

## МАКРОФИЛОГЕНЕЗ КРАПИВОЦВЕТНЫХ

**А.В. Лазарев**

Белгородский  
государственный  
университет  
Россия, 308015, г.Белгород,  
ул. Победы, 85

e-mail: lazarev@bsu.edu.ru

Кратко рассмотрено содержание некоторых ключевых терминов. Предлагается использовать для обозначения надвидовой эволюции растений термин «фитомакрофилогенез». Динамическая природа филогенеза крапивоцветных может быть отражена путем построения таксоном, кладограмм и филограм. Таксоном отражает горизонтальные связи таксонов и сетчатый характер фитофилогенеза. На кладограмме четко прослеживаются не только степень дивергенции, но и уровень стабилизации таксонов, который зависит от степени их гетероморфности и гомоморфности.

Ключевые слова: Крапивоцветные, филогенез, кладограмма, филограмма, сетчатый фитофилогенез.

---

### 1. Терминология

Прежде чем перейти к изложению содержания вопроса необходимо четко определить значение терминов, используемых в данной работе. Возможный источник недоразумений заключается в двойственности понимания содержания используемых терминов.

Термины «эволюция», «филогенез», «филогения», «систематика», «классификация», «таксономия» к настоящему времени вошли в широкое употребление.

Впервые термин «эволюция» предложил в 1677 году М. Хейл, подразумевая индивидуальное и историческое развитие организмов. Первенство по употреблению этого термина приписывается и Шарлю Бонне, который использовал его в 1762 году (Charles Bonnet, 1720-1793) (по Кейлоу, 1986) [1].

Эволюция (лат. *evolutio* – разворачивание) – процесс непрерывного изменения живых организмов, который сопровождается адаптациями, онтогенетическими дифференцировками. Под этим термином подразумевают события, которые совершались в течение миллиардов лет и продолжают совершаться. В настоящее время твердо установлено, что эволюционные процессы происходят на всех организационных уровнях: молекулярном, клеточном, организменном, популяционном (микроэволюция), видовом, надвидовом (макроэволюция), экосистемном и биосферном. Иногда термин «эволюция» используют и как синоним терминов «филогения», «филогенез». Они очень близки по определению. Так, совершающиеся эволюционные преобразования видов Э. Геккель в 1894 году назвал филогенезом. По Геккелю, филогенез – реально существующий в природе процесс, филогения – наука об этом процессе.

Науку о филогенезе также предлагали называть «филогенетикой» [2, 3], «фитофилогенетикой» [4]. По краткому определению В.А. Красиловой филогения – это «представление о происхождении и чередующихся состояниях группы» [5: 8].

Считается, что первичные эволюционные изменения проявляются на уровне популяций. Поэтому термин «микроэволюция» (совокупность эволюционных процессов, протекающих в популяциях и приводящих к образованию новых видов) был предложен в 1938 году Н.В. Тимофеевым-Ресовским [6]. Затем Дж. Симпсон предложил термин «филогенетическая эволюция» (от греческого *phyle* – род, племя). Здесь подразумевается возникновение единственной, неветвящейся линии в виде непрерывного ряда последовательных во времени популяций, видов. Генофонд биологического вида изменяется как целое, без обособления дочерних видов, то есть не происходит дивергенция, каждая группа является потомком предшествующей и предком последующей [7].



При изоляции отдельных популяций происходит обособление от родительского вида с образованием новых форм. В этом случае происходит возникновение новых видов путем разветвления предковой филогенетической линии на несколько новых. Такой процесс Ч. Дарвин (1859) назвал дивергенцией. Термин «видообразование» употребляют и в широком смысле, включая в него и образование новых видов путем гибридизации (сетчатая эволюция) [9].

Микроэволюционные процессы происходят на наших глазах. Известно, что мутационный процесс протекает спонтанно у всех живых организмов, в том числе и у растений. Мутации могут быть генными, хромосомными, геномными и внеядерными (например, в хромосомах пластид, митохондрий). Началом морфологической эволюции является появление новых признаков и их вариаций. Затем, в результате естественного отбора, промежуточные формы устраняются. Возникают хиатусы (гиатусы) и новые таксоны. Это лишний раз подтверждает тезис И. С. Виноградова о том, что морфологическая эволюция предшествует таксономической дифференциации [10, 11]. По Ч. Дарвину дивергенция имеет несколько форм: дихотомическую (распад материнского вида на два дочерних), радиацию (распад одного вида на несколько), отщепление (предковый вид сохраняется с дочерними, которые отщепляются поочередно).

Макрофилогенез (макроэволюция) – эволюционное развитие таксономических единиц рангом выше вида. Термин «макроэволюция» введен Ю.А. Филипченко в 1927 году [12].

Со временем виды могут разойтись до уровня родов, семейств и более высоких рангов. Макрофилогенез может происходить путем аллогенеза и арогенеза. При аллогенезе происходят адаптации одного и того же масштаба, так называемые идиоадаптации. Это приспособленность к определенной среде обитания. При арогенезе повышается уровень организации организмов в связи с переходом в иную адаптивную зону. Пути макрофилогенеза считаются дивергенция, конвенгерция, параллелизм. Из них основным путем считается дивергенция. Этот исторический процесс расхождения признаков и ведет к образованию новых таксонов. При этом сходство объясняется общностью происхождения, родством. Различия появляются в результате приспособления к условиям среды. На практике проведение границ между параллелизмом и конвергенцией затруднительно, так как все растения связаны близким или далеким родством [13].

Это подтверждается законом гомологических рядов. По мнению Н.И. Вавилова «Дело не только в параллелизме, во внешнем сходстве, а в более глубокой эволюционной сущности сходства наследственной изменчивости у родственных организмов. Всеобщность этого явления, прежде всего, определяется единством эволюционного процесса и происхождения, родством. Наиболее полный параллелизм проходит именно в близких родах или в пределах семейства» [9: 67].

В наших исследованиях мы исходим из концепции И.С. Виноградова о двухэтапности филогенеза. Это этапы морфологической эволюции и таксономической дифференциации. На первом этапе происходит морфологическая эволюция, а на втором – таксономическая дифференциация. Эти этапы сохраняют свою самостоятельность и разделены некоторыми промежутками времени [10]. Как подчеркивает И.С. Виноградов «При исследовании любого процесса возникают два основных вопроса: 1) как он протекает, какие закономерности лежат в его основе и 2) каковы его результаты, к чему приводит этот процесс» [10: 4].

Классификация представляет собой объединение организмов в группы на основании общего происхождения или сходства. Это одна из старейших биологических дисциплин. Однако до сих пор нет единого мнения по основным подходам и методам, применяемым при расположении таксонов в систему. Существует также мнение, что вся систематика сводится только к классификации организмов [14].

Базовой единицей любой классификации являются таксоны. Отсюда возникает и понятие о таксономической системе, так как она строится из таксонов (видов, родов, семейств и т.д.). В этом случае проявляется и другая сторона теории систематики – так называемое таксономическое разнообразие. Здесь оцениваются соотношения между таксонами и через них опосредованно между организмами.

Таксон – это достаточно обособленная группа организмов, связанных родством. Под этим термином подразумевается конкретный биологический объект и, в то же время,



таксономический, систематический ранг, категория. Под таксономическими категориями подразумевают не реальные организмы, а определенный ранг, уровень классификации, ступени иерархии. Они обозначают соподчиненные группы растений, отличающиеся степенью родства. Как уже отмечалось выше, организмы объединяются в эти категории на основании общего происхождения или простого сходства. Сразу же возникает вопрос, какие таксоны следует считать естественными? Объективно ли существование надвидовых таксонов? В настоящее время можно встретить разные мнения по указанному вопросу. Многие ученые полностью отрицают существование в природе надвидовых таксонов или утверждают об объективности их существования [15, 16]. Если считать естественными только особи, в крайнем случае – популяции или вид, тогда теряется всякий смысл необходимости построения филогенетической системы, ибо она будет состоять только из неестественных таксонов. Таксона в смысле целостного организма в природе действительно нет. Однако он как совокупность действительно существующих организмов в природе реален. Поэтому порядок *Urticales* является одной из естественных ветвей филогенетической системы.

Как видно из нашего обзора, используемые в систематике термины имеют двойное содержание, в том числе и термин «таксон».

В исследованиях по систематике растений мы склонны придерживаться подразделения эволюционного процесса у растений на фитомикрофилогенез (микрофилогенез), фитомакрофилогенез (макрофилогенез) и мегафилогенез (экосистемный и биосферный). Гранью между первыми двумя является видообразование. Образование вида – это конечный результат фитомикрофилогенеза и начало этапа фитомакрофилогенеза. Считается, что фитомикрофилогенез – процесс предсказуемый, повторяемый, обратимый. Он охватывает небольшие отрезки времени, ограниченные территории и заканчивается видообразованием.

Фитомакрофилогенез охватывает большие отрезки времени и большие территории. Иногда этот процесс называют кладогенезом. В противоположность микрофилогенезу макрофилогенез по закону Долло непредсказуем, неповторим, необратим [6]. Оба указанных филогенеза являются лишь двумя сторонами единого процесса эволюции [13]

И так, в нашем случае под фитомакрофилогенезом мы понимаем процессы, происходящие у крапивоцветных на этапе аллогенеза.

## 2. Происхождение крапивоцветных

Порядок *Urticales* представлялся довольно целостной группой, объединяющей в своем составе близкородственные систематические единицы различных рангов. Тем не менее, его положение в системах покрытосеменных, объем и состав входящих в него таксонов до сих пор являются дискуссионными

В филогении по отношению к покрытосеменным и в частности к отдельным классам, отделам, порядкам существует непреодолимое противоречие. Как известно филогенетическая система должна отражать генеалогию, эволюционные отношения между таксонами. Однако до сих пор неизвестны предки не только для покрытосеменных, но и для отдельных порядков, семейств. Поэтому, говоря о связях между таксонами, и их происхождении одного от другого имеют в виду какие-то вымершие предковые формы. По нашему мнению для таксонов одинакового ранга внутри покрытосеменных нет необходимости поиска прямых генетических связей предок – потомок. Мы полагаем, что большинство порядков современных цветковых растений возникло в итоге эволюционной дифференциации общего анцестрального комплекса. Таксоны одинакового ранга не связаны между собой как предки и потомки. Они могут представлять собой сестринские эволюционные, практически одновозрастные, филы. И.С. Виноградов пишет: «Если же филогенез протекает по типу аллогенеза, прямые филогенетические связи должны устанавливаться между таксонами разных рангов (от более крупных к соподчиненным им более мелким)» [22: 15].

А. Jussieu (1789), А. Браун (1864), А. Engler (1898), Е. Warming (1913), Р. Веттштейн (1835), и др. исходным примитивным типом считали беспокровные, а G. Bentham et J. Hooker (1862-1883), Ch. Bessey (1897, 1915), Н. Hallier (1905, 1912) – наоборот, считали исходными, примитивными многоплодниковые. У А. Брауна (1864) приведен следующий ряд: безлепестные – спайнолепестные – раздельнолепестные. Г. Галлир (1905) разместил их в обратном порядке. [17-24].



Из вышеизложенного следует, что последователи европейской школы систематики А. Энглера и Р. Ветштейна в основу своих систем положили псевдантовую теорию происхождения цветка. Они исходят из постулата о примитивности групп растений, имеющих цветки, вовсе лишенных околоцветника, либо с чашечковидным околоцветником. Поэтому в основе систем оказались древесные формы с мелкими невзрачными цветками. Отсюда в составе двудольных А. Энглер выделил 1-й подкласс Archichlamideae – как наиболее примитивный, содержащий 14 рядов, среди которых находится и порядок Urticales [25].

Второе направление в систематике заложено работами В. Гёте (Goethe). Научно оно обосновано Г. Галлиром [23] и Ч. Бесси [22] и базируется на эвантовой или стробильной теории происхождения цветка. Согласно этой теории – у основания системы стоят многоплодниковые. Простота цветков Urticales стала считаться вторичной как результат редукции их частей. По характеру упрощения цветков и соцветий, связанных с ветроопылением, он представлял собой как бы дальнейшее развитие Hamamelidales. Таких взглядов придерживались Н. Нобе, А. Энглер, О. Типпо, И. С. Виноградов, А. Л. Тахтаджян, Ф. А. Novak, Cronquist; Н.Д. Behnke; R. Hegnauer [25-35].

По наличию дихазальных соцветий, строению цветков и преобладанию древесных форм порядок Urticales считался близким к Fagales и размещался между последним и Proteales, представляя собой самостоятельную параллельную линию эволюции. Его сближают с Hamamelidales, Fagales, Rosales, Betulales, Malvales.

В новом, переработанном варианте эволюционной системы цветковых растений А.Л. Тахтаджян помещает его в составе подкласса Dilleniidae надпорядка Urticanae. Порядок Urticales считается наиболее близким к Malvales [36].

Современная палеоботаника не располагает какими-либо данными о происхождении большинства классов, и тем более, порядков растений, поэтому у нас нет прямых указаний на таксон предковый для крапивоцветных. Однако достоверно известно, что представители крапивоцветных известны с мелового периода [47, 51], а на протяжении мела уже сформировалось основное разнообразие этого порядка.

Хемосистематические исследования позволили предположить, что существовало три возможных пути возникновения Urticales: от магнолиевой ветви, от диллениевой или непосредственно от протоангиосперм [36-39].

Из вышеизложенного следует, что у ботаников в отношении происхождения крапивоцветных, также как и по многим другим вопросам, нет единого мнения.

### 3. Фитомакрофилогенез Urticales s. l.

«Построение эволюционной, или филогенетической, системы – одна из основных задач современной биологии. Такая система не только является необходимой основой для эволюционно-биологических обобщений, не только обладает наибольшей объяснительной и прогностической ценностью, но и является исключительно ценной справочной системой» [36: 11]. Важным этапом современной систематики является установление естественных звеньев – родов, семейств, порядков.

Порядок Urticales описан J. Lindley в 1853 году. К этому времени уже были известны семейства Urticaceae Jussieu, 1789; Ulmaceae Mirbel, 1815; Artocarpaceae Brown, 1819; Ficaceae Dumortier, 1829; Theligonaceae Dumortier, 1829; Lupulaceae Link, 1831; Celtidaceae, Link, 1831; Cannabaceae Endlicher, 1837. Позже были выделены семейства Eucommiaceae Van Tighem, 1900; Barbeyaceae Rendl, 1916; Rhoipteleaceae Handel-Mazzetti, 1932; Humenocardiaceae Airy Shaw, 1965; Cecropiaceae Berg, 1978.

Все эти семейства считались настолько сходными друг с другом по строению цветков и другим признакам, что некоторыми ботаниками они были понижены в ранге до триб и подсемейств, и объединялись в одно семейство Urticaceae [39-40].

Изучение наиболее крупных семейств Moraceae, Ulmaceae, Urticaceae привело к крупным таксономическим преобразованиям, описанию новых семейств, восстановлению ранее установленных, перемещению родов и видов. За последнее время из состава порядка выведены семейства Rhoipteleaceae, Eucommiaceae, Barbeyaceae, (им дается ранг монотипных порядков), Himenocardiaceae (перенесено в состав Euphorbiaceae), Theligonaceae (перенесено в состав Gentianales). Высказываются предположения о признании порядка Ulmales (Ulmaceae s. str.) и его размещении вблизи Fagales, об изменении названия Urticales на Morales когорты Moralia.



Как показывают наши исследования порядка в широком понимании, в нём более или менее четко обособляются 14 групп таксонов надродового ранга. Отличия заключаются лишь в том, какой таксономический ранг им придается (триб, подсемейств, семейств, порядков) тем или иным ученым. Поэтому в составе порядка выделяется разное количество семейств – до 5 и более.

Состав Moraceae и Ulmaceae разными авторами трактуется либо очень широко, либо в узком понимании. Так, сем. Ulmaceae в Энглеровском (Engler's) Syllabus (1964) представлено подсемействами Ulmoideae, Celtidoideae, Barbeyoideae; а сем. Moraceae – Moroideae (incl. Artocarpoideae), Conocephaloideae, Cannaboideae; в системе А.Л. Тахтаджяна (1987) – сем. Moraceae (incl. Artocarpaceae, Ficaceae), Ulmaceae (incl. Celtidaceae).

Если принять во внимание то, что многие ботаники стали признавать самостоятельность семейств и даже монотипных порядков, то, следовательно, наблюдается тенденция к признанию изначально выделенных семейств.

Всякая классификация предполагает иерархическое ранжирование таксонов и их взаимное соподчинение.

Для выделения таксонов любых рангов используют различные признаки, выступающие в роли критериев, принципов классификации. Под термином «признак» подразумевается любая черта растения, вне зависимости от того, отличается оно по этому признаку от других сравниваемых с ним объектов или нет. К классификации признаков подходят с точки зрения пригодности их для решения конкретных задач. Поэтому различают таксономические и диагностические признаки. «Таксономический признак – это любая особенность члена какого-либо таксона, по которой он отличается или может отличаться от члена другого таксона» [15: 143]. В каждом растении выделяют признаки исходные, примитивные, анцестральные и признаки вторичные, дериватные, производные.

Однако и в данном вопросе среди ученых существуют разные мнения. Так, например, одни примитивными считают деревья, другие – травы. У А. Тахтаджяна насчитывается 67 критериев примитивности-продвинуто-признаков по жизненным формам, цветкам, плодам, семенам и т. п. [27: 45-50]. Степень специализации таксона определяется преобладанием продвинутых признаков. Чем больше таких признаков, тем выше его место в системе.

В систематике в настоящее время известны следующие классификации организмов: фенетическая, кладистическая, эволюционная или филогенетическая. Однако на деле, в практической работе еще продолжают применять типологический подход. Только после выделения таксонов и построения предварительной классификации начинается обсуждение вероятных родственных связей между выделенными группами растений. Опять же при эволюционном подходе не исключено использование фенетического и кладистического подходов с применением методов числовой (нумерической) таксономии.

Как подчеркивает А. Тахтаджян «Несомненно, анализ «горизонтальных» (патристических) взаимоотношений сестринских групп должен быть основан на апоморфных признаках» [36: 19]. Составление кладограммы является первой ступенью к построению филограммы. Нет согласия и в том, представляет ли кладограмма дендрограмму (схему филогении таксона).

В дальнейшем выяснилось, что если использовать достаточно большое число признаков, то фенетические классификации оказываются очень близкими к филогенетическим. Как подчеркивает Татаринев «противопоставление фенетической классификации филогенетической в значительной мере утратило смысл» [41: 679]. Роберт Р. Сокэл считает, что «С точки зрения эволюционного учения как фенетические, так и кладистические классификации представляют большой интерес, так как приводят к пониманию принципов эволюции» [42: 672].

Принято считать, что в системе, отражающей филогенез, таксоны должны располагаться в порядке своего появления. В каждом порядке сначала стоят наиболее древние (примитивные) семейства, потом молодые (прогрессивные), в семействе – сначала наиболее древние роды и т. д. Наименование порядка «крапивоцветные» не соответствует этому положению, ибо оно основано на принципе приоритета.

Так, в порядке Urticales первоначально считалось, что наибольшее родство проявляется между семействами Ulmaceae, Celtidaceae, Moraceae, Cannabaceae, Sarcopariaceae, Urticaceae. Эта последовательность соответствовала возрастанию степени специализации. Наиболее примитивным из них считается семейство Ulmaceae, которое располагалось на



срезе филограммы в центре, вблизи предполагаемых анцестральных форм. Затем высказывается новая точка зрения о размещении *Ulmaceae s. str.* вблизи *Fagales* [43].

Идеальную систему практически невозможно построить. Дело здесь не в уровне полноты наших знаний, а в отсутствии объективных способов определения соответствующего ранга таксона, его естественности. Поэтому возникают противоречия в наименовании отдельных групп. Одни считают их семейством, другие – подсемейством и т.п.

Для фиитофилогенеза немаловажное значение имеют процессы гибридизации и апомиксиса. Перекрестное опыление происходит между растениями не только на популяционном, но и на видовом и даже родовом уровне. Примеров множество, особенно у культурных растений. Например, у тутовых получен гибрид между *Maclura* и *Cudrania* - *Macludrania Andre, 1905*. Следовательно, эволюция таксонов имеет сетчатый характер.

В наших исследованиях в основу положена теория филогенеза на этапе аллогенеза. При построении системы решаются две задачи: собственно таксономическая (формирование, например внутрисемейственных таксонов) и филогенетическая (выявление взаимоотношений между этими таксонами). Проблема формирования таксонов решается синтетическим путем. Роды объединяются в подтрибы, трибы и т.д. В эволюционном процессе имеют значение не отдельные признаки, а их сочетания, радикалы [44].

Как уже подчеркивалось, филогенетические построения должны опираться на достижения общей теории эволюции. Генотипическая и связанная с нею фенотипическая изменчивость происходит только в популяциях. Естественный отбор совершается по фенотипическим признакам. Разницу между первичными и вторичными таксонами можно было бы определять по возрасту или по уровню филогенетического развития. Однако филогенетическое развитие таксонов протекает с разной скоростью (гетеробатмия) и поэтому разновозрастные таксоны в современный период могут находиться на разных уровнях этого развития. И.С. Виноградов предложил метод определения уровня филогенетического развития таксона по его морфологическому строю. Существуют два типа морфологического строя. Таксоны с преобладанием варьирующих признаков являются гетероморфными, а с преобладанием стабильных признаков – гомоморфными. В связи с этим, таксоны высокого ранга более гетероморфны, чем соподчиненные им таксоны низкого ранга, поэтому гетероморфные таксоны первичны, гомоморфные – вторичны. У таксонов имеющих вариации признаков больший запас изменчивости, их эволюционные возможности шире и многообразнее.

Для определения сходства по совокупности признаков было предложено использовать коэффициент общности Жаккара. Совокупность приемов по вычислению коэффициентов общности и показателей гомоморфии, приемы обработки полученных результатов для построения системы и ее графическому изображению названы анализом морфологического строя (АМС) [45]. Нами предлагается усовершенствованная комплексная методика, включающая АМС, закон гомологических рядов, агломеративно-кластерный анализ, дивергенцию.

Большинство систематиков изображает филогенетические взаимоотношения между таксонами в виде дерева или горизонтального среза. Существует и графическое отражение родственных связей таксонов в виде сети. Появился термин «сетчатая (ретикулярная) эволюция». Он больше связан с проблемой сетчатого (гибридогенного) видообразования. Как подчеркивает В. Грант «Анагенез и кладогенез переплетены. Макроэволюция же носит сетчатый характер» [46: 431]. Сетчатая эволюция предполагает возникновение новых таксонов путем комбинирования уже существующих, с последующей дивергенцией на уровне макрофилогенеза [46].

С точки зрения популяционной структуры вида можно придти к общему заключению, что любой таксон, начиная с вида, представляет собой динамическую, многоплановую структуру, само воспроизводящуюся систему. Она состоит из качественно неоднородных группировок разного ранга. У растений преобладает перекрестное опыление, а это непосредственно связано с гибридизацией.

На наш взгляд представление о родственных связях можно изобразить в виде так называемой таксонемы (рис. 1, 3, 5). Это горизонтальное изображение в виде сетки родственных связей. На основании проведенных исследований мы предполагаем, что макрофилогенез крапивоцветных происходит тремя параллельными ветвями, которые отражены в системе подпорядками:

## Система Ordo URTICALES

Subordo ULMINEAE. Древесные растения без млечников; долей околоцветника 4-5 или 3-8;  $x = 10, 11, 14$ .

1. Ulmaceae Mirbel, 1815. Gen. 7. Spp. с. 63.
2. Celtidaceae Link., 1831. Gen. 11. Spp. с. 150.

Subordo MORINEAE. Растения с млечниками (за исключением травянистых *Fatoua*). Долей околоцветника 2+2 или реже 2+6. Столбик в основном двураздельный;  $x = 7, 8, 10, 12, 13$ .

3. Moraceae Link., 1831. Gen. с. 34. Spp. с. 250.
4. Artocarpaceae Brown., 1819. Gen. с. 33. Spp. с. 256.
5. Ficaceae Dumort., 1829. Gen. 1. Spp. с. 1000.

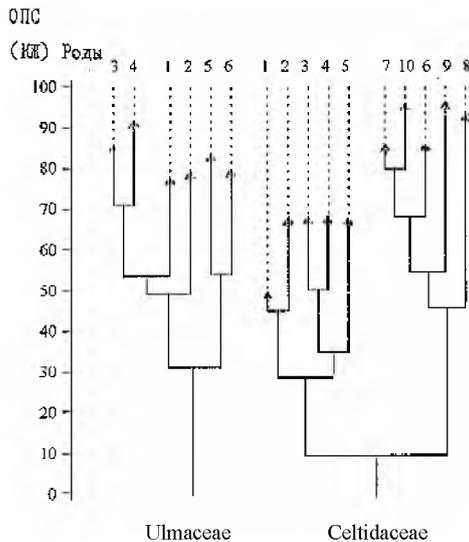
Subordo URTICINEAE. Долей околоцветника 2-5. Столбик цельный, редко двураздельный (*Cannabaceae*), семязпочки базальные ортотропные;  $x = 6, 7, 11, 12, 13$ .

6. Urticaceae A.I. de Jussieu, 1789. Gen. 45. Spp. 850.
7. Cecropiaceae C.C. Berg, 1978. Gen. 6 (8?). Spp. 200.
8. Cannabaceae Endlicher, 1837. Gen. 3. Spp. 4.

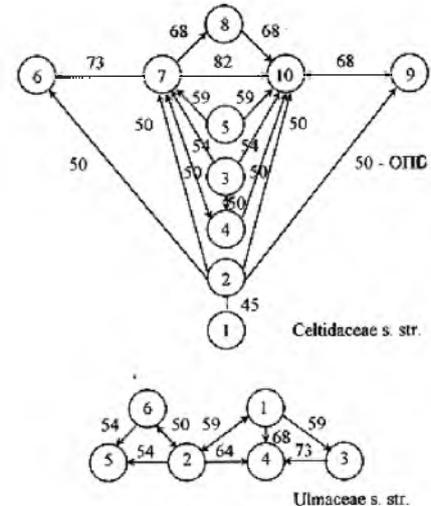
Каждая из указанных ветвей, в свою очередь, в результате дивергенции подразделяется на более мелкие ветви – семейства. В каждом семействе происходит дальнейшая дивергенция с образованием триб, подтриб, родов. Рассмотрим филогенез семейств в порядке их уровня специализации. На всех таксонамах в кружках указаны номера родов, а от них идут стрелки в направлении стабилизации (от гетероморфных родов к гомоморфным). Цифры у стрелок показывают общие показатели стабилизации (ОПС).

4. Фитофилогенез *Ulmaceae s. l.*

В наиболее примитивном семействе *Ulmaceae s. l.* филогенез представлен таксонемой и кладограммой (рис. 1, 2).

Рис. 1. Таксонемы сем. *Ulmaceae s. l.*

На рисунках нумерация родов идентична. *Ulmaceae s. str.*: 1 – *Ulmus*, 2 – *Phyllostylon*, 3 – *Holoptelea*, 4 – *Planera*, 5 – *Zelkova*, 6 – *Hemiptelea*. *Celtidaceae*: 1 – *Celtis*, 2 – *Ampelocera*, 3 – *Trema*, 4 – *Parasponia*, 5 – *Aphananthe*, 6 – *Gironniera*, 7 – *Mirandaceltis*, 8 – *Chaetacme*, 9 – *Losanella*, 10 – *Pteroceltis*. Цифры возле линий – значения коэффициента Жаккара (%).

Рис. 2. Кладограмма сем. *Ulmaceae s. l.*

На кладограмме, как и на таксонеме, четко выделяются две группы родов разной степени родства и стабилизации. На их основании можно решать вопрос об определении ранга. Разрыв между двумя группами такой, что их можно считать семействами. Таким образом, наглядно подтверждается точка зрения И.А. Грудзинской о выделении двух семейств – *Ulmaceae s. str.* и *Celtidaceae* [47].

Наши схемы позволяют также рассматривать внутрисемейственные отношения, определять новые ветви эволюции в данных семействах. Им можно придать ранг подтриб и триб. Так, сем. *Ulmaceae* мы делим на две подтрибы: *Ulminae* и *Zelkovinae*. Роды *Zelkova* Spach. и *Hemiptelea* Planch. в большинстве систем отнесены в состав *Celtidaceae*, их

выделяли в отдельную трибу и даже подсем. *Zelkovoidea*, переносили в *Ulmaceae* или объединяли в один род *Zelkova* [20, 28, 48, 49). Однако оба рода действительно оказались близкими не только между собой, но и с *Ulmaceae*. По сходству их радикалов, особенно по типу строения пыльцы, плодов, листьев, составу флаваноидов, хромосомному числу ( $x=14$ ), ареалу и др., эти роды в ранге подтрибы (а возможно и трибы) мы также относим к сем. *Ulmaceae* и не ставим окончательную точку в установлении их ранга.

На кладограмме сем. *Celtidaceae* (рис. 2) выделяются две группы родов, которые имеют низкий показатель схожести их радикалов. Мы считаем возможным придать им ранг триб. В трибу *Celtideae* объединяем гетероморфные роды с полигамными соцветиями и цветками. Она подразделяется на две подтрибы: *Celtinae* и *Treminae*.

В трибу *Gironniereae* объединены наиболее специализированные близкие гомоморфные роды. Она характеризуется только однополыми соцветиями и цветками. Эта триба заслуживает дальнейшего изучения. Ниже представляется система сем. *Celtidaceae*, которая отражает дифференциацию группы на три линии развития: каркасовую, тремовую, джиронниеровую.

### 5. Фитофилогенез *Moraceae s. l.*

В данном семействе происходят такие же процессы как и в предыдущем. На первом этапе филогенез имеет сетчатый характер, что отражено таксонемами (рис. 3, 5). На втором этапе происходит дивергенция. Этот процесс показан на кладограммах (рис. 4, 6).

На построенных нами схемах наблюдается явно дивергентное развитие анцестральных форм *Moraceae*. Во-первых, четко выделяются две основные ветви в эволюции семейства (рис. 4). В одной ветви преобладают деревья, кустарники с однополыми соцветиями. В другой ветви – деревья, травы, реже кустарники с обоеполыми соцветиями.

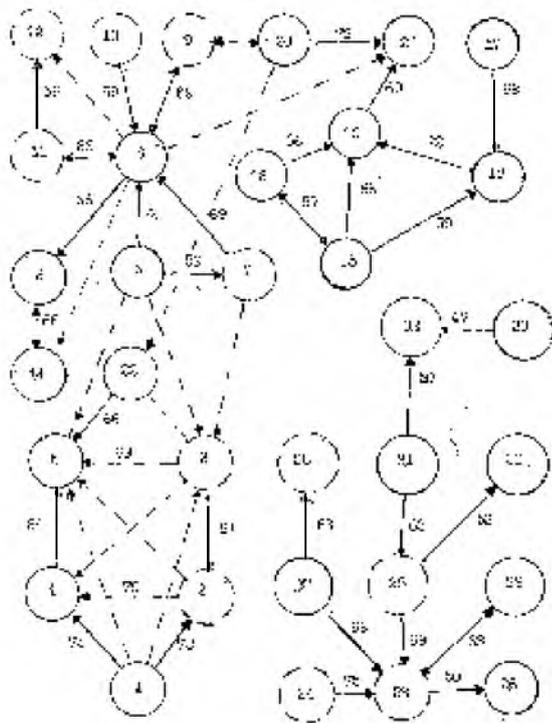


Рис. 3. Таксонема сем. *Moraceae s. str.*

Условные обозначения: 1. *Morus*; 2. *Paratrophis*; 3. *Pseudomorus*; 4. *Ampalis*; 4. *Pachytrophe*; 6. *Trophis*; 7. *Pseudotrophis*; 8. *Streblus*. 9. *Taxotrophis*; 10. *Phyllochlamys*; 11. *Teonongia*; 12. *Maiillardia*; 13. *Diplotorax*; 14. *Neosloetiopsis*; 15. *Broussonetia*; 16. *Malaisia*; 17. *Maclura*; 18. *Chlorophora*; 19. *Allaeanthus*; 20. *Plecosperrum*; 21. *Cardiogyne*; 22. *Bagassa*; 23. *Sloetia*; 24. *Pseudostreblus*; 25. *Bleckrodea*; 26. *Smithiodendron*; 27. *Sloetiopsis*; 28. *Dimerocarpus*; 29. *Metatrophis*; 30. *Calpidochlamis*; 31. *Fatoua*; 32. *Ctenocladus*; 33. *Dorstenia*.

Примечание: цифры в кружках – номера родов; цифры возле линий – значения коэффициентов Жаккара (%).

Первая ветвь, в свою очередь, имеет три направления эволюции соцветий: а) рацемозные, преимущественно сережковидные (*Moraceae*); б) мужские сережковидные, женские головчатые (*Broussonetieae*); в) женские цветки одиночные (*Strebleae*).

Вторая ветвь имеет также три направления: а) женские цветки на сережчатых соцветиях в окружении мужских цветков (*Sloetieae*); б) цимозные разветвленные соцветия (*Fatoueae*); в) дисковидные обоеполые соцветия, женские цветки в окружении мужских и погружены в мясистое цветоложе (*Dorstenieae*).

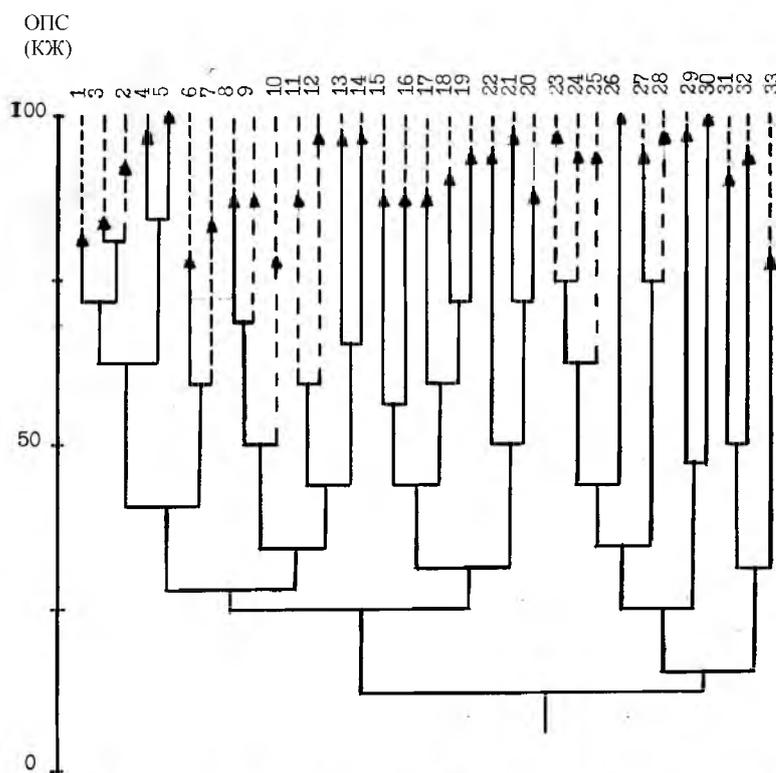
На построенных нами кладограмме и таксонеме наблюдаются три главных центра формирования надродовых таксонов вокруг наиболее гетероморфных родов: *Artocarpus* (1), *Olmedia* (14), *Brosimum* (25). Мы придаем им ранг триб, что соответствует выводам других ботаников [18, 36, 50].

Как видно из рис. 6, роды *Olmediophaena* и *Brosimopsis* проявляют наибольшие родственные связи с родами *Artocarpus*, *Poulsenia* и с родами *Clarisia*, *Aliteria* (= *Clarisia*),

*Anomocarpus* (= *Batocarpus*), *Sorocea* (ОПС=59-69). Все они вошли в состав трибы Artocarpeae. Для них характерны однополые колосовидные и головчатые соцветия без брактеев или с 3-4 брактеев, тычинок 4-1, пыльники интрорзные; опыление ветром или насекомыми и ящерицами. Род *Treculia* перенесен нами из трибы Artocarpeae в трибу Olmedieae. Представители этой трибы характеризуются однополыми, дисковидными или головчатыми соцветиями, с многочисленными брактеевми; женские – иногда одноцветковые; тычинок 8-1. Это деревья и кустарники тропических лесов низменностей и гор Азии, Африки, Америки, преимущественно двудомные с млечниками в коре, листьях и соцветиях.

Рис. 4. Кладограмма сем. *Moraceae s.str.*

Примечание: пунктирные линии – роды, которые Э. Корнер (E. Corner) объединил с родом *Streblus*; номера родов те же. ОПС – общий показатель стабилизации (КЖ) – коэффициент Жаккара.



Роды *Antiaris*, *Mesogyne*, *Androstylanthus* (ОПС=53-69) вошли в состав трибы

Brosimeae. Это деревья и кустарники с обоеполыми соцветиями; женские цветки преимущественно одиночные на широком цветоложе в окружении многочисленных мужских цветков, последние без пестилodia, тычинок 4-1. Центральное место в трибе занимает род *Brosimum*, ареал которого простирается от Мексики и Больших Антильских островов до юга Бразилии. Это компонент вечнозеленых, полулистопадных и листопадных лесов на высотах до 1000 м над у. м.

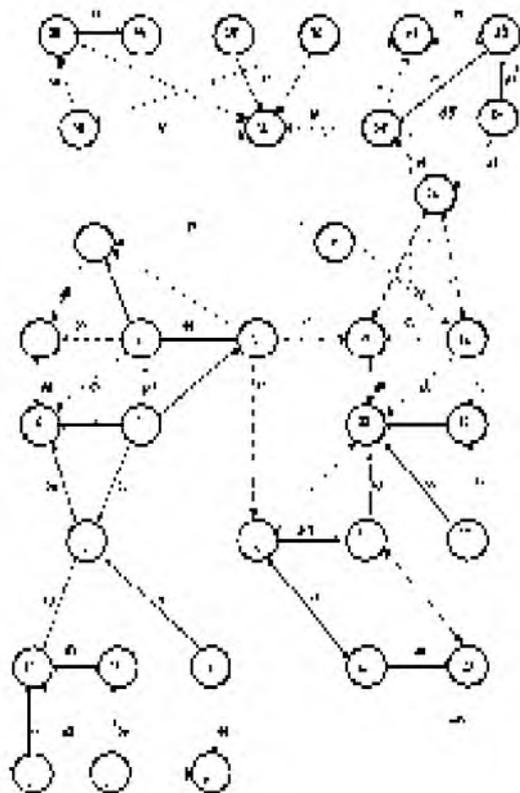


Рис. 5. Таксонема сем. Artocarpaceae.

Условные обозначения: цифры в кружках 1-33 (рис. 5; 6) – номера родов: 1. *Artocarpus*; 2. *Sorocea*; 3. *Cudrania*; 4. *Clarisia*; 5. *Batocarpus*; 6. *Olmediophaena*; 7. *Helianthostylis*; 8. *Parartocarpus*; 9. *Paraclarisia*; 10. *Aliteria*; 11. *Anomocarpus*; 12. *Brosimopsis*; 13. *Poulsenia*; 14. *Olmedia*; 15. *Pseudolmedia*; 16. *Perebea*; 17. *Olmedioperebea*; 18. *Sparattosyce*; 19. *Treculia*; 20. *Castilla*; 21. *Noyeria*; 22. *Antiaropsis*; 23. *Helicostylis*; 24. *Naucleopsis*; 25. *Brosimum*; 26. *Trymatococcus*; 27. *Bosqueia*; 28. *Craterogyne*; 29. *Antiaris*; 30. *Utsetella*; 31. *Androstylanthus*; 32. *Mesogyne*; 33. *Bosqueiopsis*; 34. *Scyphosyce*. цифры возле линий – значения коэффициентов Жаккара (%).

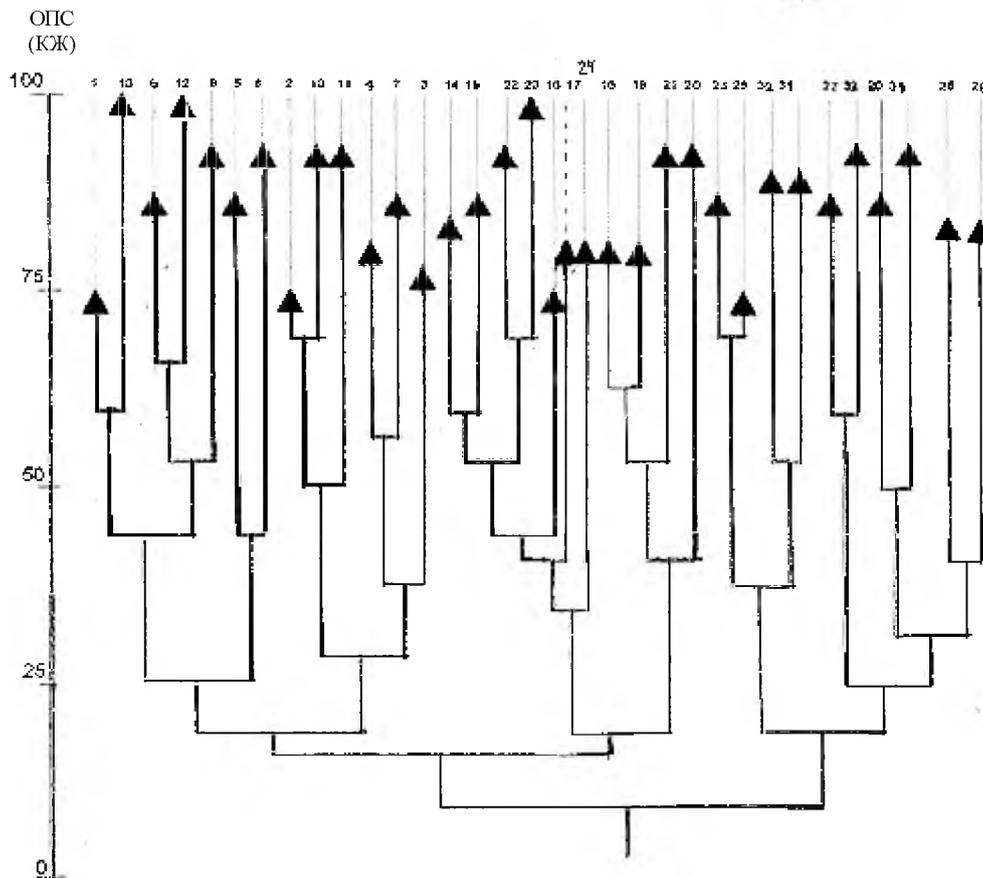


Рис. 6. Кладограмма сем. Artocarpaceae

Предлагаемый метод позволяет размещать таксоны в ряды по уровням филогенетического развития. У 14 родов ПГ > 90 (рис. 6). Такие таксоны более или менее специализированные и поэтому являются завершающими звеньями филогенетических рядов семейства. На этих схемах видно, что филогенез семейства идет в направлении от гетероморфных, политипных, эволюентных таксонов (напр.: *Artocarpus* около 47 видов) к гомоморфным, монотипным (напр.: *Poulsenia*, 1 вид) в трех направлениях. У первого (*Artocarpeae*) развитие идет в сторону образования однополых соцветий, почти полностью лишенных брактей. Это в основном азиатско-американские виды. Во втором (*Olmedieae*) – соцветия также однополые, но с многочисленными черепитчатыми брактями. Это преимущественно американские виды. У представителей третьего направления (*Brosimeae*) развитие идет с образованием обоеполых соцветий, одиночные женские цветки окружены многими мужскими. Это в основном африканские виды.

#### Список литературы

1. Кейлоу П. Принципы эволюции. – М.: Мир, 1986. – 128 с.
2. Парамонов А.А. Пути и закономерности эволюционного процесса // Современные проблемы эвол. теории. – Л., 1967. – С. 25-36.
3. Старостин Б.А. Филогенетика растений и ее развитие. – М.: Наука. – 1970. – 187 с.
4. Пронин В.А. Фитофилогенетика. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 202 с.
5. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений – М.: Наука, 1989. – 264 с.
6. Тимофеев-Ресовский Н.В. Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 297 с.
7. Симпсон Дж. Темпы и формы эволюции. – М.: ИЛ, 1948. – 65 с.
8. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. – М.: Просвещение, 1987. – 383 с.
9. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Линнеевский вид как система. – Л.: Наука, 1967. – С. 60-84.



10. Виноградов И.С., Виноградова (Жукова) Н.А. Гипотеза двухэтапного течения филогенеза и некоторые обобщения из практики анализа морфологического строя // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 2. – С. 236-247
11. Виноградов И.С. Сокращенное изложение системы покрытосеменных // Проблемы ботаники. – М.: Наука, 1958, вып. 3. – С. 9-66.
12. Филипченко Ю.А. Изменчивость и методы ее изучения. – М.: Наука, 1978. – 240 с.
13. Шарова И.Х. Проблемы теории эволюции. – М.: Знание, 1981. – 64 с.
14. Кержнер И.М., Хлебович В.В., Камелин Р.В. Систематика как основа исследований биологического разнообразия // Сохранение биологического разнообразия (материалы конф.). – М.: РАН, 1999. – С. 35-40.
15. Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971. – 250 с.
16. Simpson G.G. Principles of Animal Taxonomy. – New York: Columbia University Press, 1961. – 35 p.
17. Jussieu A.L. de. Genera plantarum. – Paris, 1789. – 600 p.
18. Engler A. Monographien Africanischer Pflanzenfamilien und Gattungen 1. (Moraceae, excl. Ficus). – Leipzig, 1898. – Bd. 1-18. – 50 s.
19. Wettstein R. von. Handbuch der Systematischen Botanik. – Leipzig, Wien, 1935, 4. Auflag. – 1152 s.
20. Bentham G., Hooker J.D. Genera Plantarum. – London, 1862-1883. – Vol. I-III.
21. Bessey C.E. The phylogenetic taxonomy of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1915. – Vol. 2. – P. 109-164.
22. Виноградов И.С. О порядке размещения таксонов в системах и филемах // Бюлл. МОИП. Отд. Биология. – 1972. – № 77, вып. 6. – С. 65-71.
23. Hallier H. Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of Flowering Plants // New. Phytol. – 1905. – Vol. 4. – P. 151-162.
24. Hallier H. L'origine et le systeme phyletique des Angiospermes // Arch. Neerl. Sci. Exact. Nat. – 1912. – Ser. 3, 1. – P. 146-234.
25. Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 12. Aufl. Berlin. (Herausgegeben von H. Melchior). Bd. 2. – Berlin, 1964. – 621 s.
26. Tippe O. Comparative anatomy of the Moraceae and their presumed allies // Bot. Gaz. – 1938. – Vol. 100. – P. 1-99.
27. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука, 1966. – 510 с.
28. Novak F.A. Vyssi rostliny. – Praha, 1961. – 250 p.
29. Cronquist A. The evolution and classification of the flowering plants. – Boston: Houghton Mifflin co., 1968. – 396 p.
30. Cronquist A. Some thought on angiosperm phylogeny and taxonomy // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1975. – Vol. 62. – P. 517 – 520.
31. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. – New York: Columbia Univ. Press, 1981. – 1262 p.
32. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. – The New York Bot. Garden, 1988. – 355 p.
33. Behnke H.-D. Transmission electron microscopy and systematics of flowering plants // Plant Syst. and Evol. – 1977. – Suppl. 1. – P. 155-178.
34. Hegnauer R. Chemotaxonomic der Pflanzen. Bd. 5. – Basel, 1969. – S. 107-128.
35. Hegnauer R. Chemotaxonomic der Pflanzen. Bd. 6. – Basel, 1973. – 743 s.
36. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. – Л.: Наука, 1987. – 439 с.
36. Bate-Smith E.C., Richens R.H. Flavonoid chemistry and taxonomy in Ulmus // Biochemical Systematics. – 1973. – 51 s.
37. Bate-Smith E.C., Richens R.H. Chemistry and phylogeny of the angiosperms // Nature. – 1972. – Vol. 236. – P. 353-354.
38. Ginnasi D.E. Generic relationships in the Ulmaceae based on flavonoid chemistry // Taxon. – 1978. – Vol. 27. – P. 331-344.
39. Decandolle A.P. Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis // Paris, 1824-1873. – Pars. 17. – P. 211-288.
40. Bentham G., Hooker J. D. Urticaceae // Genera Plantarum. – London, 1880. – Vol. 3 (1). – P. 341-395
41. Татаринцев Л. П. Классификация и филогения // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38. – С. 676-689.
42. Сокэл Р. Современные представления о теории систематики // Журн. общ. биол. – 1967. – Т. 28, № 6. – С. 658-674.
43. Грудзинская И.А. О диагностическом значении цитологических признаков в таксономии некоторых древесных пород (на примере рода Ulmus L) // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52, № 5. – С. 641-659.



44. Виноградов И.С. О порядке размещения таксонов в системах и филемах // Зап. ЦКО ВБО. – Орджоникидзе, 1972. – Вып. 3. – С. 5-28.
45. Виноградов И.С. Система семейства Nymphaeaceae на основе анализа морфологического строя // Зап. ЦКО ВБО. – Орджоникидзе, 1967. – Вып. 2. – С. 5-11.
46. Грант В. Эволюционный процесс. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
47. Грудзинская И.А. Ulmaceae и обоснование выделения Celtidaceae в самостоятельное семейство Celtidaceae Link // Ботан. журн. – 1967. – Т. 52, № 12. – С. 1723-1749.
48. Nakai T. Moraceae Lindley // Flora sylvatica Koreana. – Keiyo, 1932. – Pt. 19 (2) – P. 79-131.
49. Nakai T. A synoptical sketch of Korean flora // Bull. Nat. Sci. Museum. – 1952. – 31 p.
50. Hutchinson J. The genera of flowering plants (Angiospermae). Vol.2. – Oxford, 1967. – P.144-196.
51. Дорофеев П.И. Urticales // Ископаемые цветковые растения СССР. Т.2. – М.; Л.: Наука, 1982. – С. 7-59.

## MACROPHYLOGENESIS OF URTICALES s.l.

### A.V. Lazarev

*Belgorod State University*

*Pobedy Str., 85, Belgorod,  
308015, Russia*

*e-mail: lazarev@bsu.edu.ru*

The content of some key terms – regular and biological ones – is briefly considered. It is offered to use the term «phytomacrophyllogenesis» for a designation of macroevolution (supracpecial evolution) of plants. The dynamic nature of phylogenesis of Urticales can be reflected by a construction of taxonems, cladograms and phylograms. Taxonem reflects horizontal relations between taxons and mesh character of phytophylogenesis. Not only a degree of divergence but also a level of stabilization of taxons, which depends on their heteromorphicity and homomorphicity, are precisely traced on cladogram.

Key words: Urticales, phylogenesis, cladogram, phylogram, mesh phytophylogenesis.