широкого распространения в систематике цветковых вплоть до начала массового применения данных сравнительной геномики, хотя уже первые основанные на морфологических признаках исследования такого рода (см., например, Hufford, 1992) дали основание говорить о серьезном несоответствии результатов работы “классических” систематиков и систематиков-клатидстов. Следует отметить, что построение больших матриц на основании морфологии является чрезвычайно сложной задачей (см., например, работу Nandi et al., 1998), поскольку изученность многих важных в таксономическом отношении таксонов слаба. Кроме того, среди цветковых чрезвычайно широко распространены конвергенция и параллелизмы.

Начиная с работы Чейза и др. (Chase et al., 1993), в систематику цветковых активно проникают данные, основанные на изучении последовательностей нуклеотидов в отдельных генах (см., например, обзоры Soltis et al., 2000; Savolainen et al., 2000). Похоже, что в последние 9 лет методы сравнительной геномики заняли господствующее положение в систематике покрытосеменных. Этот результат является следствием высокой устойчивости и значительной прогностической ценности таксономических заключений, сделанных на основании молекулярных данных.

В то же время эти данные не произвели переворота в наших представлениях о макросистеме цветковых. Говоря конкретнее, результаты анализа нуклеотидных последовательностей для систематики на уровне семейств можно разделить на четыре группы.

2.1 Подтверждение “классических” гипотез

Данные сравнительной геномики подтвердили монофилетичность более чем 3/4 семейств цветковых (Chase et al., 2000), лишь 11% семейств не являются монофилетическими. Более того, если внимательно проанализировать упомянутые данные, то окажется, что больше половины немонофилетических групп имеют хорошее молекулярное обоснование. Например, из перечисленных “немонофилетических” семейств Columelliaceae s.l. (incl. *Desfontainia*) получило высокую поддержку (100%)

в более позднем исследовании Asteridae (Bremer et al., 2001); Dipterocarpaceae парафилетично только из-за включения в него *Pacaramaia* (Soltis et al., 2000); Loasaceae парафилетичны, по-видимому, вследствие включения в матрицу *Hydrostachys* (Xiang et al., 2002); Myrsinaceae – за счет рода *Maesa*, который уже предложено либо выделять в особое семейство (Anderberg, Staahl, Kallersjo, 2000), либо вообще соединить все “примулоидные” семейства в одно большое Primulaceae s.l. (Kaellersjo, Berqvist, Anderberg, 2000); Papaveraceae монофилетичны в большинстве работ, посвященных отношениям семейств в порядке Ranunculales (см., например, Hoop et al., 1997); Phytolaccaceae s.str. признаны полифилетичными ошибочно; ситуация с Rhamnaceae аналогична таковой с Papaveraceae (Richardson et al., 2000). Если учесть все вышесказанное, доля монофилетических семейств возрастает до 95%.

Данные сравнительной геномики хорошо согласуются и с устоявшейся в последние десятилетия “общей картиной” системы: многоплодниковые устойчиво занимают “низ”, а спайнолепестные двудольные (например, представители порядков Asterales и Lamiales) – “верх”.

2.2 Подтверждение одной из конкурирующих гипотез

Это – наиболее частый результат применения молекулярных методов. В качестве примера можно упомянуть помещение Lecythidaceae рядом с Sapotaceae, а не в Myrtales (Morton et al., 1997); *Eucommia* – вблизи от *Garrya*, а не в Hamamelidales (Bremer et al., 2001); Triuridaceae в Liliales s.l., а не в Alismatales (Rudall, 2002); разделение Flacourtiaceae (Chase et al., 2002) и т. д. Особенно полезными оказываются молекулярные методы в тех случаях, когда облик растения существенно видоизменен в связи с паразитическим образом жизни. Так, по-видимому, установлено положение Sumpodiaceae рядом с Saxifragales, а Hydnoraceae – отдельно от Rafflesiales и рядом с Aristolochiaceae (Nickrent, 2001; Nickrent et al., 2002), как и предполагал Э. С. Терехин (личное сообщение). Множество других примеров этого рода помещено в статью Эндреса и др. (Endress et al., 2000).

2.3 Опровержение таксономических построений

Такой результат сравнительно редок. Более того, внимательный анализ часто позволяет выявить таксономически значимые морфологические сходства между членами новых таксонов. Так, например, Neuradaceae, “попавшее” в Malvales, сходно с остальными членами порядка наличием лизигенных слизевых ходов, звездчатых волосков, подчасия, а также по признакам древесины и биохимии (Alverson et al., 1998). Семейства Asteropeiaceae и Physenaceae никогда не объединялись систематиками, однако Миллер и Дикисон (Miller, Dickison, 1992) указывают, что представи-

тели этих групп настолько сходны по признакам древесины, что их необходимо объединить в одно семейство. Представители порядка Cucurbitales в его новом понимании (включая Begoniaceae, Datisceae, Coriariaceae и Corynocarpaceae) сходны преобладанием плагиотропных побегов, наличием волокон либриформа и скошенных окончаний сосудистых элементов, присутствием эллаговой кислоты, асимметричными листьями, свободными стилодиями (Brouillet, 2001). Семейства Aextoxicaceae и Vitaceae сходны по признакам древесины, строением нектарников и наличием руминированного эндосперма. Этот список можно продолжать довольно долго. Справедливости ради следует сказать, что подобного рода суждения сравнительной геномики иногда не находят подтверждения данными морфологии. Так, семейство Vochysiaceae, сближаемое с Murtaceae на основании молекулярных данных, имеет очень мало общих с ним морфологических признаков (Conti et al., 1997).

2.4 Неоднозначный результат

Это происходит, на наш взгляд, с двумя семействами Magnoliidae: Chloranthaceae и Ceratophyllaceae (Doyle, Endress, 2000); похожая ситуация и с положением семейства Palmae (Givnish et al., 1999). Два из пяти “оставшихся” после вышеприведенного анализа немонофилетических семейств (Euphorbiaceae и Scrophulariaceae) также пока “не поддаются” методам геномики (см. соответственно Chase et al., 2002 и Olmstead et al., 2001).

2.5 Концепция “больших порядков”

Очень важный результат применения молекулярных и кладистических методов в систематике цветковых – это возникновение устойчивой структуры, которую легче всего описать термином “большие порядки” или “expanded orders” (Rodman et al., 1996). Семейства на кладограммах показали способность группироваться в значительно более крупные и устойчивые единицы, нежели “порядки” систематиков-классиков. Эти “большие порядки” также образуют некую структуру (хотя и значительно менее строгую), заслуживающую, на наш взгляд, описания как надпорядки и подклассы.

2.6 Особенности системы

Angiosperm Phylogeny Group (APG)

Система, разрабатываемая группой Angiosperm Phylogeny Group, призвана в максимальной степени интегрировать результаты применения молекулярных методов. Ее первоначально разрабатывали супруги Бремер из Упсальского университета (Uppsala Angiosperm System, 1997–1998). Затем образовалась “Angiosperm Phylogeny Group”, состоящая преимущественно из соавторов Чейза по публикации 1993 г. (Chase et al., 1993). Эта группа и опубликовала систему (An ordinal classification..., 1998), затем дополнения к ней, касающиеся одно-

дольных (Chase et al., 2000). Опубликована и вторая версия системы (An update of..., 2003). Приведем некоторые особенности этой системы:

1. Система не иерархична в полном смысле слова, многие группы находятся “в корне”: например, “CORE EUDICOTS” содержат несколько семейств, не включенных ни в один из порядков.

2. Номенклатура высших таксонов не разработана: нет ни латинских (а только английские) имен, ни указаний на ранги. Подобная структура согласуется с точкой зрения таких кладистов, как Кантино и Кейрос (Cantino, Quieroz, 2000), опубликовавших “Филогенетический кодекс биологической номенклатуры”, который должен, по их мнению, заменить принятую в настоящее время линнеевскую номенклатуру.

3. Многие получающиеся группы и их расположение можно обосновать лишь через кладограммы. Парафилетические группировки не признаются.

4. Данные сравнительной геномики – практически единственный источник системы. Все остальные данные используются лишь для подтверждения выводов, сделанных на основе молекулярных исследований.

5. Отсутствует представление об ординации таксонов внутри групп.

6. Нет таксонов, промежуточных между порядком и семейством, что сильно затрудняет понимание больших порядков.

7. Ощущается неоднородность понимания объема таксонов в пределах разных групп системы – следствие коллективной природы этой работы.

Члены APG стремились изгнать из систематики экспертные суждения, и в этом, как нам представляется, состоит их главная ошибка. Невозможно избавиться от подобных суждений полностью – ведь в любой науке конечные суждения (законы) являются результатом именно экспертной деятельности. Формальные методы могут лишь подготовить почву для формулировки закона. Кроме этого, формальные методы систематики в настоящий момент не в состоянии, к сожалению, адекватно справиться с более чем половиной таксономических задач: 1) подбором таксонов для исследования; 2) формулировкой гипотез о трансформации признаков; 3) синтезом таксономических суждений различной природы; 4) присвоением ранга; 5) ординацией таксонов. Нам представляется, что нужно не отрицать экспертные, “субъективные”, методы, а стремиться формализовать их хотя бы на уровне операций. Намеренное игнорирование этих методов не приводит к повышению “качества”, т. е. устойчивости и прогностичности системы.

3. КРАТКОЕ ИЗЛОЖЕНИЕ ПРЕДЛАГАЕМОЙ СИСТЕМЫ

3.1 Принципы построения

В нашей системе мы постарались избежать указанных выше недостатков. Мы использовали все доступные источники таксономической информации: общие и частные системы, кладограммы, данные морфологии и отдельные таксономические заключения (полный список литературы насчитывает свыше 700 названий, его электронную версию можно получить у автора статьи). Собранная информация “расчленилась” на отдельные таксономические суждения, которые сначала оценивались, а затем использовались для построения системы. Таким образом, наша система построена на основе экспертной оценки данных и носит синтетический характер (Тимонин, 1998).

Хорошей иллюстрацией качества полученных группировок служит метод, использо-

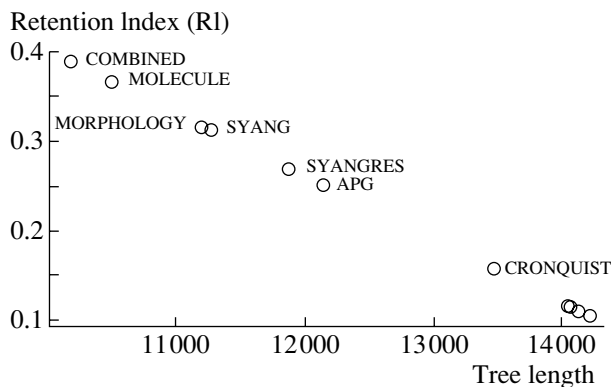


Рис. 1. Сравнение индекса соответствия (“retention index”, RI) и длины кладограммы (“tree length”) для кладограмм, построенных в соответствии с различными системами или данными и соотнесенных с комбинированной матрицей из статьи Нанди и др. (Nandi et al., 1998)

Точки на графике обозначены следующим образом:

COMBINED – кладограмма, построенная на основании комбинированной матрицы из упомянутой статьи;

MOLECULE – кладограмма, построенная на основании только молекулярной матрицы из упомянутой статьи;

MORPHOLOGY – кладограмма, построенная на основании только морфологической матрицы;

SYANG – кладограмма, построенная на основании нашей системы;

SYANGRES – то же, не использована категория подпорядка;

APG – кладограмма, построенная на основании системы APG (An ordinal classification..., 1998);

CRONQUIST – кладограмма, построенная на основании системы Кронквиста (Cronquist, 1988).

Не обозначенные точки в нижнем правом углу графика относятся к 4 случайно выбранным кладограммам. Идея графика заимствована из статьи Чейза и др. (Chase et al., 2000), а данные любезно предоставлены В. Саволайненом.

ванный при построении графика из работы Чейза и др. (Chase et al., 2000). На нем изображены точки, отражающие длину и индекс соответствия (“retention index”, RI) для различных кладограмм и переведенных в кладограммы систем, соотнесенных с комбинированной (“молекулы + морфология”) матрицей из статьи Нанди и др. (Nandi et al., 1998). Наилучшее положение (в верхнем левом углу) должна занимать кладограмма с наименьшей длиной и наибольшим индексом, поскольку последний тем больше, чем сильнее кладограмма соответствует исходной матрице. На оригинальном рисунке оптимальное положение занимает кладограмма, построенная на основе комбинированной матрицы, а наихудшее – составленная по системе Кронквиста (Cronquist, 1988).

Благодаря любезности В. Саволайнена мы получили исходные матрицы и составили аналогичные деревья по системе APG (An ordinal classification..., 1998) и своей системе и пересчитали коэффициенты (рис. 1). Получилось, что система APG, хотя и не близка к системе Кронквиста, но не близка и к “наилучшим деревьям” из статьи Нанди и др. (Nandi et al., 1998). Наша система значительно ближе к верхнему левому углу, а коэффициенты для нее почти совпадают с вычисленными для дерева, построенного только на морфологических данных.

3.2 Общая структура

Система насчитывает один класс Angiospermae, 4 подкласса, 4 надпорядка, 35 порядков, 70 подпорядков и 329 семейств. Большинство таксонов мы понимаем в широком смысле. При этом во многих случаях (особенно на надсемейственном уровне) признаются парафилетические таксоны.

Порядок расположения таксонов всех использованных рангов соответствует идее ординации, т. е. взаимное расположение таксонов внутри надтаксона отвечает их близости, а между надтаксонами – связям между надтаксонами. В результате порядок изложения системы отличается от общепринятого: наиболее примитивные таксоны (например, порядок Nymphaeales) располагаются не в начале, а ближе к “середине” системы, а система в целом описывается не “снизу вверх”, а “слева направо” – в соответствии со схемой взаимоотношений порядков (рис. 2). Таксоны неопределенного положения включены в наиболее вероятные надтаксоны.

Все названия семейств приведены в соответствии с “Indices Nominum Supragenericorum Plantarum Vascularium” (Reveal, 2001). Следует отметить, что некоторые общепринятые названия (например, Ericaceae, Cornaceae) являются младшими синонимами менее привычных названий (в этом случае Vacciniaceae и Alangiaceae соответственно), поэтому необходима их консервация. Порядки (на названия которых принцип приоритета не распрост-

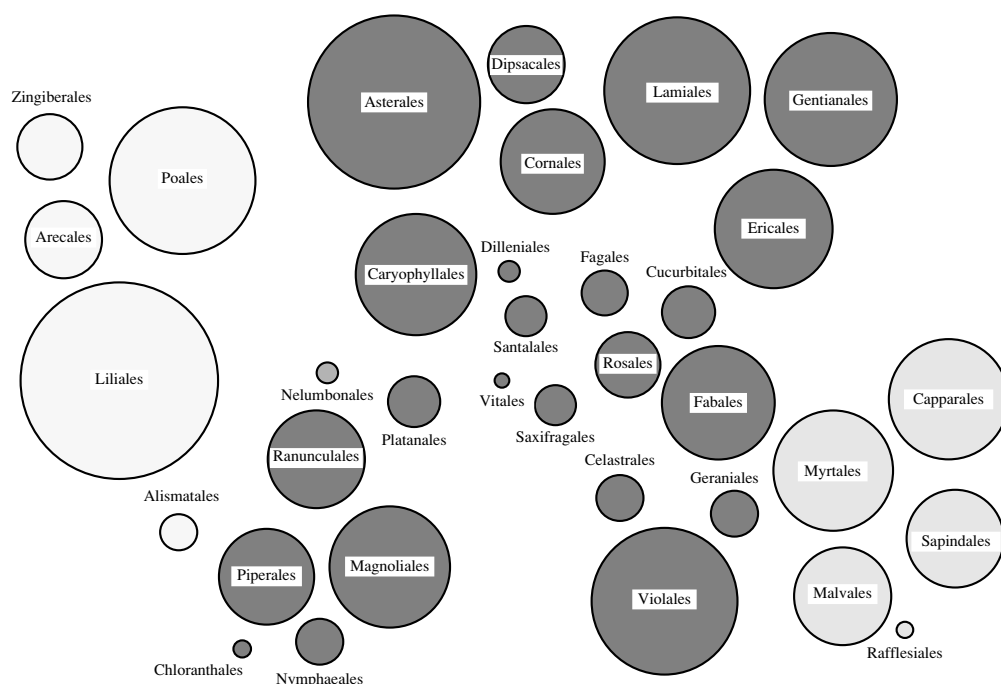


Рис. 2. Схема взаимоотношений порядков покрытосеменных.

Размер круга соответствует видовому богатству порядка. Взаимное расположение кругов отвечает предполагаемой близости таксонов друг другу и было получено как результат многомерного шкалирования матрицы близости порядков.

раняется), названы в основном в соответствии со сложившейся традицией. Предложены три новых семейства, в частности, для описанного недавно из Гватемалы рода *Haptanthus* (Goldberg, Nelson, 1989).

В конспекте надпорядки обозначены прямым жирным шрифтом, порядки начинаются с нового абзаца и обозначены жирным курсивом, а подпорядки – курсивом. В скобках приведены некоторые синонимы (только для наиболее известных семейств и/или в тех случаях, когда это важно для понимания системы) и необходимые комментарии.

3.3 Подкласс *liliidae*

Подкласс соответствует однодольным в традиционном понимании (см., например, Takhtajan, 1997). Он содержит 5 порядков. Однодольные с септальными нектарниками помещены преимущественно в порядок *Liliales*. Порядок *Poales* принят в широком смысле и включает как насекомоопыляемые, так и ветроопыляемые группы. Семейство *Liliaceae* понимается в узком (но не настолько, как у А. Л. Тахтаджяна (1987, 1997)) смысле. Род *Acorus* мы относим к особому семейству *Acoraceae*, сближаемому в порядке *Alismatales* с *Tofieldiaceae* s.str. (см., например, Fuse, Tamura, 2000).

Zingiberales. Zingiberineae: Musaceae, Lowiaceae, Heliconiaceae, Zingiberaceae, Cannaceae (Maranta-

ceae); **Commelinineae:** Commelinaceae, Hanguanaceae, Pontederiaceae, Haemodoraceae, Philydraceae.

Poales. Bromeliineae: Rapateaceae, Bromeliaceae, Typhaceae; **Xyridiineae:** Xyridaceae, Mayacaceae, Hydatellaceae, Eriocaulaceae; **Cyperineae:** Juncaceae, Maraniaceae Shipunov stat. nov. (Hypolytrae Nees ex Wight et Arn., Contr. Bot. India: 69. Dec 1834. Typus: *Marania* Aublet), Cyperaceae; **Poineae:** Flagellariaceae, Restionaceae (Centrolepidaceae), Gramineae (Ecdeiocoleaceae, Joinvilleaceae), Dasypogonaceae.

Arecales. Palmae

Liliales. Pandanineae: Cyclanthaceae, Stemonaceae, Velloziaceae, Triuridaceae, Pandanaceae; **Asparagineae:** Asparagaceae (Convallariaceae, Ruscaceae, Dracaenaceae, Nolinaceae), Agavaceae (Anthericaceae, Hostaceae), Hyacinthaceae, Aphyllanthaceae, Amaryllidaceae (Alliaceae); **Iridiineae:** Asphodelaceae (Hemerocallidaceae, Phormiaceae), Iridaceae, Tecophilaeaceae, Doryanthaceae, Orchidaceae, Hypoxidaceae; **Liliineae:** Campynemataceae, Corsiaceae, Astroemeriaceae, Colchicaceae, Melanthiaceae (Trilliaceae), Smilacaceae, Liliaceae; **Dioscoreineae:** Nartheciaceae, Burmanniaceae, Dioscoreaceae; **Petrosaviineae:** Petrosaviaceae.

Alismatales. Arineae: Acoraceae, Araceae (Lemnaceae), Tofieldiaceae; **Alismatineae:** Alismataceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae (Najadaceae); **Potamogetonineae:** Aponogetonaceae, Juncaginaceae (Scheuchzeriaceae), Potamogetonaceae (Zannichelliaceae, Ruppiaceae, Zosteraceae).

3.4 Подкласс *Magnoliidae*

Соответствует так называемым “многоплодниковым”, содержит также семейства “палеотрав” (Igersheim, Endress, 1998), например Piperaceae. Базальный для цветковых порядок Nymphaeales понимается широко и включает семейства Amborellaceae, Trimeniaceae, Austrobaileyaaceae и Schisandraceae. Подкласс содержит 7 порядков и 2 надпорядка. Граница между Magnoliidae и Rosidae проведена иначе, чем в системе APG (An update of..., 2003). К Magnoliidae в нашем понимании относятся и Proteales (включая Trochodendraceae), и Ranunculales. Такое решение подтверждается данными морфологии, а в последнее время и молекулярными данными по филогении ABC-генов (Kramer, Irish, 2000).

Magnolianaes

Nymphaeales. Amborellineae: Amborellaceae;

Nymphaeinae: Nymphaeaceae, Cabombaceae, Ceratophyllaceae; **Schisandrineae:** Austrobaileyaaceae, Schisandraceae, Trimeniaceae.

Chloranthales. Chloranthaceae.

Piperales. Piperineae: Piperaceae, Saururaceae; **Aristolochiinae:** Lactoridaceae, Aristolochiaceae (Hydnoraceae).

Magnoliales. Winterineae: Canellaceae, Winteraceae; **Magnoliinae:** Myristicaceae, Magnoliaceae (Degeneriaceae, Himantandraceae), Annonaceae (Eupomatiaceae); **Laurineae:** Calycanthaceae, Monimiaceae, Hernandiaceae, Lauraceae.

Ranunculanaes

Ranunculales. Eupteleinae: Eupteleaceae; **Ranunculinae:** Papaveraceae, Ranunculaceae, Berberidaceae; **Menispermineae:** Circaeasteraceae, Lardizabalaceae, Menispermaceae.

Nelumbonales. Nelumbonaceae.

Platanales. Sabiinae: Sabiaceae; **Plataninae:** Platanaceae, Proteaceae; **Trochodendrineae:** Trochodendraceae (Tetracentraceae); **Buxineae:** Didymelaceae, Buxaceae; **Gunnerineae:** Gunneraceae, Myrothamnaceae.

3.5 Подкласс *Rosidae*

Крупнейший подкласс, содержащий большинство так называемых “раздельнолепестных двудольных”. Он содержит 17 порядков, распределенных по трем надпорядкам. Rosidae – ядро цветковых растений, соответственно этому и границы между порядками не так резки, как в остальных подклассах. Особенно это касается надпорядка Rosanae, где в нашей системе сделан ряд серьезных отступлений от общей структуры, полученной сравнительной геномикой. Так, Oxalidaceae и Geraniaceae рассматриваются в составе одного порядка Geraniales (хотя и в разных подпорядках). Порядок Violales соответствует по объему Malpighiales системы APG (An update of..., 2003) и яв-

ляется наиболее аморфным из всех больших порядков. В основании Rosidae лежит надпорядок Caryophyllanae, обнаруживающий связи как с Magnoliidae (через Dilleniales), так и с Asteridae (через Vitales).

Caryophyllanaes

Caryophyllales. Rhabdodendrineae: Rhabdodendraceae; **Polygonineae:** Tamaricaceae, Droseraceae, Nephenthaceae, Ancistrocladaceae (Dioncophyllaceae, Droseraceae), Polygonaceae, Plumbaginaceae, Simmondsiaceae, Physenaceae (Asteropeiaceae); **Caryophyllineae:** Achatocarpaceae, Amaranthaceae (Chenopodiaceae), Caryophyllaceae, Stegnospermataceae, Limeaceae Shipunov stat. nov. (Limeae (Fenzl) Rchb., Deut. Bot. Herb.-Buch: 166. Jul 1841 (“Limeae”). Typus: *Limeus* L.), Molluginaceae, Portulacaceae, Cactaceae, Aizoaceae, Phytolaccaceae, Nyctaginaceae.

Dilleniales. Dilleniaceae.

Vitales. Vitaceae, Aextoxicaceae, Berberidopsidaceae.

Santalales. Balanophorineae: Balanophoraceae; **Santalinae:** Olacaceae, Loranthaceae, Opiliaceae, Santalaceae (Viscaceae).

Saxifragales. Cercidiphyllaceae, Daphniphyllaceae, Hamamelidaceae, Altingiaceae, Cynomoriaceae, Saxifragaceae (Grossulariaceae), Paeoniaceae, Crassulaceae, Aphanopetalaceae, Haloragaceae.

Rosanaes

Celastrales. Lepidobotryaceae, Celastraceae (Parnassiaceae), Huaceae.

Violales. Violinae: Achariaceae (Flacourtiaceae p.p.), Violaceae, Goupiaceae, Lacistemataceae, Salicaceae (Flacourtiaceae p.p.), Haptanthaceae Shipunov fam. nov. (Affinis Salicaceae et Lacistemataceae; floribus bracteolatis nudis, ovario triplacentis parietalibus, foliis oppositis. Typus: Haptanthus Goldberg et Nelson 1989), Passifloraceae; **Lininae:** Ochnaceae, Caryocaraceae, Euphorbiaceae, Putranjivaceae, Irvingiaceae, Linaceae, Ctenolophonaceae, Humiriaceae, Chrysobalanaceae, Balanopaceae, Rhizophoraceae (Erythroxylaceae), Pandaceae; **Hypericineae:** Malpighiaceae, Peridiscaceae, Hypericaceae (Guttiferae, Elatinaceae), Podostemaceae.

Geraniales. Cunoniinae: Cunoniaceae, Brunelliaceae, Cephalotaceae, Elaeocarpaceae, Oxalidaceae (Connaraceae); **Geraniinae:** Melianthaceae, Geraniaceae, Staphyleaceae, Stachyuraceae, Crossosomataceae, Geissolomataceae, Strasburgeriaceae; **Picramniinae:** Picramniaceae; **Zygophyllinae:** Krameriaceae, Zygophyllaceae.

Fabales. Polygalaceae, Surianaceae (Stylobasiaceae), Leguminosae, Quillajaceae.

Rosales. Rosinae: Rosaceae; **Rhamninae:** Barbeyaceae, Dirachmaceae, Elaeagnaceae, Rhamnaceae; **Urticinae:** Ulmaceae, Cannabaceae (Celtidaceae), Urticaceae, Moraceae.

Fagales. Nothofagaceae, Fagaceae, Betulaceae (Corylaceae, Ticodendraceae), Casuarinaceae, Myricaceae, Rhoipteleaceae, Juglandaceae.

Cucurbitales. Coriariaceae, Corynocarpaceae, Cucurbitaceae, Begoniaceae, Datisceae, Anisophylleaceae.

Myrtales. *Myrtineae:* Heteropyxidaceae, Myrtaceae, Vochysiaceae; *Lythrineae:* Combretaceae, Lythraceae (Trapaceae, Punicaceae), Onagraceae; *Melastomatineae:* Melastomataceae, Penaeeae (Oliniaceae).

Capparales. *Capparineae:* Cruciferae, Capparaceae, Resedaceae, Emblingiaceae, Gyrostemonaceae, Bataceae, Salvadoraceae, Koeberliniaceae, Limnanthaceae; *Tropaeolineae:* Moringaceae (Caricaceae), Setchellanthaceae, Akaniaceae, Tropaeolaceae; *Tapiosciineae:* Dipentodontaceae, Tapisciaceae.

Sapindales. Biebersteiniaceae, Kirkiaceae, Nitrariaceae (Peganaceae), Burseraceae, Anacardiaceae, Sapindaceae (Aceraceae, Hippocastanaceae), Rutaceae, Simaroubaceae (Leitneriaceae), Meliaceae.

Malvales. Neuradaceae, Thymelaeaceae, Cistaceae, Sarcolaenaceae, Dipterocarpaceae, Muntingiaceae, Malvaceae (Bombacaceae, Sterculiaceae, Byttneriaceae, Tiliaceae), Bixaceae.

Rafflesiales. Mitrastemonaceae, Rafflesiaceae.

3.6 Подкласс *Asteridae*

Подкласс содержит преимущественно “спайнолепестные двудольные”, которые характеризуются унитегмальными и tenuinuцеллярными семезачатками, а также наличием иридоидных соединений (Albach, Soltis, Soltis, 2001) – всего 6 порядков. В основании подкласса (в отличие от системы APG) находится порядок Ericales, содержащий максимальную долю “розидных” признаков. Далее следует порядок Cornales – парафилетическая группа, включающая “корни” остальных 4-х порядков подкласса. Сложным вопросом является взаимоотношение между порядками Gentianales и Lamiales. В нашей системе последний понимается в очень широком смысле, как “остаточная” группа, возникающая при выделении гораздо более однородного порядка Gentianales.

Ericales. *Marcgraviineae:* Marcgraviaceae, Balsaminaceae, Tetrameristaceae; *Polemoniineae:* Fouquieriaceae, Polemoniaceae; *Styraciineae:* Styracaceae, Diapensiaceae; *Theineae:* Lecythidaceae, Sapotaceae, Primulaceae (Aegicerataceae, Maesaceae, Theophrastaceae, Myrsinaceae), Ebenaceae, Ternstroemiaceae, Symplocaceae, Theaceae; *Ericineae:* Ericaceae (Vacciniaceae, Clethraceae, Cyrillaceae, Epacridaceae, Monotropaceae, Pyrolaceae, Empetraceae), Actinidiaceae, Sarraceniaceae, Roridulaceae.

Cornales. *Cornineae:* Loasaceae, Hydrangeaceae, Hydrostachyaceae, Cornaceae (Alangiaceae, Davidiaceae, Mastixiaceae, Nyssaceae), Grubbiaceae; *Garryineae:* Oncothecaceae, Icacinaceae, Eucommiaceae, Garryaceae (Aucubaceae); *Aquifoliineae:* Stemonuraceae (Icacinaceae

p.p.), Cardiopteridaceae (Icacinaceae p.p.), Aquifoliaceae (Helwingiaceae, Phyllonomaceae); *Escalloniineae:* Paracryphiaceae, Escalloniaceae (Eremosynaceae), Bruniaceae; *Araliineae:* Pennantiaceae, Torricelliaceae, Griselinaceae, Pittosporaceae, Myodocarpaceae, Araliaceae, Umbelliferae.

Dipsacales. Columelliaceae (Desfontainiaceae), Adoxaceae (Sambucaceae, Viburnaceae), Caprifoliaceae, Morinaceae, Dipsacaceae, Valerianaceae.

Asterales. *Campanulineae:* Pentaphragmataceae, Rousseeaceae, Campanulaceae; *Alseuosmiineae:* Phellinaceae, Argophyllaceae, Alseuosmiaceae; *Asterineae:* Stylidiaceae, Menyanthaceae, Goodeniaceae (Brunoniaceae), Compositae (Calyceraceae).

Gentianales. *Rubiineae:* Rubiaceae (Theligonaceae); *Gentianineae:* Loganiaceae, Gentianaceae, Apocynaceae (Asclepiadaceae, Periplocaceae), Gelsemiaceae.

Lamiales. *Solanineae:* Vahliaceae, Boraginaceae (Hydrophyllaceae p.p.), Hoplestigmataceae, Montiniaceae, Hydroleaceae, Sphenocleaceae, Convolvulaceae, Solanaceae; *Oleineae:* Plocospermataceae, Oleaceae, Carlemanniaceae, Tetrachondraceae; *Lamiineae:* Calceolariaceae, Gesneriaceae, Scrophulariaceae (Verbenaceae p.p., Bignoniaceae, Buddlejaceae, Globulariaceae, Pedaliaceae, Paulowniaceae, Phrymaceae), Hippuridaceae (Callitrichaceae), Plantaginaceae (Aragoaceae), Orobanchaceae, Byblidaceae, Lentibulariaceae, (Rhinanthaceae), Labiatae (Vitaceae), Acanthaceae (Avicenniaceae, Thunbergiaceae).

Автор благодарит редакцию “Журнала общей биологии” за ценные замечания, высказанные в адрес рукописи, и Д. Д. Соколова (МГУ) за обсуждение многих положений системы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Тахтаджян А.Л., 1966. Система и филогения цветковых растений. М.: Наука. 611 с.
- Тахтаджян А.Л., 1987. Система магнолиофитов. Л.: Наука. 439 с.
- Тимонин А.К., 1998. Возможна ли номотетическая систематика? // Журн. общ. биологии. Т. 59. С. 341–361.
- Albach D.C., Soltis P.S., Soltis D.E., 2001. Patterns of embryological and biochemical evolution in the asterids // Systematic Botany. V. 26. №. 2. P. 242–262.
- Alverson W.S., Karol K.G., Baum D.A. et al., 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: evidence from rbcL sequence data // Amer. J. Bot. V. 85. №. 6. P. 876–887.
- An ordinal classification for the families of flowering plants, 1998 / The Angiosperm Phylogeny Group // Ann. Missouri Bot. Gard. V. 85. №. 4. P. 531–553.
- Anderberg A.A., Staahl B., Kallersjo M., 2000. Maesaceae, a new primuloid family in the order Ericales s.l. // Taxon. V. 49. P. 183–187.
- An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants, 2003 / The Angiosperm Phylogeny Group // Bot. J. Lin. Soc. V. 141. №. 4. P. 399–436.

- Brouillet L.*, 2001. Begoniaceae and the Cucurbitales: a morphological phylogenetic analysis // Meeting of the Botanical Society of America (BSA) [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.botany2001.org>
- Bremer K., Backlund A., Sennblad B. et al.*, 2001. A phylogenetic analysis of 100+ genera and 50+ families of euasterids based on morphological and molecular data with notes on possible higher level morphological synapomorphies // *Plant Syst. Evol.* V. 229. P. 137–169.
- Cantino P.D., Queiroz K., de*, 2000. PhyloCode: A Phylogenetic Code of Biological Nomenclature [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.ohiou.edu/phylo-code/>
- Chase M.W., Soltis D.E., Olmstead, R.G. et al.*, 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequence from the plastid gene *rbcL* // *Ann. Missouri Bot. Gard.* V. 80. №. 3. P. 528–580.
- Chase M.W., Fay M.F., Savolainen V.*, 2000a. Higher-level classification in angiosperms: from the perspective of DNA sequence data // *Taxon.* V. 49. P. 685–704.
- Chase M.W., Soltis D.E., Soltis P.S. et al.*, 2000b. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification // *Monocots: Systematics and Evolution*. Collingwood: CSIRO Publishing. P. 3–16.
- Chase M.W., Zmarzty S., Lledo M.D. et al.*, 2002. When in doubt, put it in Flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid *rbcL* DNA sequences // *Kew. Bull.* V. 57. P. 141–181.
- Conti E., Litt A., Wilson P.G. et al.*, 1997. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution // *Systematic Botany.* V. 22. №. 4. P. 629–647.
- Cronquist A.*, 1983. Some realignments in the dicotyledons // *Nord. J. Bot.* V. 3. №. 1. P. 75–85.
- Cronquist A.*, 1988. The evolution and classification of flowering plants. N. Y.: Columbia Univ. Press. 555 p.
- Dahlgren R.*, 1983. General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics // *Nord. J. Bot.* V. 3. №. 1. P. 119–150.
- Dahlgren G.*, 1989. An updated angiosperm classification // *J. Linn. Soc. Bot.* V. 100. P. 197–203.
- Doyle J.A., Endress P.K.*, 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data // *Int. J. Plant. Sci.* V. 161. №. 6. P. S121–S153.
- Endress P.K., Baas P., Gregory M.*, 2000. Systematic plant morphology and anatomy – 50 years of progress // *Taxon.* V. 49. P. 401–433.
- Fuse S., Tamura M. N.*, 2000. A phylogenetic analysis of the plastid *matK* gene with emphasis of Melanthiaceae sensu lato // *Plant Biol.* V. 2. P. 415–447.
- Givnish T.J., Evans T.M., Pires J.C. et al.*, 1999. Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from *rbcL* sequence data // *Mol. Phyl. Evol.* V. 12. №. 3. P. 360–385.
- Goldberg A., Nelson C.S.*, 1989. Haptanthus, a new dicotyledonous genus from Honduras // *Syst. Bot.* V. 14. №. 1. P. 16–19.
- Hoot S.B., Kadereit J.W., Blattner F.R. et al.*, 1997. Data congruence and phylogeny of the Papaveraceae s.l. based on four data sets: *atpB* and *rbcL* sequences, *trnK* restriction sites, and morphological characters // *Syst. Bot.* V. 22. №. 3. P. 575–590.
- Hufford L.*, 1992. Rosidae and their relationship to other dicots // *Ann. Missouri Bot. Gard.* V. 79. P. 218–248.
- Igersheim A., Endress P.K.*, 1998. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs // *Bot. J. Linn. Soc.* V. 127. №. 4. P. 289–370.
- Kaellersjo M., Bergqvist G., Anderberg A. A.*, 2000. Generic realignment in primuloid families of the Ericales s. l.: a phylogenetic analysis based on DNA sequences from three chloroplast genes and morphology // *Amer. J. Bot.* V. 87. №. 9. P. 1325–1341.
- Kramer E.M., Irish V.F.*, 2000. Evolution of the petal and stamen developmental programs: evidence from comparative studies of the lower eudicots and basal angiosperms // *Int. J. Plant. Sci.* V. 161. №. 6. P. S29–S40.
- Miller R.B., Dickison W.C.*, 1992. Wood anatomy of *Asteropeia* (Asteropeiaceae) and *Physena* (Physenaceae): two endemics from Madagascar // *Amer. J. Bot.* V. 79. №. 6. P. 83.
- Morton C. M., Mori S. A., Prance G. T. et al.*, 1997. Phylogenetic relationships of Lecythidaceae: a cladistic analysis using *rbcL* sequence and morphological data // *Amer. J. Bot.* V. 84. №. 4. P. 530–540.
- Murphy W.J., Eizirik E., O'Brien S.J. et al.*, 2001. Resolution of the early placental mammal radiation using bayesian phylogenetics // *Science.* V. 294. P. 2348–2351.
- Nandi O.I., Chase M.W., Endress P.K.*, 1998. A combined cladistic analysis of angiosperms using *rbcL* and non-molecular data sets // *Ann. Missouri Bot. Gard.* V. 85. №. 1. P. 137–212.
- Nickrent D.L.*, 2001. Phylogenetic origins of parasitic plants // *Guide to the parasitic plants of the Iberian peninsula and Balearic islands*. Madrid: Mundi-Prensa. P. 29–56.
- Nickrent D.L., Blarer, A., Qiu, Y.-L. et al.*, 2002. Molecular data place Hydnoraceae with Aristolochiaceae // *Amer. J. Bot.* V. 89. №. 11. P. 1809–1817.
- Olmstead R.G., dePamphilis C.W., Wolfe A.D. et al.*, 2001. Disintegration of Scrophulariaceae // *Amer. J. Bot.* V. 88. №. 2. P. 348–361.
- Reveal J.L.*, 2001. Indices Nominum Supragenericorum Plantarum Vascularium [Electronic resource]. Mode of access: <http://matrix.nal.usda.gov>
- Richardson J.E., Fay M.F., Cronk Q.C.B. et al.*, 2000. A phylogenetic analysis of Rhamnaceae using *rbcL* and *trnL-F* plastid DNA sequences // *Amer. J. Bot.* V. 87. №. 9. P. 1309–1324.
- Rodman J.E., Karol K.G., Price R.A. et al.*, 1996. Molecules, morphology, and Dahlgren's expanded order Capparales // *Syst. Bot.* V. 21. №. 3. P. 289–307.
- Rudall P.J.*, 2002. Monocots pseudantia revisited: floral structure of the mycoheterotrophic family Triuridaceae // *Flowers: Diversity, Development and Evolution*. Zürich: Univ. Zürich. P. 38.
- Savolainen V., Fay M.F., Albach D.C. et al.*, 2000. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences // *Kew Bulletin.* V. 55. №. 2. P. 257–309.

- Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W. et al.*, 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL and atpB sequences // *Bot. J. Linn. Soc.* №. 4. P. 381–461.
- Takhtajan A.L.*, 1980. Outline of the classification of flowering plants // *Bot. Rev.* V. 46. №. 3. P. 225–359.
- Takhtajan A.L.*, 1997. Diversity and classification of flowering plants. N. Y.: Columbia Univ. Press. 663 p.
- Thorne R.*, 1992. An updated phylogenetic classification of the flowering plants // *Aliso.* V. 13. P. 365–389.
- Thorne R.F.*, 2000. The classification and geography of flowering plants: dicotyledons of the class Angiospermae // *Bot. Rev.* V. 66. №. 4.
- Thorne R.F.*, 2002. The classification and geography of the monocotyledon subclasses Alismatidae, Liliidae, and Commelinidae of the class Angiospermae [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.monocots3.org/classif.pdf>.
- Uppsala Angiosperm System, 1997–1998 / Eds Bremer K., Bremer B., Thulin M. [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.sysbot.uu.se/classification>.
- Whiting M.F., Carpenter J.C., Wheeler Q.D. et al.*, 1997. The Strepsiptera problem: phylogeny of the holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology // *Syst. Biol.* V. 46. №. 1. P. 1–68.
- Wu Z.-Y., Lu A.-M., Tang Y.-C. et al.*, 2002. Synopsis of a new “polyphyletic-polychronic-polytopic” system of the angiosperms // *Acta Phytotax. Sinica.* V. 40. №. 4. P. 289–322.
- Xiang Q.-Y., Moody M. L., Soltis D. E. et al.*, 2002. Relationships within Cornales and circumscription of Cornaceae: matK and rbcL sequence data and effects of outgroups and long branches // *Mol. Phyl. Evol.* V. 24. P. 35–57.

The System of Flowering Plants: Synthesis of Classical and Molecular Approaches

A. B. Shipunov

Moscow South-West High School,
26 Bakinskikh Komissarov str., 3, b. 5, Moscow, 117571, Russia
e-mail: plantago@herba.msu.ru

The proposed system of flowering plants (Angiospermae) is based on synthesis of cladistic researches from different authors, morphological data and “traditional” systematics as well. Classis Angiospermae is divided for 4 subclassis: Magloliidae, Liliidae, Rosidae and Asteridae. Thus, monocots belong to subclassis Liliidae, and so-called “dicots” to three other subclassis. In all, there are 35 orders and 328 families of flowering plants in this system.