

УДК: 581. 14

Грицина М.Р., к.б.н. <sup>©</sup> (hrytsynamr@gmail.com)Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій  
імені С.З. Гжицького

## ПОРІВНЯЛЬНИЙ ОГЛЯД КЛАСИЧНОЇ ТА СУЧАСНОЇ СИСТЕМАТИКИ РОДИНИ *SCROPHULARIACEAE*

У статті проведено порівняльний аналіз класичної, еволюційної систематики покритонасінних рослин, зокрема родини *Scrophulariaceae* R.B.R. з новою молекулярно-філогенетичною системою (APGIII).

**Ключові слова:** *Angiosperm Phylogeny Group (APGII, APGIII), asterids, lamiids, Lamiales, Scrophulariaceae, Veronicaceae, Orobanchaceae, Calceolariaceae, Stilbaceae, Phrymaceae i Linderniaceae, пластидні гени.*

В останні роки в світовій літературі все більшого значення набуває нова молекулярно-філогенетична система покритонасінних рослин, яку називають *Angiosperm Phylogeny Group (APG1,1998, APGII,2003, APGIII,2009 [4,5]*, що суттєво відрізняється від класичних, еволюційних систем. В її основу покладені відомості про послідовність ДНК переважно пластидних генів, різні методи оцінки розходження генів, які визначають подібність окремих клад філогенетичного дерева, побудованого на основі аналізу монофілетичних одиниць. Згідно з APGIII Покритонасінні (*Angiosperma*) включають 457 родин (клад), що відносяться до 45 порядків, які об'єднують у вищі групи: magnoliids, monocots, commelinids, eudicots, core eudicots, rosids i asterids. У групі rosids виділяють дві підгрупи - fabids i malvids, а у групі asterids – lamiids та campanulids. Основними класифікаційними одиницями цій в системі є монофілетичні клади, які утворилися внаслідок молекулярно-систематичного перегляду існуючих родин.

Метою нашої статті є проведення порівняльного аналізу класичної еволюційної системи Бентама, 1876 родини ранникові *Scrophulariaceae* R.B.R взятої за основу у «Флорі УРСР» [1] та молекулярно – філогенетичної APG III [4,5]. Котов М.І. [1] відносить родину *Scrophulariaceae* до порядку *Lamiales* і поділяє її на три підродини на основі квіткового брунькоскладення: *Pseudosolanoideae* Wettst. i *Antirrhinoideae* Wettst. i *Rhinanthoideae* Wettst. Поділ в межах підродин проводиться на основі будови віночка та андроцею. У видів (Дивина (*Verbascum* L.) і Цельзія (*Celsia* L.), триби *Verbasceae* Benth. in D.C. підродини *Pseudosolanoideae* квітки мають віночок колесовидний, майже правильний, в основі зрослий в невелику трубочку, тичинок переважно 5, відхилені, гнізда пилляків злиті, одногніздні.

Підродина *Antirrhinoideae* поділяється на два коліна (*Antirrhineae* Duby) і (*Cheloneae* Benth.), у представників якої в квітці є 4 тичинки, задня відсутня або недорозвинена. Види цимбалярія (*Cymbalaria*), кіксія (*Kickxia*), льонок (*Linaria*),

<sup>©</sup> Грицина М.Р., 2012

ротики (*Antirrhinum*), хеноринум (*Chaenorhinum*), що належать до коліна *Antirrhineae* мають віночок трубчастий або дзвониковидний, при основі з мішковидною випуклістю або із шпорцем. У видів, що належать до другого коліна (*Cheloneae* Benth.): ранник (*Scrophularia*), павловнія (*Paulownia*), додарція (*Dodartia*), авран (*Gratiola*), мулянка (*Limosella*), ліндернія (*Lindernia*) віночок дзвониковидний або трубчастий, пиляки одногнізді.

Підродина *Rhinanthoideae* також поділяється на два коліна. До першого (*Veroniceae* Benth.) відносяться два види вероніка (*Veronica*) і наперстянка (*Digitalis*) з дуже короткою трубочкою віночка, частки його здебільшого розпростерті, дві тичинки відставлені, пиляки тупі, двогнізді або одногнізді. У видів другого коліна (*Euphrasieae* Benth.) віночок двогубий, верхня губа часто шоломовидна, тичинки зближені попарно, гнізда пиляків паралельні, при основі звичайно загострені. Рослини часто півпаразити, зрідка – паразити. Сюди відносять такі види: перестріч (*Melampyrum*), тоція (*Tozzia*), очанка (*Euphrasia*), ортанта (*Orthantha*), кравник (*Odontites*), бартсія (*Bartsia*), дзвінець (*Rhinanthus*), шолудивник (*Pedicularis*), цимбохазма (*Cymbochasma*), петрів хрест (*Lathraea*).

Чисельність складає біля 200 родів і до 3000 видів, поширеніх у теплих і помірних областях всієї земної кулі. У флорі України [1] вона є однією з найбільших і включає 25 родів, які представлені різною кількістю видів. Так, рід *Veronica* об'єднує 47 видів, від 17 до 12 видів нараховують роди *Verbascum*, *Euphrasia*, *Rhinanthus*, *Linaria*, *Scrophularia*, *Melampyrum*, *Pedicularis*, 5-2 видів - *Odontites*, *Digitalis*, *Antirrhinum*, *Chaenorhinum*, інші роди мають лише 1 вид.

Родина ранникові *Scrophulariaceae* в системі APG III, як і в системі Бентама, відноситься до порядку *Lamiales* і входить до складу підгрупи *lamials* найбільшої групи покритонасінних рослин - *asterids*. Незважаючи на те, що родина *Scrophulariaceae* є однією з найчисельніших в порядку *Lamiales*, вона є поліфілетичною та згідно нових молекулярно – генетичних досліджень [15] розпадається на сім монофілетичних груп (клад): *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae*, *Orobanchaceae*, *Calceolariaceae*, *Phrymaceae*, *Linderniaceae*, *Stilbaceae*. Підтвердженням поліморфності родини є набір плейоізоморфних ознак, які часто повторюються як в родині, так і у всьому порядку *Lamiales*.

Першу спробу критичного перегляду родини *Scrophulariaceae* з використанням послідовності ДНК трьох пластидних генів (*rbcL*, *ndhF*, *i rps2*) зробив Olmsted і співавтори [11,12]. В подальших дослідженнях вони [13] використовували *ndhF*, *trnL/F rps16* ДНК послідовності пластид, що є особливо інформативним в *Lamiales*. На основі отриманих даних будували філогенетичне дерево порядку та визначали рівень подібності між окремими його гілками, що представляють клади. Дослідження були спрямовані на визначення філогенетичних відносин в родині *Scrophulariaceae* та порядку *Lamiales* в двох напрямках: встановлення еволюції паразитизму в *Scrophulariaceae* та *Orobanchaceae* [11,12,14] та філогенетичного розміщення окремих клад та надгрупових таксонів, що утворилися після розпаду *Scrophulariaceae*, їх меж та місця в порядку *Lamiales* [11-13]. При цьому звертали також увагу на анатомо-морфологічні особливості будови рослин та попередні класифікації.

Olmsted і співавтори [11-13] дослідивши 39 родів, що представляють 24 триби *Scrophulariaceae* SL разом з представниками 22 родів з 15 інших родин *Lamiales* вперше визнав її розпад на 5 монофілетичних груп (клад): *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae*, *Orobanchaceae*, *Calceolariaceae*, *Stilbaceae*, до яких пізніше додали ще дві - *Phrymaceae* і *Linderniaceae* [15].

Клад *Scrophulariaceae* в основі містить групу scrophs I [11] і утворена, в основному, з африканських, рідше південноамериканських видів. З рослин, що зростають на території України до неї належить два великі роди *Verbascum* з підродини *Pseudosolaneae* та *Scrophularia* (з коліна *Cheloneae* підродини *Antirrhinoideae* [1], які об'єднані в одну трибу *Scrophularieae*. Ці дані підтверджують морфологічна подібність за будовою насіння і його зародка та наявність ідіобластів в листках [9], за якою *Scrophularia* більше схожа до *Verbascum*, ніж до триби *Cheloneae*, в яку вона відноситься за будовою віночка. Молекулярні дослідження з вірогідністю 99 % підтверджують близькість цих двох родів. В останніх дослідженнях [13, 14] було встановлено спорідненість на молекулярному з цією групою роду *Limosella* і виділено його в окрему трибу *Limoselleae*. Глобально поширений рід *Limosella*, представлений невеликими водними рослинами з дрібним насінням, яке розноситься птахами та має одногніздний гінецей з одним насінним зачатком.

Другий клад *Veronicaceae* (група scrophs II [10]) – одна з найбільших ліній порядку *Lamiales* і містить решту непаразитичних видів родини *Scrophulariaceae*. Включає в себе всі або частину триб Бентама, 1876 *Antirrhineae*, *Cheloneae*, *Gratiroleae*, *Digitaleae* і *Veroniceae*, невелику трибу *Angeloneae*, виділену з *Hemimerideae* та малі родини *Callitrichaceae*, *Globulariaceae*, *Hippuridaceae* і *Plantaginaceae* [12]. Всі триби мають широке географічне поширення і різні екологічні умови зростання. Майже всі вони зустрічаються на території України. У відповідності з Міжнародним кодексом ботанічної номенклатури (ICBN), цей клад піднято в ранг родини і названо *Plantaginaceae*. В цілому, підтримка кладу *Veronicaceae* є слабкою і становить 48%, тоді як необхідною умовою дотримання строгих правил цілісності клади є подібність не менше 70%. Проте, подальші дослідження зміцнили цілісність кладу [3,13]. Зупинимося детальніше на характеристиці триб цього кладу.

Триба *Antirrhineae* - одна з найбільших в кладі *Veronicaceae* (22 роди), про монофілетичність якої немає сумнівів [8,12,15]. У флорі України зростає лише по 2 види *Antirrhinum* і *Chaenorhinum*, один вид *Cymbalaria* та 12 видів *Linaria*, які відносяться до цього роду і є спорідненими. Рослини характеризуються зигоморфним віночком часто з виступаючою губою, плодами коробочками та здатністю нагромаджувати іридоїди.

Триба *Cheloneae* підродини *Rhinanthoideae* у флорі України представлена такими родами: *Scrophularia*, *Paulownia*, *Gratiola*, *Limosella* і *Lindernia* [1]. Як виявилося в результаті молекулярно-генетичних досліджень [13,15] вона є штучною і розпадається на окремі триби, які відносяться до різних таксонів. Так, *Scrophularia* зараз об'єднана з родом *Verbascum* у трибу *Scrophularieae* в кладі *Scrophulariaceae*, куди відноситься і рід *Limosella* в рангу окремої триби.

Рід *Gratiola* разом з південно - американським родом *Angelonia* виділені в окремі триби в кладі *Veronicaceae*, а *Lindernia* утворила окрему кладу *Linderniaceae* в порядку *Lamiales*. *Paulownia* - рід великих дерев, що зростає в Східній Азії розміщувався в *Scrophulariaceae* (триба *Cheloneae*), але на основі даних молекулярно-генетичних досліджень його виділяють в окрему родину *Paulowniaceae* [15] в порядку *Lamiales*.

Триба *Digitaleae* в класифікації Бентама, 1876 (*Veroniceae* [1]), яка включає непаразитичні роди *Digitalis* і *Veronica*, що входить в підродину *Rhinanthoideae* також розпалася на одніменні триби, які разом з *Plantaginaceae* утворюють сильно споріднені лінії з дуже високою підтримкою 99% [3,11,13].

Спроби приєднання вітrozапилюваних рослин родини *Plantaginaceae* до *Veroniceae* на основі їх спільного чотиричленого віночка, зменшення кількості тичинок до 4 і морфології насіння були зроблені дуже давно, на початку ХХ століття [7,15]. Цей тісний зв'язок був підтверджений молекулярно - систематичними дослідженнями [3,11-13]. Трибу *Plantagineae* в кладі *Veronicaceae* утворюють роди *Aragoa*, *Littorella* і *Plantago*.

Що стосується самої триби *Veroniceae* в одніменному кладі, роди якої об'єднані в трибу *Digitaleae* в класифікації Бентама (1876) (*Veroniceae* [1], то вона за останніми даними включає 14 родів з яких у флорі України поширений рід *Veronica* з 47 видами.

Таксономічне розташування моногенетичних родин водних рослин *Callitrichaceae* і *Hippuridaceae* з дуже спрощеною будовою генеративних органів, зокрема, квітки (редукованою оцвітиною та 1 тичинкою і маточкою) до останнього часу було проблематичним. Невизначенім був статус родини *Globulariaceae*, яку Cronquist, 1981 [7] запропонував об'єднати за густою архітектурою суцвіть та зменшеннем кількості насінних зачатків з родами, які зараз належать до кладу *Scrophulariaceae*. Проте, як показали останні дослідження [12] *Globularieae* (*Globularia*) знаходиться значно більше до *Plantaginaceae*, *Digitalis*, і *Veronica*, ніж до них. Родини *Globularieae* (*Globularia*), *Callitrichaceae*, *Hippuridaceae* і *Plantaginaceae* зараз розміщені як окремі триби в кладі *Veronicaceae* [11-13,15] і мають сильну молекулярно-генетичну підтримку з *Antirrhinum* (98%).

*Orobanchaceae* клад, який включає триби *Buchnereae*, *Rhinantheae* (*Scrophulariaceae*) та родину *Orobanchaceae* і містить паразитичні та непаразитичні види. Спроби відділення непаразитичних видів від підродини *Rhinanthoideae* зробив ще Белліні, 1907 (цит. за [15]), тоді як паразитичні види цієї підродини об'єднувалися з родиною *Orobanchaceae* на основі їх способу життя [6]. Перша підродина *Scrophularioideae* містила підродини Бентама, 1876 *Pseudosolaneae*, *Antirrhinoideae* і трибу *Digitaleae* (підродини *Rhinanthoideae*). Друга підродина *Rhinanthoideae* міститься триби Бентама *Gerardiaeae* (*Buchnereae*) і *Pedicularieae* (*Rhinantheae*) та родину *Orobanchaceae*. Котов у флорі України [1] напівпаразитичні та паразитичні рослини об'єднані у трибу *Euphrasieae* підродини *Rhinanthoideae*.

Концепція паразитичних рослин, що утворюють природну групу була підтверджена молекулярно - філогенетичними дослідженнями [13,14,15]. Триби, що містять рослини паразити підтримуються на 75 % в *Orobanchaceae* (роди *Orobanche* і *Boschniakia*) і є монофілетичними, тоді як інші дві триби - *Buchnereae* і *Rhinantheae*, утворені напівпаразитами не є монофілетичними.

Паразитичні і непаразитичні види в порядку *Lamiales* не є монофілетичні, а пристосування рослини-паразита і господаря відбувалася рідко, через мутації одного з генів, які відповідають за фотосинтез. Результати молекулярно-генетичних досліджень також не підтвердили перехід напівпаразитів до паразитів [14,15,16]. На основі цих досліджень виділяють 4 клади в групі напівпаразитів та паразитів. Перший клад поширений Африці і Південно-Західній Азії (*Alectra* – *Sopubia*). Другий великий клад складається з таксонів, які є, в основному, зеленими напівпаразитами і поширені в Європі (*Bartsia* - *Melampyrum*). В цьому кладі є паразитичний рід *Lathraea*. Третій клад містить виключно напівпаразити, розповсюджені, в основному, в Північній і Південній Америка (*Castilleja* –*Pedicularis*). Четверта група таксона, що відносяться до *Orobanchaceae* включає паразитичних членів (*Boschniakia*, *Cistanche*, *Conopholis*, *Diphelypaea*, *Epifagus* і *Orobanche*). Існує слабка підтримка монофілії цієї групи заснована на пластидних ДНК і його послідовностей [13,15,16]. На основі найновіших досліджень паразитичні і напівпаразитичні види об'єднують в 16 родин і зовсім відокремлюють від *Scrophulariaceae* [10].

Молекулярно-філогенетична система [3,13,15] виділяє ще кілька нових кладів: *Calceolariaceae*, *Stilbaceae*, *Phrymaceae* і *Linderniaceae*. Так, великий клад *Calceolariaceae*, поширений на території Нового світу, від Мексики до Чилі і розташований близько до кореня порядку *Lamiales*. Клади *Stilbaceae* і *Phrymaceae* поширені переважно в Африці та Аравії. Рід *Linderniaceae* відрізняється від триби *Cheloneae* (*Scrophulariaceae*) SL і на основі молекулярно - систематичних досліджень може буди виділений в клад *Linderniaceae*, що включає роди центри різноманітності яких є в тропічній Африці і Південно-Східній Азії (у тому числі північній Австралії) і групи *Lindernia*.

**Висновки.** Як видно з викладеного матеріалу родина *Scrophulariaceae* є однією з найчисельніших в порядку *Lamiales* і поліфілетичною. На основі проведених молекулярно – генетичних досліджень вона розпадається на сім монофілетичних клад: *Scrophulariaceae*, *Veronicaceae*, *Orobanchaceae*, *Calceolariaceae*, *Stilbaceae*, *Phrymaceae* і *Linderniaceae*, утворених, в основному з членів цієї родини. Окрім того до виділених клад потрапили дрібні родини порядку *Lamiales*, ряд родів відійшло до інших родин, ще інші роди отримали статус самостійних родин, або об'єднані з іншими родами в нові клади. Частина родів, що зростають на території України не були включені в дослідження.

Система APG має ряд недоліків, адже оперуючи лише монофілетичними одиницями вона ігнорує парафілетичні, що спричиняє значні відмінності від еволюційно - морфологічної системи. Тому при побудові нової системи необхідно брати до уваги не лише молекулярно – генетичні дослідження, але й

враховувати морфологічні, екологічні особливості та враховувати принципи еволюційної систематики [2].

### Література

1. Котов М. І. Родина Ранникові (Scrophulariaceae) // Флора УРСР. - К. : Вид. АН УРСР, 1960. – Т. 9. – С. 405-631.
2. Мосякін С.Л. Парадокси сучасної систематики покритонасінних / Матеріали XIII з'їзду Укр. ботан. т-ва (Львів, 19 – 23 вересня 2011 р.). – Львів, 2011. – С. 22.
3. Albach DC, Meudt HM, Oxelman B. Piecing together the “new” Plantaginaceae / Am. J. Bot. – 2005. Vol. 92. – P. 297–315.
4. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II / Botanical Journal of the Linnean Society - 2003. - Vol. 141. – P. 399–436.
5. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III / Botanical Journal of the Linnean Society. – 2009. - Vol. 161. – P. 105–121.
6. Armstrong, J. E., and A. W. Douglas. The ontogenetic basis for corolla aestivation in Scrophulariaceae / Bulletin of the Torrey Botanical Club. - 1989. Vol. 116. – P. 378–389.
7. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. - New York : Columbia University Press, 1981
8. Ghebrehiwet M, Bremer B, Thulin M. Phylogeny of the tribe Antirrhineae (Scrophulariaceae) based on morphological and *ndhF* sequence data / Plant Systematics and Evolution. – 2000. - Vol. 220. – P. 223–239.
9. Lersten NR, Curtis JD. Idioblasts and other unusual internal foliar secretory structures in Scrophulariaceae / Plant Systematics and Evolution. – 2001. - Vol. 227. – P. 63–73.
10. Michael F. Fay, Jonathan R. Bennett, Kingsley W. Dixon, Maarten J. M. Christenhusz. Parasites, their relationships and the disintegration of the Scrophulaceae sensu lato / Curtis's Botanical Magazine. – 2010. – Vol. 26, № 4. – P. 286–313.
11. Olmstead RG, Reeves PA. Evidence for the polyphyly of the Scrophulariaceae based on chloroplast *rbcL* and *ndhF* sequences / Annals of the Missouri Botanical Garden. – 1995. - Vol. 82. P. 176–193.
12. Olmstead RG, dePamphilis CW, Wolfe AD, Young ND, Elisons WJ, Reeves PA. Disintegration of the Scrophulariaceae / Am. J. of Bot. – 2001. - Vol. 88. – P. 348–361.
13. Oxelman B, Kornhall P, Olmstead RG, Bremer B. Further isintegration of the Scrophulariaceae. – 2005.- Taxon 54. – P. 411–425.
14. DePamphilis CW, Young ND, Wolfe A.D Evolution of plastid gene *rps2* in a lineage of hemiparasitic and holoparasitic plants: many losses of photosynthesis and complex patterns of rate variation / Proceedings of the National Academy of Sciences USA. – 1997. - Vol. 94. – P. 7367–7372.

15. David C. Tank, Paul M. Beardsley, Scot. Kelchner and Richard G. Olmstead  
Review of the systematics of Scrophulariaceae s.l. and their current disposition /  
Australian Systematic Botany.- 2006. - Vol. 19. – P. 289–307.

16. Young ND, Steiner KE, dePamphilis CW. The evolution of parasitism in  
Scrophulariaceae / Orobanchaceae: plastid genesequences refute an evolutionary  
transition series / Annals of the Missouri Botanical Garden. - 1999. - Vol. 86, P. 876–  
893.

**Summary**  
**Hrytsyna M.R.**

*Comparative review classical and modern systematics family Scrophulariaceae*

*The article is a comparative analysis of classical evolutionary systematics of  
angiosperms, including family Scrophulariaceae RBR with new molecular  
phylogenetic system (APGIII).*

Рецензент – д.б.н., професор Берко Й.М.