
ОБЗОРЫ

СОВРЕМЕННЫЕ СИСТЕМЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

© 2019 г. Д. В. Гельтман

*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия
e-mail: geltman@binran.ru*

Поступила в редакцию 15.02.2019 г.

После доработки 20.02.2019 г.

Принята к публикации 12.03.2019 г.

Приводится обзор современных филогенетических систем цветковых (покрытосеменных) растений. Охарактеризованы последние варианты системы А.Л. Тахтаджяна, которые знаменовали собой окончание периода морфологических систем, создаваемых одним или немногими учеными. Основное внимание уделено различным версиям системы, подготовленным группой по филогенетике покрытосеменных (Angiosperm Phylogeny Group – APG), в основу которых положены данные о последовательностях нуклеиновых кислот. Рассмотрен также вопрос о таксономическом ранге покрытосеменных, приведены краткие сведения о ранних находках ископаемых цветковых и соотношении этих данных с новыми филогенетическими построениями. Констатируется, что молекулярно-филогенетические системы, являющиеся сейчас стандартом в подавляющем большинстве стран мира, известны еще далеко не всем ботаникам России. Отмечена необходимость включения информации о таких системах в учебные курсы всех российских вузов, а также более широкого участия отечественных ученых в исследованиях по их совершенствованию.

Ключевые слова: покрытосеменные, цветковые растения, филогения, системы, морфология, молекулярная филогенетика, геносистематика

DOI: 10.1134/S0006813619040045

Построение системы той или иной группы организмов – важнейшая задача как ботаники, так и биологии в целом. В полной мере это относится и к цветковым (покрытосеменным) растениям. Для каждого временного периода развития нашей науки характерно признание одной или немногих конкурирующих систем как стандартных. Такие системы представляют собой своеобразный синтез накопленных знаний о тех или иных группах организмов и их взаимоотношениях, но, помимо этого, используются в самых разных целях: для преподавания ботаники, составления “флор” и “определителей”, красных книг, как основа для расположения материала в коллекциях и др.

Задача настоящей статьи – представить обзор сведений о современных системах покрытосеменных. Нельзя сказать, что этому вопросу в отечественной литературе не уделяется внимание. Однако следует отметить, что базовая информация о современных филогенетических системах, основанных преимущественно на молекулярных данных, известна далеко не всем ботаникам России и ряда сопредельных стран (как правило тех, где в научной деятельности широко используется русский язык), а если и известна, то воспринимается как что-то очень новое и не вполне понятное, чему еще

предстоит завоевать свои позиции в науке. На самом же деле ситуация иная: “молекулярные” системы уже прочно утвердились и считаются общепринятым стандартом.

НОВЕЙШИЕ ВАРИАНТЫ СИСТЕМЫ А.Л. ТАХТАДЖЯНА – “ЛЕБЕДИНАЯ ПЕСНЯ” МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

В отечественной ботанике во второй половине XX в. практически безраздельно господствовали различные варианты системы цветковых растений А.Л. Тахтаджяна. Широкое их распространение было положено публикацией его книги “Система и филогения цветковых растений” (Takhtajan, 1966), хотя в сокращенном виде различные варианты системы публиковались и ранее. Вариант, положенный в основу издания 1966 г., в дальнейшем постоянно совершенствовался, в том числе и для многотомного издания “Жизнь растений” (Takhtajan, 1980), которое до сих пор используется для преподавания и популяризации ботаники. В 1987 г. новая, заметно измененная версия системы была опубликована под названием “Система магнолиофитов” (Takhtajan, 1987) и именно она до сих пор наиболее известна в ареале русскоязычной науки. В этой системе цветковым придан ранг отдела; следуя установившейся традиции, они разделены на два класса – двудольные и однодольные. В пределах двудольных выделено 8 подклассов (Magnoliidae, Ranunculidae, Caryophyllidae, Hamamelididae, Dilleniidae, Rosidae, Lamiales, Asteridae) включающих 36 надпорядков со 128 порядками, а в пределах однодольных – 4 подкласса (Alismatidae, Triurididae, Liliidae, Arecidae) с 16 надпорядками и 38 порядками. Всего в данном варианте системы насчитывается 533 семейства (из них 206 монотипных), включающих, по мнению Тахтаджяна, около 13 000 родов и не менее 250 000 видов.

В 1997 г. на английском языке под названием “Diversity and classification of flowering plants” была обнародована новая версия системы Тахтаджяна (Takhtajan, 1997). По объему, структуре и подаче материала эта книга значительно отличается от русского издания 1987 г., хотя общая логика системы, безусловно, сохраняет преемственность. Эта работа была подготовлена с учетом новейшей на тот момент литературы, а работать над ней Армен Леонович мог в комфортной и спокойной обстановке во время длительного пребывания в Миссурийском ботаническом саду и Нью-Йоркском ботаническом саду, используя их богатейшие библиотеки и гербарные коллекции. Неудивительно, что число и, в ряде случаев, границы таксонов по сравнению с версией 1987 г. заметно изменились.

Как и ранее, покрытосеменные рассматриваются в ранге отдела с двумя классами. Двудольные разделены на 11 подклассов: к ранее принятым восьми добавлены Nymphaeidae, Nelumbonidae (выделены из Magnoliidae) и Cornidae (выделен из Rosidae). Эти подклассы включают 55 надпорядков со 175 порядками – тех и других стало заметно больше! В пределах однодольных принято 6 подклассов: к ранее выделяемым четырем добавлены Commelinidae (выделены из Liliidae) и Arideae (выделены из Arecidae). Число надпорядков однодольных осталось прежним (16), хотя объем некоторых претерпел изменения, а порядков стало заметно больше – 57. Всего в системе 1997 г. признано 590 семейств – больше, чем в предыдущем варианте, но рост их числа относительно не столь велик, как надпорядков и порядков. Таким образом, по сравнению с вариантом системы 1987 г. продолжилась тенденция “инфляции” рангов, которую А.К. Тимонин (Timonin, 1998) отметил, сравнивая версию системы Тахтаджяна 1987 г. с таковой 1966 г.

Во введении Тахтаджян обсуждает ряд общих вопросов филогенетики и систематики. В частности, отмечено, что “естественные систематические группы можно считать такими, если они строго монофилетичны, т.е. произошли от ближайшего по времени (последнего) общего предка”. Но, в то же время, понимание термина “монофилетичный” иное, чем в кладистических построениях; он использован, по словам Тахтаджя-

на, “в его узком и первоначальном смысле, что означает то, что каждая естественная группа (каждый таксон) происходит от единственного, непосредственно предкового вида, даже от единственной скрещивающейся популяции, хотя мы никогда не узнаем, какой конкретно вид был в основании эволюционного ствола. Таксоны высшего ранга сами по себе не могут рассматриваться как предковые” (Takhtajan, 1997: 2).

Следует отметить, что к моменту публикации данной версии системы уже появились работы, использующие для филогенетических построений молекулярные данные. Однако в книге они специально не обсуждались. Постулировано, что “эволюционная классификация может быть достигнута только путем соотнесения и синтеза данных, полученных из всех доступных источников. Это означает, что для того, чтобы определить филогенетические связи между различными группами, надо знать как можно больше конкретных признаков. Однако хорошо известно, что таксономическое и филогенетическое значение признаков очень разное” (Takhtajan, 1997: 3). Таким образом, система построена на основе анализа ее автором возможно большего числа признаков и другой информации, при этом окончательные выводы (в том числе и о значимости признаков) делает автор на основании своего опыта и интуиции.

В 2009 г., когда А.Л. Тахтаджяну было уже 99 лет, был опубликован последний вариант его системы цветковых под названием “Flowering plants” (Takhtajan, 2009)¹. Эта работа рассматривается как второе издание книги 1997 г., хотя ее заглавие дословно не совпадает с первым.

Как и ранее, цветковые принимаются как отдел с традиционным разделением на два класса. В отношении выделения подклассов произошел определенный возврат к версии системы 1987 г. Двудольные разделены на те же самые 8 подклассов, хотя их объем в отдельных случаях довольно заметно изменился; для них принято 32 надпорядка, 125 порядков и 442 семейства, причем положение семейства *Napantaceae* не определено и оно не отнесено к какому-либо подклассу. Среди однодольных принято 4 подкласса: *Alismatidae*, *Liliidae*, *Arecidae*, *Commelinidae* с 12 надпорядками, 31 порядком и 121 семейством.

К моменту подготовки этого варианта системы Тахтаджяна молекулярно-филогенетические системы, которые будут рассматриваться ниже, уже стали стандартом. Хотя во вводной части книги нет какого-либо обсуждения соотношения таких систем и позиции автора, хорошо видно, что отдельные новации молекулярных систем нашли отражение в специальной части. Так, в основании системы находится род *Amborella* Baill. (отнесенный к монотипному семейству *Amborellaceae* и такому же порядку; ранее это семейство включалось в порядок *Laurales*), по молекулярным данным находящийся в основании системы цветковых. Другой пример такого рода – выделение из *Euphorbiaceae* s.l. довольно обширного семейства *Phyllanthaceae*.

Последняя книга Тахтаджяна – не только один из основных итогов его длительной и чрезвычайно плодотворной научной деятельности. Это и известный итог периода в ботанике, когда системы покрытосеменных создавались одним ученым на основании анализа комплекса признаков – преимущественно морфологических.

НАЧАЛО “МОЛЕКУЛЯРНОЙ РЕВОЛЮЦИИ” В ФИЛОГЕНЕТИКЕ И СИСТЕМАТИКЕ

То, что последовательности нуклеотидов нуклеиновых кислот могут использоваться в целях изучения филогении и построения систем живых организмов, было ясно уже достаточно давно, однако долгое время препятствием к этому была техническая сложность и высокая стоимость таких исследований. Открытие полимеразной цепной реакции (ПЦР) (Saiki et al., 1985), появление сравнительно дешевых методов секвени-

¹ Предисловие к этой книге (Raven, 2010) и авторское введение (Takhtajan, 2010) доступны в переводе на русский язык.

рования ДНК сняло это препятствие и вызвало бурный рост научного направления, которое получило название молекулярная филогенетика (иногда — молекулярная систематика); в отечественной литературе его было предложено называть геносистематикой (Antonov, 2000, 2006).

В задачу данной работы не входит детальное изложение методики молекулярно-филогенетических исследований, тем более что на русском языке имеется достаточно обобщающих работ и обзоров (Antonov, 2000, 2006; Nei, Kumar, 2004; Shneyer, 2005a, 2005b, и др.), необходимо отметить лишь важнейшие черты. В основе подхода лежит построение филогенетических отношений на основании последовательностей какого-либо фрагмента ДНК-маркера (или нескольких таких фрагментов), обычно достаточно консервативного, при этом положение каждого нуклеотида фактически является самостоятельным признаком. После составления матрицы последовательностей она анализируется с использованием того или иного математического алгоритма, для этого применяются различные компьютерные программы. Итогом является построение филогенетического дерева, причем для его ветвей (клад) обычно указывается так называемый уровень поддержки, который позволяет количественно охарактеризовать то, в какой мере из используемого массива данных вытекает выделение данной клады. На основании топологии построенного дерева принимаются решения о создании или изменении системы того или иного таксона.

Вскоре после открытия ПЦР появились работы, описывающие применение метода анализа нуклеотидных последовательностей для изучения филогенетики растений (в частности, в специальном приложении к журналу “American naturalist”) (Palmer, 1987; Ritland, Clegg, 1987; Sederoff, 1987; Mishler et al., 1988, и др.). В 1992 г. была издана книга “Molecular systematics of plants” (Soltis P. et al. 1992), в которой сформулированы основные принципы и подходы нового метода, приведены примеры его применения. С начала 1990-х годов начался лавинообразный рост работ по молекулярной филогенетике, которые затронули как цветковые растения в целом, так и отдельные таксономические группы.

Уже в 1993 г. появилась первая обобщающая статья большого коллектива авторов, в которой была сделана попытка реконструкции филогении цветковых растений на основании анализа последовательностей хлоропластного гена *rbcL* у 499 видов (Chase et al., 1993). Полученные результаты, с одной стороны, свидетельствовали об известной преемственности с “морфологическими” системами (например, базальное положение многих магнолиид), но, в то же время, показали и заметные различия. Так, род *Ceratophyllum* L. занял место, сестринское по отношению ко всем остальным цветковым, род *Nelumbo* Adans. (подкласс Magnoliidae или Ranunculidae в различных версиях системы Тахтаджяна) оказался среди гамемелид и т.д. Однодольные оказались на филогенетическом дереве внутри двудольных, но это, строго говоря, не противоречит филогенетическому дереву, представленному в работе Тахтаджяна (Takhtajan, 1987).

В 1995 г. коллективом шведских авторов для целей преподавания систематики и филогении цветковых растений было разработано руководство, основанное на данных нуклеотидных последовательностей хлоропластных генов, при этом были предложены элементы новой классификации (Bremer K. et al., 1995). В 1996–2000 гг. это руководство изменялось и дополнялось с ежегодным изданием печатного варианта (Bremer K. et al., 1996, 1997 и др.), а с 1998 г. изменения отражались в интернет-версиях (к сожалению, в настоящее время недоступных).

В 1997 г. был проведен анализ 223 видов с использованием данных по ядерным последовательностям субъединицы 18S рибосомальной ДНК (рДНК) (Soltis D. et al., 1997), что дало результаты, сходные с полученными при анализе хлоропластных генов, хотя и с целым рядом существенных изменений и уточнений, особенно в отношении базальных групп покрытосеменных. В этой работе в одном из вариантов анализа было показано сестринское положение рода *Amborella* ко всем покрытосеменным. Кроме

того, публиковалось много работ по молекулярной филогенетике отдельных порядков, семейств, групп семейств и т.п.

ПЕРВАЯ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ (APG I)

В 1998 г. была опубликована система цветковых растений, в основу которой были положены данные молекулярной филогенетики (APG, 1998). Ее основными авторами были К. Bremer, M.W. Chase и P.F. Stevens с привлечением еще 26 ученых. Этот коллектив получил наименование “the angiosperm phylogeny group” (APG) (группа по филогенетике покрытосеменных). Таким образом, закончился период, когда системы цветковых создавались, как правило, одним ученым, лично принимавшим все основные решения. Теперь авторство стало коллективным (при лидерстве небольшой инициативной группы), что неизбежно ведет к необходимости компромиссов и согласования научных позиций.

Авторы системы отмечали, что она в значительной мере является продолжением упомянутой выше разработки шведских авторов (Bremer K. et al., 1995–1997), ряда обобщающих работ (Chase et al., 1993; Soltis D. et al., 1997), а также многих других публикаций, посвященных, например, однодольным (Nadot et al., 1995), подклассу Asteridae (Backlund, Bremer, 1998), порядку Asterales (Gustafson et al., 1996) и др. Также использованы новейшие на тот момент результаты молекулярного анализа взаимоотношений наземных растений согласно 2538 последовательностям хлоропластного гена *rbcL* (Källersjö et al., 1998) и комплексного исследования покрытосеменных с применением 545 последовательностей ядерных, митохондриальных и хлоропластных маркеров (Soltis D. et al., 2000)².

Покрытосеменные в APG I³ рассматривают как монофилетическую группу, в пределах которой из формальных таксонов выделяют только порядки и семейства, традиционного деления на двудольные и однодольные нет. Порядки (не все) объединяются в неформальные группы (клады), названные на английском языке (monocots, rosids и т.п.), причем в этих названиях явно прослеживаются отсылки к более ранним системам цветковых.

Всего система APG I включает 40 порядков и 460 семейств, при этом еще 14 семейств приведены как “прикрепленные” (они помечены знаком +), т.е. при желании их можно рассматривать как самостоятельные. Например, таким семейством является Lobeliaceae, которое авторы системы рассматривают в пределах Campanulaceae, но в принципе допускают и его самостоятельность. К порядкам отнесены только 377 семейств; что касается остальных, то для 58 найдено какое-либо место в системе, а 25 рассматриваются как семейства неопределенного систематического положения. Авторы системы отмечали, что они в целом придерживались традиционного объема семейств, хотя эта традиция восходит скорее к системам А. Кронквиста (Cronquist, 1981) и Р. Торна (Thorne, 1976, 1992), чем Тахтаджяна. В работе имеется сводка синонимии порядков и семейств.

В несколько упрощенном виде схема системы APG I приведена на рис. 1, а взаимоотношения принятых порядков (без ряда семейств) — на рис. 2. В ее основании находятся семейства Amborellaceae, Austrobaileyaceae, Canellaceae, Chloranthaceae, Hydnoraceae, Illiciaceae, Nymphaeaceae (включая Cabombaceae), Rafflesiaceae, Schisandraceae, Trimeniaceae, Winteraceae, а также порядки Ceratophyllales, Laurales, Magnoliales и Piperales, ранее получившие неформальное название “paleodicots” (Spichiger, Savolainen, 1997; Leitch et al., 1998), хотя в самой системе оно и не было употреблено.

² Обе эти работы были опубликованы уже после обнародования статьи по обоснованию системы.

³ Название APG I система, опубликованная в 1998 г., получила позже, после появления ее новых вариантов (APG II и др.).

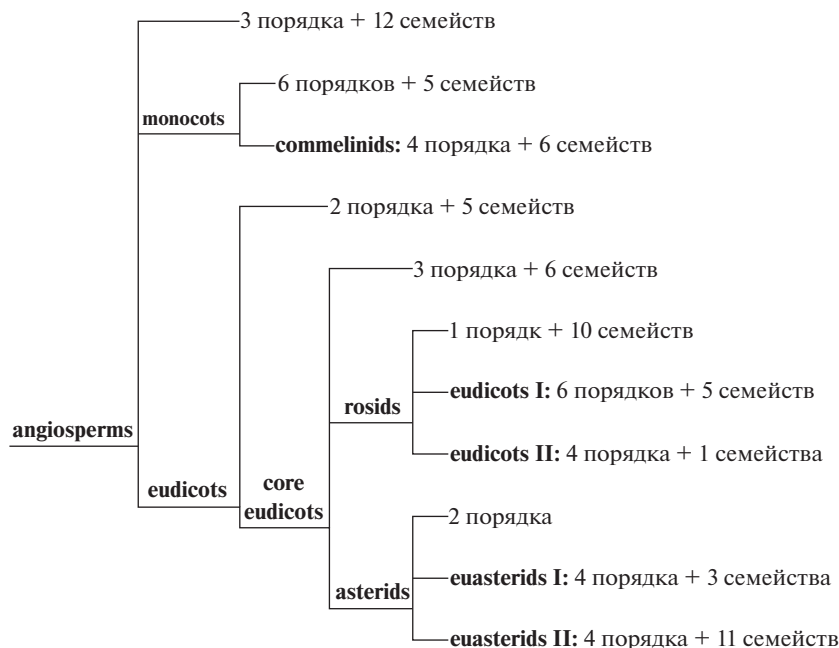


Рис. 1. Общая схема системы APG I (по: Sistema APG (2010–2019)).

Fig. 1. The general scheme of APG I system (after: Sistema APG (2010–2019)).

Затем следует клада “monocots”, включающая все исследованные на тот момент однодольные; в ней как особая хорошо поддерживаемая клада выделены “commelinoids” (в последующих вариантах системы APG эта группа называется “commelinids”). Таким образом, молекулярные данные поддержали точку зрения о монофилии однодольных, чего, однако, нельзя сказать о двудольных, в связи с чем и разделение покрытосеменных на два класса (или таксона иного ранга) оказалось невозможным, если строго следовать кладистическим принципам.

Далее располагается большая клада, получившая название “eudicots” (настоящие двудольные); интересно, что эта группа в том или ином виде выделялась и по результатам кладистического анализа морфологических признаков (Donoghue, Doyle, 1989). В ее основании находятся семейства Вухасеae, Didymelaceae, Trochodendraceae (включая Tetracentraceae) и порядки Proteales и Ranunculales — представители Ranunculidae и Hamamelidae по Тахтаджану; оставшаяся часть формирует кладу “core dicots” (дословно — “сердцевинные” двудольные), которая, в свою очередь, хорошо делится на клады “rosids” и “asterids”. В каждой из этих клад выделяется несколько базальных семейств и порядков, а оставшаяся часть делится на две клады: eurosids I, eurosids II, euasterids I и euasterids II соответственно.

СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМ (APG II И APG III)

Число молекулярно-филогенетических работ в начале XXI в. стремительно увеличивалось, что потребовало более или менее регулярного пересмотра системы цветковых. В 2003 г. появилась новая версия, получившая название APG II (APG II, 2003). Ее основными авторами, помимо таковых APG I, были В. Bremer, J.L. Reveal, D.E. Soltis

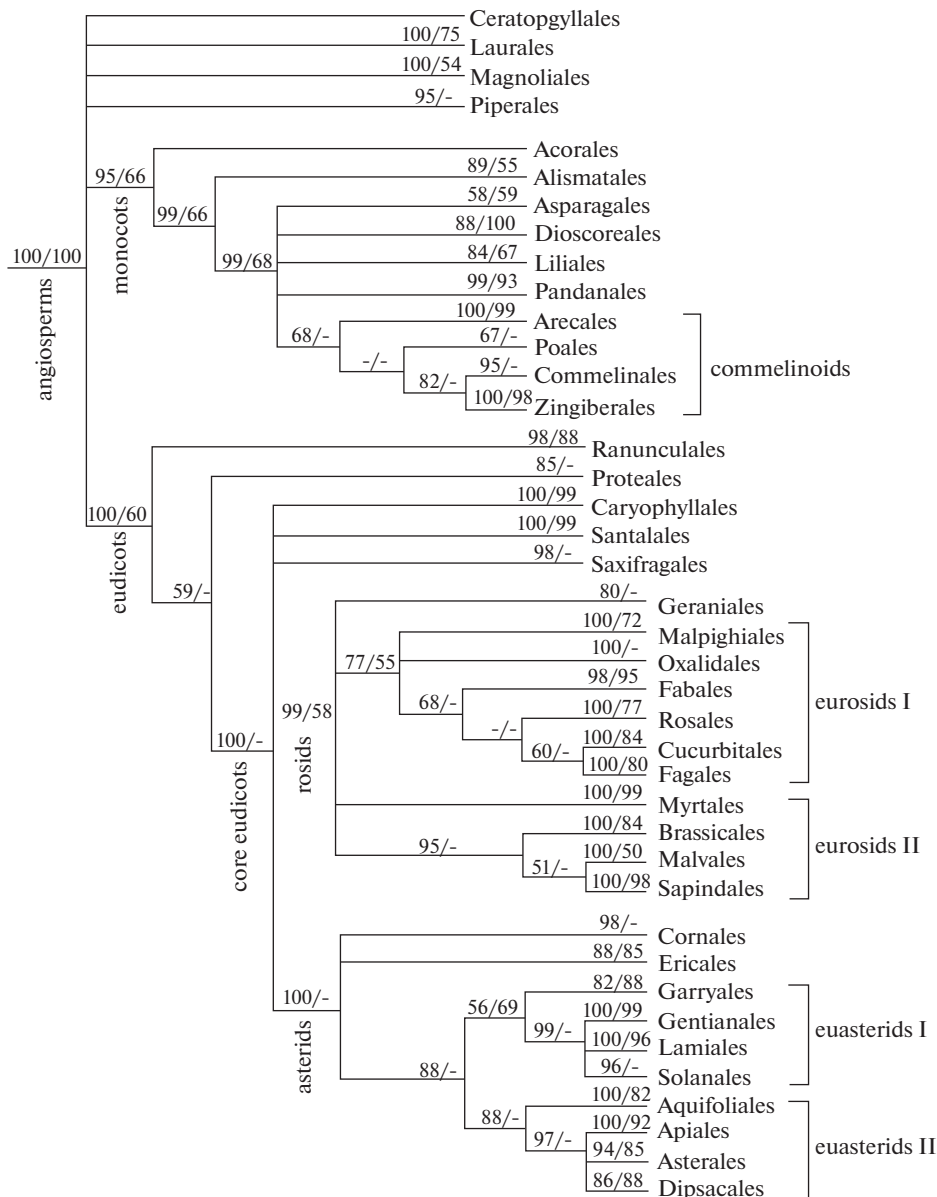


Рис. 2. Филогенетические взаимоотношения порядков цветковых растений согласно системе APG I (APG, 1998). Семейства, не отнесенные к порядкам, не показаны. Поддержка клад: первое значение — согласно анализу 545 последовательностей генов *rbcl*, *atpB* и 18S р-ДНК (Soltis et al., 2000a), второе значение — согласно анализу 2538 последовательностей гена *rbcl* (Källersjö, 1998). (Из: Annals of the Missouri Botanical Garden, 85 (4): 535 (1998), Fig. 1. Публикуется согласно разрешению Миссурийского ботанического сада).

Fig. 2. Phylogenetic relationships of the orders of flowering plants according to APG I system (APG, 1998). The families which are not included into orders are not shown. Jackknife support is given on the branches: the first jackknife value from analysis of 545 sequences of the *rbcl*, *atpB* and 18S rDNA genes (Soltis et al., 2000a), the second jackknife value from analysis of 2538 sequences (Källersjö, 1998). (From Annals of the Missouri Botanical Garden, 85 (4): 535 (1998), Fig. 1. Published by the kind permission of the Missouri Botanical Garden).

тельно показано сестринское положение рода *Amborella* (составляющим монотипное семейство) ко всем покрытосеменным. Далее от основного “ствола” дерева последовательно отделяются семейство Nymphaeaceae⁵ и порядок Austrobaileyales. Затем следует клада, разделяющаяся на 3 ветви: семейство Chlorantaceae (хотя его положение по результатам анализа различных маркеров не является однозначным), группа порядков (Canellales, Laurales, Magnoliales и Piperales), получивших неформальное название “magnoliids” и уже ранее известная клада “monocots”.

В отношении клады “eudicots” получил полное подтверждение ранее установленный факт, что для всех ее представителей характерны трикольпатные и трикольпоратные пыльцевые зерна или производные от этих форм (Magallón et al., 1999 и др.). Топология этой клады в целом сохранилась, хотя был внесен и целый ряд заметных новаций. Так, порядок Ceratophyllales, ранее находившийся в основании всей системы, в этом варианте дерева оказался сестринским по отношению к таксонам eudicots. Кроме того, существенные новые данные были получены в отношении филогении порядка Saxifragales (Fishbein, Soltis, 2004), который оказался одним из самых значительных “сюрпризов” молекулярной филогенетики, т.к. в его составе оказались таксоны, относимые в системах Кронквиста (Cronquist, 1981) и Тахтаджяна (Takhtajan, 1997) к трем подклассам.

Всего в APG II признано 45 порядков и 457⁶ семейств, из которых 55 приведены в квадратных скобках как “дополнительные”. В ряде случаев изменен объем семейств, они отмечены специальным значком. В конце системы помещен список таксонов неопределенного положения, число которых по сравнению с APG I заметно уменьшилось: в нем оказались 3 семейства и 15 родов.

А. Б. Шипуновым (Shipunov, 2003) был предложен вариант системы цветковых, сочетающей черты традиционных и “молекулярных” систем; в частности, в ней допускаются парафилетические таксоны. Покрытосеменные рассматриваются как класс с 4 подклассами (Liliidae, Magnoliidae, Rosidae, Asteridae), включающими 4 надпорядка, 35 порядков, 70 подпорядков и 329 семейств. Эта система (с рядом изменений) была положена в основу изложения материала в первом отечественном учебнике систематики растений, использовавшем молекулярно-филогенетический подход (Timonin et al., 2009); в отличие от оригинального варианта, предложенного Шипуновым, признано 5 подклассов: Magnoliidae, Ranunculidae, Rosidae, Asteridae и Liliidae. Взаимоотношения порядков и семейств показаны с учетом ряда новых (по сравнению с APG II) работ, опубликованных к тому времени. Эта же система использована для расположения материала в последнем издании “Флоры средней полосы европейской части России” (Mayevskii, 2014).

В 2009 г. появилась новая версия молекулярно-филогенетической системы цветковых, получившая название APG III (APG III, 2009). Ядро ее авторов составили практически те же ученые, что и готовившие APG II, к ним прибавился только M.F. Fay. Помимо основных, в подготовке системы приняло участие еще 9 авторов.

APG III основана на многочисленных новых работах по молекулярной филогенетике, позволивших внести заметные изменения в филогенетическое дерево⁷, объем семейств и порядков. Наиболее впечатляющей новацией был перенос семейства Nudatellaceae, в морфологических системах относимого к однодольным, из порядка Ро-

⁵ В ряде публикаций (например, Barkman et al., 2000) было показано сестринское положение к остальным покрытосеменным клады, содержащей *Amborella* и Nymphaeaceae, однако, согласно большинству работ, такое положение занимает только *Amborella*. См. также Degtjareva et al. (2004).

⁶ Строго говоря, в тексте перечислено 456 семейств, однако отмечено, что по крайней мере еще одно нуждается в описании.

⁷ Схема взаимоотношений порядков и некоторых семейств — см. APG III (2009, fig. 1). Данный материал находится в интернете в свободном доступе по адресу <https://academic.oup.com/botlinnean/article/161/2/105/2418337>.

ales (клада *monocots*) в порядок *Nymphaeales* (*magnoliids*), причем такой перенос получил подтверждение также по морфологическим и эмбриологическим признакам (Saarela et al., 2007; Friedman, 2008; Rudall et al., 2008; Sokoloff et al., 2008 и др.).

В базальной части филогенетического дерева *Amborellaceae* и *Nymphaeaceae* были выделены в монотипные порядки *Amborellales* и *Nymphaeales* соответственно. Базальная града (в которую, как отмечалось выше, входит также порядок *Austrobaileyales*) окончательно оформилась и получила впоследствии неформальное название *ANA-grade* (по первым буквам названий порядков). Были также внесены некоторые изменения в топологию филогенетического дерева, особенно в части “core eudicots”: подразделения клады “*rosids*” предложено именовать “*fabids*” и “*malvids*”, а “*asterids*” — “*lamiids*” и “*campanulids*” соответственно, а не обозначать римскими цифрами.

В отличие от предыдущих вариантов, в APG III было решено отказаться от “дополнительных” семейств, которые можно рассматривать либо как самостоятельные, либо включать в более крупные. Всего признано 59 порядков и 414 семейств, причем 8 не отнесены к порядкам, а для двух (а также трех родов) положение в системе не определено. Система APG III и ее особенности довольно обстоятельно охарактеризованы в недавно вышедшем учебнике ботаники для вузов (Yakovlev et al., 2017).

СОВРЕМЕННАЯ МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ЦВЕТКОВЫХ (APG IV) И СВЯЗАННЫЕ С НЕЙ РЕСУРСЫ. СИСТЕМА APG КАК СТАНДАРТ

Новейший вариант молекулярно-филогенетической системы был опубликован в 2016 г. (APG IV, 2016). Его основными авторами стали J.W. Byng, M.W. Chase, M.J.M. Christenhusz, M.F. Fay, W.S. Judd, D.J. Mabberley, A.H. Сенников, D.E. Soltis, P.S. Soltis и P.F. Stevens; кроме них, в подготовке системы участвовали еще 15 ученых. Показательно, что среди основных авторов впервые в практике подобных публикаций оказались не только несомненные энтузиасты применения молекулярно-филогенетических методов, но и авторитетные специалисты в области ботанической номенклатуры.

За период, прошедший после публикации APG III, стали доступны технологии полного секвенирования хлоропластного генома, а в ряде случаев — и ядерного. В связи с этим появился целый ряд публикаций, основанный на применении значительно-го числа генетических маркеров; так, в одном из них была проанализирована матрица, основанная на последовательностях 17 генов у 640 видов цветковых (Soltis D. et al., 2011). Появились также филогенетические реконструкции, основанные на анализе транскриптомов (Wickett et al., 2014).

Эти исследования в целом лишь подтвердили ранее полученные результаты; по этой причине в APG IV не произошло существенного пересмотра общей топологии филогенетического дерева по сравнению с APG III; можно отметить лишь появление таких групп как *superasterids* и *surelrosids* (*asterids* и *rosids* соответственно с добавлением ряда порядков). Основные новации APG IV связаны с уточнением объема целого ряда порядков и семейств, а также фиксацией определенных несоответствий при анализе филогенетических деревьев, построенных на основании последовательностей различных генов. Так, отмечено неопределенное положение *Chloranthales*, который провизорно помещен между *magnoliids* и кладой, включающей *eudicots* и *monocots*, так как его сестринское положение к *magnoliids*, принятое в APG III, подтверждено не было (Wickett et al., 2014; Zeng et al., 2014). Сестринское положение *Ceratophyllales* к *eudicots* также подвергнуто определенному сомнению. Отмечено и неопределенное положение клады, включающей порядки *Celastrales*, *Oxalidales* и *Malpigiales* (*COM clade*), которая может быть отнесена либо к *fabids*, либо к *rosids* в зависимости от используемого маркера.

Всего в системе APG IV признано 416 семейств, отнесенных к 64 порядкам; семейств неопределенного положения, а также не отнесенных к порядкам, нет; приве-

ден список из 7 родов, положение которых в системе не определено. Таким образом, к настоящему времени практически не осталось семейств, для которых бы не нашлось места в системе. Оригинальная схема филогенетического дерева, положенного в основу системы, приведена на рис. 4.

После выхода APG IV появилось множество работ, уточняющих положение тех или иных таксонов, в том числе и высокого ранга. Как пример можно привести впечатляющий перечень статей, опубликованных только в “*Botanical Journal of the Linnean Society*” в 2018 г. (Fay, 2019). В этих работах все чаще применяются методы секвенирования нового поколения (next generation sequencing, NGS), позволяющие получать данные о последовательностях сразу нескольких участков генома.

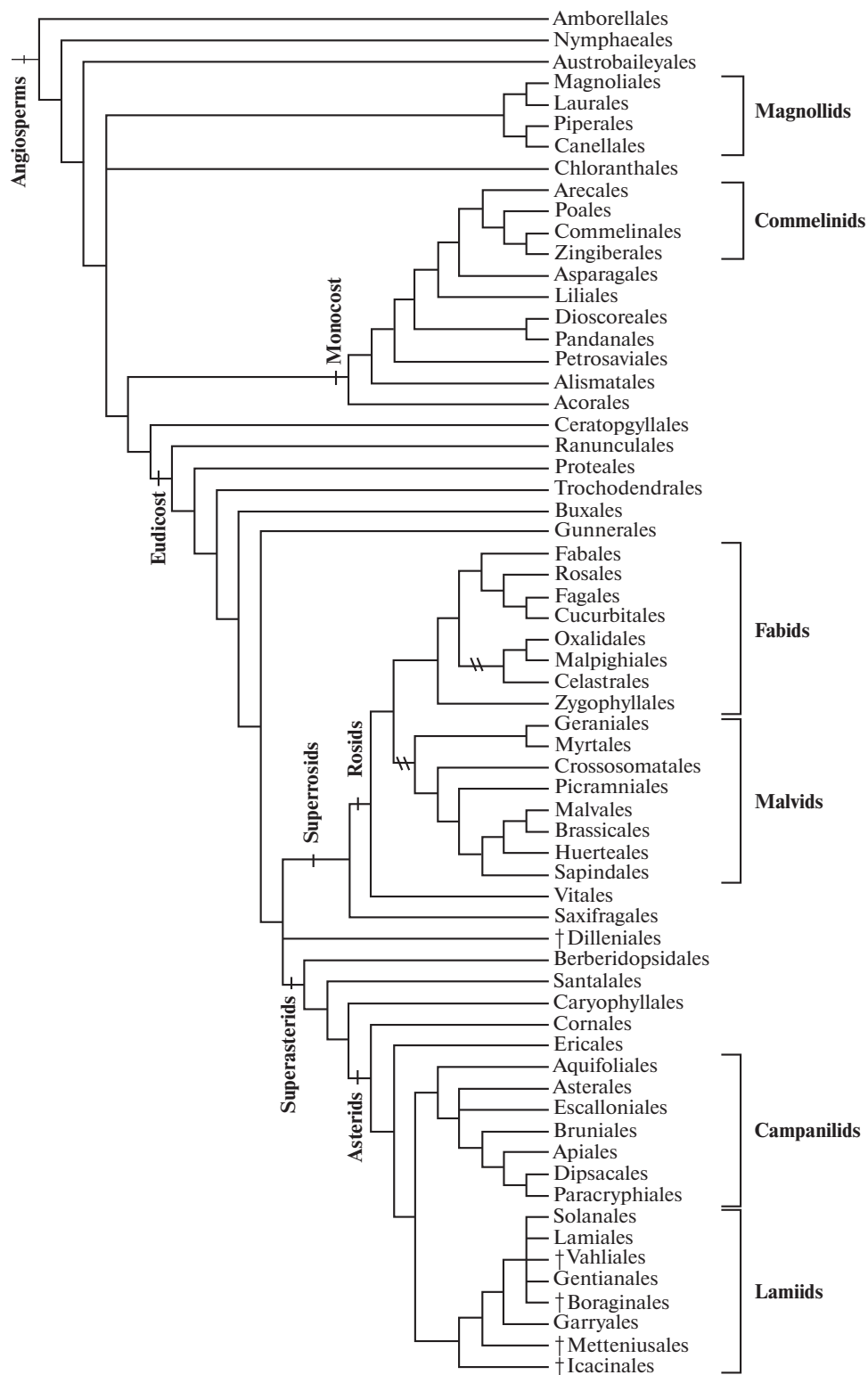
В публикациях, обосновывавших молекулярно-филогенетические системы, приводят только неформальные группы, порядки и семейства. Роды, относимые к семействам, обычно не указаны, лишь иногда обсуждаются во вводной части. Кроме того, в этих работах нет данных об ареалах и морфологических признаках семейств и т.п., цитируются лишь важнейшие публикации.

С учетом того, что новая информация о филогении цветковых появляется очень быстро, вряд ли возможно ее оперативное отражение в печатной форме, аналогичной фундаментальным монографиям, в которых описывались морфологические системы. Выходом является создание постоянно изменяемых и дополняемых интернет-ресурсов. Важнейшим таким ресурсом, достаточно оперативно отражающим положение дел в молекулярной филогенетике цветковых, является Angiosperm Phylogeny Website — APWeb (Stevens, 2001–2019), поддерживаемый на портале Миссурийского ботанического сада. Сайт был создан в 2001 г. и отражал различные варианты системы APG; в настоящее время доступна его 14-я версия (с незначительными изменениями), основанная на APG IV.

Сайт содержит целый ряд вводных разделов (в том числе объяснение основных принципов кладистики), а также детальные характеристики порядков и семейств, включая морфологические описания, данные о распространении, возможном времени происхождения (как правило, на основании молекулярных данных), химическом составе, сведения об опубликованных филогенетических деревьях и др. Очень важной информацией является синонимика порядков и семейств, а также перечень родов (по возможности — с синонимами), относимых к признаваемым семействам. В ряде случаев дается соотношение принятого объема семейств с системами Тахтаджяна и Кронквиста. Разумеется, приводятся многочисленные ссылки на опубликованные работы, имеется также весьма подробный словарь используемых терминов. Весьма важен также список таксонов (в основном родов), нуждающихся в дополнительном специальном изучении.

На основе APG IV с учетом новейших данных, отраженных на APWeb, подготовлен иллюстративный материал (учебный плакат, постер), который может использоваться в справочных и учебных целях — Angiosperm Phylogeny Poster (Cole et al., 2017). Он доступен в электронном виде, рекомендуемый формат при распечатке — A0. На нем показано общее филогенетическое дерево покрытосеменных с неформальными группами, порядками, их важнейшие признаки, относимые к порядкам семейства (некоторые мелкие семейства не отражены). В настоящее время это пособие переведено с английского на 24 языка, переводные варианты можно найти на страницах переводчиков в научной социальной сети Researchgate (www.researchgate.net). Перевод на русский язык выполнен С.Л. Мосякиным (Институт ботаники им. Н.М. Холодного НАН Украины) и А.В. Одинцовой (Львовский национальный университет им. И. Франко) в 2018 г. и под названием “Филогения покрытосеменных: Систематика цветковых растений” доступен через указанную выше социальную сеть.

Полезным (хотя и частично коммерческим) ресурсом является Plant Gateway (www.plantgateway.com). Его создатели J.W. Byng и M.J.M. Christenhusz поставили пе-



←

Рис. 4. Взаимоотношения порядков и некоторых семейств согласно APG IV.

Показаны ветви филогенетического дерева с поддержкой более 50% или Байесовской вероятностью более 0.95. Литературные источники, подтверждающие эти взаимоотношения, приведены в тексте. Альтернативное размещение отдельных таксонов, отражающее несовпадение результатов, полученных на основании анализа ядерных/митохондриальных и пластидных маркеров для клады, содержащей Celastrales/Oxalidales/Malpighiales (COM-клада), показано знаком \\. Знаком † отмечены порядки, новые для системы APG. (Из: APG IV (2016), *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181 (1): 3 (2016). Fig. 1. Публикуется согласно разрешению издательства Oxford Academic и Линневского общества в Лондоне. Перевод Д.В. Гельмана, который полностью несет ответственность за его точность.

Fig. 4. Interrelationships of the APG IV orders and some families supported by jackknife/bootstrap percentages >50 or Bayesian posterior probabilities >0.95 in large-scale analyses of angiosperms.

See text for the literature supporting these relationships. The alternative placements representing incongruence between nuclear/mitochondrial and plastid results for the Celastrales/Oxalidales/Malpighiales (COM) clade are marked by double slash (\\). The orders newly recognized in APG are marked by †.

(From: APG IV (2016), *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181 (1): 3 (2016), Fig. 1. Published by the kind permission of the Oxford Academic and the Linnean Society of London. Translated by D. V. Geltman, who is solely responsible for the accuracy of the translation).

ред собой амбициозную задачу: подготовить детальные обзоры различных групп сосудистых растений и отдельных семейств (проект Global Flora). На сайте в настоящее время можно свободно получить электронную брошюру, содержащую описание проекта (Byng, Christenhusz, 2018) и “визуализирующий обзор” (visual overview) системы APG IV (Byng et al., 2018), включающий иллюстрированный учебный плакат (постер), а также ряд других полезных иллюстративных материалов. За плату предлагается хорошо иллюстрированное руководство по систематике цветковых (в форме электронной книги), основанное на системе APG III (Byng, 2014)⁸, которое, с известными допущениями, можно использовать и для определения растений до семейства, а иногда и до рода; в частности, очень полезны ключи для определения семейств в пределах порядков.

Система APG почти с самого своего появления стала завоевывать позиции, хотя нельзя сказать, что этот процесс проходил гладко (см., например, Stuessy, 1997; Brummitt, 2002, 2003). Сейчас уже можно с полной уверенностью сказать, что она утвердилась и стала принятым стандартом; именно она положена в основу преподавания ботаники в подавляющем большинстве стран мира. В настоящее время имеется много различных учебников, важнейший из них — “Plant systematics: A phylogenetic approach”. Его первое издание вышло почти сразу после появления APG I (Judd et al., 1999), сейчас имеется четвертое (Judd et al., 2016).

Систематическая принадлежность таксонов в публикациях международных ботанических периодических изданий сейчас приводится исключительно согласно APG. Объем семейств по APG (согласно APG III) принят в популярном ресурсе “The plant list” (theplantlist.org), представляющем собой рабочий конспект мировой флоры. В ряде случаев по APG расположены таксоны в гербарных коллекциях, например, даже в таком достаточно консервативном учреждении как Королевский ботанический сад в Кью (Великобритания).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ РАНГ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

В отечественной литературе традиционно господствовала и продолжает господствовать точка зрения Тахтаджяна (Takhtajan, 1966, 1987, 1995, 2009), рассматривавшего покрытосеменные в ранге отдела Magnoliophyta (Angiospermae). Необходимо упомянуть и его посмертную статью (Takhtajan, 2013), в которой приводится обзор выс-

⁸ В 2019 г. ожидается новое издание, основанное на APG IV.

ших таксонов сосудистых растений кроме цветковых (включая ископаемые), среди которых выделяется 10 отделов, причем ранг отдела придан, например, гинкговому, саговниковому и гнетовому.

В ранге отдела покрытосеменные приняты также в популярной в англоязычных странах системе Кронквиста (Cronquist, 1981). Однако во второй половине XX в. такая точка зрения не была единственной. Так, Торн (Thorne, 1992) рассматривал покрытосеменные в ранге класса Angiospermae (Annonopsida); такой же ранг им придан в системе Р. Дальгрена (Dahlgren, 1980).

“Молекулярная революция” затронула, разумеется, не только покрытосеменные. Появились многочисленные новые данные о взаимоотношениях всех групп растений (см., например, Gitzendanner et al., 2018), что привело и к таксономическим новациям, которые могут быть предметом особого обзора и здесь детально не рассматриваются. Надо отметить, что авторы APG I и APG II не затрагивали вопрос о ранге покрытосеменных; такое “умолчание” характерно и до настоящего времени для многих научных публикаций, учебников и справочных руководств (включая цитированные выше), в которых говорится просто о “покрытосеменных” без указания ранга этой группы и дискуссий по данному поводу.

В статье, обнародованной одновременно с APG III (Chase, Reveal, 2009), предложено рассматривать покрытосеменные в ранге подкласса Magnoliidae, а их основные клады — как надпорядки; отдельные изолированные порядки включены в состав монотипных надпорядков (например, порядок Amborellales — надпорядок Amborellanae). В этой классификации покрытосеменные входят в состав класса Equisetopsida, к которому относятся все “наземные растения” (land plants, embryophytes), включая также голосеменные, сосудистые споровые и мохообразные. Такой же подход к классификации принят упомянутым выше APWeb (Stevens, 2001–2019) и популярным ресурсом TROPICOS (www.tropicos.org). В отечественных учебниках ботаники, использующих молекулярно-филогенетический подход, покрытосеменные принимаются как класс (Timonin et al., 2009) или отдел (Yakovlev et al., 2017).

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАННИХ ИСКОПАЕМЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ И МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

Конец XX — начало XXI вв. ознаменовались многочисленными чрезвычайно важными открытиями ранних ископаемых покрытосеменных, которые существенно изменили представления об их возрасте и происхождении. Заинтересованному читателю можно в первую очередь рекомендовать превосходную книгу “Early flowers and angiosperm evolution” (Friis et al., 2011), в которой содержится не только палеоботаническая информация, но и дан обзор самых различных сведений, касающихся покрытосеменных и их возможных предков. Приведенные ниже сведения по большей части взяты именно из этого источника.

Традиционный взгляд на ранние ископаемые покрытосеменные достаточно существенно изменился, особенно в связи с многочисленными новыми открытиями ископаемой пыльцы и мезофоссилий (как правило, мелких цветков и их скоплений), а также новыми возможностями их анализа, особенно с помощью синхротронной рентгеновской микротомографии (synchrotron X-ray microtomography), позволяющей анализировать внутреннюю структуру ископаемого цветка без его повреждения.

Возраст наиболее древних достоверных находок ископаемых пыльцевых зерен, которые с высокой вероятностью можно отнести к покрытосеменным, составляет около 132 млн лет и относится к готеривскому ярусу нижнего мела (Hughes et al., 1991; Brenner, Bickoff, 1992; Zhang, 1999). Вполне достоверные находки цветков покрытосеменных, плодolistиков с пыльцой на завязи, характерных тычинок известны из границы барремского (боррема) и аптского (апта) ярусов возрастом около 125 млн лет.

Для целей настоящего обзора важно то, что данные о ранних находках ископаемых покрытосеменных в целом коррелируют с системами APG, во всяком случае, не противоречат им (подробнее см. Doyle, 2015). Особенно интересны находки растений, которые с более или менее заметной вероятностью принадлежат к базальным покрытосеменным, хотя их и сложно отнести к какому-либо современному таксону (например, находки из позднего баррема — апта Португалии — Friis et al., 2000a). Ряд других находок из раннего мела определяется вполне надежно: например, это растения, которые с очень высокой вероятностью можно отнести к современному семейству Nymphaeaceae (Mohr et al., 2008; Friis et al., 2009). Наиболее же многочисленны сведения об ископаемых раннемеловых (Friis et al., 1997; Friis et al., 2006) и позднемеловых (Crane et al., 1989; Eklund et al., 1997 и др.) Chloranthaceae, в том числе находки хорошо сохранившихся цветков. Некоторым подтверждением обоснованности систем APG является и то, что трикольные и трикольпоратные пыльцевые зерна, характерные для “настоящих” двудольных, начинают доминировать в ископаемых флорах несколько позже, чем моносулькатные и дистально-однобороздчатые, имеющиеся у базальных покрытосеменных и однодольных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Все изложенное выше хорошо известно отечественным ученым, вовлеченным в исследования по молекулярной филогенетике и современной сравнительной морфологии, участникам международных исследовательских групп и т.п. В ряде ведущих российских университетов основной курс ботаники и спецкурсы также следуют системам APG. Но в то же время (насколько можно судить по контактам с коллегами, в том числе на последнем делегатском съезде Русского ботанического общества) значительная часть российских ботаников в лучшем случае что-то слышала о новых молекулярных системах, “в которых все не так, как было”; преподавание систематики покрытосеменных, как правило, следует системе Тахтаджяна, причем нередко не самому последнему, а наиболее доступному (Takhtajan, 1987) ее варианту. Систематическая принадлежность родов к семействам в подавляющем большинстве публикаций (включая флористические списки, красные книги и т.п.) указывается по традиционным системам; исключениями являются, насколько мне известно, только последнее издание популярного определителя П.Ф. Маевского (Mayevskii, 2014) и недавний “Конспект флоры Псковской области” (Efimov, Konechnaya, 2018).

Безусловно, система APG не может считаться истиной в последней инстанции, как и все в науке. Никто не может запретить тем или иным ученым продолжать следовать морфологическим системам и игнорировать молекулярно-филогенетические новации. Однако следует отметить, что такая практика лишь все больше изолирует российскую науку от мировой со всеми вытекающими из этой ситуации неприятными последствиями.

С моей точки зрения, в самое ближайшее время следует перестроить преподавание систематики растений во всех российских вузах на основе современных молекулярно-филогенетических систем; во всяком случае, о них должна даваться развернутая информация — не меньшая, чем о морфологических. Начинать надо с курсов, читаемых аспирантам: ориентировать завтрашних ученых и преподавателей исключительно на морфологические системы сейчас абсолютно недопустимо. Разумеется, перестройка преподавания должна сопровождаться и подготовкой необходимых учебников; для начала следовало бы перевести хорошо зарекомендовавшие себя зарубежные книги.

Что касается исследовательских программ, то российские ученые могут значительно шире включиться в исследование филогении цветковых растений, чем это имеет место сейчас. Несмотря на то, что в целом уровень оснащенности отечественной ботаники современным научным оборудованием (а от него существенно зависят возмож-

ности молекулярных исследований) оставляет желать лучшего, ряд учреждений, особенно ведущие университеты, имеют неплохие центры коллективного пользования и ресурсные центры, оборудование которых может и должно использоваться для решения спорных вопросов молекулярной филогенетики. В этой связи надо еще раз напомнить о списке таксонов, требующих дополнительного исследования, который имеется на ресурсе APWeb (Stevens, 2001–2019).

Другим направлением, в котором у отечественных ученых есть шанс достигнуть результатов мирового уровня, является углубленное изучение морфологии⁹ (в самом широком значении этого термина) ряда таксонов (в том числе и высокого ранга) и соотнесение полученных результатов с молекулярно-филогенетическими системами. Примером может служить детальное исследование морфологии и анатомии *Ceratophyllum*, положение которого в системе неоднозначно (Iwamoto et al., 2015). Хотя соотнесение системы APG с более или менее заметным числом морфологических признаков в настоящее время справедливо представляется неподъемной задачей (Sokoloff, 2018), вполне возможны и целесообразны такие сопоставления для фрагментов системы или отдельных групп признаков.

Создание и совершенствование систем цветковых растений — увлекательная и всегда актуальная деятельность, имеющая хорошие традиции в отечественной науке. Сейчас эта работа носит коллективный характер. У нынешнего поколения российских ученых есть все шансы внести в нее заметный вклад — надо только по-настоящему захотеть это сделать и приложить определенные усилия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Статья подготовлена по заказу редколлегии “Ботанического журнала” и издательства “Академкнига”. Автор признателен заведующему кафедрой высших растений Московского государственного университета Д.Д. Соколову за ценные замечания и советы при подготовке рукописи, а также Миссурийскому ботаническому саду за разрешение заимствовать на безвозмездной основе иллюстрацию для данной публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Antonov] Антонов А.С. 2000. Основы геносистематики высших растений. М. 135 с.
- [Antonov] Антонов А.С. 2006. Геносистематика растений. М. 293 с.
- APG. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. — Ann. Missouri Bot. Garden. 84 (5): 531–553.
<https://doi.org/10.2307/2992015>
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. — Bot. J. Linn. Soc. 141 (4): 399–436.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. — Bot. J. Linn. Soc. 161 (2): 105–121.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. — Bot. J. Linn. Soc. 181 (1): 1–20.
<https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Backlund A., Bremer B. 1997. Phylogeny of the Asteridae s. str. based on *rbcL* sequences, with particular reference to the Dipsacales. — Pl. Syst. Evol. 207 (3–4): 225–254.
<https://doi.org/10.1007/BF00984390>
- Barkman T.J., Chenery G., McNeal J.R., Lyons-Weiler J., de Pamphilis C.W. 2000. Independent and combined analyses of sequences from all three genomic compartments converge on the root of flowering plant phylogeny. — Proc. Nat. Acad. Sci., USA 97: 13166–13171.
<https://doi.org/10.1073/pnas.220427497>
- Bremer K., Bremer B., Thulin M. 1995. Introduction to phylogeny and systematics of flowering plants. Uppsala. 71 p.

⁹ Существует мнение, что как раз сейчас самое подходящее время для ренессанса морфологии в филогенетике и систематике растений (Weber, 2003).

Bremer K., Bremer B., Thulin M. 1996. Introduction to phylogeny and systematics of flowering plants. Ed. 2. Uppsala. 84 p.

Bremer K., Bremer B., Thulin M. 1997. Introduction to phylogeny and systematics of flowering plants. Ed. 3. Uppsala. 95 p.

Bremer B., Bremer K., Heidari N., Erixon P., Anderberg A. A., Olmstead R. G., Källersjö M., Barkhordarian E. 2002. Phylogenetics of asterids based on three coding and three non-coding chloroplast DNA markers and the utility of noncoding DNA at higher taxonomic levels. — *Mol. Phyl. Evol.* 24 (2): 274–301.

<https://doi.org/10.1016/S1055-7903>

Brenner G.J., Bickoff I.S. 1992. Palynology and the age of the Lower Cretaceous basal Kurnub Group from the coastal plain to the northern Negev of Israel. — *Palynology*. 16:137–85.

<https://doi.org/10.1080/01916122.1992.9989411>

Brummitt R.K. 2002. How to chop up a tree. — *Taxon*. 51 (1): 31–41.

<https://doi.org/10.2307/1554961>

Brummitt R.K. 2003. Further dogged defense of paraphyletic taxa. — *Taxon*. 52 (4): 803–804.

<https://doi.org/10.2307/3647353>

Byng J.W. 2014. The flowering plants handbook: A practical guide to families and genera of the world. Hertford: Plants Gateway. 619 p. E-book, can be obtained from <http://www.plantgateway.com/product-category/publications/books/>

Byng J.W., Christenhusz M.M. J. 2018. Introducing The Global Flora, a global series of botany. — In: The Global flora: A practical flora of vascular plants of the world. Bradford. Vol. 1. P. 1–3. Published online 18.01.2018. www.plantgateway.com/globalflora

Byng J.W., Smets E.F., van Vugt R., Bidault E., Davidson C., Kenicer G., Chase M.W., Christenhusz M.M. J. 2018. The phylogeny of angiosperm poster: a visual summary of APG IV relationships and floral diversity. — In: The Global flora: A practical flora of vascular plants of the world. Bradford. Vol. 1. P. 4–35. Published online 18.01.2018. www.plantgateway.com/globalflora

Chase M.W., Reveal J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. — *Bot. J. Linn. Soc.* 161 (2): 122–127.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.01002.x>

Chase M.W., Soltis D.E., Olmstead R.G., Morgan D., Les D.H., Mishler B.D., Duvall M.R., Price R.A., Hills H.G., Qiu Y.L., Kron K.A., Rettig J.H., Conti E., Palmer J.D., Manhart J.R., Sytsma K.J., Michaels H.J., Kress W.J., Karol K.G., Clark W.D., Hedren M., Gaut B.S., Jansen R.K., Kim K.J., Wimpee C.F., Smith J.F., Furnier G.R., Strauss S.H., Xiang Q.Y., Plunkett G.M., Soltis P.S., Swensen S.M., Williams S.E., Gadek P.A., Quinn C.J., Eguiarte L.E., Golenberg E., Learn G.H., Graham S.W., Barrett S.C.H., Dayanandan S., Albers V.A. 1993. Phylogenetics of seed plants – an analysis of nucleotide-sequences from the plastid gene *rbcL*. — *Ann. Missouri Bot. Garden*. 80 (3): 528–580.

<https://doi.org/10.2307/2399846>

Cole T.C.H., Hilger H.H., Stevens P.F. 2017. Angiosperm phylogeny poster (APP) – Flowering plant systematics, 2017. — *Peer J Preprints* 5: e2320v4.

<https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.2320v4>

Crane P.R., Friis E.M., Pedersen K.R. 1989. Reproductive structure and function in Cretaceous Chloranthaceae. — *Pl. Syst. Evol.* 165: 211–226.

Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York. xviii+1262 p.

Dahlgren R.M.T. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. — *Bot. J. Linn. Soc.* 80 (2): 91–124.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01661.x>

Degtjareva G.V., Samigulin T.H., Sokoloff D.D., Valiejo-Roman C.M. 2004. Gene sampling versus taxon sampling: is *Amborella* (Amborellaceae) a sister group to all other extant Angiospermae? — *Бот. журн.* 89 (6): 896–907.

Donoghue M.J., Doyle J.A. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidae. — In: Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae. Vol. 1. Oxford. P. 17–45.

Doyle J.A. 2015. Recognising angiosperm clades in the Early Cretaceous fossil record. — *Histor. Biol.* 27 (3–4): 414–429.

<https://doi.org/10.1080/08912963.2014.938235>

[Ефимов, Конечная] Ефимов П.Г., Конечная Г.Ю. 2018. Конспект флоры Псковской области (сосудистые растения). М.; СПб. 471 с.

Eklund H., Friis E.M., Pedersen K.R. 1997. Chloranthaceous floral structures from the Late Cretaceous of Sweden. — *Pl. Syst. Evol.* 207 (1–2): 13–42.

Fay M.F. 2019. Systematics at different levels. — *Bot. J. Linn. Soc.* 189 (1): 1–5.

<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy075>

Fishbein M., Soltis D.E. 2004. Further resolution of the rapid radiation of Saxifragales (angiosperms, eudicots) supported by mixed-model Bayesian analysis. — *Syst. Bot.* 29 (4): 883–891.

<https://doi.org/10.1600/0363644042450982>

- Friedman W.E. 2008. Hydatellaceae are water lilies with gymnospermous tendencies. — *Nature*. 453: 94–97.
<https://doi.org/10.1038/nature06733>
- Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. 1997. Fossil history of magnoliid angiosperms. — In: *Evolution and diversification of land plants*. Eds K. Iwatsuki, P.H. Raven. Tokyo, Berlin, Heidelberg. P. 121–156.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2000a. Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. — *Grana*, 39: 226–45.
<https://doi.org/10.1080/00173130052017262>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2000b. Reproductive structure and organization of basal angiosperms from the Early Cretaceous (Barremian or Aptian) of Western Portugal. — *Intern. J. Pl. Sci.*, 161 (6 Suppl.): S169–S182.
<https://doi.org/10.1086/317570>
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. — *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 232: 251–293.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.07.006>
- Friis E.M., Pedersen K.R., von Balthazar M., Grimm G.W., Crane P.R. 2009. *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the Early Cretaceous of Portugal. — *Intern. J. Pl. Sci.* 170: 1086–1101.
<https://doi.org/10.1086/605120>
- Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. 2011. *Early flowers and angiosperm evolution*. Cambridge. x+585 p.
- Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Wong G.K.-S., Ruhfel B.R., Soltis D.E. 2018. Plastid phylogenomic analysis of green plants: A billion years of evolutionary history. — *Amer. J. Bot.* 105 (3): SI 291–301.
<https://doi.org/10.1002/ajb2.1048>
- Graham S.W., Olmstead R.G. 2000. Evolutionary significance of an unusual chloroplast DNA inversion found in two basal angiosperm lineages. — *Curr. Genet.* 37 (3): 183–188.
<https://doi.org/10.1007/s002940050517>
- Gustafsson M.H.G., Backlund A., Bremer B. 1996. Phylogeny of the Asterales sensu lato based on *rbcL* sequences with particular reference to the Goodeniaceae. — *Pl. Syst. Evol.* 199 (3–4): 217–242.
<https://doi.org/10.1007/BF00984906>
- Hughes N.F., McDougall A.B., Chapman J.L. 1991. Exceptional new record of Cretaceous Hauterivian angiosperm pollen from southern England. — *J. Micropalaeontol.* 10: 75–82.
<https://doi.org/10.1144/jm.10.1.75>
- Iwamoto A., Izumidate R., De Craene L.P.R. 2015. Floral anatomy and vegetative development in *Ceratophyllum demersum*: A morphological picture of an “unsolved” plant. — *Amer. J. Bot.* 102 (10): 1578–1589.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1500124>
- Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F. 1999. *Plant systematics: A phylogenetic approach*. Sunderland. xvi+464 p.
- Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F., Donoghue M.J. 2016. *Plant systematics: A phylogenetic approach*. Ed. 4. Sunderland. xvi + 677 p.
- Källersjö M., Farris J.S., Chase M.W., Bremer B., Fay M.F., Humphries C.J., Petersen G., Seberg O., Bremer K. 1998. Simultaneous parsimony jackknife analysis of 2538 *rbcL* DNA sequences reveals support for major clades of green plants, land plants, seed plants and flowering plants. — *Pl. Syst. Evol.* 213 (3–4): 259–287.
<https://doi.org/10.1007/BF00985205>
- Leitch I.J., Chase M.W., Bennett M.D. 1998. Phylogenetic analysis of DNA C-values provides evidence for a small ancestral genome size in flowering plants. — *Ann. Bot.* 82 (Suppl. 1): 85–94.
<https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0783>
- Magallón S., Crane P.R., Herendeen P.S. 1999. Phylogenetic pattern, diversity, and diversification of eudicots. — *Ann. Missouri Bot. Garden.* 86 (2): 297–372.
<https://doi.org/10.2307/2666180>
- [Mayevskii] Маевский П.Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. М. 635 с.
- Mishler B.D., Bremer K., Humphries C.J., Churchill S.P. 1988. The use of nucleic acid sequence data in phylogenetic reconstruction. — *Taxon.* 37 (2): 391–395.
- Mohr B.A.R., Bernardes-de-Oliveira M.E.C., Taylor D.W. 2008. *Pluricarpellatia*, a nymphaealean angiosperm from the Lower Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil). — *Taxon.* 57 (4): 1147–58.
- Nadot S., Bittar G., Carter L., Lacroix R., Lejeune B. 1995. A phylogenetic analysis of monocotyledons based on the chloroplast gene *rps4*, using parsimony and a new numerical phenetics method. — *Mol. Phylog. Evol.* 4 (3): 257–282.
<https://doi.org/10.1006/mpev.1995.1024>

- [Nei, Kumar] Ней М., Кумар С. 2005. Молекулярная эволюция и филогенетика. Киев. 405 с.
- Palmer J.D. 1987. Chloroplast DNA evolution and biosystematic uses of chloroplast DNA variation. — *Am. Natur.* 130: S6–S29.
- Qiu Y.-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M., Zimmer E.A., Chen Z., Savolainen V., Chase M.W. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. — *Nature.* 402: 404–407.
- [Raven] Рэйвен П. 2010. Предисловие к последней монографии А. Л. Тахтаджяна “Flowering plants” (“Цветковые растения”). — *Биосфера.* 2 (1): 1–2.
- Ritland K., Clegg M.T. 1987. Evolutionary analysis of plant DNA sequences. — *Amer. Natur.* 130: S74–S100.
- Rudall P.J., Remizowa M.V., Beer A.S., Bradshaw E., Stevenson D.W., Macfarlane T.D., Tuckett R.E., Yadav S.R., Sokoloff D.D. 2008. Comparative ovule and megagametophyte development in Hydatellaceae and water lilies reveal a mosaic of features among the earliest angiosperms. — *Ann. Bot.* 101: 941–956.
- <https://doi.org/10.1093/aob/mcn032>
- Saarela J.M., Rai H.S., Doyle J.A., Endress P.K., Mathews S., Marchant A.D., Briggs B., Graham S.W. 2007. Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree. — *Nature.* 446: 312–315.
- Saiki R.K., Scharf S., Faloona F., Mullis K.B., Horn G.T., Erlich H.A., Arnheim N. 1985. Enzymatic amplification of beta-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. — *Science.* 230 (4732): 1350–1354.
- Savolainen V., Chase M.W., Hoot S.B., Morton C.M., Soltis D.E., Bayer C., Fay M.F., de Bruijn A.Y., Sullivan S., Qiu Y.-L. 2000a. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. — *Syst. Biol.* 49 (2): 306–362.
- Savolainen V., Fay M.F., Albach D.C., Backlund A., van der Bank M., Cameron K.M., Johnson S.A., Lledó M.D., Pintaud J.-C., Powell M., Sheahan M.C., Soltis D.E., Soltis P.S., Weston P., Whitten W.M., Wurdack K.J., Chase M.W. 2000b. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences. — *Kew Bull.* 55 (2): 257–309.
- Sederoff R.R. 1987. Molecular mechanisms of mitochondrial-genome evolution in higher plants. — *Amer. Natur.* 130: S30–S45.
- [Shipunov] Шипунов А.Б. 2003. Система цветковых растений: синтез традиционных и молекулярно-генетических подходов. — *Журн. общ. биол.* 64 (6): 501–509.
- [Shneyer] Шнеер В.С. 2005a. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. I. Выделение и секвенирование ДНК; выравнивание последовательностей. — *Бот. журн.* 90 (1): 3–18.
- [Shneyer] Шнеер В.С. 2005b. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. II. Методы построения филогенетических деревьев и оценки их достоверности; о выборе таксонов и последовательностей ДНК для анализа. — *Бот. журн.* 90 (3): 304–331.
- [Sistema APG] Система APG (2010–2019) // Википедия. Дата обновления: 21.01.2019. URL: <https://ru.wikipedia.org/?oldid=97630138> (дата обращения: 24.01.2019).
- [Sistema APG II] Система APG II (2008–2019) // Википедия. Дата обновления: 11.01.2018. URL: <https://ru.wikipedia.org/?oldid=90223214> (дата обращения: 05.02.2019).
- [Sokoloff] Соколов Д.Д. 2018. Филогенетический сэндвич: миф или реальность? — В кн.: Памяти Германа Павловича Гапочки: Сборник статей. М. С. 156–163.
- Sokoloff D.D., Remizova M.V., MacFarlane T.D., Yadav S.R., Rudall P.J. 2008. Seedling diversity in Hydatellaceae: implications for the evolution of angiosperm cotyledons. — *Ann. Bot. (Oxford).* 101: 153–164.
- <https://doi.org/10.1093/aob/mcm274>
- Soltis D.E., Soltis P.S., Nickrent D.L., Johnson L.A., Hahn W.J., Hoot S.B., Sweere J.A., Kuzoff R.K., Kron K.A., Chase M.W., Swensen S.M., Zimmer E.A., Chaw S.M., Gillespie L.J., Kress W.J., Sytsma K.J. 1997. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. — *Ann. Missouri Bot. Garden.* 84 (1): 1–49.
- <https://doi.org/10.2307/2399952>
- Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W., Mort M.E., Albach D.C., Zanis M., Savolainen V., Hahn W.H., Hoot S.B., Fay M.F., Axtell M., Swensen S.M., Prince L.M., Kress W.J., Nixon K.C., Farris J.A. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. — *Bot. J. Linn. Soc.* 133 (4): 381–461.
- <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb01588.x>
- Soltis D.E., Smith S.A., Cellinese N., Wurdack K.J., Tank D.C., Brockington S.F., Refulio-Rodriguez N.F., Walker J.B., Moore M.J., Carlswald B.S., Bell C.D., Latvis M., Crawley S., Black C., Diouf D., Xi Z., Rushworth C.A., Gitzendanner M.A., Sytsma K.J., Qiu Y.-L., Hilu K.W., Davis C.C., Sanderson M.J., Beaman R.S., Olmstead R.G., Judd W.S., Donoghue M.J., Soltis P.S. 2011. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. — *Am. J. Bot.* 98 (4): 704–740.
- <https://doi.org/10.3732/ajb.1000404>

Soltis P.S., Soltis D.E., Zanis M.J., Kim S. 2000. Basal lineages of angiosperms: Relationships and implications for floral evolution. — Intern. J. Pl. Sci. 161 (6, Suppl.): S97–S107.
<https://doi.org/10.1086/317581>

Soltis P.S., Soltis D.E., Doyle J.J. (Eds.). 1992. Molecular systematics of plants. London. xii+434 p.
 Spichiger R., Savolainen V. 1997. Present state of Angiosperm phylogeny. — Candollea 52 (2): 435–455.

Stevens P.E. 2001–2019. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (Accessed 11.02.2019).

Stuessy T.F. 1997. Classification: more than just branching patterns of evolution. — Aliso 15 (2): 113–124.

[Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.; Л. 611 с.

[Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1980. Классификация и филогения цветковых растений. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5, ч. 1. М. С. 107–112.

[Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 1987. Система магнолиофитов. Л. 439 с.

Takhtajan A.L. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York. 643 p.

Takhtajan A.L. 2009. Flowering plants. Berlin. xiv+ 871 p.

[Takhtajan] Тахтаджян А.Л. 2010. Основные векторы эволюции цветковых растений (критерии оценки относительной степени их прогресса). — Биосфера. 2 (1): 3–22.

Takhtajan A.L. 2013. Higher taxa of vascular plants except flowering. — Takhtajania. 2: 4–8.

Thorne R.F. 1976. A phylogenetic classification of the Angiospermae. — Evol. Biol. 9: 35–106.

Thorne R.F. 1992. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. — Aliso. 13 (2): 365–389.

[Timonin] Тимонин А.К. 1998. Возможна ли номотетическая систематика? — Журн. общ. биол. 59 (4): 341–362.

[Timonin et al.] Тимонин А.К., Соколов Д.Д., Шипунов А. Б. 2009. Ботаника. Т. 4. Систематика высших растений: учебник для студ. высших учебн. заведений. Кн. 2. М. 352 с.

Weber A. 2003. What is morphology and why is it time for its renaissance in plant systematics? — In: T.E. Stuessy, V. Mayer, E. Hörandl (eds). Deep morphology. Ruggell. P. 3–32.

Wickett N.J., Mirarab S., Nguyen N., Warnow T., Carpenter E., Matasci N., Ayyampalayam S., Barker M.S., Burleigh J.G., Gitzendanner M.A., Ruhfel B.R., Wafula E., Der J.S., Graham S.W., Mathews S., Melkonian M., Soltis D.E., Soltis P.S., Miles N.W., Rothfels C.J., Pokorny L., Shaw A.J., DeGironimo L., Stevenson D.W., Surek B., Villarreal J.C., Roure B., Philippe H., dePamphilis C.W., Chen T., Deyholos M.K., Baucom R.S., Kutchan T.M., Augustin M.M., Wang J., Zhang Y., Tian Z., Yan Z., Wu X., Sun X., Wong G.K.S., Leebens-Mack J. 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA 111: E4859–E4868.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1323926111>

[Yakovlev et al.] Яковлев Г.П., Гончаров М.Ю., Повыдыш М.Н., Змитрович И.В., Андреев М.П. 2017. Ботаника: учебник для вузов. СПб. 879 с.

Zanis M.J., Soltis D.E., Soltis P.S., Qiu Y.-L., Mathews S., Donoghue M.J. 2002. The root of the angiosperms revisited. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 99: 6848–6853.

<https://doi.org/10.1073/pnas.092136399>

Zhang Y.-Y. 1999. The evolutionary succession of Cretaceous angiosperm pollen in China. — Acta Palaeontol. Sin. 38: 435–53.

Zeng L., Zhang Q., Sun R., Kong H., Zhang N., Ma H. 2014. Resolution of deep angiosperm phylogeny using conserved nuclear genes and estimates of divergence times. — Nat. Commun. 5: 4956.

<https://doi.org/10.1038/ncomms5956>

MODERN SYSTEMS OF FLOWERING PLANTS

D. V. Geltman

*Komarov Botanical Institute of RAS
 Prof. Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376, Russia
 e-mail: geltman@binran.ru*

The aim of the article is to present a review of modern phylogenetic systems of flowering plants (angiosperms). For a long period the systems created by A. L. Takhtajan dominated in the Russian botany. The most recent versions of his system are characterized; it is stated that they marked the end of the period in botany when systems were developed by one or few scientists. The main attention is paid to various versions of the phylogenetic system prepared by Angiosperm Phylogeny Group (APG), which are based on the analysis of DNA sequences. The taxonomic rank of angiosperms in various systems is also debated. Brief information on

early fossil records of angiosperms is given and the relationship of these data with new phylogenetic systems is discussed. It is stated that the molecular phylogenetic systems, which are now the standard ones in the vast majority of countries of the world, are not known to majority of Russian speaking botanists. The need of including an information about such systems into training courses of all Russian universities, as well as of greater participation of Russian scientists in their improvement, was noted.

Keywords: angiosperms, flowering plants, phylogeny, systems, morphology, molecular phylogenetics, genosystematics

ACKNOWLEDGEMENTS

The paper is prepared by the order from “Botanicheskii Zhurnal” and the “Akademkniga” Publisher and Book Trading Center in the framework of the Project of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation and the National Electronic Information Consortium (NP “NEIKON”) (contract no. 14.597.11.0035) “Support for the development of scientific journals for Database.” The author is very grateful to the head of the Department of Higher Plants of the Moscow State University D.D. Sokoloff for very valuable remarks and advices during the manuscript preparation. Special thanks go to the Missouri Botanical Garden for permission to borrow an illustration for this publication free of charge.

REFERENCES

- Antonov A.S. 2000. Osnovy genosistematiki vysshykh rastenii [Foundations of higher plants genosystematics]. Moscow. 135 p. (In Russ.).
- Antonov A.S. 2006. Genosistematika rastenii [Plant genosystematics]. Moscow. 293 p. (In Russ.).
- APG. 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. — *Ann. Missouri Bot. Garden*. 84 (5): 531–553.
<https://doi.org/10.2307/2992015>
- APG II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. — *Bot. J. Linn. Soc.* 141 (4): 399–436.
<https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x>
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. — *Bot. J. Linn. Soc.* 161 (2): 105–121.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- APG IV. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. — *Bot. J. Linn. Soc.* 181 (1): 1–20.
<https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Backlund A., Bremer B. 1997. Phylogeny of the Asteridae s. str. based on *rbcL* sequences, with particular reference to the Dipsacales. — *Pl. Syst. Evol.* 207 (3–4): 225–254.
<https://doi.org/10.1007/BF00984390>
- Barkman T.J., Chenery G., McNeal J.R., Lyons-Weiler J., de Pamphilis C.W. 2000. Independent and combined analyses of sequences from all three genomic compartments converge on the root of flowering plant phylogeny. — *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* 97: 13166–13171.
<https://doi.org/10.1073/pnas.220427497>
- Bremer K., Bremer B., Thulin M. 1995. Introduction to phylogeny and systematics of flowering plants. Uppsala. 71 p.
- Bremer K., Bremer B., Thulin M. 1996. Introduction to phylogeny and systematics of flowering plants. Ed. 2. Uppsala. 84 p.
- Bremer K., Bremer B., Thulin M. 1997. Introduction to phylogeny and systematics of flowering plants. Ed. 3. Uppsala. 95 p.
- Bremer B., Bremer K., Heidari N., Erixon P., Anderberg A.A., Olmstead R.G., Källersjö M., Barkhordarian E. 2002. Phylogenetics of asterids based on three coding and three non-coding chloroplast DNA markers and the utility of noncoding DNA at higher taxonomic levels. — *Mol. Phyl. Evol.* 24 (2): 274–301.
[https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00240-3](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00240-3)
- Brenner G.J., Bickoff I.S. 1992. Palynology and the age of the Lower Cretaceous basal Kurnub Group from the coastal plain to the northern Negev of Israel. — *Palynology*. 16: 137–85.
<https://doi.org/10.1080/01916122.1992.9989411>
- Brummitt R.K. 2002. How to chop up a tree. — *Taxon*. 51 (1): 31–41.
<https://doi.org/10.2307/1554961>

Brummitt R.K. 2003. Further dogged defense of paraphyletic taxa. — *Taxon*. 52 (4): 803–804. <https://doi.org/10.2307/3647353>

Byng J.W. 2014. The flowering plants handbook: A practical guide to families and genera of the world. Hertford: Plants Gateway. 619 p. E-book, can be obtained from <http://www.plantgateway.com/product-category/publications/books/>

Byng J.W., Christenhusz M.M.J. 2018. Introducing The Global Flora, a global series of botany. — In: The Global flora: A practical flora of vascular plants of the world. Bradford. Vol. 1. P. 1–3. Published online 18.01.2018. www.plantsgateway.com/globalflora

Byng J.W., Smets E.F., van Vugt R., Bidault E., Davidson C., Kenicer G., Chase M.W., Christenhusz M.M.J. 2018. The phylogeny of angiosperm poster: a visual summary of APG IV relationships and floral diversity. — In: The Global flora: A practical flora of vascular plants of the world. Bradford. Vol. 1. P. 4–35. Published online 18.01.2018. www.plantsgateway.com/globalflora

Chase M.W., Reveal J.L. 2009. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III. — *Bot. J. Linn. Soc.* 161 (2): 122–127. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.01002.x>

Chase M.W., Soltis D.E., Olmstead R.G., Morgan D., Les D.H., Mishler B.D., Duvall M.R., Price R.A., Hills H.G., Qiu Y.L., Kron K.A., Rettig J.H., Conti E., Palmer J.D., Manhart J.R., Sytsma K.J., Michaels H.J., Kress W.J., Karol K.G., Clark W.D., Hedren M., Gaut B.S., Jansen R.K., Kim K.J., Wimpee C.F., Smith J.F., Furnier G.R., Strauss S.H., Xiang Q.Y., Plunkett G.M., Soltis P.S., Swensen S.M., Williams S.E., Gadek P.A., Quinn C.J., Eguiarte L.E., Golenberg E., Learn G.H., Graham S.W., Barrett S.C.H., Dayanandan S., Alber V.A. 1993. Phylogenetics of seed plants — an analysis of nucleotide-sequences from the plastid gene *rbcL*. — *Ann. Missouri Bot. Garden*. 80 (3): 528–580. <https://doi.org/10.2307/2399846>

Cole T.C.H., Hilger H.H., Stevens P.F. 2017. Angiosperm phylogeny poster (APP) — Flowering plant systematics, 2017. — *Peer J Preprints* 5: e2320v4. <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.2320v4>

Crane P.R., Friis E.M., Pedersen K.R. 1989. Reproductive structure and function in Cretaceous Chloranthaceae. — *Pl. Syst. Evol.* 165: 211–226.

Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York. xviii+1262 p.

Dahlgren R.M.T. 1980. A revised system of classification of the angiosperms. — *Bot. J. Linn. Soc.* 80 (2): 91–124.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1980.tb01661.x>

Degtjareva G.V., Samigulin T.H., Sokoloff D.D., Valiejo-Roman C.M. 2004. Gene sampling versus taxon sampling: is Amborella (Amborellaceae) a sister group to all other extant Angiospermae? — *Botanicheskii Zhurnal*. 89 (6): 896–907.

Donoghue M.J., Doyle J.A. 1989. Phylogenetic analysis of angiosperms and the relationships of Hamamelidaceae. — In: Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidaceae. Vol. 1. Oxford. P. 17–45.

Doyle J.A. 2015. Recognising angiosperm clades in the Early Cretaceous fossil record. — *Histor. Biol.* 27 (3–4): 414–429.

<https://doi.org/10.1080/08912963.2014.938235>

Efimov P.G., Konechnaya G.Yu. 2018. Conspectus of the vascular flora of Pskov Region. Moscow; St. Petersburg. 471 p. (In Russ.).

Eklund H., Friis E.M., Pedersen K.R. 1997. Chloranthaceous floral structures from the Late Cretaceous of Sweden. — *Pl. Syst. Evol.* 207 (1–2): 13–42.

Fay M.F. 2019. Systematics at different levels. — *Bot. J. Linn. Soc.* 189 (1): 1–5. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy075>

Fishbein M., Soltis D.E. 2004. Further resolution of the rapid radiation of Saxifragales (angiosperms, eudicots) supported by mixed-model Bayesian analysis. — *Syst. Bot.* 29 (4): 883–891. <https://doi.org/10.1600/0363644042450982>

Friedman W.E. 2008. Hydatellaceae are water lilies with gymnospermous tendencies. — *Nature*. 453: 94–97. <https://doi.org/10.1038/nature06733>

Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. 1997. Fossil history of magnoliid angiosperms. — In: Evolution and diversification of land plants. Eds K. Iwatsuki, P. H. Raven. Tokyo, Berlin, Heidelberg. P. 121–156.

Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2000a. Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. — *Grana*. 39: 226–45. <https://doi.org/10.1080/00173130052017262>

Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2000b. Reproductive structure and organization of basal angiosperms from the Early Cretaceous (Barremian or Aptian) of Western Portugal. — *Intern. J. Pl. Sci.* 161 (6 Suppl.): S169–S182.

<https://doi.org/10.1086/317570>

- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. — *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 232: 251–293. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.07.006>
- Friis E.M., Pedersen K.R., von Balthazar M., Grimm G.W., Crane P.R. 2009. *Monetianthus mirus* gen. et sp. nov., a nymphaealean flower from the Early Cretaceous of Portugal. — *Intern. J. Pl. Sci.* 170: 1086–1101. <https://doi.org/10.1086/605120>
- Friis E.M., Crane P.R., Pedersen K.R. 2011. Early flowers and angiosperm evolution. Cambridge. x+585 p.
- Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Wong G.K.-S., Ruhfel B.R., Soltis D.E. 2018. Plastid phylogenomic analysis of green plants: A billion years of evolutionary history. — *Amer. J. Bot.* 105 (3): SI 291–301. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1048>
- Graham S.W., Olmstead R.G. 2000. Evolutionary significance of an unusual chloroplast DNA inversion found in two basal angiosperm lineages. — *Curr. Genet.* 37 (3): 183–188. <https://doi.org/10.1007/s002940050517>
- Gustafsson M.H.G., Backlund A., Bremer B. 1996. Phylogeny of the Asterales sensu lato based on *rbcL* sequences with particular reference to the Goodeniaceae. — *Pl. Syst. Evol.* 199 (3–4): 217–242. <https://doi.org/10.1007/BF00984906>
- Hughes N.F., McDougall A.B., Chapman J.L. 1991. Exceptional new record of Cretaceous Hauterivian angiosperm pollen from southern England. — *J. Micropalaeontol.* 10: 75–82. <https://doi.org/10.1144/jm.10.1.75>
- Iwamoto A., Izumidate R., De Craene L.P.R. 2015. Floral anatomy and vegetative development in *Ceratophyllum demersum*: A morphological picture of an “unsolved” plant. — *Amer. J. Bot.* 102 (10): 1578–1589. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500124>
- Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F. 1999. Plant systematics: A phylogenetic approach. Sunderland. xvi+464 p.
- Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F., Donoghue M.J. 2016. Plant systematics: A phylogenetic approach. Ed. 4. Sunderland. xvi + 677p.
- Källersjö M., Farris J.S., Chase M.W., Bremer B., Fay M.F., Humphries C.J., Petersen G., Seberg O., Bremer K. 1998. Simultaneous parsimony jackknife analysis of 2538 *rbcL* DNA sequences reveals support for major clades of green plants, land plants, seed plants and flowering plants. — *Pl. Syst. Evol.* 213 (3–4): 259–287. <https://doi.org/10.1007/BF00985205>
- Leitch I.J., Chase M.W., Bennett M.D. 1998. Phylogenetic analysis of DNA C-values provides evidence for a small ancestral genome size in flowering plants. — *Ann. Bot.* 82 (Suppl. 1): 85–94. <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0783>
- Magallón S., Crane P.R., Herendeen P.S. 1999. Phylogenetic pattern, diversity, and diversification of eudicots. — *Ann. Missouri Bot. Garden.* 86 (2): 297–372. <https://doi.org/10.2307/2666180>
- Mayevskii P.F. 2014. Flora srednei polosy yevropeiskoi chastii Rossii [Flora of the middle belt of the European part of Russia] Ed. 11. Moscow. 635 c. (In Russ.).
- Mishler B.D., Bremer K., Humphries C.J., Churchill S.P. 1988. The use of nucleic acid sequence data in phylogenetic reconstruction. — *Taxon.* 37 (2): 391–395.
- Mohr B.A.R., Bernardes-de-Oliveira M.E.C., Taylor D.W. 2008. *Pluricarpellatia*, a nymphaealean angiosperm from the Lower Cretaceous of northern Gondwana (Crato Formation, Brazil). — *Taxon.* 57 (4): 1147–58.
- Nadot S., Bittar G., Carter L., Lacroix R., Lejeune B. 1995. A phylogenetic analysis of monocotyledons based on the chloroplast gene *rps4*, using parsimony and a new numerical phenetics method. — *Mol. Phylog. Evol.* 4 (3): 257–282. <https://doi.org/10.1006/mpev.1995.1024>
- Nei M., Kumar S. 2005. Molekulyarnaya evolyutsiya i filogenetika [Molecular evolution and phylogenetics]. Kiev. 405 p. (In Russ.).
- Palmer J.D. 1987. Chloroplast DNA evolution and biosystematic uses of chloroplast DNA variation. — *Am. Natur.* 130: S6–S29.
- Qiu Y.-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M., Zimmer E.A., Chen Z., Savolainen V., Chase M.W. 1999. The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes. — *Nature.* 402: 404–407.
- Raven P. 2010. Predislovie k poslednei monografii A. L. Takhtajana “Flowering plants” (“Tsvetkovye rasteniya”) [Preface to the last monograph by A. L. Takhtajan “Flowering plants”]. — *Biosphere.* 2 (1): 1–2 (In Russ.).
- Ritland K., Clegg M.T. 1987. Evolutionary analysis of plant DNA sequences. — *Amer. Natur.* 130: S74–S100.
- Rudall P.J., Remizowa M.V., Beer A.S., Bradshaw E., Stevenson D.W., Macfarlane T.D., Tuckett R.E., Yadav S.R., Sokoloff D.D. 2008. Comparative ovule and megagametophyte development in *Hydatella*

ceae and water lilies reveal a mosaic of features among the earliest angiosperms. — *Ann. Bot.* 101: 941–956. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn032>

Saarela J.M., Rai H.S., Doyle J.A., Endress P.K., Mathews S., Marchant A.D., Briggs B., Graham S.W. 2007. Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree. — *Nature*. 446: 312–315.

Saiki R.K., Scharf S., Faloona F., Mullis K.B., Horn G.T., Erlich H.A., Arnheim N. 1985. Enzymatic amplification of beta-globin genomic sequences and restriction site analysis for diagnosis of sickle cell anemia. — *Science*. 230 (4732): 1350–1354.

Savolainen V., Chase M.W., Hoot S.B., Morton C.M., Soltis D.E., Bayer C., Fay M.F., de Bruijn A.Y., Sullivan S., Qiu Y.-L. 2000a. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. — *Syst. Biol.* 49 (2): 306–362.

Savolainen V., Fay M.F., Albach D.C., Backlund A., van der Bank M., Cameron K.M., Johnson S.A., Lledó M.D., Pintaud J.-C., Powell M., Sheahan M.C., Soltis D.E., Soltis P.S., Weston P., Whitten W.M., Wurdack K.J., Chase M.W. 2000b. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcL* gene sequences. — *Kew Bull.* 55 (2): 257–309.

Sederoff R.R. 1987. Molecular mechanisms of mitochondrial-genome evolution in higher plants. — *Am. Natur.* 130: S30–S45.

Shipunov A.B. 2003. The system of flowering plants: synthesis of classical and molecular approaches. — *Zhurnal Obshchei Biologii*. 64 (6): 501–509 (In Russ.).

Shneyer V.S. 2005a. A brief outline of methods for receiving, handling and treating DNA sequence data in plant systematics. I. Extracting and sequencing of DNA; an alignment of the sequences. — *Botanicheskii Zhurnal*. 90 (1): 3–18 (In Russ.).

Shneyer V.S. 2005b. A brief outline of methods for receiving, handling and treating DNA sequence data in plant systematics. II. Methods for constructing trees and estimation of their assurance; choosing DNA sequences for analysis. — *Botanicheskii Zhurnal*. 90 (3): 304–331 (In Russ.).

Sistema APG (2010–2019). [APG system] // Wikipedia, the Free Encyclopedia. 21.01.2019. URL: <https://ru.wikipedia.org/?oldid=97630138> (Accessed 24.01.2019) (In Russ.).

Sistema APG II (2008–2019) [APG II system] // Wikipedia, the Free Encyclopedia. 11.01.2018. URL: <https://ru.wikipedia.org/?oldid=90223214> (Accessed 05.02.2019) (In Russ.).

Sokoloff D.D. 2018. Phylogenetic sandwich: myth or reality? — In: Pamyati Germana Pavlovicha Gapochki [To the memory of German Pavlovich Gapochka]. Moscow. P. 156–163 (In Russ.).

Sokoloff D.D., Remizova M.V., MacFarlane T.D., Yadav S.R., Rudall P.J. 2008. Seedling diversity in Hydatellaceae: implications for the evolution of angiosperm cotyledons. — *Ann. Bot. (Oxford)*. 101: 153–164.

<https://doi.org/10.1093/aob/mcm274>

Soltis D.E., Soltis P.S., Nickrent D.L., Johnson L.A., Hahn W.J., Hoot S.B., Sweere J.A., Kuzoff R.K., Kron K.A., Chase M.W., Swensen S.M., Zimmer E.A., Chaw S.M., Gillespie L.J., Kress W.J., Sytsma K.J. 1997. Angiosperm phylogeny inferred from 18S ribosomal DNA sequences. — *Ann. Missouri Bot. Garden* 84 (1): 1–49.

<https://doi.org/10.2307/2399952>

Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W., Mort M.E., Albach D.C., Zanis M., Savolainen V., Hahn W.H., Hoot S.B., Fay M.F., Axtell M., Swensen S.M., Prince L.M., Kress W.J., Nixon K.C., Farris J.A. 2000a. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. — *Bot. J. Linn. Soc.* 133 (4): 381–461.

<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2000.tb01588.x>

Soltis D.E., Smith S.A., Cellinese N., Wurdack K.J., Tank D.C., Brockington S.F., Refulio-Rodriguez N.F., Walker J.B., Moore M.J., Carlswald B.S., Bell C.D., Latvis M., Crawley S., Black C., Diouf D., Xi Z., Rushworth C.A., Gitzendanner M.A., Sytsma K.J., Qiu Y.L., Hilu K.W., Davis C.C., Sanderson M.J., Beaman R.S., Olmstead R.G., Judd W.S., Donoghue M.J., Soltis P.S. 2011. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. — *Amer. J. Bot.* 98 (4): 704–740.

<https://doi.org/10.3732/ajb.1000404>

Soltis P.S., Soltis D.E., Zanis M.J., Kim S. 2000b. Basal lineages of angiosperms: Relationships and implications for floral evolution. — *Intern. J. Pl. Sci.* 161 (6, Suppl.): S97–S107.

<https://doi.org/10.1086/317581>

Soltis P.S., Soltis D.E., Doyle J.J. (Eds.). 1992. Molecular systematics of plants. London. xii+434 p.

Spichiger R., Savolainen V. 1997. Present state of Angiosperm phylogeny. — *Candollea*. 52 (2): 435–455.

Stevens P.E. 2001–2019. Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> (Accessed 11.02.2019).

Stuessy T.F. 1997. Classification: more than just branching patterns of evolution. — *Aliso*. 15 (2): 113–124.

Takhtajan A.L. 1966. *Systema et phylogenia Magnoliophytorum*. Moscow, Leningrad. 611 p. (In Russ.).

- Takhtajan A.L. 1980. Klassifikatsiya i filogeniya tsvetkovykh rastenii [Classification and phylogeny of vascular plants]. — In: Zhizn' rastenii. T. 5, part 1. Moscow. P. 107–112. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1987. Systema magnoliophytorum. Leningrad. 439 p. (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 1997. Diversity and classification of flowering plants. New York. 643 p.
- Takhtajan A.L. 2009. Flowering plants. Berlin. xiv+ 871 p.
- Takhtajan A.L. 2010. Main vectors of evolution in flowering plants (the criteria used in evaluating the relative degree of their advancement). — Biosphere. 2 (1): 3–22 (In Russ.).
- Takhtajan A.L. 2013. Higher taxa of vascular plants except flowering. — Takhtajania. 2: 4–8.
- Thorne R.F. 1976. A phylogenetic classification of the Angiospermae. — Evol. Biol. 9: 35–106.
- Thorne R.F. 1992. An updated phylogenetic classification of the flowering plants. — Aliso. 13 (2): 365–389.
- Timonin A.K. 1998. Can systematics be an exact science? — Zhurnal Obshchei Biologii. 59 (4): 341–362 (In Russ.).
- Timonin A.K., Sikiloff D.D., Shipunov A.B. 2009. Botanika [Botany]. Vol. 4. Sistematika vysshnykh rastenii: uchebnyk dlya studentov vysshnykh uchebnykh zavedenii [Taxonomy of higher plants: A textbook for students of higher education institutions]. Part 2. Moscow. 352 p. (In Russ.).
- Weber A. 2003. What is morphology and why is it time for its renaissance in plant systematics? — In: Stuessy T. E., Mayer V., Hörandl E. (eds). Deep morphology. Ruggell. P. 3–32.
- Wickett N.J., Mirarab S., Nguyen N., Warnow T., Carpenter E., Matasci N., Ayyampalayam S., Barker M.S., Burleigh J.G., Gitzendanner M.A., Ruhfel B.R., Wafula E., Der J.S., Graham S.W., Mathews S., Melkonian M., Soltis D.E., Soltis P.S., Miles N.W., Rothfels C.J., Pokorny L., Shaw A.J., DeGironimo L., Stevenson D.W., Surek B., Villarreal J.C., Roure B., Philippe H., dePamphilis C.W., Chen T., Deyholos M.K., Baucom R.S., Kutchan T.M., Augustin M.M., Wang J., Zhang Y., Tian Z., Yan Z., Wu X., Sun X., Wong G.K.S., Leebens-Mack J. 2014. Phylotranscriptomic analysis of the origin and early diversification of land plants. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA 111: E4859–E4868. <https://doi.org/10.1073/pnas.1323926111>
- Yakovlev G.P., Goncharov M.Yu., Povydysh M.N., Zmitrovich I.V., Andreyev M.P. 2017. Botanika: uchebnyk dlya vuzov [Botany: A textbook for higher education institutions]. St. Petersburg. 879 p. (In Russ.).
- Zanis M.J., Soltis D.E., Soltis P.S., Qiu Y.-L., Mathews S., Donoghue M.J. 2002. The root of the angiosperms revisited. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 99: 6848–6853. <https://doi.org/10.1073/pnas.092136399>
- Zhang Y.-Y. 1999. The evolutionary succession of Cretaceous angiosperm pollen in China. — Acta Palaeontol. Sin. 38: 435–53.
- Zeng L., Zhang Q., Sun R., Kong H., Zhang N., Ma H. 2014. Resolution of deep angiosperm phylogeny using conserved nuclear genes and estimates of divergence times. — Nat. Commun. 5: 4956. <https://doi.org/10.1038/ncomms5956>