

НАРИС ІСТОРІЇ ТАКСОНОМІЧНОГО ВИВЧЕННЯ ТРИБИ SILENEAE DC. (CARYOPHYLLACEAE)

В. Мартинюк, Н. Карпенко

Київський національний університет імені Тараса Шевченка
вул. Володимирська, 64/13, Київ 01601, Україна
e-mail: vikamartynuk@ukr.net

У статті представлено критичний огляд робіт зі систематики триби Sileneae DC. (Caryophyllaceae Juss.) західно- і східноєвропейських дослідників в історичному аспекті. На основі фенотипічних даних та молекулярно-філогенетичних реконструкцій охарактеризовано межі триби в розумінні різних авторів. Основна увага акцентується на різному трактуванні кількості родів і, відповідно, їхнього об'єму. Особливо це стосується типового роду *Silene* L., до складу якого деякі автори включають *Oberna* Adans., *Pleconax* Raf., *Otitis* Adans., *Atocion* Adans., *Melandrium* Röhl., *Cucubalus* L. та інші роди. Наведено основні діагностичні морфологічні та каріотипні ознаки, за якими різні автори здійснювали поділ Sileneae на роди. Проведено порівняння класичних систем триби, що базуються на морфологічних ознаках, зі сучасними філогенетичними моно- і мультигенними реконструкціями. За результатами аналізу молекулярно-філогенетичних досліджень охарактеризовано клади "*Viscaria* Bernh. group", "*Lychnis* L. group" та "*Silene* group", розміщення в них родових таксонів, а також розташування *Agrostemma* L. і *Petrocoptis* A. Браун як сестринських гілок до решти таксонів Sileneae.

Ключові слова: Sileneae, систематика, триба, рід, таксон.

Триба Смілкових (Sileneae DC.) є однією з найбільших у родині Caryophyllaceae (після Alsineae та Caryophylleae) і налічує близько 700 видів світової флори [42], з яких в Україні представлено 60 видів [11]. Представники триби розповсюджені переважно в Північній півкулі, хоча ареал деяких видів охоплює Африку, Південну та Північну Америку; як культивари вони трапляються навіть в Австралії [10, 45].

Багато видів мають важливе господарське, декоративне та лікувальне значення [6, 9, 39, 41], деякі активно використовуються як модельні об'єкти для вивчення генетичних механізмів еволюції [17]. Таксони триби характеризуються великою різноманітністю статевих систем (гермафродитизм, одно/дводомність, гінодієція, гіномоноєція, андромоноєція, тримonoєція), еволюція яких активно досліджується [21, 25]. Деякі види мають XX/XY-систему визначення статі, подібну до ссавців. Це призвело до активного вивчення генів цих хромосом [16, 29, 57] і механізму їхнього утворення [37, 58].

Крім репродуктивних систем, таксони триби характеризуються великою різноманітністю життєвих форм, морфологічних характеристик вегетативних і генеративних органів. Різні погляди на значущість цих ознак, недостатня вивченість деяких характеристик таксонів, гетеробатмія та часта гібридизація ускладнюють систематику триби [7, 13, 27, 36].

Так, Карл Лінней у відомій праці «Genera Plantarum» [40] залучав роди, які наразі належать до Sileneae, до двох різних груп: Trygynia (*Drypis* L., *Cucubalus* L., *Silene* L.) та Pentagynia (*Agrostemma* L., *Lychnis* L.), тим самим започаткувавши поділ триби на роди за кількістю стовпчиків маточки. Цю ознаку широко використовували як систематичну, проте навіть перші молекулярно-філогенетичні реконструкції [31] показали, що перехід від 3 до 5 стовпчиків гінецею не є одноразовою еволюційною подією у трибі.

Крім того, роди описані ще у XVIII–XIX ст. М. Адансоном (*Atocion* Adans., *Oberna* Adans., *Otites* Adans.), Е. Фенцлем (*Elisanthe* (Fenzl) Fenzl, *Silenanthe* (Fenzl) Griseb. et Schenk), Й.Ф. Клоцшем (*Carpophora* Klotzsch), К.-С. Рафінеском (*Xamilenis* Rafin., *Ixoca* Rafin., *Ebraxis* Rafin.), Г.Г. Райхенбахом (*Gastrolychnis* (Fenzl) Reichenb.), Г.В. Шоттом, К.Ф. Ньюманом і Т. Кочі (*Polyschemone* Schott, Nym. et Kotschy), упродовж XX ст. залишалися поза увагою переважної більшості систематиків, а представники цих родів наводилися переважно в межах *Silene* [15, 28, 38, 50, 55].

Загалом найбільш дискусійними питаннями систематики триби є кількість родів і, відповідно, їхній об'єм (табл. 1). При цьому східноєвропейські автори, на відміну від західноєвропейських, більш схильні до вужчого розуміння окремих родів, особливо *Silene*. Це досить яскраво простежується наприкінці XX – на початку XXI ст., коли система В. Гройтера [35] налічувала 2 роди, тоді як система М.М. Цвельова – 23 [13].

Триба *Sileneae* була описана О.П. Декандалем [24] у 1824 р. на основі зрослих в циліндричну трубочку чашолистиків, на верхівці 4–5-зубчастих, і включала такі роди: *Gypsophila* L., *Banffya* Baumg., *Dianthus* L., *Saponaria* L., *Cucubalus*, *Silene*, *Lychnis*, *Velesia* L. та *Drypis*. Рід *Drypis* (не представлений у флорі України) розглядався у складі триби багатьма авторами, проте В. Біттріх [19] виділив його в окрему трибу на основі відмінного від решти таксонів триби основного хромосомного числа ($x=15$, а не 12).

А. Браун [20] запропонував поділ *Sileneae* за наявністю анастомозуючих жилок на чашечці, і в його трактуванні триба включала роди *Drypis*, *Cheliaia*, *Agrostemma*, *Coronaria* Guett., *Lychnis*, *Petrocoptis* A. Braun, *Melandrium* Röhl., *Heliosperma* Rchb., *Silene*, *Viscaria* Bernh. та *Cucubalus*. Подібного об'єму триби в подальшому дотримуються інші автори і виключають зі складу триби *Gypsophila*, *Saponaria* та деякі інші роди.

Найбільш подібним до сучасного є систематичний склад триби П. Рорбаха [54]. Його система базується на особливостях будови плоду і включає такі роди: *Agrostemma*, *Petrocoptis*, *Lychnis*, *Viscaria*, *Silene*, *Heliosperma*, *Melandrium*, *Cucubalus* та *Uebelinia* Hochst.

Досить подібною до неї є система Ф. Вільямса [59], розроблена на основі типу плоду, розташування карпел у квітці, способу розкривання коробочки та її внутрішньої будови (наявність перегородок). Проте, на відміну від П. Рорбаха, він виокремлює рід *Coronaria* з *Lychnis* на основі згорнутості пелюсток у квітковій бруньці та рід *Eudianthe* Rchb. – з *Silene* через наявність 5 стовпчиків маточки замість 3.

У середині XX ст. після виходу монографії П. Човдхурі «Studies in the genus *Silene*» [23] в західноєвропейській літературі з'явилася тенденція до «укрупнення» *Silene*. До цього роду П. Човдхурі включив *Eudianthe*, *Heliosperma* та *Melandrium*, а до *Lychnis* – *Viscaria* та *Coronaria*. При побудові своєї системи він використав більше ознак, ніж Ф. Вільямс, додавши до діагностичних ознак на рівні родів характеристики чашечки та поверхні насінини.

В. Гройтер до роду *Silene* включив *Lychnis* і навіть *Cucubalus* з ягодоподібним плодом [35], і в такому об'ємі рід *Silene*, як зазначав М.М. Цвельов [13], «втратив природність».

У Східній Європі спостерігається протилежна тенденція – з роду *Silene* автори виділяють окремі, описані раніше, роди. Б.К. Шишкін [14] включав до триби такі роди: *Silene*, *Lychnis*, *Agrostemma*, *Viscaria*, *Coronaria*, *Melandrium*, *Cucubalus*, *Petrocoma* Rupr. У «Флорі УРСР» М.В. Клоков [5] наводив уже 10 родів: *Agrostemma*, *Coronaria*, *Cucubalus*, *Elisanthe*, *Heliosperma*, *Lychnis*, *Melandrium*, *Silene*, *Otites* та *Viscaria*.

С.С. Іконников розглядав роди у трибі ще вужче, ніж його попередники. Він виокремлював описаний ще Г. Райхенбахом і згодом забутий рід *Coccyanthe* (Reihenb.) Reichenb., зазначаючи, що від найближчих *Coronaria* та *Lychnis* він відрізняється глибоко

Таблиця 1

		Об'єм родів триби Sileneae у класифікаціях різних авторів													
		Західна Європа					Східна Європа								
Рорбах, 1869	Вільямс, 1896	Човдхурі, 1957	Гройгер, 1995	Шишкін, 1936	Клоков, 1952	Цвельов, 2001	Лазьков, 2002								
Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma	Agrostemma
Petrocoptis	Petrocoptis	Petrocoptis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Uebelinia	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Lychnis	Coronaria	Lychnis	Silene	Coronaria	Coronaria	Coronaria	Coronaria	Coronaria	Coronaria	Coronaria	Coronaria	Coronaria	Coronaria	Coronaria	Coronaria
	Lychnis	Lychnis	–	Lychnis	Lychnis	Lychnis	Lychnis	Lychnis	Lychnis	Lychnis	Lychnis	Lychnis	Lychnis	Lychnis	Lychnis
Viscaria	Viscaria	Viscaria	–	Viscaria	Viscaria	Viscaria	Viscaria	Viscaria	Viscaria	Viscaria	Viscaria	Viscaria	Viscaria	Viscaria	Viscaria
Silene	Eudianthe	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Heliosperma	Heliosperma	Silene	Silene	–	Heliosperma	Heliosperma	Heliosperma	Heliosperma	Heliosperma	Heliosperma	Heliosperma	Heliosperma	Heliosperma	Heliosperma	Heliosperma
Silene	Eudianthe	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Silene	–	Silene	Silene	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Melandrium	Melandrium	–	Silene	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Cucubalus	Cucubalus	Cucubalus	Silene	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Silene	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Примітка: «-» – означає, що таксон не розглядається автором

4-роздільною пластинкою пелюстки, привіночком із 2 придатків і змішаним розкриванням коробочки (спочатку зубчиками, потім стулками) [4]. На основі відсутності анастомозуючих жилок чашечки й основного числа хромосом (10, а не 12) він, як і К.С. Рафінеск [50], виділив з *Silene* рід *Pleconax* Raf. [3]. С.С. Іконников також виокремлював з *Silene* описаний у XVIII ст. і пізніше забутий рід *Oberna* (= *Behenantha* (Otth) Schur) [2]. Він виділив навіть окрему підтрибу Schischkinielliinae Ikonn. з одним монотипним родом *Schischkiniella* Steen., який відрізняється від *Silene* s. str. і *Melandrium* нерозкривною однонасінною коробочкою, формою насінини та чітко вираженою дводомністю квіток [3]. С.С. Іконников першим із східноєвропейських авторів вважав доцільним відновлення забутої родової назви *Steris*, описаної ще М. Адансоном, замість *Viscaria* [4].

Монограф роду *Silene* Г.А. Лазьков [7] у межах триби Sileneae розглядає такі роди: *Pleconax*, *Silene* (включаючи *Atocion*, *Minjaevia* Tzvel., *Otites*, *Petrosilene* Fourr., *Oberna*, *Schischkiniella*), *Agrostemma*, *Melandrium*, *Cucubalus*, *Lychnis*, *Gastrolychnis*, *Uebelina*, *Eudianthe*, *Steris*, *Elisanthe*, *Ixoca* (= *Heliosperma*) та *Coronaria*.

Найбільш роздрібненою триба є у праці М.М. Цвельова [13], який для Східної Європи наводить 23 роди. В Україні представлено 16 із них: *Agrostemma*, *Coccyganthe*, *Coronaria*, *Cucubalus*, *Elisanthe*, *Carpophora*, *Silenanthe*, *Ixoca*, *Lychnis*, *Melandrium*, *Oberna*, *Otites*, *Pleconax*, *Silene*, *Viscaria* та *Atocion*. Він, як і С.С. Іконников, підтримував виділення *Pleconax* та *Oberna*. Крім того, М.М. Цвельов вважав доцільним виділяти з *Elisanthe* ще два давно описаних і забутих роди – *Carpophora* та *Silenanthe*. *Carpophora* відрізняється від *Elisanthe* s.str. довгими багатоквітковими тирсоїдними суцвіттями, трикутно-ланцетними зубчиками чашечки, більш розсіченими пелюстками без привіночка та довгими стилодіями майже без сосочків; представників роду *Silenanthe* він виділив на основі наявності потужного каудекса, добре розвиненої прикореневої розетки листків і слабо розвинених стеблових листків, малоквіткового дихазіального суцвіття й чашечки, що помітно розширюється після цвітіння. Також він виокремлює з *Lychnis* новий рід – *Sofianthe* Tzvel., зазначаючи, що він є близьким до групи північноамериканських видів *Silene*, які за габітусом більш подібні до родів *Alsine* L. та *Stellaria* L., але характеризуються 5-зубчастою коробочкою, та які іноді виділяють в окремий рід *Anotites* Greene [33]. Ще одним родом, який описав М. М. Цвельов, є *Minjaevia*, що найбільш близький до *Ixoca*. Аналогічний погляд на систему триби має і М. М. Федорончук [12].

Перші філогенетичні реконструкції, отримані на основі аналізу внутрішніх спейсерів, що транскрибуються (internal transcribed spacers – ITS), кластера ядерних рибосомальних генів, показали, що філогенетичні зв'язки не збігаються з жодною із систем, які базуються на морфологічних ознаках [25, 44].

При встановленні об'єму триби з'ясувалося, що рід *Drypis* розташований далеко за межами триби [44], і це підтверджує правильність виключення його з триби В. Біттріхом [19]. Рід *Agrostemma* на перших філогенетичних реконструкціях розміщується або за межами клади *Silene* (разом з *Saponaria* та *Dianthus*) [25], або є сестринською групою щодо решти видів триби [44]. Проте подальші дослідження із залученням аналізу хлоропластних (матурази K – matK, інтронів гена *rps16*) та мітохондріальних (дев'ятої субодиниці NADH дегідрогенази – *nad9*, третьої субодиниці цитохром оксидази – *cox3* та субодиниць АТФази – *atp1*, *atp9*) послідовностей підтверджують розташування *Agrostemma* як сестринської гілки до решти таксонів Sileneae [30, 43, 56].

Від решти таксонів триби також відділяється монофілетичний ендемічний рід Піренейського півострова *Petrocoptis* [22, 32, 44]. Решта видів на реконструкціях як ядер-

ної (ITS), так і рибосомальної (rps16) послідовностей утворює 3 клади: «*Viscaria group*», «*Lychnis group*» та «*Silene group*» [43, 44].

Viscaria group. Деякі види з *Silene* sect. *Rupifraga* Otth та *Compactae* (Boiss.) Schischk виявилися розташованими за межами клади *Silene* і є сестринською групою до *Viscaria* [27, 31]. Тому ці види виокремлено в рід *Atocion*, що був описаний ще М. Адансоном на основі *Atocion armeria* (L.) Raf. За філогенетичними даними [31], до *Atocion* також входять види, які М.М. Цвельов виділяв у окремий рід *Minjaevia*. Рід *Heliosperma* (= *Ixoca*) помилково наводили як сестринську кладу до *Viscaria* [43-45]. На сьогоднішній день підтверджено монофілетичність роду *Heliosperma*, проте його розташування у трибі не є остаточно з'ясованим: на одних деревах він є сестринським до *Eudianthe*, на інших – до *Viscaria group* та *Lychnis group*, на третіх – до *Petrocoptis*, *Eudianthe* та *Viscaria* [1, 32]. Таким чином, до *Viscaria group* входять два роди – *Atocion* (включаючи *Minjaevia*) та *Viscaria* (= *Steris*).

Lychnis group утворює монофілетичну кладу із досить високою підтримкою і, окрім *Lychnis*, охоплює також роди *Coronaria* та *Coccuganthe* [1, 8, 44]. До цієї клади потрапив ендемічний для тропічної Африки рід *Uebelinia*, хоча традиційно вважалось, що він є ближчим до *Agrostemma* [44]. Усі ці таксони об'єднують у єдиний рід *Lychnis* [45]. *Silene group* є кладою з, як правило, низькою підтримкою і включає всі інші роди триби. Рід *Cucubalus*, який виділявся більшістю авторів через ягодоподібний плід, теж виявився розташованим у межах клади *Silene* [26, 45, 48].

Види, які в Україні та країнах колишнього СРСР традиційно належать до окремого роду *Orites*, розміщуються в межах *Silene* і є близькими до секцій *Siphonomorpha* Otth та *Nanosilene* Otth на одних філогенетичних реконструкціях [25] або до секцій *Nanosilene* і *Paradoxae* Greuter – на інших [34]. Більше того, *Pleconax*, *Ebraxis*, *Xamilenis*, *Elisanthe*, *Silenanthe*, *Schischkiniella*, *Carpophora*, *Oberna*, *Melandrium* та *Polyschemone* також розміщуються всередині клади *Silene* [8, 45–47, 49, 51, 52].

Таким чином, класичні морфологічні системи триби *Sileneae* різних дослідників відрізняються між собою і не збігаються з філогенетичними реконструкціями. У свою чергу, система триби на основі філогенетичних даних залишається не до кінця розробленою. Тому таксономія триби потребує подальших досліджень із комплексним застосуванням додаткових морфологічних і молекулярно-генетичних даних.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Володин И. И., Шадрин Д. М., Пылина Я. И. и др. Молекулярная филогения и хемотаксономия эрдистероидсодержащих растений семейств Caryophyllaceae Juss. и Asteraceae Dumort. // Вестн. биотехнологии. 2013. Т. 9. № 1. С. 21–27.
2. Иконников С. С. Заметки о гвоздичных (Caryophyllaceae), 3 // Новости систематики высш. растений. 1976. Т. 13. С. 113–120.
3. Иконников С. С. Заметки о гвоздичных (Caryophyllaceae), 5 // Новости систематики высш. растений. 1977. Т. 14. С. 74–79.
4. Иконников С. С. Заметки о гвоздичных (Caryophyllaceae), 8 // Новости систематики высш. растений. 1987. Т. 24. С. 79–84.
5. Клоков М. В. Родина гвоздичні – Caryophyllaceae. В: Флора УРСР. К: Вид-во АН УРСР, 1952. Т. 4. С. 421–649.
6. Крылова С. Г., Зуева Е. П., Зибарева Л. Н. и др. Противоязвенная активность экстрактов эрдистероидсодержащих растений родов *Lychnis* и *Silene* семейства Caryophyllaceae // Бюл. эксперим. биол. и медицины. 2014. Т. 158. № 8. С. 190–194.

7. Лазьков Г. А. Род *Silene* L. (Caryophyllaceae) во флоре Евразии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. С.; Пб., 2003. 37 с.
8. Михайлова Ю. В., Крапивская Е. Е., Родионов А. В. Молекулярно-филогенетическое исследование самостоятельности рода *Hamilenis* Raf. в составе трибы Sileneae // Генет. основы эвол. экосистем. 2014. Т. 12. № 4. С. 15–24.0
9. Федорончук М. М., Дідух Я. П. Екофлора України. К.: Фітосоціоцентр, 2001. Т. 3. 496 с.
10. Федорончук М. М. Основні центри походження, філогенетичні зв'язки та історія розвитку Caryophyllaceae на території східної Європи (на прикладі окремих видів) // Чорноморськ. ботан. журнал. 2007. Т. 3. № 1. С. 65–76.
11. Федорончук М. М. Родина *Caryophyllaceae* Juss. у флорі України: систематика, географія, історія розвитку: автореф. дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.05. К., 2006. 46 с.
12. Федорончук М. М. Система родини *Caryophyllaceae* флори України. 2. Підродина *Caryophylloideae* // Укр. ботан. журнал. 2016. Т. 73. №1. С. 33–45.
13. Цвелев Н. Н. О родах трибы Смолевковых (*Sileneae* DC., *Caryophyllaceae*) в Восточной Европе // Новости систематики высш. растений. 2001. Т. 33. С. 90–113.
14. Шишкин Б. К. Колено 1. *Luchnideae* A.Br. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 573–730.
15. Adanson M. Familles des plantes. Brion: chez Vincent, 1764. P. 1. 640 p.
16. Bergero R., Forrest A., Kamau E. et al. Evolutionary strata on the X-chromosomes of the dioecious plant *Silene latifolia*: evidence from new sex-linked genes // Genetics. 2007. Vol. 75. N 4. P. 1945–1954.
17. Bernasconi G., Antovics J., Biera I. et al. *Silene* as a model system in ecology and evolution // Heredity. 2009. Vol. 24. P. 18–28.
18. Bilz M., Kell S.P., Maxted N. et al. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 2011. P. 130.
19. Bittrich V. *Caryophyllaceae*. In: Kubitzki K., Rohwer J. G., Bittrich V. Families and genera of flowering plants, 2. 1993. Berlin. P. 206–236
20. Braun A. Beitrag zur Feststellung natürlicher Gattungen unter den Sileneen. Flora 22. 1843. S. 349–388.
21. Casimiro-Soriguer I., Buide M. L., Narbona E. Diversity of sexual systems within different lineages of the genus *Silene* // AoB Plants. 2015. Vol. 7. P. 21–35.
22. Cires E., Prieto J. A. F. Phylogenetic relationships of *Petrocoptis* A. Braun ex Endl. (*Caryophyllaceae*), a discussed genus from the Iberian Peninsula // J. Plant Res. 2015. Vol. 128. N 2. P. 223–238.
23. Chowdhuri P. K. Studies in the genus *Silene*. 1957. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. Vol. 2. P. 221–278.
24. De Candolle A.P. Prodrromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. Parisiis, 1824. Pars. 1. 746 p.
25. Desfeux C. & Lejeune B. Systematics of Euromediterranean *Silene* (*Caryophyllaceae*): evidence from a phylogenetic analysis using ITS sequences // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris, Ser. 3, Sci. Vie. 319. 1996. P. 351–358.
26. Eglens F., Popp M., Nepokroeff M. et al. The origin and numer of introductions of the Hawaiian endemic *Silene* species (*Caryophyllaceae*) // Am. J. Bot. 2007. Vol. 94. N 2. P. 210–218.
27. Erixon P., Oxelman B. Reticulate or treelike chloroplast DNA evolution in *Sileneae* (*Caryophyllaceae*) // Molec. Phylog. Evol. 2008. N 48. P. 313–325.
28. Fenzl E. Genus *Elisanthe* // Reichenb H.G.L. Der deutsche Botaniker Herbarienbuch. Erklärung des natürlichen Pflancensystems. Dresden; Leipzig, Arnold, 1841. Bd. 45. 240 S.

29. Filatov D.A. Evolutionary history of *Silene latifolia* sex chromosomes revealed by genetic mapping of four genes // *Genetics*. 2005. Vol. 170. P. 975–979.
30. Fior S., Caris P.O., Casazza G. Molecular phylogeny of the Caryophyllaceae (Caryophyllales) inferred from chloroplast matK and nuclear rDNA ITS sequences // *Am. J. Bot.* 2006. Vol. 93. N 3. P. 399–411.
31. Frajman B., Heidari N., Oxelman B. Phylogenetic relationships of *Atocion* and *Viscaria* (Sileneae, Caryophyllaceae) inferred from chloroplast, nuclear ribosomal, and low-copy gene DNA sequences // *Taxon*. 2009. Vol. 58. N 3. P. 811–824.
32. Frajman B., Oxelman B. Reticulate phylogenetics and phytogeographical structure of *Heliosperma* (Sileneae, Caryophyllaceae) inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2007. Vol. 43. P. 140–155.
33. Greene E. L. Genus *Anotites* // Greene E.L. Leaflets of botanical observation and criticism. Washington, D.C., 1905. Vol. 1. P. 97–112.
34. Greenberg A. K., Donoghue M. J. Molecular systematics and character evolution in Caryophyllaceae // *Taxon*. 2011. Vol. 60. N 6. P. 1637–1652.
35. Greuter W. *Silene* (Caryophyllaceae) in Greece: a subgeneric and sectional classification. 1995. *Taxon* 44. P. 543–581.
36. Greuter W. *Silene* // Strid A, Tan K. *Flora Hellenica*. – Königstein: Koeltz Scientific Books, 1997. Vol. 1. P. 239–293.
37. Howell E. C., Armstrong S. J., Filatov D. A. Evolution of neo-sex chromosomes in *Silene diclinis* // *Genetics*. 2009. Vol. 182. N 4. P. 1109–1115.
38. Klotzsch J. F. Die botanischen Ergebnisse der Reise seiner Königl. Hoheit des Prinzen Waldemar zu Preußen in den Jahren 1845 und 1846. 1862. Berlin: Verlag der königl. Geheimen Ober- hofbuchdr. 264 S.
39. Kucukboyaci N., Ozcelic B., Adiguzel N. Fatty-acid compositions of *Silene vulgaris* and *S. cserei* subsp. *aeoniopsis* seeds their antimicrobial activities // *Chemistry of Natural Compounds*. 2010. Vol. 46. N 1. P. 88–91.
40. Linnaeus C. *Genera plantarum*. Ed. 5. Stockholm, 1754. 560 p.
41. Mamadalieva N. Z. Phytoecdysreroids from *Silene* plants: distribution, diversity and biological (antitumour, antibacterial and antioxidant) activities // *Bol. Latinoam. Caribe Plant Med. Aromat.* 2012. Vol. 11. N 6. P. 474–497.
42. Melzheimer V. Caryophyllaceae: *Silene* L. In: *Flora Iranica*. 1988. Vol. 163. P. 341–508.
43. Oxelman B., Liden M., Berglund D. Chloroplast rps16 intron phylogeny of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) // *Pl. Syst. Evol.* 1997. Vol. 206. P. 393–410.
44. Oxelman B., Liden M. Generic boundaries in the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) as inferred from nuclear rDNA sequences // *Taxon*. 1995. Vol. 44. P. 525–542.
45. Oxelman B., Liden M., Rabeler R.K. et al. A revised generic classification of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae) // *Nordic J. Botany*. 2000. Vol. 20. N 6. P. 743–748.
46. Popp M., Erixon P., Egglens F. et al. Origin and evolution of a circumpolar polyploid species complex in *Silene* (Caryophyllaceae) inferred from low copy nuclear RNA polymerase introns, rDNA, and chloroplast DNA // *Systematic Botany*. 2005. Vol. 30. N 2. P. 302–313.
47. Popp M., Oxelman B. Evolution of a RNA polymerase gene family in *Silene* (Caryophyllaceae) – incomplete concerted evolution and topological congruence among paralogues // *Syst. Biol.* 2004. Vol. 53. N 6. P. 914–932.
48. Popp M., Oxelman B. Inferring the history of the polyploid *Silene aegaea* (Caryophyllaceae) using plastid and homoeologous nuclear DNA sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2001. Vol. 20. N 3. P. 474–481.

49. Popp M., Oxelman B. Origin and evolution of North American polyploid *Silene* (Caryophyllaceae) // Am. J. Bot. 2007. Vol. 94. N 3. P. 330–349.
50. Rafinesque-Schmaltz C. S. Auticon Botanikon. Philadelphia, 1840. 50 p.
51. Rautenberg A., Hathaway L., Oxelman B. et al. Geographic and phylogenetic patterns in *Silene* section *Melandrium* (Caryophyllaceae) as inferred from chloroplast and nuclear DNA sequences // Mol. Phylogenet. Evol. 2010. Vol. 57. P. 978–991.
52. Rautenberg A., Sloan D.B., Aldén V. et al. Phylogenetic relationships of *Silene multinervia* and *Silene* section *Conoimorpha* (Caryophyllaceae) // Systematic Botany. 2012. Vol. 37. N 1. P. 226–237.
53. Reichenbach H. G. L. Repertorium herbaria sive nomenclator generum plantarum systematicus // Der deutsche Botaniker. Dresden-Leipzig, 1841. Bd. 1. S. 205.
54. Rohrbach P. Monographie der Gattung *Silene*. 1869. Leipzig. 253 p.
55. Schott H., Nyman C. F., Kotschy Th. Analecta Botanica. Vindobonae, 1854. 64 p.
56. Sloan D. B., Oxelman B., Rautenberg A. et al. Phylogenetic analysis of mitochondrial substitution rate variation in the angiosperm tribe Sileneae // BMC Evol. Biol. 2010. Vol. 9. N 1. P. 50–66.
57. Stilio V. S., Kesseli R. V., Mulcahy D. L. A pseudoautosomal random amplified polymorphic DNA for the sex chromosomes of *Silene dioica* // Genetics. 1998. Vol. 149. P. 2057–2062.
58. Weingartner L. A., Delph L. F. Neo-sex chromosome inheritance across species in *Silene* hybrids // J. Evol. Biol. 2014. Vol. 27. N 7. P. 1491–1499.
59. Williams F. N. A revision of the genus *Silene* L. // J. Linn. Soc., Bot. 1896. Vol. 32. 196 p.

Стаття: надійшла до редакції 31.06.16

доопрацьована 28.11.16

прийнята до друку 29.11.16

THE HISTORY OF TAXONOMIC STUDIES IN THE SILENEAE DC. TRIBE (CARYOPHYLLACEAE): AN OVERVIEW

V. Martynyuk, N. Karpenko

*Taras Shevchenko National University of Kyiv
64/13, Volodymyrska St., Kyiv 01601, Ukraine
e-mail: vikamartynyuk@ukr.net*

The present paper deals with the critical review of Sileneae DC. (Caryophyllaceae Juss.) systematics of the Western and Eastern European researchers in historical perspective. The boundaries of the tribe are characterized on the basis of phenotypic data and molecular phylogenetic reconstructions by various authors. The main emphasis is concerned different treatments of the genera number and their volumes. This is especially true for the type genus *Silene* L., to which some authors include *Oberna* Adans., *Pleconax* Raf., *Otitis* Adans., *Atocion* Adans., *Melandrium* Röhl., *Cucubalus* L. and other genera. The main diagnostic morphological features and karyotype data, which are used by different authors to divide Sileneae into genera, are shown in this article. The comparison of the classical tribe systems, which are based on the morphological traits, with the modern phylogenetic mono- and multigene reconstructions is conducted. According to the results of molecular phylogenetic data analysis, this paper describes the clades “*Viscaria* Bernh. group”, “*Lychnis* L. group” and “*Silene* group”, the arrangement of genus taxa and the placement of *Agrostemma* L. and *Petrocoptis* A. Braun as sister branches to other Sileneae taxa.

Keywords: Sileneae, systematics, tribe, genus, taxon.