

ОГЛЯДИ

УДК 575.8: 561.5/.9: 582. 681.81

М. М. БАРНА, Л. С. БАРНА

Тернопільський національний педагогічний університет імені Володимира Гнатюка
вул. Максима Кривоноса, 2, Тернопіль, 46027

ФІЛОГЕНІЯ, ЕВОЛЮЦІЯ ТА МІСЦЕ РОДИНИ *SALICACEAE* MIRB. В СИСТЕМІ КВІТКОВІ РОСЛИНИ (MAGNOLIOPHYTA)

На сучасному етапі розвитку ботанічної науки вивчення історії рослинного світу, з'ясування шляхів еволюції рослинних форм і родинних зв'язків між окремими групами рослинних організмів неможливе без наук синтезуючого характеру, зокрема без аналізу та співставлення даних різних методів дослідження. Результати різних методів дослідження необхідні для вирішення такої важливої проблеми сучасної ботаніки, як створення філогенетичної системи рослинного світу і, в першу чергу, системи Квіткових рослин. У зв'язку з цим зростає інтерес учених до філогенетичної систематики [1; 2; 3].

Суттєве значення для вирішення питань систематики і філогенії разом з морфологічним, анатомічним, біохімічним, цитологічним, палеоботанічним, географічним, на думку більшості ембріологів, має порівняльно-ембріологічний метод, який дозволяє встановити найтипівіші риси тотожності та відмінності в процесі формування ембріональних структур [13; 14; 15; 16; 17; 18; 19; 20; 24; 25; 26; 27; 28; 29; 31; 36; 37; 38; 39; 41; 52; 53; 54; 55; 56]. Дійсно, ембріологія рослин, як самостійна галузь ботаніки, надає філогенетичній систематиці велику кількість фактичних даних про закономірності розвитку ембріональних структур, які відображають початкові етапи онтогенезу. Ембріологічні дослідження великої кількості видів різних родин Квіткових рослин дозволили з'ясувати як специфічні ембріологічні ознаки в окремих порядках, родин, родах, так і спільність ембріологічних ознак, характерних для великого відділу рослинного світу — Квіткових рослин (особливості розвитку і будови чоловічого і жіночого гаметофітів, подвійне запліднення тощо). Результати цих досліджень показали важливість ембріологічних ознак Квіткових рослин для з'ясування систематичних взаємовідносин і родинних зв'язків не лише між порядками і родинами, але і між родами і видами в межах окремих родин.

Ключові слова: родина, *Salicaceae*, *Flacourtiaceae*, *Tamaricaceae*, філогенія, еволюція, ембріологія, філогенетична система, цитоембріологічні ознаки, Квіткові рослини

Водночас, незважаючи на успішний розвиток порівняльної ембріології Квіткових рослин за останні десятиліття, сьогодні залишаються недослідженими в ембріологічному відношенні цілий ряд родин і порядків. Необхідні подальші дослідження ембріології різних таксонів Квіткових рослин, у першу чергу, видів малодосліджених в ембріологічному відношенні, великих родин і родин з широкою екологічною пластичністю та спеціалізованих родин, пристосованих до конкретних умов місцезростань. Поглиблене і детальне порівняльне дослідження ембріології родин Квіткових, які займають різне місце в системі, без сумніву дали би новий і цінний матеріал для подальшої розробки еволюційної ембріології рослин, зокрема для виявлення критерію примітивності або прогресивності (спеціалізації) багатьох

ембріологічних ознак, філогенетична оцінка яких до сьогоденного часу залишається дискусійною [16; 17; 45].

Велику роль у становленні еволюційної теорії та побудови філогенетичної системи рослинного світу відігравали та відіграють порівняльно-морфологічні та ембріологічні дослідження представників різних родин і порядків. Значний інтерес для ботаніків у цьому зв'язку становить своєрідна в морфологічному та екологічному відношеннях велика родина Вербові (*Salicaceae* Mirb.), оскільки до сьогоденного часу остаточно не з'ясоване її місце в системі Квіткових рослин і дискусійним залишається питання щодо її родинних зв'язків і її походження.

Ми, як і інші дослідники [14; 17; 18; 24; 27; 28; 41; 49; 52; 54; 55], вважаємо, що цитоембріологічні ознаки, які характеризують ту чи іншу таксономічну групу, мають важливе як філогенетичне, так і систематичне значення і можуть бути використані для з'ясування філогенетичних взаємозв'язків родини *Salicaceae* з іншими родинами та систематичних зв'язків між родами, підродами, секціями та видами цієї родини. Варто зазначити, що досі немає єдиної точки зору щодо місця родини *Salicaceae* в системі покритонасінних.

Зокрема, А. Engler [42] порядкові *Salicales*, до якого належить родина *Salicaceae*, відводить місце на початку своєї системи, розглядаючи його як один з найдревніших порядків дводольних. Такої ж точки зору дотримується R. Wettstein [58], в основу системи якого лягли древні форми з дрібними непоказними переважно вітрозапилуваними квітками без оцвітини або з простою чашечкоподібною оцвітиною, часто зібраними у суцвіття — сережки як, наприклад, у *Salicales*, який віднесений ним до Однопокривних.

Вивчаючи філогенетичні зв'язки *Salicaceae* з іншими родинами дводольних і визначаючи місце цієї родини у філогенетичній системі, А. Л. Тахтаджян [33, с. 220] зазначає: «Родина *Salicaceae* пройшла так далеко шляхом редуції та спеціалізації квітки, що довгий час не можливо було встановити її місце в системі дводольних. Різними авторами і в різний час *Salicaceae* зближувалися з такими далекими від них родинами, як *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Casuarinaceae*, *Juglandaceae*, *Myricaceae*, *Piperaceae*, *Hamamelidaceae* та ін.».

Водночас чимало питань щодо місця родини *Salicaceae* в системі покритонасінних та філогенетичних зв'язків з іншими родинами дводольних залишається не з'ясованими. Деякі автори за будовою гінцея та рядом інших ознак зближують родину *Salicaceae* з *Tamaricaceae* і особливо з *Violaceae* [50].

J. Hutchinson [47] у своїй системі виводить *Salicaceae* від *Rosaceae*. Як справедливо зазначає А. Тахтаджян [35; с. 21]: «Я не зміг прийняти виведення *Salicaceae* від *Rosaceae*, *Primulaceae* від *Gentianaceae*, *Arecaceae* від *Agavales* і багато іншого. Але в системі J. Hutchinson є безперечно також позитивні елементи, в тому числі виведення *Myricales*, *Fagales*, *Juglandales*. *Casuarinales* від *Hamamelidales*».

Розглядаючи походження родини *Salicaceae*, Б. М. Козо-Полянський [15] виводить її з *Tamaricaceae*. Аналогічної точки зору дотримувався Ф. А. Novak [51], надаючи при цьому перевагу таким спільним ознакам, як характер розташування насінних зачатків, спосіб розтріскування коробочки, наявність чубка волосків на насінні та інші. Проте, така близькість *Salicaceae* і *Tamaricaceae*, на думку А. Л. Тахтаджяна [33; 34], є дещо перебільшена.

Зазначимо, що А. Л. Тахтаджян [32-35], не заперечуючи родинних зв'язків *Salicaceae* та *Tamaricaceae* (ці родини, на його думку, походять від порядку *Violales* і, поділяючи погляди Н. Hallier [43], вважає, що родина *Salicaceae* походить від родини *Flacourtiaceae*. Тієї ж думки дотримуються Х Гобі та А. Cronqvist (обидва цит. за: [33]).

У пізнішому варіанті своєї філогенетичної системи А. Л. Тахтаджян [35] вказує, що рорядок *Salicales* дуже близький до *Violales*, особливо до родини *Flacourtiaceae*. Причому зв'язки з *Flacourtiaceae* настільки тісні, що родина *Salicaceae* без особливих труднощів могла би бути включена в *Violales*. Н Hallier [43; 44] зазначає, що родина *Salicaceae* особливо близька до родів *Idesia* і *Itoa* із *Flacourteaceae*. Такої самої точки зору дотримується Х. Гобі (1916, — цит. за: [33]). Дослідження Р. С. Keating [48] з морфології пилкових зерен свідчать про близькість *Salicaceae* і *Flacourtiaceae*. Аналогічні дані щодо близькості *Salicaceae* і

Flacourtiaceae одержав L. Holm [46] на основі проведених ним детальних досліджень з урединології цих родин.

Досить глибокі анатомічні дослідження деревини, проведені М. С. Гзірян [8; 9] підтверджують точку зору багатьох дослідників щодо близькості *Salicaceae* і *Flacourtiaceae*. А. А. Яценко-Хмелевський [38], аналізуючи проведені ним дослідження еволюції деревини пише, що анатомія деревини зовсім не узгоджується з точкою зору, що розглядає найпримітивнішими рослини родин *Casuarinaceae* (Казауринові), *Salicaceae* (Вербові), *Betulaceae* (Березові) і т. д. Усі ці родини мають дуже високоорганізовану деревину, оскільки інакше неможливо уявити собі еволюцію деревини дводольних без врахування примітивності рослин цих родин.

Провівши порівняльний аналіз деревини видів родини *Salicaceae*, Т. Г. Дервіз-Соколова [11] дійшла висновку, що у видів цієї родини наявні як гомогенні, так і гетерогенні серцевинні промені. Гомогенні промені, прогресивніші порівняно з гетерогенними. Перші характерні для всіх видів родів *Populus* і *Chosenia*, а гетерогенні майже для всіх видів роду *Salix*.

Однак, Л. А. Купріянова [22], Л. А. Купріянова і Л. А. Альошина [23] на основі проведених ними детальних палінологічних досліджень, стверджують, що пилокві зерна видів родин *Salicaceae* і *Flacourtiaceae* відмінні, а стосовно філогенетичних зв'язків між порядками *Salicales* і *Tamaricales*, то на основі палінологічних даних доведено, що тісних взаємозв'язків між цими порядками не спостерігається. Палінологічні дані говорять більше про зв'язок порядку *Salicales* з деревними видами порядку *Ranales*, а найбільша подібність за палінологічними ознаками спостерігається з порядком *Hamamelidales*.

Співставивши результати всебічних досліджень щодо близькості родин *Salicaceae* і *Flacourtiaceae*, проведених різними авторами [8; 9; 11; 35; 38; 43; 44; 46; 48], та палінологічних даних, одержаних Л. А. Купріяною [22], Л. А. Купріяною та Л. А. Альошиною [23], вважаємо за доцільне висловити критичні зауваження з цього приводу. На наш погляд, недостатнім можна вважати проведення аналізу родини *Salicaceae* чи порядку *Salicales* стосовно їх філогенетичних зв'язків з іншими родинами чи порядками Квіткових лише на основі однієї групи ознак (наприклад, палінологічних даних). Тим більше, коли на основі одержаних палінологічних даних аргументуються узагальнюючі висновки стосовно родинних зв'язків *Salicaceae* і *Flacourtiaceae*. Тому для одержання достовірних даних щодо місця родини *Salicaceae* в системі Квіткових і встановлення її філогенетичних зв'язків з іншими родинами необхідно використовувати не лише дані однієї групи ознак, якими б повними і достовірними вони не були, а й дані досліджень різних галузей ботанічної науки, зокрема морфології, систематики, палеоботаніки, палінології, анатомії, цитології, урединології, ембріології та ін. [4; 5; 6; 12].

Водночас необхідно зауважити, що до сьогодення залишається також нез'ясованим питання щодо філогенетичних зв'язків родини *Salicaceae* з іншими родинами і порядками групи *Amentiferae*. Саме *Amentiferae*, на думку деяких учених, є систематичною вихідною групою у філогенетичній системі покритонасінних рослин. У зв'язку з цим доцільно, на наш погляд, коротко зупинитися на характеристичні цієї групи та місці в ній родини *Salicaceae*.

Загальними спільними ознаками, на підставі яких учені впродовж багатьох десятиліть об'єднували досить різні порядки в одну систематичну групу, були визнані: однопокривність квіток, малочисельність частин оцвіттини та інші. Саме ці ознаки були визнані R. Wettstein [58] та A. Engler [42] як первинно спрощені, на основі яких вони розташовували *Amentiferae* в своїх системах на початку дводольних, зв'язуючи їх безпосередньо з голонасінними. Не менш значну роль в цьому відіграла зовнішня подібність генеративних органів, що виробилася під впливом такого важливого морфологічного і екологічного чинника як вітрозапилення.

На думку інших учених [40; 43], група *Amentiferae*, або окремі родини, що відносилися до цієї групи, вважалися похідними, відносно молодими і на цій підставі вони розташовували ці родини в своїх системах на досить високих ступенях еволюційного розвитку. З цього приводу не менш актуальним вважається питання походження групи *Amentiferae*, тобто чи вона є єдиною природною групою, чи збірною, штучною. Першої точки зору дотримувалися такі

вчені, як М. І. Кузнецов [21], Н. А. Буш [7], L. Benson [39] та інші. Останній у групу *Amentiferae* об'єднав вісім порядків, вилучивши з неї порядок *Urticales*. А. Takhtajan [57] в надпорядок *Amentiferae* відніс десять порядків, проте порядок *Salicales* він вилучив з нього. В своїй пізнішій праці А. Тахтаджян [35, с. 22] з приводу походження групи *Amentiferae* висловився так: «Що торкається так званих «*Amentiferae*», я розглядаю їх як групу чисто штучну, окремі члени якої мали різне походження. Так, услід за Hallier і Гобі, я виводив *Salicaceae* від предків типу сучасних *Flacourtiaceae-Idesiinae*».

Пізніше було визнано, що група *Amentiferae* є збірною, генетично різномірною, штучною, яка в своєму розвитку пов'язана з багатьма групами покритонасінних, і її розділили на ряд самостійних порядків, що цілком узгоджується з даними морфології та цитоембріології [25; 26; 27; 28; 29].

Л. А. Купріянова [22] відносить до групи *Amentiferae* такі порядки: *Salicales*, *Urticales*, *Batidales*, *Balanopales*, *Eucommiales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Casuarinales*, *Betulales*, *Fagales*, *Garryales*, *Leitneriales*, *Julianiales*, *Rhoipteleales*. На основі проведених нею детальних палінологічних досліджень вона дійшла висновку, що порядки, які віднесені до групи *Amentiferae*, дуже відрізняються між собою і знаходяться на різних еволюційних рівнях. Про це свідчать дані будови спородерми, яка в *Amentiferae* охоплює майже всі типи апертур дводольних, що досить переконливо вказує на відсутність генетичного взаємозв'язку між окремими порядками. Водночас Л. А. Купріянова та Л. А. Альошина [23] зв'язують *Amentiferae* з багатьма порядками дводольних рослин, зокрема з *Hamamelidales*, *Ranales*, *Caryophyllales*, *Euphorbiales*, *Proteales*, *Araliales* і *Sapindales*.

Н. Д. Радзевич [30] у групу *Amentiferae* відніс такі родини: *Salicaceae*, *Myricaceae*, *Julianiaceae*, *Batidaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae* і *Moraceae*. На основі проведеного ним аналізу він дійшов висновку, що пилкові зерна в досліджених родин мають більше відмінних, ніж тотожних ознак. Виходячи з цього, автор висловив думку, що *Amentiferae* радше можна розглядати як збірну, а не природну групу, яка характеризується сукупністю спільних морфологічних ознак пилкових зерен у процесі еволюції цих родин.

Отже, одні автори [22; 30; 39] розглядають порядок *Salicales* Lindley у складі групи *Amentiferae*, інші [57] виключають його з цієї групи, пов'язуючи походження порядку *Salicales* з іншими порядками системи, а деякі дослідники [10; 15; 40] взагалі заперечують існування *Amentiferae* як природної групи покритонасінних.

Необхідно відмітити, що особливої точки зору дотримувався Б. М. Козо-Полянський [15], який розглядав групу *Amentiferae* як спеціалізовану групу рослин, розділивши її на дві своєрідні гілки — *Clausocarpellatae* і *Apertocarpellatae*, в яку він помістив родину *Salicaceae*, розташувавши її досить високо та зв'язавши з родиною *Tamaricaceae*.

Аналізуючи погляди Б. М. Козо-Полянського [15] щодо групи *Amentiferae*, Л. А. Купріянова [22] зазначає, що Б. М. Козо-Полянський одним з перших ботаніків-систематиків на основі співставлення та аналізу великої кількості родин покритонасінних рослин показав, що *Amentiferae* є штучною групою, родини якої він розмістив по всій, розробленій ним, системі покритонасінних.

У системі А. А. Гросгейма [10] всі порядки *Amentiferae* займають один і той самий третій периферійний ступінь концентричної схеми покритонасінних, в якому для них вказані різні зв'язки. Зокрема, порядки *Casuarinales* і *Salicales* виведені з *Anonales* і автор вважає, що порядок *Salicales* явно відособлений від таких порядків як *Juglandales*, *Julianiales*, *Garryales*, *Leitneriales*, *Myricales*, *Fagales* та інших і виділяє цей порядок в особливий генетичний ряд.

Порівнюючи «ембріологічні діаграми» родин *Salicaceae* та *Tamaricaceae*, ми дійшли висновку, що ці родини, хоча й мають низку спільних ознак (пиляк з чотирма мікроспорангіями, секреторний тапетум, зрілі пилкові зерна двоклітинні, анатропний насінний зачаток, насінних зачатків два, багато, порогамія) істотно відрізняються одна від одної за цілою низкою цитоембріологічних ознак, зокрема будовою стінки мікроспорангія, типом утворення мікроспор, кількістю інтегументів насінного зачатка, типом жіночого археспорія, типом зародкового мішка, типом ендосперму та типом ембріогенезу.

Щодо уявлень про філогенетичну близькість родин *Salicaceae* та *Flacourtiaceae*, то цитоембріологічні дані її не заперечують, оскільки між *Salicaceae* і *Flacourtiaceae* існує достатньо велика кількість подібних цитоембріологічних ознак (пиляк з 4 мікроспорангіями, 4-5-шарова стінка мікроспорангія, секреторний тапетум, клітини якого містять від двох до чотирьох ядер, тетраедральні та ізобілатеральні тетради мікроспор, зрілі пилкові зерна двоклітинні, насінних зачатків декілька, або багато, жіночий археспорій одноклітинний, інколи багатоклітинний, зародковий мішок *Polygonum*-типу, злиття полярних ядер відбувається до запліднення, нуклеарний тип ендосперму, стиглий зародок прямий, двосім'ядольний).

В. О. Піддубна-Арнольдї [29], характеризуючи родини покритонасінних рослин за цитоембріологічними ознаками, в тому числі *Salicaceae* і *Tamaricaceae* зазначає, що поряд з наявністю подібних ознак, ці родини суттєво відрізняються одна від одної. В той час, як *Salicaceae* має зародковий мішок *Polygonum*-типу, халазогамію, нуклеарний ендосперм, *Asterad*-тип ембріогенезу, *Tamaricaceae* характеризуються зародковим мішком типу *Frittilaria*, порогагамію, целюлярним ендоспермом, ембріогенезом *Solanad*-типу.

Узагальнюючи висновки А. Л. Тахтаджяна [33] щодо зближення родин *Salicaceae* і *Flacourtiaceae*, В. О. Піддубна-Арнольдї [29]) зазначає, що цитоембріологічні дані багатьох авторів не суперечать цьому, оскільки між *Salicaceae* і *Flacourtiaceae* більше подібних цитоембріологічних ознак, ніж між *Salicaceae* і *Tamaricaceae*. Разом з тим вона висловлює думку, що для остаточного вирішення цього досить складного питання необхідні подальші комплексні дослідження.

Висновки

Проведений нами аналіз філогенетичних систем, літературних даних з морфології, анатомії, палінології та урединології і власних даних з ембріології 21 виду родини *Salicaceae* Mirb. підтверджує існуючу в літературі точку зору, згідно з якою родина *Salicaceae* філогенетично ближче до родини *Flacourtiaceae*, ніж до *Tamaricaceae*. Водночас хочемо зауважити, що ця точка зору хоч і «традиційна», але не загально визнана. Якщо говорити про відношення родини *Salicaceae* до групи *Amentiferae* та про родинні зв'язки з іншими її родинами, то ембріологічні ознаки не підтверджують належність родини *Salicaceae* до цієї групи, тобто групу *Amentiferae* варто розглядати збірною, а не природною.

1. Барна М. М. Ембріологія видів родини *Salicaceae* Mirb. у зв'язку з їх філогенією та еволюцією / М. М. Барна // Укр. ботан. журн. — 1983. — Т. 40, № 2. — С. 30—36, 42.
2. Барна М. М. Філогенетичні взаємозв'язки родини *Salicaceae* Mirb. з іншими родинами покритонасінних / М. М. Барна // Матеріали звітн. наук. конф. викл. і студ. природ. фа-ту Тернопіль. держ. пед. ін-ту за 1991 рік. — Тернопіль, 1993. — С. 7—8.
3. Барна М. М. Філогенія та місце родини *Salicaceae* Mirb. у системі Квіткових рослин / М. М. Барна // Наук. вісн. Ужгород. держ. ун-ту. Сер. біол. — 2000. — № 7. — С. 38—41.
4. Барна Н. Н. Сравнительная эмбриология видов *Salicaceae* в связи с их филогенией и эволюцией / Н. Н. Барна // Труды XII Междунар. ботан. конгр. — Л.: Наука, 1975. — Т. 1. — С. 243.
5. Барна Н. Н. Сравнительная эмбриология видов родов *Salix*, *Populus* и *Chosenia* (*Salicaceae* Mirb.) / Н. Н. Барна // Труды VIII Делегат. съезда Всесоюзн. ботан. о-ва «Актуальные вопросы ботаники в СССР». — Алма-Ата: Наука, 1988. — С. 343—344.
6. Бессчетнов П. П. Морфогенез репродуктивных органов тополей и их место в филогенетической системе / П. П. Бессчетнов, Б. К. Скупченко, В. Б. Скупченко // Вестник с.-х. науки. — 1966. — № 3. — С. 95—99.
7. Буш Н. А. Курс систематики высших растений / Н. А. Буш. — 2-е изд. — М.: ГУИЗ, 1944. — 583 с.
8. Гзырян М. С. Семейство *Salicaceae* и его положение в системе покрытосеменных по данным анатомии древесины: Автореф. дис... д-ра биол. наук: 094 / Ин-т ботан. Арм. ССР. — Ереван, 1952. — 35 с.
9. Гзырян М. С. Внутрисемейственные взаимоотношения у ивовых / М. С. Гзырян // Докл. АН СССР. — 1955. — Т. 105, № 4. — С. 832—834.
10. Гроссгейм А. А. К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений / А. А. Гроссгейм // Сов. ботан. — 1945. — Т. 13, № 1. — С. 3—27.
11. Дервиз-Соколова Т. Г. Возможные пути эволюции в роде *Salix* L. / Т. Г. Дервиз-Соколова // Труды Моск. совещ. по филогении растений. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. — Т. 1. — С. 113—115.

12. Зонова Е. С. К эмбриологии некоторых представителей семейства ивовых (*Salicaceae* Lindl.): Автореф. дис... канд. биол. наук: 094 / Ботан. ин-т им. В.Л.Комарова АН СССР. — Л., 1953. — 16 с.
13. Камелина О. П. Сравнительная эмбриология семейств *Dipsacaceae* и *Morinaceae* / О. П. Камелина. — Л.: Наука, 1980. — 104 с.
14. Камелина О. П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений: Дис... д-ра биол. наук в форме науч. докл.: 03.00.05 / Ин-т ботан. АН УзССР. — Ташкент, 1991. — 80 с.
15. Козо-Полянский Б. М. Введение в филогенетическую систематику высших растений / Б. М. Козо-Полянский. — Воронеж: Природа и культура, 1922. — 167 с.
16. Кордюм Е. Л. Сравнительная эмбриология и цитология видов зонтичных в связи с их филогенией и эволюцией: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 094 / Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова АН СССР. — Л., 1968. — 60 с.
17. Кордюм Е. Л. Значение эмбриологии для решения вопросов систематики и филогении покрытосеменных растений / Е. Л. Кордюм // Проблемы эмбриологии. — Киев: Наук. думка, 1971. — С. 196—216.
18. Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений / Е. Л. Кордюм. — Киев: Наук. думка, 1978. — 220 с.
19. Кордюм Е. Л. Классификация типов мегаспорангия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: В 3 т. / Е. Л. Кордюм. — СПб.: Мир и семья, 1994. — Т. 1: Генеративные органы цветка. — С. 147—150.
20. Кордюм Е. Л. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных / Е. Л. Кордюм, Г. И. Глушенко. — К.: Наук. думка, 1976. — 199 с.
21. Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений / Н. И. Кузнецов. — Л., 1936. — 655 с.
22. Куприянова Л. А. Палинология сережкоцветных (*Amentiferae*) / Л. А. Куприянова. — М.-Л.: Наука, 1965. — 216 с.
23. Куприянова Л. А. Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. *Lamiaceae* – *Zugorphyllaceae* / Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. — Л.: Наука, 1978. — 184 с.
24. Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных: Пер. с англ. / П. Магешвари. — М.: Изд-во иностр. лит., 1954. — 440 с.
25. Поддубная-Арнольди В. А. Значение эмбриологических исследований высших растений для систематики / В. А. Поддубная-Арнольди // Успехи современной биологии. — 1951. — Т. 32, № 3. — С. 352—392.
26. Поддубная-Арнольди В. А. Значение эмбриологических исследований для построения филогенетической системы покрытосеменных растений / В. А. Поддубная-Арнольди // Проблемы ботаники. — 1958. — № 3. — С. 196—247.
27. Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений / В. А. Поддубная-Арнольди. — М.: Наука, 1964. — 482 с.
28. Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений / В. А. Поддубная-Арнольди. — М.: Наука, 1976. — 507 с.
29. Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам / В. А. Поддубная-Арнольди. — М.: Наука, 1982. — 352 с.
30. Радзевич Н. Д. *Salicaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae*, *Moraceae* / Н. Д. Радзевич // Пыльцевой анализ. — М.: Наука, 1950. — С. 203—239.
31. Ситник К. М. Інтеграція ботанічних наук у вирішенні проблем філогенетичної систематики та еволюції рослин / К. М. Ситник, Т. Л. Богданова // Укр. ботан. журн. — 1981. — Т. 38, № 6. — С. 1—8.
32. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. — М.: МОИП, 1948. — 300 с.
33. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. — М.-Л.: Наука, 1966. — 610 с.
34. Тахтаджян А. Л. Происхождение цветковых растений / А. Л. Тахтаджян // Жизнь растений. — М.: Просвещение, 1980. — Т. 5 (1). — С. 103—112.
35. Тахтаджян А. Система магнолиофитов / А. Тахтаджян. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
36. Яковлев М. С. Структура эндосперма и зародыша, как систематический признак / М. С. Яковлев // Морфология и анатомия растений. — М.-Л.: Наука. — 1950. — № 1. — С. 18—36.
37. Яковлев М. С. Гаметогенез, зародышевый мешок и пыльцевое зерно (к проблеме происхождения *Angiospermae*) / М. С. Яковлев // Ботан. журн. — 1974. — Т. 59, № 12. — С. 1721—1727.

38. Яценко–Хмелёвский А. А. Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов / А. А. Яценко–Хмелёвский // Ботан. журн. — 1957. — Т. 43, № 3. — С. 365—380.
39. Benson L. Plant Classification / L. Benson. — Boston, 1957. — 315 p.
40. Bessey C. E. The phylogenetic taxonomy of flowering plants / C. E. Bessey // Ann. Mo. Bot. Gard. — 1915. — Vol. 2. — P. 109—164.
41. Davis G. L. Systematic embryology of angiosperms / G. L. Davis. — New York : Wiley, 1966. — 528 p.
42. Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilie / A. Engler. — 12 Aufl. — Bd 2. Angiospermae. — Berlin : Melchior, 1964. — 547 S.
43. Hallier H. Über Juliania, eine Terebinthaceen – Gattung mit Cupula / H. Hallier // Beih. Bot. Zbl. — 1908. — Т. 23. — S. 81 — 265.
44. Hallier H. Über Phanerogamen von unsicherer oder unrichtiger Stellung / H. Hallier // Meded Rijks – Herb. — 1911. — Bd. 1. — S. 1—41.
45. Hejnowicz A. Anatomia, embriologia i kariologia topoli / A. Hejnowicz // Nasze drzewa leśne. Topole *Populus* L. — Warszawa – Poznań : Państw. Wyd-wo Nauk. — 1973. — Т. 12. — S. 145—183.
46. Holm L. An uredinological approach to some problems in angiosperm taxonomy / L. Holm // Nytt mag. bot. — 1969. — Vol. 16. — P. 147—150.
47. Hutchinson J. The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny / J. Hutchinson. — Oxford, 1959. — 2d ed. Vol. 1. — P. 127—134.
48. Keating R. C. Pollen morphology and relationships of the *Flacourtiaceae* / R. C. Keating // Ann. Missouri Bot. Gard. — 1973. — Vol. 60. — P. 273—305.
49. Mahechwari P. The male gametophyte of angiosperms // Bot. Rew. — 1949. — Vol. 15, № 1. — P. 1 – 75.
50. Netolitzky F. Anatomie der Angiospermen–Samen / F. Netolitzky. — Berlin, 1926. — 364 S.
51. Novák F.A. Vyšší rostliny / F. A. Novák. — Praha, 1961. — 327 s.
52. Rodkiewicz B. Embriologia roślin Kwiatowych / B. Rodkiewicz. — Warszawa : Państw. Wyd-wo Nauk., 1973. — 284 S.
53. Schnarf K. Embriologie der Angiospermen / K. Schnarf. — Berlin : Gebr. Bornträger, 1929. — 417 S.
54. Schnarf K. Vergleichende Embryologie der Angiospermen / K. Schnarf. — Berlin : Gebr. Bornträger, 1931. — 354 S.
55. Schnarf K. Die Bedeutung der embryologischen Forschung für das natürliche System der Pflanzen / K. Schnarf // Biol. generalis. — 1933. — Т. 9, № 2. — S. 271—288.
56. Schnarf K. Studien über den Bau der Pollenkörner der Angiospermen / K. Schnarf // Planta. — 1937. — Т. 27, № 4. — S. 450—465.
57. Takhtajan A. Die Evolution der Angiospermen / A. Takhtajan. — Jena. — 1959. — 460 S.
58. Wettstein R. von. Handbuch der Systematischen Botanik / R. von Wettstein. 4. Aufl. — Leipzig – Wien, 1935. — 914 S.

Н. Н. Барна, Л. С. Барна

Тернопольский национальный педагогический университет имени Владимира Гнатюка

ФИЛОГЕНИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И МЕСТО СЕМЕЙСТВА *SALICACEAE* MIRB. В СИСТЕМЕ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ (MAGNOLIOPHYTA)

Большую роль в создании эволюционной теории и построения филогенетической системы растительного мира имели и продолжают иметь сравнительно-морфологические и эмбриологические исследования представителей разных семейств и порядков. Значительный интерес для ботаников в этой связи составляет своеобразная в морфологическом и экологическом отношениях большое семейство Ивовые (*Salicaceae* Mirb.), поскольку до сегодняшнего дня окончательно не решен вопрос относительно её места в системе Цветковых растений и дискуссионным остается вопрос, касающийся её родственных связей с другими семействами Цветковых и её происхождения.

Мы, как и другие исследователи, считаем, что цитоэмбриологические признаки, которые характеризуют ту или иную таксономическую группу, имеют важное как филогенетическое, так и систематическое значение и могут быть использованы для решения филогенетических взаимосвязей семейства *Salicaceae* с другими семействами и систематическими связями между родами, под родами, секциями и видами этого семейства. Целесообразно отметить, что до настоящего времени нет единой точки зрения относительно места семейства *Salicaceae* в системе Цветковых растений.

Проведенный нами анализ филогенетических систем, литературных данных по морфологии, анатомии, палинологии и урединологии и собственных данных по эмбриологии 21 вида семейства *Salicaceae* Mirb. подтверждает существующую точку зрения, согласно которой семейство *Salicaceae* филогенетически ближе к семейству *Flacourtiaceae*, чем к *Tamaricaceae*. Вместе с этим хотим отметить, что эта точка зрения хоть и «традиционная», но не общепринятая. Если говорить по отношению семейства *Salicaceae* к группе *Amentiferae* и о родственных связях с другими её семействами, то эмбриологические признаки не подтверждают принадлежность семейства *Salicaceae* к этой группе, то есть группу *Amentiferae* целесообразно рассматривать сборной, а не естественной.

Ключевые слова: семейства *Salicaceae*, *Flacourtiaceae*, *Tamaricaceae*, филогения, эволюция, филогенетическая система, цитоэмбриологические признаки, Цветковые растения, эмбриологические исследования

M. M. Barna, L. S. Barna

Ternopil Volodymyr Hnatiuk National Pedagogical University, Ukraine

PHYLOGENETICS, EVOLUTION AND PLACE OF FAMILY *SALICACEAE* MIRB.
IN THE SYSTEM OF FLOWERING PLANTS (*MAGNOLIOPHYTA*)

A great role in the development of the evolutionary theory and the construction of the phylogenetic system of the plant world has been and continues to have comparative morphological and embryological studies of representatives of different families and orders. Of great interest to botanists in this respect is the large family of *Salicaceae* (Mirb.), which is peculiar in morphological and ecological respect, since until now the question of its place in the system of flowering plants (*Magnoliophyta*) has not been finally resolved and the question concerning its kinship with other families Tsvetkov and its origin.

Comparative morphological and embryological studies of species of different families and orders have always played a significant role in the development of evolutionary theory and the establishment of phylogenetic plant taxonomy. In this respect a large and morphologically distinctive Willow Family (*Salicaceae* Mirb.) is of great interest to botanists since until now its place in the system of flowering plants (*Magnoliophyta*) has not been defined and the questions of its kinship with other flowering families and its origin are open for discussion.

We share the views of other researchers and believe that the cytoembryological features characteristic of a particular taxonomic group have both phylogenetic and systematic significance and can be used to establish the phylogenetic relationships of the *Salicaceae* family with other families and the systematic relationships among genera and subgenera, sections and species of this family. It is advisable to note that so far there is no single point of view regarding the place of the *Salicaceae* family in the flowering plant taxonomy.

Our analysis of phylogenetic systems, written resources on morphology, anatomy, palynology, studies on uredinales and data we obtained in the course of the research into the embryology of 21 species of the family *Salicaceae* Mirb. confirms the general view that the family *Salicaceae* is phylogenetically closer to the family *Flacourtiaceae*, than to *Tamaricaceae*. At the same time, it should be noted that though conventional, this point of view is not universally accepted. If to refer the *Salicaceae* family to the *Amentiferae* family and establish its kinship with other families, embryological features do not show such a relationship, that is, the *Amentiferae* group should be considered random (or mixed), rather than a natural one.

Key words: *Salicaceae* family, *Flacourtiaceae*, *Tamaricaceae*, phylogenetics, evolution, phylogenetic system, cytoembryological features, Flowering plants, embryological studies

Рекомендує до друку

Надійшла 11.12.2017

В. В. Грубінко