

С.Л. МОСЯКІН¹, О.В. ТИЩЕНКО²

¹ Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, м. Київ

² Київський національний університет імені Тараса Шевченка

ПРАГМАТИЧНА ФІЛОГЕНЕТИЧНА КЛАСИФІКАЦІЯ СПОРОВИХ СУДИННИХ РОСЛИН ФЛОРИ УКРАЇНИ

Ключові слова: філогенія, система, судинні рослини, Lycopodiophyta, Psilotophyta, Equisetophyta, Pteridophyta, флора, Україна

Вступ

Видатний ботанік ХХ і початку ХХІ століть Армен Леонович Тахтаджян зробив фундаментальний внесок у створення філогенетичних систем рослинного світу. Звичайно ж, найбільш відомий його доробок у царині філогенетичних систем покритонасінних (квіткових) рослин, але і його внесок у макросистематику спорових судинних рослин і голонасінних є також надзвичайно вагомим. Останнім часом відбулися істотні зміни у систематиці папоротеподібних (див. огляди: Pruer et al., 2004; Smith et al., 2006 та ін.), а також інших вищих спорових рослин. Нещодавно запропонована нова система папоротеподібних та інших споріднених груп (Smith et al., 2006), заснована як на морфологічних, так і молекулярно-філогенетичних даних (див. Антонов, 1996, 2000), значно відрізняється від систем, які використовувалися або цитувалися у вітчизняних та російських зведеннях (Бобров, 1972; Цвелев, 2005; Шмаков, 2001 та ін.). У новій класифікації сучасних папоротеподібних визнано чотири класи (*Psilotopsida*, включно з *Ophioglossopsida*; *Equisetopsida*; *Marattiopsida*, *Polypodiopsida*), 11 порядків та 37 родин.

Разом з тим у літературі пропонуються різні принципи та підходи до побудови системи судинних спорових рослин. Зокрема, застосування суто кладистичних принципів до класифікації інколи спонукає до творення незвичних або й навіть парадоксальних новітніх систем. Кладистичні принципи класифікації, серед іншого, означають визнання лише суто монофілетичних (точніше, голофілетичних) таксонів і, відповідно, невизнання парафілетичних; прагнення до надання того ж таксономічного рангу сестринським кладам (часто незалежно від морфологічних відмін), до узгодження ймовірного часу філогенетичної біфуркації та рангу таксонів тощо. Іншими словами, кладистичний підхід у систематиці призводить до прямої «трансляції» (перенесення) гіпотетичної кладыграми у систему. Апофеозом такого підходу стала нова класифікація вищих рослин (Chase, Reveal, 2009), де пропонується розглядати всі вищі рослини, від мохоподібних до квіткових (!), у межах одного класу *Equisetopsida*, з підкласами *Anthocerotidae* Engl., *Bryidae* Engl., *Marchantiidae* Engl., *Lycopodiidae* Becketov, *Equisetidae* Warm., *Marattiidae* Klinge, *Ophioglossidae* Klinge, *Polypodiidae* Cronquist, Takht. & Zimmerm., *Psilotidae* Reveal, *Ginkgooidae* Engl., *Cycadidae* Pax, *Pinidae* Cronquist, Takht. & Zimmerm., *Gnetidae* Pax, in К.А.Е. Prantl, *Magnoliidae*

© С.Л. МОСЯКІН, О.В. ТИЩЕНКО, 2010

Novák ex Takht. Цікаво, що таким традиційно визнаним групам, як мохоподібні, папоротеподібні, голонасінні, взагалі не надається жодних формальних таксономічних рангів. З цього погляду запропонована класифікація ідеологічно наслідує спробу безрангової класифікації (точніше, «кладифікації») (Cantino et al., 2007), що ґрунтується на принципах ФілоКодексу (PhyloCode) (Cantino, de Queiroz, 2006).

Отже, у різних системах судинних спорових рослин значно різняться ранги та обсяги визнаних тими чи іншими авторами груп. Наприклад, група сучасних водних різноспорових папоротей у різних системах розглядається у дуже різних рангах та обсягах: від двох окремих класів (*Salviniopsida* та *Marsileopsida*) у складі принаймні чотирьох родин (*Salviniaceae*, *Azollaceae*, *Marsileaceae*, *Pilulariaceae*) – до одного порядку (*Salviniales*) і лише двох родин (*Salviniaceae* та *Marsileaceae*).

Така ситуація потребує критичного аналізу як новітніх даних, так і традиційних систем цих груп рослин. Це, зокрема, важливо і для напрацювання певних консенсусних таксономічних схем на різних таксономічних рівнях, від відділів до родів, які могли би використовуватися в узагальнюючих вітчизняних флористичних і таксономічних зведеннях (наприклад, «Флора України», визначники, регіональні флористичні списки тощо), а також у навчальній літературі для студентів та викладачів. Саме це спонукало нас дати стислий огляд сучасних уявлень про філогенію вищих спорових рослин на основі найважливіших, нещодавно опублікованих джерел (Des Marais et al., 2003; Guillon, 2004; Judd et al., 2002; Hasebe et al., 1995; Kenrick, Crane, 1997; Obermayer et al., 2002; Pryer, 1999; Pryer et al., 2004; Qiu, Palmer, 1999; Schneider et al., 2004; Schuettpelz et al., 2006, 2007; Smith et al., 2006; Wikström, Kenrick, 2000, 2001; Антонов, 1996, 2000; Цвелёв, 2005, 2010; Шмаков, 1999, 2001 та ін.), а також запропонувати прагматичну класифікаційну схему для цих рослин у флорі України. Прагматичність цієї схеми полягає у визнанні традиційних і морфологічно легко діагностованих груп, причому ми вважаємо, що з еволюційної (а не з кладистичної) точки зору парафілетичні групи мають право на існування в класифікаціях, а еволюційні гради, за умови їх морфолого-екологічної визначеності, є настільки ж реальними еволюційними одиницями, як і кладки. Детальніше принципи прагматичної і водночас еволюційної класифікації рослин на сучасному рівні знань про філогенію рослинного світу обговорюватимуться у статті С.Л. Мосякіна, яка вже готується до друку.

Стислий огляд сучасних уявлень про філогенію вищих спорових рослин

Нині більшість дослідників приймає гіпотезу про те, що принаймні ще в середині девону (близько 400 млн років тому, або й раніше) судинні рослини розділилися на дві сестринські групи. Одна з них – так звані лікофіти (об'єднує групи рівно- та різноспорових плауноподібних), на які припадає не більше 1% сучасного видового різноманіття судинних рослин. Вони розвинули серед структур свого тіла лікофіли (філоїди), або енації (листки чи листоподібні утво-

рення, що з'являються на осьових органах як вирости шляхом випинання і містять інтеркалярну меристему) і представляють «мікрофільну» лінію еволюції. Друга група – так звані еуфілофіти – містить решту судинних рослин (спорові судинні рослини, або монілофіти, що охоплюють хвощеподібні, псилютоподібні, еуспорангіатні та лептоспорангіатні папоротеподібні, і насінні рослини, або сперматофіти, які включають голонасінні та квіткові рослини), котрі мають справжні листки, або еуфіли (листки, утворені сплюсненням, із апікальними чи маргінальними меристемами та асоційованими листовими проривами, або лакунами у стелі стебла) – представляють «макрофільну» лінію еволюції. Тепер ця гіпотеза підтверджується не лише морфологічними, а й молекулярними даними секвенування нуклеотидних послідовностей обраних ділянок ядерного та хлоропластного геномів (Kenrick, Crane, 1997; Nickrent et al., 2000; Pryer et al., 2001, 2004; Soltis, Soltis, 2003; Smith et al., 2006; Obermayer et al., 2002).

Назви «лікофіти», «еуфілофіти», «монілофіти», «еуспорангіатні та лептоспорангіатні папоротеподібні», «сперматофіти», «птеридофіти» ми використовуємо, спираючись на низку публікацій (Kenrick, Crane, 1997; Obermayer et al., 2002; Smith et al., 2006; Pryer et al., 2001, 2004 та ін.), як умовні зручні назви для окреслення безрангових з погляду сучасної ботанічної номенклатури таксонів, на зразок часто вживаних понять «вищі рослини», «судинні рослини», «архегоніати» тощо. Проте, незважаючи на їхню «безранговість», вони здебільшого являють собою чітко окреслені монофілетичні (або в деяких випадках – парафілетичні) групи.

Традиційно визнана клада птеридофітів (якщо розуміти під цією назвою лікофіти і монілофіти сукупно) виявляється парафілетичною, оскільки вона не охоплює насінні рослини, тоді як для кожної з цих груп – лікофітів, монілофітів і сперматофітів (принаймні їх сучасних представників) підтверджується їх монофілетичність, а клада монілофітів показує близьку сестринську спорідненість із насінними рослинами (Qiu, Palmer, 1999; Schneckenburger, 2003; Soltis, Soltis, 2000, 2001, 2003; Sytsma, Hahn, 2001; Pryer et al., 2001; Smith et al., 2006; Obermayer et al., 2002; Kranz, Huss, 1996). Усередині лікофітів чітко розрізняються дві сестринські групи – рівно- і різноспорових плауноподібних (*Lycopodiaceae-Huperziaceae* та *Selaginellaceae-Isoëtaceae*). Аналіз за нуклеотидною послідовністю пластидного гена *rbcL* чітко підтвердив монофілетичність клад рівноспорових лікофітів (усередині кледи вирізняють сестринські гілки *Lycopodium-Lycopodiella* та *Huperzia-Phylloglossum*, причому в окремих інтерпретаціях рід *Huperzia* виявляється парафілетичним (Wikström, Kenrick, 2000) та різноспорових лікофітів (усередині кледи вирізняються сестринські гілки *Selaginella-Isoëtes*) (Qiu, Palmer, 1999; Schneckenburger, 2003; Soltis, Soltis, 2000, 2001, 2003; Sytsma, Hahn, 2001; Pryer et al., 2001; Wikström, Kenrick, 2001). На основі секвенування нуклеотидних послідовностей хлоропластного геному (*rbcL*, *trnL*) нещодавно встановлено (Wikström, Kenrick, 2000, 2001), що філогенетична диференціація сучасних представників лікофітів не є давньою подією на тлі прадавнього віку виникнення цієї групи в пізньому девоні – ранньому карбоні, або й раніше. Ймовірний час появи сучасних клад лікофітів датують

кінцем юри — крейдою, майже водночас із покритонасінними та сучасними представниками папоротей. Деякі види, зокрема, з роду *Lycopodium* (секції *Lycopodium* та *Complanata*, остання часто визнається як окремий рід *Diphasiastrum*) і *Lycopodiella* (секція *Campylostachys*), відокремились зовсім недавно — в пізньому третинному періоді, хоча самі роди *Lycopodium* та *Lycopodiella* є значно старшими за віком — їх появу пов'язують із ранньою юрою — ранньою та середньою крейдою. Автори гіпотези стверджують, що тропічні епіфітні та вторинно наземні види роду *Huperzia* належать до клад, які відокремились з середньої — пізньої крейди до третинного періоду, проте відокремлення клад, що містить позатропічний вид *Huperzia selago*, представлений і на території України, пов'язують із пізнім триасом. Цю гіпотезу підтверджують палеоботанічні та палеогеографічні дані (Wikström, Kenrick, 2000, 2001).

Монофілія всіх папоротеподібних (еуспорангіатних і лептоспорангіатних) не підкріплена результатами молекулярно-філогенетичних досліджень, вони виявились парафілетичною групою, що відображено у їх сучасній систематиці. Проте секвенування нуклеотидних послідовностей генів ядерного, хлоропластного та мітохондріального геному засвідчило монофілетичність окремих, широко визнаних груп папоротеподібних, зокрема *Ophioglossales*, *Marattiales*, серед еуспорангіатних папоротей, а також *Polypodiales*, *Cyatheales*, *Salviniales*, *Schizaeales*, *Gleicheniales*, *Hymenophyllales*, *Osmundales* з-поміж лептоспорангіатних (рисунк) (Pryer, 1999; Pryer et al., 2001; Obermayer et al., 2002; Schuettpelz et al., 2006; Smith et al., 2006 та ін.). Ці самі дані підтвердили монофілетичність псилотоподібних і показали, що *Psilotales* та еуспорангіатні папороті з *Ophioglossales* є філогенетично сестринськими групами (Qiu, Palmer, 1999; Soltis, Soltis, 2000; Sytsma, Hahn, 2001; Pryer, 1999; Pryer et al., 2001; Schuettpelz et al., 2006; Smith et al., 2006; Hasebe et al., 1994). Таким чином, офіоглосоїдні папороті (*Ophioglossales*) виявились більш філогенетично відокремленими від «справжніх» папоротей, аніж, наприклад, хвощі (*Equisetales*). Останні розмістились усередині клад папоротеподібних і зайняли місце сестринської групи до *Marattiales* (хоча існують й інші інтерпретації). Однак розміщення клад хвощів у публікаціях, які використовують молекулярно-філогенетичний підхід, тривалий час залишалося неоднозначним — їх розглядали то як сестринську групу до насінних рослин, то як базальну кладу всіх монілофітів, або ж як сестринську до лептоспорангіатних папоротей чи еуспорангіатних *Marattiidae* (Pryer et al., 2001; Kenrick, Crane, 1997; Schuettpelz et al., 2006; Smith et al., 2006). У деяких публікаціях представників клад хвощів через їх розміщення всередині папоротеподібних називають «хвощовими папоротями» (Schuettpelz et al., 2006). Молекулярно-філогенетичні та палеоботанічні дані також свідчать про те, що хвощі відокремились пізніше за кладу *Psilotales* — *Ophioglossales* (Kenrick, Crane, 1997; Wikström, Kenrick, 2000). Ці філогенетичні результати слід відповідно відобразити у класифікаційних схемах, а тому, для забезпечення філогенетичної відповідності класифікації, висловлені пропозиції або підвищити ранг клад *Ophioglossales* до рівня класу *Ophioglossopsida* чи навіть відділу *Ophioglossophyta*, або ж знизити ранг

клади *Equisetales* з рівня відділу *Equisetophyta* до рівня класу *Equisetopsida*. Ми вважаємо за можливе залишити за кладою хвощів ранг відділу (за традиціями вітчизняної систематики та з огляду на морфологічну відокремленість групи), але перемістити кладу *Ophioglossales* до відділу *Psilotophyta*, всередині якого сестринські клади *Psilotales* та *Ophioglossales* зберігатимуть ранг класів.

На підставі морфологічних даних і результатів аналізу нуклеотидних послідовностей генів хлоропластного геному всередині *Ophioglossales* чітко вирізняються монофілетичні сестринські «офіоглосідна» (*Ophioglossum*) та «ботріхіоїдна» (із сестринськими групами *Botrychium-Helminthostachys*) клади (Hauk et al., 2003; Hasebe et al., 1994). Представників «офіоглосідної» та «ботріхіоїдної» клад у флорі України ми пропонуємо розмістити у складі родини *Ophioglossaceae* s. l., хоча погоджуємось із тим, що ці клади можна розглядати як окремі родини *Ophioglossaceae* s. str. і *Botrychiaceae* s. str. Проте, оскільки *Ophioglossaceae* s. str. та *Botrychiaceae* s. str. є філогенетично сестринськими групами, їх визнання з погляду філогенетичної систематики як окремих родин або поєднання у межах однієї родини є однаково правомірним, альтернативним рішенням.

Філогенетичні взаємозв'язки нещодавно описаного монотипного роду *Man-kyua* (*M. chejuense*) з єдиного місцезростання на о. Хейю у Кореї (Sun et al., 2001) залишилися поки що не визначеними через брак даних, хоча за основними морфологічними ознаками слід очікувати розміщення цього роду всередині «офіоглосідної» клади (Hauk et al., 2003).

Хвощеподібні є однією з найменш чисельних за кількістю сучасних видів групою судинних рослин, яка, проте, відзначається значною кількістю та різноманітністю викопних представників. Сучасні хвощі у світовій флорі представлені приблизно 15 видами, що належать до роду *Equisetum* s.l., в якому виділяють два підроди – *Hippochaete* Milde (7 видів) та *Equisetum* s. str. (8 видів) (Des Marais et al., 2003; Guillon et al., 2004). Інколи рід *Hippochaete* визнається як самостійний; в Україні ця група представлена 3 видами та кількома гібридами (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999). *Equisetum* s. str. і *Hippochaete* – монофілетичні сестринські групи (Des Marais et al., 2003; Guillon et al., 2004; Schuettpelz et al., 2006), отже, їх таксономічні трактування як родів або підродів є альтернативними і начебто однаково прийнятними з філогенетичної точки зору. Однак філогенетичне розміщення *E. bogotense* Kunth (вид зростає в Центральній та Південній Америці, зазвичай його відносять до підроду *Equisetum*) є двозначним у разі використання різних підходів до аналізу молекулярних даних на основі хлоропластного геному. Він потрапляє до клади *Equisetum* s. str. як базальна клад, або ж виступає сестринською групою до всього роду *Equisetum* s.l. (Des Marais et al., 2003; Guillon et al., 2004). Очевидно, клад *E. bogotense* є філогенетично базальною серед сучасних хвощів, яка відокремилася раніше за час дивергенції груп *Equisetum* s. str. та *Hippochaete*, а тому ми вважаємо, що рід *Equisetum* поки що краще приймати у широкому розумінні, включаючи *Hippochaete* у ранзі підроду. При визнанні окремого роду *Hippochaete* філогенетично логічним було би подальше розділення роду *Equisetum* s.l., з

виокремленням роду *E. bogotense* (за умови підтвердження його базального положення у *Equisetum* s.l.).

Серед лептоспорангіатних папоротеподібних за морфологічними та молекулярно-філогенетичними даними місце базальних груп (рисунок) зайняли монофілетичні клади *Osmundales*, *Hymenophyllales*, *Gleicheniales* та *Schizaeales*, представники яких не трапляються у флорі України (але інколи їх вирощують у закритому ґрунті). При цьому *Osmundales* зайняли найбільш базальну позицію, виявившись сестринською групою до всіх інших лептоспорангіатних папоротей, що підтверджується і палеоботанічними знахідками. Клада *Schizaeales* виявилась сестринською до основних груп лептоспорангіатних папоротеподібних (core leptosporangiates), до яких належать порядки *Salviniales*, *Cyatheales* та *Polypodiales*, що разом сформували монофілетичну групу (кладу), котра до отримання філогенетичних даних на основі молекулярних маркерів не визнавалась систематиками як таксон високого рангу. Водні різноспорові папороті зайняли положення сестринської групи до клади, яка охоплює давню групу «деревних» папоротей із порядку *Cyatheales* (не представлені у флорі України, але інколи культивуються у закритому ґрунті), та сестринську до неї групу, що нині здебільшого визнається як порядок *Polypodiales*. Сучасні представники *Polypodiales*, як вважають (Schneider et al., 2004), належать до клад, що відокремилися в крейді і зазнали значної еволюційної диференціації вже після виникнення та первинної диференціації покритонасінних. Тепер ця група папоротей є найбільшою за видовим різноманіттям серед усіх папоротеподібних (Pryer, Schneider et al., 2001; Pryer, Smith et al., 2001; Korall et al., 2006; Schuettpelz et al., 2006; Schuettpelz, Pryer, 2007; Smith et al., 2006; Obermayer et al., 2002; Hasebe et al., 1994, 1995; Schneider et al., 2004).

Порядок *Salviniales* ми розглядаємо в широкому розумінні, як такий, що охоплює представників усіх різноспорових водних папоротей, які у раніше прийнятих систематичних схемах відносили до підкласів *Salviniidae* та *Marsileidae*. Аналіз морфологічних, палеоботанічних даних і нуклеотидних послідовностей гена *rbcL* підкріпив гіпотезу про монофілетичність групи різноспорових водних папоротей, яка включає сестринські групи *Marsileaceae* (усередині клади рід *Marsilea* є сестринським до клади *Regnellidium-Pilularia*) та *Salviniaceae* (клада *Azolla-Salvinia*), що підтверджує єдине походження гетероспорії у лептоспорангіатних папоротей (Pryer, 1999; Schneckenburger, 2003; Nagalingum et al., 2006; Reid et al., 2006; Hasebe et al., 1994; Metzgar, 2007; Schuettpelz, Pryer, 2007). Усередині роду *Azolla*, як показали результати молекулярних досліджень на основі хлоропластного і ядерного геномів, чітко виділяються дві клади, що таксономічно відповідають двом секціям цього роду – *Azolla* та *Rhizosperma*. Обидва види роду *Azolla*, які є інвазійними на території України – *A. caroliniana* Willd. та *A. filiculoides* Lam., — належать до секції *Azolla* (Reid et al., 2006).

Група переважно деревних папоротей (*Cyatheales*) відокремлюється як монофілетична, проте для неї слід відзначити відсутність чітких морфологічних синапоморфій, оскільки головна морфологічна риса – наявність своєрідних

здерев'янілих стебел — притаманна не всім видам, що входять до родин цього порядку (Schuettpelz, Pryer, 2007).

Представників порядку *Polypodiales* s.l. не завжди визнавали цілісною природною групою, однак в усіх недавніх філогенетичних публікаціях (Pryer, Schneider et al., 2001; Schuettpelz et al., 2006; Schuettpelz, Pryer, 2007; Smith et al., 2006; Obermayer et al., 2002; Hasebe et al., 1994, 1995; Schneider et al., 2004) ця група чітко підтверджується як монофілетична, а головною морфологічною синапоморфією у її межах є наявність у всіх представників спорангіїв на ніжці з вертикальним кільцем.

Сучасна інтерпретація морфологічних і молекулярно-філогенетичних даних зумовила необхідність перегляду обсягів порядків та родин сучасних папоротеподібних. Особливо це стосується порядку *Polypodiales*, систему якого для видів флори України ми пропонуємо нижче.

Із родин даного порядку, представлених на території України, найбільш базальне положення зайняла родина *Dennstaedtiaceae* s.l. (incl. *Hypolepidaceae*), репрезентована у нашій флорі видовим комплексом *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn s.l., у межах якого виділяють декілька підвидів, або ж ці підвиди підвищують до рангу окремих видів (Цвелев, 2010). Систематика роду *Pteridium* залишається досить складною. Хоч останнім часом отримані важливі й цікаві дані щодо диференціації комплексу *P. aquilinum* s.l. (Thomson, 2000, 2004; Thomson et al., 2005), проте кількість і статус його видів або внутрішньовидових груп в Україні залишаються проблематичними.

Досить складною є також систематика родини *Pteridaceae*, яку, зважаючи на сучасне розташування її на філогенетичному дереві (Smith et al., 2006; Schuettpelz, Pryer, 2007), доцільно розглядати в широкому розумінні, включаючи до її складу низку представлених в українській флорі родин, які раніше трактували як самостійні: *Adiantaceae* з одним видом *Adiantum capillus-veneris* L., *Sinopteridaceae* з трьома видами з родів *Cheilanthes* Sw. і *Notholaena* R. Br. та *Pteridaceae* s. str. із двома видами — *Pteris cretica* L. і *Anogramma leptophylla* (L.) Link.

Завдяки молекулярно-філогенетичним даним (Schuettpelz, Pryer, 2007) підтверджена пропозиція А.І. Шмакова (Шмаков, 1999, 2001) щодо визнання окремої родини *Cystopteridaceae*, причому до цієї групи, крім роду *Cystopteris*, запропоновано віднести також рід *Gymnocarpium*, який раніше здебільшого розглядали у складі родини *Dryopteridaceae*. Проте існують пропозиції стосовно розташування родів *Cystopteris* та *Gymnocarpium* у складі збірної родини *Woodsiaceae* s.l. (Smith et al., 2006; Schuettpelz, Pryer, 2007), систематика якої потребує додаткових досліджень.

Родину *Aspleniaceae* у флорі України ми вважаємо за доцільне приймати у складі трьох родів: *Asplenium* s. s., *Ceterah* та *Phyllitis*. Однак *Phyllitis* і *Ceterah* часто включають до *Asplenium* s. l. — одного з найчисельніших родів папоротей, в якому визнають до 700 таксонів видового або підвидового рангів (Smith et al., 2006; Schuettpelz, Pryer, 2007; Schneider et al., 2004). Визнання цих груп як окремих родів логічно потребує розділення *Asplenium* принаймні ще на декілька сегрегативних родів.

До родини *Thelypteridaceae* належать від 5 до 30 родів, зокрема у флорі України — *Thelypteris* s. str., *Oreopteris* та *Phegopteris*. Рід *Thelypteris* у традиційному розумінні виявився парафілетичним, тому існують варіанти його ширшого тлумачення. У такому випадку до складу *Thelypteris* s. l. мають увійти *Oreopteris* та деякі інші роди, отож для прояснення родових меж у кладі *Thelypteridaceae* необхідні додаткові філогенетичні дослідження (Smith et al., 2006; Schuettpelez, Pryer, 2007).

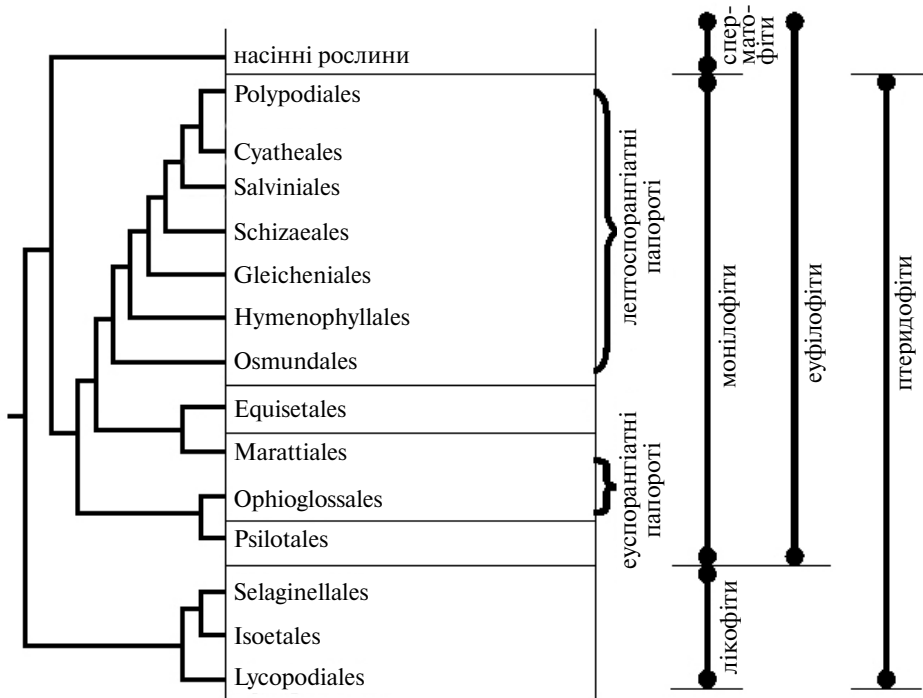
Родини *Woodsiaceae* та *Athyriaceae* ми розглядаємо як окремі, у досить вузькому розумінні, оскільки на філогенетичному дереві представники родів *Woodsia* та *Athyrium* виявляються приуроченими до відносно віддалених клад, що робить родину *Athyriaceae* (включно з *Woodsia*) парафілетичною. Рід *Athyrium* у світовій флорі також виявився парафілетичним (Smith et al., 2006; Schuettpelez, Pryer, 2007). У флорі України родина *Woodsiaceae* містить два види — *Woodsia alpina* (Bolton) S.F. Gray та *W. ilvensis* (L.) R.Br., а родина *Athyriaceae* — два види роду *Athyrium* — *A. distentifolium* Tausch ex Opiz та *A. filix-femina* (L.) Roth.

Представники родин *Blechnaceae* і *Onocleaceae* розташовуються на дереві філогенетичних взаємозв'язків судинних спорових рослин як сестринські клади, проте рід *Blechnum*, представлений у флорі України єдиним видом *B. spicant* (L.) Roth, загалом є парафілетичним, а його систематика переглядатиметься після додаткових філогенетичних обстежень (Smith et al., 2006; Schuettpelez, Pryer, 2007).

Родина *Dryopteridaceae* є багаточисельною (близько 1700 видів) монофілетичною групою (клядою), яка виявляє високу підтримку у молекулярно-філогенетичних схемах (Li, Lu, 2006; Schuettpelez, Pryer, 2007) і містить представників флори України з двох родів — *Dryopteris* та *Polystichum*. За морфологічними параметрами та даними секвенування нуклеотидних послідовностей (rbcL) встановлено, що рід *Polystichum* s. l., до складу якого відносять 200—300 видів, є парафілетичним таксоном. З нього слід виокремити роди *Cyrtomidictyum* (клада з двома видами, що філогенетично відокремились раніше) та *Polystichum* s. s. (клада, яка охоплює види, відокремлені нещодавно) (Little, Barrington, 2003).

Систематика родини *Polypodiaceae* потребує подальших філогенетичних досліджень, оскільки іноді її розглядають як парафілетичну: особливо це стосується розв'язання проблем на рівні окремих родів (Schuettpelez, Pryer, 2007). Зокрема, рід *Polypodium*, представлений на території України двома видами — *P. vulgare* L. і *P. interjectum* Shivas та, можливо, гібридом *Polypodium* × *mantoniae* Rothm. (*P. interjectum* × *P. vulgare*), також іноді розглядають як поліфілетичний (Schneider et al., 2004; Schuettpelez, Pryer, 2007).

Не відкидаючи можливості альтернативних поглядів на обсяг порядків і родин сучасних папоротеподібних, вважаємо за доцільне розглядати зазначені вище групи лептоспорангіатних папоротей у ранзі семи порядків класу *Polypodiopsida*, який не розділяємо на три підкласи, як це практикувалося дотепер у вітчизняній систематиці папоротеподібних. Загальна класифікаційна схема спорових судинних рослин у флорі України представлена у складі 4 відділів



Узагальнена схема філогенетичних взаємозв'язків сучасних спорових судинних рослин на основі морфологічних та молекулярних даних

(*Lycopodiophyta*, *Psilotophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*), 5 класів (*Lycopodiopsida*, *Isoëtopsida*, *Ophioglossopsida*, *Equisetopsida*, *Polypodiopsida*), 7 порядків та 19 родин. На наш погляд, саме така класифікаційна схема якнайповніше відобразить сучасні філогенетичні взаємозв'язки спорових судинних рослин флори України (рисунок) на основі поєднаних морфологічних, палеоботанічних і молекулярних даних, отриманих різними дослідниками за останні кілька десятиліть.

Прагматична класифікаційна схема спорових судинних рослин України

Схему, наведену нижче, пропонується використати у новому виданні «Флори України», а також у вітчизняних навчальних посібниках і підручниках. Вона частково зберігає традиції української та російської систематики вищих спорових рослин, які значною мірою втілені у численних підручниках, посібниках і спеціальних публікаціях. Разом з тим тут критично враховані нові таксономічні та номенклатурні дані, зокрема результати молекулярно-філогенетичних досліджень, основні з яких процитовані у переліку літератури.

Після назви кожної визнаної родини у списку наводяться роди та кількість видів, які трапляються на території України. Списки видів для багатовидових родів не подаються, оскільки це потребувало би коментарів та синоніміки, що значно збільшить обсяг публікації.

У наведеній класифікаційній схемі ми вважаємо за потрібне відобразити номенклатурно рівнозначні та прийнятні варіанти визнання тих чи інших надвидових таксонів, які можуть використовуватися залежно від розуміння обсягу цих таксонів різними авторами. Такі альтернативні таксони подано у квадратних дужках зі знаком «+» перед назвою, подібно до того, як це зроблено у варіантах філогенетичної системи покритонасінних, запропонованих Групою з філогенії покритонасінних – Angiosperm Phylogeny Group (APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009). Неформальні англійські назви груп вміщено у дужках.

Таким чином, якщо у списку наведено Клас *Isoëtopsida* J.H. Schaffn. s.l. (incl. *Selaginellopsida*), а нижче у квадратних дужках – [+ Клас *Isoëtopsida* s. str.] та [+ Клас *Selaginellopsida* A.B. Frank], то це означає, що користувачі запропонованої класифікаційної схеми можуть приймати, на вибір, або клас *Isoëtopsida* у широкому розумінні (включаючи *Selaginellopsida*), або ж визнавати *Isoëtopsida* та *Selaginellopsida* як окремі класи. Те саме стосується і деяких інших вжитих у схемі альтернативних назв. У разі потреби подаються пояснювальні примітки та посилання на відповідні літературні джерела.

Номенклатура та авторство таксонів критично вивірені за спеціальними номенклатурними публікаціями (Доуельд, 2001; Цвелев, 2005; Шмаков, 2001; Chase, Reveal, 2009; Reveal, 1995 — onward; Smith et al., 2006 та ін.).

Згідно із запропонованою класифікаційною схемою вищі спорові рослини флори України належать до 4 відділів, 5 класів, 7 порядків і 19 родин.

ПЛАУНИ (LYCOPODS)

Відділ *Lycopodiophyta* D.H. Scott (incl. *Isoëtophyta* Doweld)

Клас *Lycopodiopsida* Bartl.

Порядок *Lycopodiales* Dumort.

Родина *Lycopodiaceae* P.Beauv. ex Mirbel

Роди: *Lycopodium* L. (2 види), *Lycopodiella* Holub (1 вид, *L. inundata* (L.) Holub), *Diphasiastrum* Holub (5 видів, включаючи 2 гібридогенні; ця група філогенетично близька до *Lycopodium*, або й філогенетично похідна від нього [Wikström, Kenrick, 2000, 2001]).

Родина *Huperziaceae* Rothm.

Рід: *Huperzia* Bernh. ex Schrank & Mart. (1 вид, *H. selago* Bernh. ex Schrank & C.Mart., в Україні, ймовірно, представлений двома підвидами).

Клас *Isoëtopsida* J.H. Schaffn. s.l. (incl. *Selaginellopsida*)

[+ **Клас *Isoëtopsida*** s. str.]

Порядок *Isoëtales* Prantl

Родина *Isoëtaceae* Rchb.

Рід: *Isoëtes* L. (1 вид, *I. lacustris* L.)

[+ **Клас *Selaginellopsida*** A.B. Frank]

Порядок *Selaginellales* Prantl

Родина *Selaginellaceae* Willk.

Роди: *Selaginella* P.Beauv. s. str. (1 вид, *S. selaginoides* (L.) Link), *Lycopodioides* Boehmer ex Ludwig (1 вид, *L. helvetica* (L.) Kuntze = *Selaginella helvetica* (L.) Spring; часто включають до *Selaginella* s. l.).

ПСИЛОТИ та ОФІОГЛОСОІДНІ ПАПОРОТИ (WISK FERNS and OPHIOGLOSSOID FERNS)

Відділ *Psilotophyta* Heintze (incl. *Ophioglossophyta* Bek.)

Клас *Psilotopsida* D.H. Scott

Порядок *Psilotales* Prantl (в Україні не представлений; охоплює роди *Psilotum* Sw. і *Tmesipteris* Bernh.)

Клас *Ophioglossopsida* Thomé

Порядок *Ophioglossales* Link

Родина *Ophioglossaceae* Martynov s.l.

[+ **Родина** *Ophioglossaceae* s.str.]

Рід: *Ophioglossum* L. (1 вид, *O. vulgare* L.)

[+ **Родина** *Botrychiaceae* Horan.]

Рід: *Botrychium* Swartz (4 види)

ХВОЩІ (HORSETAILS)

Відділ *Equisetophyta* D.H. Scott

Клас *Equisetopsida* C. Agardh (*Sphenopsida*)

Порядок *Equisetales* DC. ex Bercht. & J. Presl

Родина *Equisetaceae* Michx. ex DC.

Рід: *Equisetum* L. (9 видів та декілька гібридів)

Відділ *Polypodiophyta* Cronquist, Takht. & Zimmerm. (*Pteridophyta* Schimp., *Filicinae*)

МАРАТІЄВІ ПАПОРОТИ (MARATTIROID FERNS)

Клас *Marattiopsida* Doweld

Порядок *Marattiales* Link (в Україні не представлений)

ЛЕПТОСПОРАНГІАТНІ ПАПОРОТИ, ЛЕПТОСПОРАНГІАТИ (LEPTOSPORANGIATE FERNS, LEPTOSPORANGIATES)

Клас *Polypodiopsida* Cronquist, Takht. & Zimmerm. (incl. *Osmundopsida* Doweld, *Hymenophyllopsida* Doweld, *Gleicheniopsida* Doweld, *Salviniopsida* Kamelin & Schmakov 2005 [Tzvelev, 2005, nom. superfl.]; *Marsileopsida* Trevis. [Tzvelev, 2005, nom. superfl.]

Порядок *Osmundales* Link (в Україні не представлений)

Порядок *Hymenophyllales* A.V. Frank (в Україні не представлений)

Порядок *Gleicheniales* Link (в Україні не представлений)

Порядок *Schizaeales* Schimp. (в Україні не представлений)

СПРАВЖНІ ЛЕПТОСПОРАНГІАТНІ ПАПОРОТИ, або СПРАВЖНІ ЛЕПТОСПОРАНГІАТИ (CORE LEPTOSPORANGIATE FERNS, or CORE LEPTOSPORANGIATES)

Порядок *Salviniales* Link (incl. підклас *Salviniidae* Pichi Sermolli & Reveal; підклас *Marsileidae* Takht.; порядок *Marsileales* Schaffn.)

[+ **Порядок** *Salviniales* s. str.]

Родина *Salviniaceae* Martynov s. l. (incl. *Azollaceae*)

[+ **Родина** *Salviniaceae* s. str.]

Рід: *Salvinia* Seguiet (1 вид, *S. natans* (L.) All.)

[+ **Родина** *Azollaceae* Wettst.]

Рід: *Azolla* Lam. (2 види, адвентивні)

[+ **Порядок** *Marsileales* Schaffn.]

Родина *Marsileaceae* Mirb. s. l. (incl. *Pilulariaceae*)

[+ **Родина** *Marsileaceae* s. str.]

Рід: *Marsilea* (1 вид, *M. quadrifolia* L.)

[+ **Родина** *Pilulariaceae* Mirb. ex DC.]

Рід: *Pilularia* L. (1 вид, *P. globulifera* L.)

Порядок *Cyatheales* A.B. Frank (в Україні не представлений)

Порядок *Polypodiales* Link

Родина *Dennstaedtiaceae* Lotsy s. l.

[+ **Родина** *Dennstaedtiaceae* s. str.] (в Україні не представлена)

[+ **Родина** *Hypolepidaceae* Pichi Sermolli]

Рід: *Pteridium* Gled. ex Scop. (1 вид, *P. aquilinum* (L.) Kuhn, з 2 – 3 під-видами, або 2 – 3 окремі види)

Родина *Pteridaceae* E.D.M. Kirchn. s. l. (incl. *Adiantaceae*, *Hemionitidaceae*, *Sinopteridaceae*, etc.)

[+ **Родина** *Pteridaceae* s. s. = *Pteridaceae* subfam. *Pteridoideae*]

Роди: *Pteris* L. (1 вид, *P. cretica* L., наводився для Криму, тепер, очевидно, зник), *Anogramma* Link (1 вид у Криму, *A. leptophylla* (L.) Link).

[+ **Родина** *Adiantaceae* Newman = *Pteridaceae* subfam. *Adiantoideae*]

Рід: *Adiantum* L. (1 вид у Криму, *A. capillus-veneris* L.)

[+ **Родина** *Sinopteridaceae* Koidz. s. str. = *Pteridaceae* subfam. *Cheilan-thoideae*]

Роди: *Cheilanthes* Sw. (2 види у Криму), *Notholaena* R. Br. (1 вид у Криму, *N. marantae* (L.) Desv.)

Родина *Cystopteridaceae* Schmakov

Роди: *Cystopteris* Bernh. (incl. *Rhizomatopteris* A. P. Khokhr.; 4 види; *C. fragilis* (L.) Bernh. досить поширений в Україні, інші 3 види — лише у Карпатах), *Gymnocarpium* Newman (2 види та 1 сумнівний гібрид)

Родина *Aspleniaceae* Newman

Роди: *Asplenium* L. s. str. (близько 9 видів; цей рід часто розглядають у широкому розумінні і приєднують до нього інші сегрегатні роди, включно з двома наведеними нижче), *Ceterach* Willd. (1 вид у Криму, *C. officinarum* DC. = *Asplenium ceterach* L.), *Phyllitis* Hill (1 вид, *P. scolopendrium* (L.) Newm. = *Asplenium scolopendrium* L.).

Родина *Thelypteridaceae* Pichi Sermolli

Роди: *Thelypteris* Schmidel s. str. (1 вид, *T. palustris* Schott), *Oreopteris* Holub (1 вид, *O. limbosperma* (Bellardi ex All.) Holub; можливо, цей вид варто розглядати у складі роду *Thelypteris* як *T. limbosperma* (Bellardi ex All.) H. P. Fuchs), *Phegopteris* (C.Presl) Fée (1 вид, *P. connectilis* (Michx.) Watt).

Родина *Woodsiaceae* Herter

Рід: *Woodsia* R. Br. (2 види)

Родина *Athyriaceae* Alston

Рід: *Athyrium* Roth (2 види)

Родина *Blechnaceae* Newm.

Роди: *Blechnum* L. (1 вид, *B. spicant* (L.) Roth)

Родина *Onocleaceae* Pichi Sermolli

Рід: *Matteuccia* Tod. (1 вид, *M. struthiopteris* (L.) Tod.)

Родина *Dryopteridaceae* Herter, nom. cons. (*Aspidiaceae* Burnett, nom. illeg.)

Роди: *Dryopteris* Adans, nom. cons. (8 видів та принаймні 3 гібриди, див. Цвелев, 2003), *Polystichum* Roth (4 види та 2 сумнівних гібриди)

Родина *Polypodiaceae* J. Presl

Рід: *Polypodium* L. (2 види та 1 гібрид)

1. Антонов А.С. Геномика и геносистематика // Природа. — 1996. — № 6. — С. 19–26.
2. Антонов А.С. Основы геносистематики высших растений. — М.: МАИК «Наука/Интерпериодика», 2000. — 136 с.
3. Бобров А.Е. О семействах папоротникообразных флоры СССР // Ботан. журн. — 1972. — 52, № 1. — С. 124–127.
4. Доуэльд А.Б. Prosyllabus Tracheophytorum. Опыт системы сосудистых растений (Tracheophyta). — М.: ГЕОС, 2001. — lxxx + 110 с.
5. Цвелев Н.Н. О роде *Dryopteris* Adans. (*Dryopteridaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высших растений. — 2003. — Т. 35. — С. 7–20.
6. Цвелев Н.Н. Краткий конспект сосудистых споровых растений Восточной Европы // Новости систематики высших растений. — 2005. — Т. 37. — С. 7–32.
7. Цвелев Н.Н. О видах орляка (*Pteridium* Gled. ex Scop., *Hypolepidaceae*) в России // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 2010. — 115, вып. 4. — С. 73–76.
8. Шмаков А.И. Определитель папоротников России. — Барнаул: Изд-во АГУ, 1999. — 108 с.
9. Шмаков А.И. Конспект папоротников России (Synopsis of the ferns of Russia) // Turczaninowia. — 2001. — 4(1–2). — С. 36–72.
10. APG. An ordinal classification for the families of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1998. — 85. — P. 531–553.
11. APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linnean Soc. — 2003. — 141. — P. 399–436.
12. APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // Bot. J. Linnean Soc. — 2009. — 161. — P. 105–121.
13. Cantino P.D., de Queiroz K. PhyloCode: a Phylogenetic Code of Biological Nomenclature. Version 3a. Website: <http://www.phylocode.org>. Revised June 16, 2006.
14. Cantino P.D., Doyle J.A., Graham S.W., Judd W.S., Olmstead R.G., Soltis D.E., Soltis P.S., Donoghue M.J. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta // Taxon. — 2007. — 56(3). — P. 822–846 (abbreviated printed version). — E1–E44 (expanded electronic version).
15. Carlquist S., Schneider E. L. Vessels in ferns: structural, ecological, and evolutionary significance // Amer. J. Bot. — 2001. — 88. — P. 1–13.
16. Chase M.W., Reveal J.L. A phylogenetic classification of the land plants to accompany APG III // Bot. J. Linnean Soc. — 2009. — 161. — P. 122–127.
17. Des Marais D.L., Smith A.R., Britton D.M., Pryer K.M. Phylogenetic relationships and evolution of extant horsetails, *Equisetum*, based on chloroplast DNA sequence data (*rbcL* and *trnL-F*) // Intl. J. Plant Sci. — 2003. — 164(5). — P. 737–751.
18. Doyle J. A. Phylogeny of vascular plants // Annual Review of Ecology and Systematics. — 1998. — 29. — P. 567–599.

19. *Gastony G.J., Rollo D.R.* Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (*Pteridaceae: Cheilanthes*) inferred from *rbcL* nucleotide sequences // *Amer. Fern J.* – 1995. – **85**. – P. 341–360.
20. *Gastony G.J., Ungerer M.C.* Molecular systematics and a revised taxonomy of the onocleoid ferns (*Dryopteridaceae: Onocleae*) // *Amer. J. Bot.* – 1997. – **84**. – P. 840–849.
21. *Guillon J.-M.* Phylogeny of horsetails (*Equisetum*) based on the chloroplast *rps4* gene and adjacent noncoding sequences // *Syst. Bot.* – 2004. – **29**(2). – P. 251–259.
22. *Hasebe M., Omori T., Nakazawa M., Sano T., Kato M., Iwatsuki K.* *rbcL* gene sequences provide evidence for the evolutionary lineages of leptosporangiate ferns // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1994. – **91**. – P. 5730–5734.
23. *Hasebe M., Wolf P.G., Pryer K.M., Ueda K., Ito M., Sano R., Gastony G.J., Yokoyama J., Manhart J.R., Murakami N., Crane E.H., Haufler C.H., Hauk W.D.* Fern phylogeny based on *rbcL* nucleotide sequences // *Amer. Fern J.* – 1995. – **85**. – P. 134–181.
24. *Hauk W.D., Parks C.R., Chase M.W.* Phylogenetic studies of *Ophioglossaceae*: evidence from *rbcL* and *trnL-F* plastid DNA sequences and morphology // *Mol. Phylog. Evol.* – 2003. – **28**. – P. 131–151.
25. *Hoogland R.D., Reveal J.L.* Index nominum familiarum plantarum vascularium // *Bot. Rev.* – 2005. – **71**. – P. 1–291.
26. *Judd W.S., Campbell C.S., Kellogg E.A., Stevens P.F., Donoghue M.J.* Plant systematics: a phylogenetic approach. 2nd ed. – Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, Inc., 2002. – xvi + 576 p.
27. *Kenrick P., Crane P.R.* The origin and early evolution of land plants // *Nature.* – 1997. – **389**. – P. 33–39.
28. *Korall P., Pryer K.M., Metzgar J.S., Schneider H., Conant D.S.* Tree ferns: monophyletic groups and their relationships as revealed by four protein-coding plastid loci // *Mol. Phylog. Evol.* – 2006. – **39**(3). – P. 830–845.
29. *Kranz H.D., Huss V.A.R.* Molecular evolution of pteridophytes and their relationship to seed plants: evidence from complete 18S rRNA gene sequences // *Plant Syst. Evol.* – 1996. – **202** (1–2). – P. 1–11.
30. *Li C.-X., Lu S.-G.* Phylogenetic analysis of *Dryopteridaceae* based on chloroplast *rbcL* sequences // *Acta Phytotax. Sin.* – 2006. – **44**. – P. 503–515.
31. *Little D.P., Barrington D.S.* Major evolutionary events in the origin and diversification of the fern genus *Polystichum* (*Dryopteridaceae*) // *Amer. J. Bot.* – 2003. – **90**(3). – P. 508–514.
32. *Metzgar J.S., Schneider H., Pryer K.M.* Phylogeny and divergence time estimates for the fern genus *Azolla* (*Salvinaceae*) // *Intl. J. Pl. Sci.* – 2007. – **168**. – P. 1045–1053.
33. *Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M.* Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. – Kiev, 1999. – 345 p.
34. *Nagalingum N.S., Schneider H., Pryer K.M.* Molecular phylogenetic relationships and morphological evolution in the heterosporous fern genus *Marsilea* // *Syst. Bot.* – 2007. – **32**. – P. 16–25.
35. *Obermayer R., Leitch I. J., Hanson L., Bennet M. D.* Nuclear DNA C-values in 30 species double the familial representation in pteridophytes // *Ann. Bot.* – 2002. – **90**. – P. 209–217.
36. *Pryer K.M.* Phylogeny of marsileaceous ferns and relationships of the fossil *Hydropteris pinnata* reconsidered // *Intl. J. Plant Sci.* – 1999. – **160**(5). – P. 931–954.
37. *Pryer K.M., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R., Wolf P.G., Hunt J.S., Sipes S.D.* Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants // *Nature.* – 2001. – **409**. – P. 618–622.
38. *Pryer K.M., Schuettpelz E., Wolf P. G., Schneider H., Smith A.R., Cranfill R.* Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on early leptosporangiate lineages // *Amer. J. Bot.* – 2004. – **91**. – P. 1582–1598.
39. *Pryer K. M., Smith A. R., Skog J. E.* Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and *rbcL* sequences // *Amer. Fern J.* – 1995. – **85**. – P. 205–282.
40. *Pryer K. M., Smith A. R., Hunt J. S., Dubuisson J.-Y.* RBCL data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (*Filicopsida: Hymenophyllaceae*) // *Amer. J. Bot.* – 2001. – **88**(6). – P. 1118–1130.

41. Qiu Y.-L., Palmer J.D. Phylogeny of early land plants: insights from genes and genomes // Trends in Plant Science. – 1999. – **4**(1). – P. 26–30.
42. Reid J.D., Plunkett G.M., Peters G.A. Phylogenetic relationships in the heterosporous fern genus *Azolla* (*Azollaceae*) based on DNA sequence data from three noncoding regions // Intl. J. Pl. Sci. – 2006. – **167**. – P. 529–538.
43. Reveal J.L. Index Nominum Supragenericorum Plantarum Vascularium / International Association for Plant Taxonomy & Norton–Brown Herbarium at the University of Maryland. 1995–onward. <http://www.life.umd.edu/emeritus/reveal/pbio/WWW/supragen.html>.
44. Schneider H., Schuettpelz E., Pryer K.M., Cranfill R., Magallón S., Lupia R. Ferns diversified in the shadow of angiosperms // Nature. – 2004. – **428**. – P. 553–557.
45. Schneider H., Russell S.J., Cox C.J., Bakker F., Henderson S., Rumsey F., Barrett J., Gibby M., Vogel J. C. Chloroplast phylogeny of asplenoid ferns based on *rbcL* and *rnL-F* spacer sequences (*Polypodiidae*, *Aspleniaceae*) and its implications for biogeography // Syst. Bot. – 2004. – **29**(2). – P. 260–274.
46. Schneckenburger S. Systematics of the Pteridophytes // Progress in Botany. – 2003. – **64**. – P. 324–346.
47. Schuettpelz E., Korall P., Pryer K.M. Plastid *atpA* data provide improved support for deep relationships among ferns // Taxon. – 2006. – **55**. – P. 897–906.
48. Schuettpelz E., Pryer K.M. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes // Taxon. – 2007. – **56**(4). – P. 1037–1050.
49. Smith A. R., Pryer K.M., Schuettpelz E., Korall P., Schneider H., Wolf P.G. A classification for extant ferns // Taxon. – 2006. – **55**(3). – P. 705–731.
50. Soltis D.E., Soltis P.S. Contribution of plant molecular systematics to studies of molecular evolution // Plant Molecular Biology. – 2000. – **42**. – P. 45–75.
51. Soltis P.S., Soltis D.E. Molecular systematics: assembling and using the Tree of Life // Taxon. – 2001. – **50**. – P. 341–355.
52. Soltis D.E., Soltis P.S. The role of phylogenetics in comparative genetics // Plant Physiology. – 2003. – **132**. – P. 1790–1800.
53. Sun B.-Y., Kim M.H., Kim C.H., Park C.-W. *Mankyua* (*Ophioglossaceae*): a new fern genus from Cheju Island, Korea // Taxon. – 2001. – **50**. – P. 1019–1024.
54. Sytsma K.J., Hahn W.J. Molecular systematics: 1997–1999 // Progress in Botany. – 2001. – **62**. – P. 307–339.
55. Thomson J.A. Morphological and genomic diversity in the genus *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Ann. Bot. – 2000. – **85** (Suppl. B). – P. 77–99.
56. Thomson J. A. Towards a taxonomic revision of *Pteridium* (*Dennstaedtiaceae*) // Telopea. – 2004. – **10**(4). – P. 793–803.
57. Thomson J. A., Chikuni A.C., McMaster C.S. The taxonomic status and relationships of bracken ferns (*Pteridium*: *Dennstaedtiaceae*) from sub-Saharan Africa // Bot. J. Linnean Soc. – 2005. – **148**. – P. 311–321.
58. Wikström N., Kenrick P. Relationships of *Lycopodium* and *Lycopodiella* based on combined plastid *rbcL* gene and *trnL* intron sequence data // Syst. Bot. – 2000. – **25**(3). – P. 495–510.
59. Wikström N., Kenrick P. Evolution of *Lycopodiaceae* (*Lycopsidea*): estimating divergence times from *rbcL* gene sequences by use of nonparametric rate smoothing // Mol. Phylog. Evol. – 2001. – **19**(2). – P. 177–186.
60. Wolf P. G., Soltis P.S., Soltis D.E. Phylogenetic relationships of dennstaedtioid ferns: evidence from *rbcL* sequences // Mol. Phylog. Evol. – 1994. – **3**(4). – P. 383–392.

С. Л. Мосякин, О. В. Тыщенко

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, г. Киев
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко

ПРАГМАТИЧЕСКАЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ СПОРОВЫХ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ФЛОРЫ УКРАИНЫ

Предложен вариант прагматической классификационной схемы споровых сосудистых растений флоры Украины в составе 4 отделов (*Lycopodiophyta*, *Psilotophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*), 5 классов (*Lycopodiopsida*, *Isoëtopsida*, *Ophioglossopsida*, *Equisetopsida*, *Polypodiopsida*), 7 порядков и 19 семейств. Для каждого семейства приведены роды и количество видов, которые представлены на территории Украины. Схема учитывает современную интерпретацию морфологических и молекулярно-филогенетических данных о филогении споровых растений, традиции украинской и российской систематики и включает ряд пересмотров места и объема отдельных таксонов. Схему предлагается использовать в новом издании «Флоры Украины», а также в отечественных учебниках и учебных пособиях.

Ключевые слова: филогения, система, сосудистые растения, *Lycopodiophyta*, *Psilotophyta*, *Equisetophyta*, *Pteridophyta*, флора, Украина

S. L. Mosyakin, O. V. Tyshchenko

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv
Taras Shevchenko National University of Kyiv

A PRAGMATIC PHYLOGENETIC CLASSIFICATION OF VASCULAR CRYPTOGAMIC PLANTS OF THE FLORA OF UKRAINE

A variant of a pragmatic classification scheme is proposed for vascular cryptogamic plants of the flora of Ukraine. The scheme includes 4 divisions (*Lycopodiophyta*, *Psilotophyta*, *Equisetophyta*, *Polypodiophyta*), 5 classes (*Lycopodiopsida*, *Isoëtopsida*, *Ophioglossopsida*, *Equisetopsida*, *Polypodiopsida*), 7 orders and 19 families. For each family, genera occurring in Ukraine are listed, with the number of species indicated for each genus. The classification scheme is based on modern interpretation of morphological and molecular phylogenetic data on vascular cryptogamic plants, takes into consideration traditions of Ukrainian and Russian taxonomic schools, and includes some adjustments of positions and circumscriptions of some taxa. This classification is proposed to be used in the new edition of the Flora of Ukraine, as well as in new Ukrainian manuals and reference books.

Key words: филогения, система, судинні рослини, *Lycopodiophyta*, *Psilotophyta*, *Equisetophyta*, *Pteridophyta*, флора, Україна