УДК 582.5

ОБЗОРНЫЕ И ПРОБЛЕМНЫЕ СТАТЬИ

О СИСТЕМЕ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

В. Н. Тихомиров

Предложен новый вариант системы покрытосеменных. Он основан на развиваемых автором положениях о монофилетическом происхождении покрытосеменных, их ранней — меловой — дифференцировке и развитии большинства современных порядков параллельно и независимо друг от друга. Высказано мнение, что в интервале таксонов порядок — класс филогенетический принцип нарушается и группировка осуществляется по фенетическим признакам. Для объединения фенетически сходных порядков предложено ввести дополнительное понятие «когорта».

A new version of angiosperm system is proposed. It is based on the developed by the author concepts concerning the monophyletic origin of the angiosperms, their differentiation in lower cride and the parallel and independent from one another development of the most present orders. It has been suggested that within the interval of the taxa the order — class phylogenetic principle fails to work and grouping goes along phenetic characters. To unite the phenetically similar orders an additional concept "cohors" has been suggested.

Вузовские преподаватели, ведущие общий курс, именуемый «Систематика цветковых растений» *, оказались сейчас в довольно трудном положении. Во-первых, учебников общей ботаники и ботанической систематики вообще не хватает. Во-вторых, некоторые из них по различным причинам использовать практически нельзя — они либо безнадежно устарели, либо слишком кратки, либо содержат серьезные ошибки. В-третьих, во многих учебниках и учебных пособиях излагаются разные взгляды на происхождение и эволюцию покрытосеменных, а следовательно, предлагаются различные варианты их эволюционной (филогенетической) системы в качестве канвы для осмысливания, освоения, заучивания и запоминания материала. В-четвертых, иной раз даже в разных изданиях одного и того же учебника система меняется, что также создает для студентов большие трудности.

В последние годы господствуют «зуантовые» варианты филогенетической системы покрытосеменных, восходящие к Г. Галлиру и Ч. Бэсси и признающие единственный «раналиевый» корень цветковых растений. Однако трудно отказаться от мысли, что это направление практически исчерпало себя и многие факты не укладываются в его каноны. В частности, слишком сужает поле рассуждений тезис о том, что в основе всего полиморфизма репродуктивных структур покрытосеменных лежал единственный исходный тип цветка.

И это обстоятельство, и многие другие требуют, конечно, специального обсуждения, однако в практических целях мы нуждаемся в такой системе и схеме филогенеза покрытосеменных, которую было бы удобно преподавать студентам. Излагаемая ниже концепция представляет собой попытку создания такой учебной схемы. Она имеет, следовательно, чисто утилитарную направленность, хотя и основана на определенной системе взглядов. Она апробирована в течение более чем 10 лет в лекциях, читаемых студентам биологического факультета Московского университета и преподавателям вузов — слушателям факультета повышения квалификации.

Раздел «Покрытосеменные растения» наряду с «Основами геоботаники» завершает общий двухгодичный университетский курс ботани-

* Надо отметить, что систематика как научная дисциплина в этом курсе обычно не преподается и заменяется систематическим обзором основных таксонов покрытосеменных. Это, по-видимому, вполне правомерно.

ки. В соответствии с программой систематическому обзору покрытосеменных растений предшествует ознакомление студентов с основными признаками покрытосеменных, прослеживается история формирования современных представлений о происхождении, эволюции и системе этих растений, обсуждаются возможные направления морфологической эволюции покрытосеменных, формулируются принципы подхода к построению их филогенетической системы.

Перед любой системой стоит задача отражения и возможно более наглядного графического изображения эволюционных отношений между крупными таксонами на основе совокупности всех известных на данный момент фактов. Однако в силу объективных причин ни один из существующих вариантов филогенетической системы не отражает и не может отразить с достаточной степенью точности генетические отношения между таксонами высокого ранга.

Важное достижение современной систематики — установление сравнительно небольших по объему естественных «звеньев» системы — таких, как порядки и семейства. Конечно, и здесь предстоит еще много работы, но разногласия по этому поводу в большинстве случаев не очень существенны и принципиальны. Не так уж важно, например, рассматривать ли семейство Liliaceae в широком понимании или выделять Alliaceae, Asparagaceae, Asphodelaceae в особые семейства: в обоих случаях родство между этими группами достаточно очевидно и споров обычно не вызывает. Однако вместе с тем объединение таких естественных «звеньев» — семейств и порядков — в систему таксонов более высокого ранга встречается с большими трудностями. Разные подходы к их преодолению и определяют различия между многочисленными существующими вариантами филогенетической системы Angiospermae.

Предлагаемая ниже схема системы в силу ее учебного назначения не охватывает все таксоны покрытосеменных. В качестве руководящих положений для систематического изложения фактического материала в нашем курсе приняты следующие тезисы, подробнее обсужденные нами ранее [3—5] и не совсем точно изложенные в учебнике А. В. Положий [2].

1. Достоверно определяемые ископаемые остатки покрытосеменных известны не раньше мелового периода. К середине мела цветковые растения были уже многочисленны. На протяжении мела сформировался основной полиморфизм покрытосеменных, появились довольно многочисленные формы, относящиеся практически к ныне существующим семействам и родам.

2. Для объяснения этого факта нет необходимости допускать слишком глубокую древность группы и относить время ее зарождения и появления к триасу и палеозою, как нередко делают, поскольку объективных данных для подобной датировки в настоящее время не существует. Гораздо естественнее, исходя из представлений о неравномерности эволюционного процесса, считать, что возникновение Angiospermae в начале мела было результатом крупного эволюционного скачка — арогенеза. Арогенез обусловил возможность быстрого подъема покрытосеменных на новый адаптационный уровень (выход их в новую адаптивную зону). В ходе реализации результатов этой эволюционной вспышки в процессе адаптивной эволюции (аллогенеза, или кладогенеза) сформировались исходные таксоны, давшие, по-видимому, начало большинству порядков современных покрытосеменных. Не исключено, что в формировании первичного полиморфизма покрытосеменных могли играть определенную роль процессы гибридизации, хотя переоценивать их роль не следует.

3. Скорее всего покрытосеменные возникли на территории Гондваны или очень рано, уже на заре своей эволюции, распространились на этом континенте. Во всяком случае, данные о современном распространении многих групп, особенно в Южном полушарии, свидетельствуют

о том, что их предковые формы должны были не только возникнуть, но и широко расселиться до окончательного разлома Гондваны, расхождения материков и приобретения ими современных очертаний.

4. Цветковые растения представляют собой естественный таксон, т. е. монофилетичны по происхождению. Представления о полифилетической эволюции, по нашему убеждению, несовместимы с принципами филогенетической систематики и ботанической географии. Однако цветковые крайне полиморфны, и для объяснения их удивительного полиморфизма нередко прибегают к выведению разных групп покрытосеменных от различных предковых форм. Необходимости в этом нет, а фактические основания подобных построений неубедительны или недостаточно строги.

5. Предковая по отношению к покрытосеменным группа до сих пор не найдена. В этой «роли» испробованы практически все высшие растения (за исключением мохообразных) и некоторые водоросли [4]. Наиболее вероятно, что Angiospermae берут начало от каких-то древних и малоспециализированных голосеменных.

6. Различные группы ископаемых и современных голосеменных обнаруживают те или иные черты сходства с покрытосеменными, однако прямолинейная трактовка их как предков по отношению к разным таксонам цветковых неубедительна. Очевидно, здесь наблюдаются лишь некоторые параллельные «попытки» эволюции, когда у разных Gymnospermae на определенных уровнях появились отдельные черты и особенности, свойственные Angiospermae. Подобные примеры важны как указания на определенные эволюционные тенденции и возможные направления морфологических трансформаций, но прямого отношения к происхождению покрытосеменных не имеют, хотя часто используются для доказательства полифилетического их возникновения. Между тем отдельные признаки покрытосеменных могли возникать и действительно возникали у разных групп, но многократное и независимое в разных филах появление всего сочетания важнейших особенностей цветковых растений биологически необъяснимо и статистически невероятно.

Оставаясь на позициях монофилетической эволюции и монофилетического происхождения покрытосеменных, следует на основании всех имеющихся данных допустить, что у какого-то вымершего к настоящему времени таксона голосеменных эти разрозненные признаки цветковых проявились в совокупности и именно этот таксон дал начало первичным, исходным покрытосеменным.

7. Для того чтобы получить возможность соответствующего истине логичного и графического изображения генетических отношений между ныне существующими порядками Angiospermae на базе принципов монофилетической эволюции, необходимо положить в основу их родословия некую гипотетическую группу — прямого потомка предковых голосеменных форм. Эта группа («ancestral complex» Стеббинса, Palaeoangiospermae Мчедлишвили и т. п.), видимо, небольшая по объему, возникла в результате мощного арогенеза и претерпела быструю и бурную дифференциацию в результате реализации созданных им возможностей. В итоге этой дифференциации сформировался необычный полиморфизм покрытосеменных, и как веер эволюционных ветвей (фил) возникло большинство порядков современных цветковых растений.

8. Современные порядки покрытосеменных (или большинство их), как правило, в эволюционном отношении практически одновозрастны. Обычно они не связаны между собой как предки и потомки. По существу это сестринские эволюционные ветви, берущие начало от общего для всех них предка в лице Palaeoangiospermae. Развитие от общей предковой группы многочисленными независимыми филами в условиях широкого распространения явлений параллельной эволюции, свойственной растениям, определяет во многих случаях значительное поверхност-

ное фенетическое сходство представителей разных эволюционных ветвей, нередко принимаемое за доказательство прямого родства между ними.

9. Трудности построения филогенетической системы покрытосеменных усугубляются широчайшим распространением на всех таксономических уровнях в пределах этой группы гетеробатмии, или разноступенчатости в развитии отдельных признаков и их групп. Гетеробатмия делает очень трудной оценку относительной эволюционной подвинутости таксонов по отношению друг к другу. В практике очень часто резкая специализированность по какому-то одному или немногим признакам расценивается как свидетельство того, что таксон должен занимать высокое место в системе. Между тем истинное систематическое положение группы и ее родство определяются только полной совокупностью признаков. «Взвешивание» признаков, т. е. оценка их эволюционной значимости, — важнейшая, но до сих пор не решенная задача.

10. Ни одна из групп ныне живущих покрытосеменных не может рассматриваться как исходная, предковая по отношению ко всем остальным. «Выводить» какой бы то ни было современный таксон из любого другого современного же методически неверно, если тому нет прямых доказательств. Существование порядков и семейств, «переходных» между разными группами покрытосеменных или считающихся «связующими звеньями», в высшей степени сомнительно.

11. Авторы современных вариантов филогенетической системы часто делают оговорку, что, говоря о «связи» между таксонами или об их происхождении друг от друга, они имеют в виду не современные растения, а какие-то предковые формы. Однако эта оговорка не меняет дела, поскольку, не зная этих «предковых форм», мы в своих рассуждениях и филогенетических реконструкциях все равно вынуждены оперировать теми морфологическими моделями, которые свойственны известным нам современным таксонам.

12. Отдел Angiospermae * реально и естественно делится на два класса: Dicotyledoneae (Двудольные) и Monocotyledoneae (Однодольные), обособившихся на заре его эволюции, еще в недрах анцестрального комплекса и, следовательно, одинаково к последнему близких. Однако в совокупности у однодольных наблюдается несколько больше вторичных черт, свидетельствующих о большей их специализированности по сравнению с двудольными. Это дает основание располагать их в системе — при линейном ее выражении — после двудольных.

13. В пределах этих классов попытки установления естественных, единых по происхождению таксонов рангом выше порядка в настоящее время вряд ли правомерны. Как уже сказано, в большинстве случаев такие группировки объединяют не порядки-предки и порядки-потомки, а либо сестринские таксоны, либо группы, не имеющие близкого родства. Основанием для их сближения обычно служит лишь фенетическое, а не филогенетически обусловленное сходство.

14. Однако в практических и педагогических целях, ради обозримости системы, удобства ее восприятия и запоминания объединение порядков в группы большего объема полезно и желательно. Следует только отдавать себе отчет в том, что подобные группировки будут неизбежно более или менее искусственными, произвольными, а не отражающими реальные филогенетические отношения.

15. Во избежание недоразумений удобно считать, что ранги таксонов, закрепленные Международным кодексом ботанической номенклатуры [1], действительно относятся к таксонам, т. е. к группам, единым по происхождению. Употребляя выражение «класс Dicotyledoneae», «порядок Fagales», «семейство Fagaceae», мы тем самым подчеркиваем, что считаем эти группы монофилетическими, т. е. что они отвечают основному критерию филогенетической системы.

---

* Который, впрочем, можно, вероятно, рассматривать и в ранге класса.

Между тем ветви эволюционного пучка, берущие начало от общей для всех покрытосеменных предковой группы, а далее развивающиеся независимо, могут быть объединены лишь некоторыми чертами сходства, хотя филетическое родство в прямом смысле слова здесь в большинстве случаев отсутствует (если не считать того, что в конечном счете все Angiospermae монофилетичны, т. е. родственны между собой). Для подобных ситуаций при обозначении группы параллельно развивавшихся порядков целесообразнее использовать нейтральный термин, не фигурирующий в Кодексе. Нам представляется, что сходные между собой порядки удобно объединять в группы, именуя последние когортами (когорта — cohors). Естественно, если возникнет надобность, можно ввести дополнительные понятия — надкогорта (supercohors) и подкогорта (subcohors). Принципам естественной фенетической классификации употребление понятия «когорта» не противоречит.

16. Исходя из концепции ранней и практически единовременной дифференциации большинства порядков Angiospermae в самостоятельные линии развития в виде веера эволюционных ветвей, каждая из которых имела свою судьбу, в принципе безразлично, чему отдать предпочтение при обзоре порядков в учебных целях. Можно располагать и группировать их в духе систем А. Энглера или Р. Веттштейна или же Г. Галлира, А. Л. Тахтаджяна, А. Кронквиста либо Р. Торна. С точки зрения изложенной концепции они в интервале «порядок — класс» в одинаковой мере искусственны, и предпочтение следует отдать просто более наглядной и практически удобной схеме.

17. Вопреки наиболее широко распространенным в отечественной литературе взглядам мы считаем, что цветок первичных покрытосеменных не мог быть крупным, обоеполым и энтомофильным. Репродуктивные органы покрытосеменных возникли из репродуктивных структур голосеменных, которые в подавляющем большинстве случаев однополы и анемофильны. Palaeoangiospermae также были, несомненно, анемофильными растениями. Время от времени у них, вероятно, могла иметь место и энтомофилия, но скорее как случайный способ опыления, который вряд ли мог повлечь за собой крупные морфологические перестройки. К тому же совершенно невероятно, чтобы именно насекомые в роли опылителей оказались основным фактором возникновения всего комплекса наиболее существенных признаков Angiospermae — таких, как крайняя редукция полового поколения, двойное оплодотворение, полиплоидный эндосперм. Связь между опылителями и этими признаками как между причиной и следствием вряд ли можно установить.

Что же касается собственно цветка, то цветки первичных покрытосеменных скорее всего представляли собой собрания однополых спорангиофоров, претерпевших в дальнейшем (в пределах группы Palaeoangiospermae) эволюцию в двух основных направлениях: либо с сохранением однополости, либо с агрегацией пространственно сближенных однополых репродуктивных структур в обоеполые стробилы. Таким образом, наиболее характерный для покрытосеменных обоеполый энтомофильный цветок сформировался уже в процессе эволюции данного отдела (а не у его предков) из собраний микро- и макроспорангиофоров (или спорофиллов — в данном случае это лишь вопрос терминологии). Первые цветковые были, строго говоря, бесцветковыми, а точнее, не имели таких цветков, которые свойственны современным растениям.

Цветки ныне живущих Angiospermae возникли разными путями, и направления их развития были неодинаковы с самого начала. В частности, обоеполость формировалась в различных филах независимо и на разных этапах эволюции. Поэтому какого-то одного «наиболее примитивного» цветка у представителей современной флоры нет, а на многочисленных «схемах эволюции цветка» стрелочками соединяются морфологические типы, не связанные действительной морфогенетической преемственностью, но развивавшиеся независимо в различных филах.

Разумеется, вторичная однополость также возникала многократно в разных таксонах.

Сказанное никоим образом не отрицает выдающейся роли насекомых в эволюции цветка и цветковых растений. Отрицается только значение энтомофилии в самом возникновении цветка. В дальнейшем же, в период дифференциации покрытосеменных, приспособление их к разным формам энтомофилии сыграло огромную роль в формировании морфологического и биологического разнообразия цветков.

18. В отношении названий некоторых семейств и таксонов более высокого ранга мы придерживаемся консервативной позиции. Представляется, что нет никаких оснований вводить в широкий обиход такие семейственные названия, как «Poaceae», «Brassicaceae», «Lamiaceae», «Apiaceae», «Arecaceae» и т. д. и строго эквивалентные им по-русски «мятликовые», «капустные», «яснотковые», «сельдерейные», «арековые», вместо злаков, крестоцветных, губоцветных, зонтичных, пальм и т. д. Часто приходится слышать, что эти названия «правильны» и «современны». Между тем в «Международном кодексе ботанической номенклатуры» [1] сказано, во-первых, что принцип типификации не применяется к названиям таксонов рангом выше семейства, за исключением названий, которые типифицируются автоматически как основанные на родовых названиях, и, во-вторых, от нас вовсе не требуется этой реформы, а лишь разрешается использовать в качестве альтернативных давно установившимися и ставшими общепринятыми названия, основанные на произвольно выбранных типовых родах. Статья 18.5 прямо гласит: «Следующие названия, утвердившиеся благодаря длительному употреблению, рассматриваются как действительно обнародованные: Palmae (Arecaceae; тип: Areca L.); Gramineae (Poaceae; тип: Poa L.); Cruciferae (Brassicaceae; тип: Brassica L.); Leguminosae (Fabaceae); тип: Faba Mill. (=Vicia L. p. p.); Guttiferae (Clusiaceae; тип: Clusia L.); Umbelliferae (Apiaceae; тип: Apium L.); Labiatae (Lamiaceae; тип: Lamium L.); Compositae (Asteraceae; тип: Aster L.). Если Papilionaceae (Fabaceae; тип: Faba Mill.) рассматривается как особое семейство, то название Papilionaceae считается консервируемым вместо Leguminosae». И далее, в ст. 18.6: «Разрешается (но не более того! — *В. Т.*) употреблять в качестве альтернативных названия, указанные в скобках в ст. 18.5». Трудно понять, почему образные названия Cruciferae или Umbelliferae хуже, чем Brassicaceae или Apiaceae; не видно и преимуществ «новых» названий. «Злаки», «губоцветные», «сложноцветные» — это образы, и чтобы представить их себе, не обязательно знать мятлик, яснотку или астру. Всякая реформа должна быть оправдана какими-то серьезными соображениями; неясно, чем оправдана замена старых латинских и особенно русских названий семейств новыми. Какое преимущество дало бы зоологам изменение названий классов птиц и млекопитающих соответственно, скажем, на «голубеобразные» и «собакообразные»? Равным образом большинство покрытосеменнных не похоже на магнолию, однодольных — на лилию, а крестоцветных — на капусту.

Ниже перечисляются важнейшие порядки и семейства покрытосеменных растений (рис.) *.

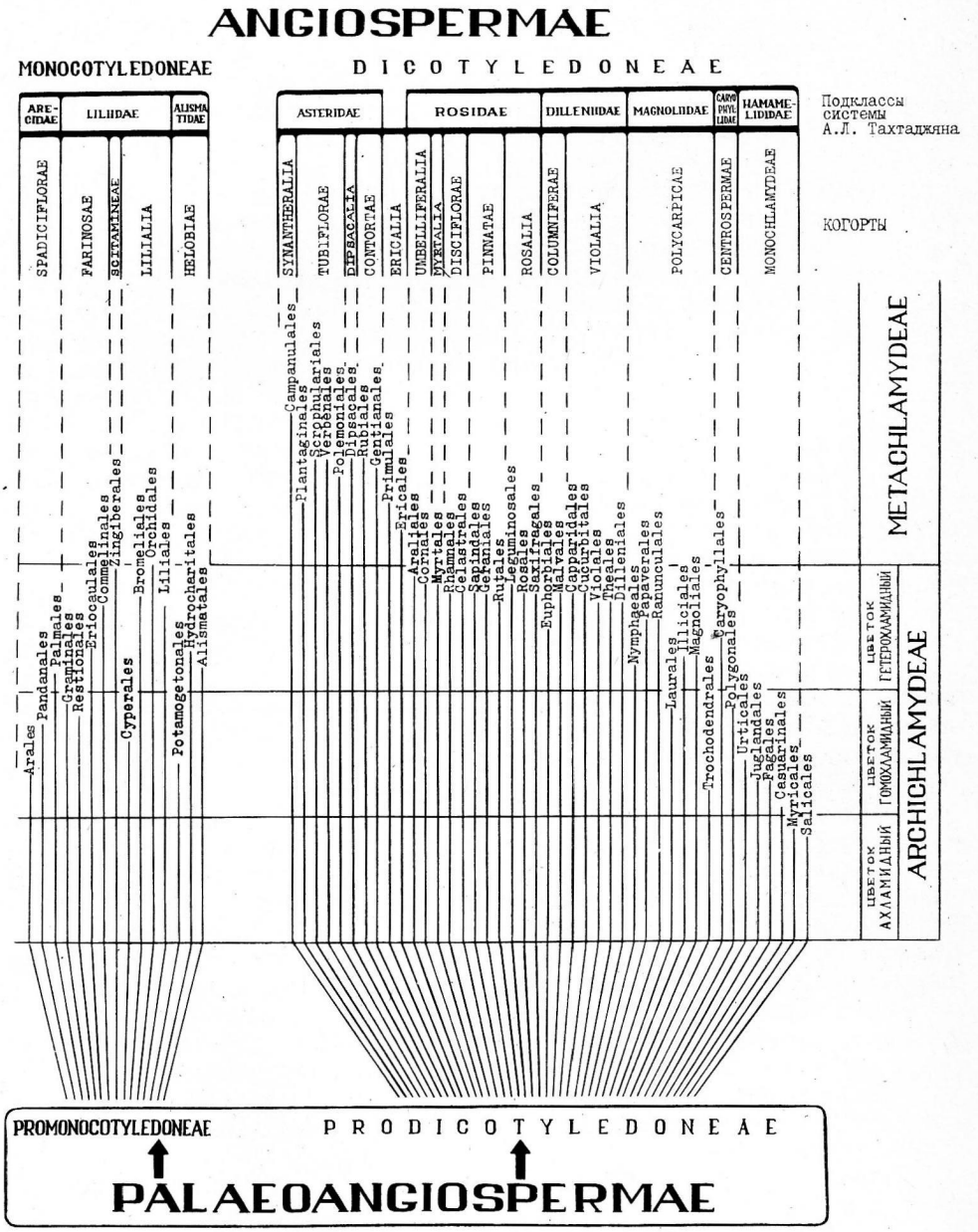
Divisio Angiospermae (Angiospermophyta, Anthophyta, Gynoeciatae, Magnoliophyta) — Покрытосеменные.

Classis Dicotyledoneae (Magnoliopsida) — Двудольные.

Supercohors Archichlamydeae — Первичнопокровные.

Cohors Monochlamydeae (Fagalia) — Однопокровные, или букоподобные. — Ordo Salicales — Ивоцветные: Salicaceae — Ивовые. — Ordo Myricales — Восковникоцветные: Myricaceae — Во-

* В систематическом перечне указаны только те порядки и семейства, которые обычно рассматриваются в лекционном курсе и прорабатываются на практикуме.



Вероятные отношения между важнейшими порядками покрытосеменных растений

сковниковые. — Ordo Casuarinales — Казуариноцветные: Casuarinaceae — Казуариновые. — Ordo Fagales — Букоцветные: Betulaceae — Березовые, Fagaceae — Буковые. — Ordo Juglandales — Орехоцветные: Juglandaceae — Ореховые. — Ordo Urticales — Крапивоцветные: Moraceae — Тутовые, Cannabaceae — Коноплевые, Urticaceae — Крапивные, Ulmaceae — Вязовые.

Cohors Centrospermae (Caryophyllalia) — Центросеменные, или гвоздикоподобные. — Ordo Polygonales — Гречихоцветные: Polygonaceae — Гречишные. — Ordo Caryophyllales — Гвоздикоцветные: Cactaceae — Кактусовые, Phytolaccaceae — Лаконосные, Nyctaginaceae — Никтагиновые, Aizoaceae — Айзооновые, Portulacaceae — Портулаковые, Chenopodiaceae — Маревые, Amaranthaceae — Щирицевые, Caryophyllaceae — Гвоздичные.

Cohors Polycarpicae (Ranalia) — Многоплодниковые, или лютикоподобные. — Ordo Trochodendrales — Троходендроноцветные: Trochodendraceae — Троходендроновые, Tetracentraceae — Тетрацентроновые. — Ordo Magnoliales — Магнолиецветные: Winteraceae — Винтеровые, Degeneriaceae — Дегенериевые, Magnoliaceae — Магнолиевые, Annonaceae — Аноновые. — Ordo Illiciales — Иллициецветные: Illiciaceae — Иллициевые, Schisandraceae — Лимонниковые. — Ordo Laurales — Лавроцветные: Lauraceae — Лавровые, Monimiaceae — Монимиевые, Calycanthaceae — Каликантовые. — Ordo Ranunculales — Лютикоцветные: Berberidaceae — Барбарисовые, Menispermaceae — Луносемянниковые, Ranunculaceae — Лютиковые. — Ordo Papaverales — Макоцветные: Papaveraceae — Маковые (incl. Fumariaceae). — Ordo Nymphaeales — Кувшинкоцветные: Nymphaeaceae — Кувшинковые, Nelumbonaceae — Лотосовые, Ceratophyllaceae — Роголистниковые.

Cohors Violalia — Фиалкоподобные. — Ordo Dilleniales — Диллениецветные: Dilleniaceae — Диллениевые, Paeoniaceae — Пионовые. — Ordo Theales — Чаецветные: Theaceae — Чайные, Hypericaceae — Зверобойные. — Ordo Violales — Фиалкоцветные: Flacourtiaceae — Флакуртиевые, Violaceae — Фиалковые, Cistaceae — Ладанниковые. — Ordo Cucurbitales — Тыквоцветные: Cucurbitaceae — Тыквенные. — Ordo Capparales — Каперсоцветные: Capparaceae — Каперсовые, Resedaceae — Резедовые, Cruciferae (Brassicaceae) — Крестоцветные.

Cohors Columniferae (Malvalia) — Мальвоподобные. — Ordo Malvales — Мальвоцветные: Sterculiaceae — Стеркулиевые, Bombacaceae — Бомбаксовые, Malvaceae — Мальвовые, Tiliaceae — Липовые. — Ordo Euphorbiales — Молочаецветные. Euphorbiaceae — Молочайные.

Cohors Rosalia — Розоподобные. — Ordo Saxifragales — Камнеломкоцветные: Crassulaceae — Толстянковые, Saxifragaceae — Камнеломковые, Grossulariaceae — Крыжовниковые, Parnassiaceae — Белозоровые, Droseraceae — Росянковые, Hydrangeaceae — Гортензиевые. — Ordo Rosales — Розоцветные: Rosaceae — Розовые. — Ordo Leguminosales (Fabales) — Бобовоцветные: Mimosaceae — Мимозовые, Caesalpiniaceae — Цезальпиниевые, Papilionaceae (Fabaceae) — Мотыльковые, или бобовые.

Cohors Pinnatae (Rutalia) — Перистые, или рутоподобные. — Ordo Rutales — Рутоцветные: Rutaceae — Рутовые, Anacardiaceae — Анакардиевые. — Ordo Geraniales — Геранецветные: Linaceae — Льновые, Oxalidaceae — Кисличные, Geraniaceae — Гераниевые, Balsaminaceae — Бальзаминовые, Tropaeolaceae — Капуциновые. — Ordo Sapindales — Сапиндоцветные: Sapindaceae — Сапиндовые, Aceraceae — Кленовые.

Cohors Disciflorae (Celastralia) — Дискоцветные, или бересклетоподобные. — Ordo Celastrales — Бересклетоцветные: Ce-

lastraceae — Бересклетовые. — Ordo Rhamnales — Крушиноцветные: Rhamnaceae — Крушиновые, Vitaceae — Виноградные.

Cohors Myrtalia — Миртоподобные. — Ordo Myrtales — Миртоцветные: Myrtaceae — Миртовые, Punicaceae — Гранатовые, Rhizophoraceae — Ризофоровые, Sonneratiaceae — Зоннерациевые, Lythraceae — Дербенниковые, Trapaceae — Рогульниковые, Onagraceae — Кипрейные.

Cohors Umbelliferalia — Зонтичноподобные. — Ordo Cornales — Кизилоцветные: Cornaceae — Кизиловые. — Ordo Araliales — Аралиецветные: Araliaceae — Аралиевые, Umbelliferae (Apiaceae) — Зонтичные.

Supercohors Metachlamydeae (Sympetalae) — Вторичнопокровные, или спайнолепестные.

Cohors Ericalia — Верескоподобные. — Ordo Ericales — Верескоцветные: Ericaceae — Вересковые, Pyrolaceae — Грушанковые. — Ordo Primulales — Первоцветные: Primulaceae — Примуловые.

Cohors Contortae — Скрученные. — Ordo Gentianales — Горечавкоцветные: Gentianaceae — Горечавковые, Menyanthaceae — Вахтовые, Apocynaceae — Кутровые, Asclepiadaceae — Ластовневые. — Ordo Rubiales — Мареноцветные: Rubiaceae — Мареновые.

Cohors Dipsacalia — Ворсянкоподобные. — Ordo Dipsacales — Ворсянкоцветные: Caprifoliaceae — Жимолостные, Adoxaceae — Адоксовые, Valerianaceae — Валериановые, Dipsacaceae — Ворсянковые.

Cohors Tubiflorae — Трубкоцветные. — Ordo Polemoniales — Синюхоцветные: Polemoniaceae — Синюховые, Hydrophyllaceae — Водолистниковые, Boraginaceae — Бурачниковые, Convolvulaceae — Вьюнковые, Cuscutaceae — Повиликовые. — Ordo Verbenales — Вербеноцветные: Verbenaceae — Вербеновые, Labiatae (Lamiaceae) — Губоцветные. — Ordo Scrophulariales — Норичникоцветные: Solanaceae — Пасленовые, Scrophulariaceae — Норичниковые, Orobanchaceae — Заразиховые, Gesneriaceae — Геснериевые, Lentibulariaceae — Пузырчатковые. — Ordo Plantaginales — Подорожникоцветные: Plantaginaceae — Подорожниковые.

Cohors Synantheralia — Спайнотычинковые. — Ordo Campanulales — Колокольчикоцветные: Campanulaceae — Колокольчиковые, Lobeliaceae — Лобелиевые, Compositae (Asteraceae) — Сложноцветные.

Classis Monocotyledoneae (Liliopsida) — Однодольные.

Cohors Helobiae — Водолюбы. — Ordo Alismatales — Частухоцветные: Butomaceae — Сусаковые, Alismataceae — Частуховые. — Ordo Hydrocharitales — Водокрасоцветные: Hydrocharitaceae — Водокрасовые. — Ordo Potamogetonales — Рдестоцветные: Potamogetonaceae — Рдестовые, Najadaceae — Наядовые, Zosteraceae — Взморниковые.

Cohors Lilialia — Лилиеподобные. — Ordo Liliales — Лилиецветные: Liliaceae — Лилейные, Amaryllidaceae — Амариллисовые, Agavaceae — Агавовые, Iridaceae — Ирисовые. — Ordo Orchidales — Орхидноцветные: Orchidaceae — Орхидные. — Ordo Bromeliales — Бромелиецветные: Bromeliaceae — Бромелиевые. — Ordo Cyperales — Осокоцветные: Juncaceae — Ситниковые, Cyperaceae — Осоковые.

Cohors Scitamineae — Сцитаминовые. — Ordo Zingiberales — Имбирецветные: Musaceae — Банановые, Strelitziaceae — Стрелициевые, Zingiberaceae — Имбирные, Marantaceae — Марантовые, Cannaceae — Канновые.

Cohors Farinosae — Мучнистые. — Ordo Commelinales — Коммелиноцветные: Commelinaceae — Коммелиновые. — Ordo Eriocaulales — Эриокаулоноцветные: Eriocaulaceae — Эриокауло-

новые. — Ordo Restionales — Рестиецветные: Restionaceae — Рестиевые. — Ordo Graminales (Poales) — Злакоцветные: Gramineae (Poaceae) — Злаки.

Cohors Spadiciflorae — Початкоцветные. — Ordo Palmales (Arecales) — Пальмоцветные: Palmae (Arecaceae) — Пальмы. — Ordo Pandanales — Панданоцветные: Pandanaceae — Пандануссовые, Sparganiaceae — Ежеголовниковые, Typhaceae — Рогозовые. — Ordo Arales — Ароидноцветные: Araceae — Ароидные, Lemnaceae — Рясковые.

Литература

1. Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым Международным ботаническим конгрессом. — Л.: Наука, 1980.
2. Положий А. В. Систематика цветковых растений. — Томск, 1978.
3. Тихомиров В. Н. Происхождение покрытосеменных растений в связи с проблемой построения их филогенетической системы. — В сб.: Второе Московское совещание по филогении растений. М., 1964, с. 80.
4. Тихомиров В. Н. О некоторых новых взглядах на происхождение цветковых растений. — В кн.: Проблемы филогении растений. Тр. МОИП, т. XIII, отдел биологический, секция ботаники. М.: Наука, 1965, с. 175.
5. Тихомиров В. Н. Об отражении некоторых особенностей эволюции покрытосеменных в филогенетической системе. — Бюл. МОИП. Отдел биол., 1972, т. 77, вып. 3, с. 73.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 25 января 1984 г.

УДК 577.391:577.159:663.12/14

БИОФИЗИКА

МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ УРОВНЯ ЛИПИДНЫХ РАДИОСЕНСИБИЛИЗАТОРОВ В КЛЕТКАХ ДРОЖЖЕЙ С РАЗЛИЧНОЙ РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТЬЮ

Т. И. Гудзь, Е. Н. Гончаренко, З. А. Ковалева, С. М. Зубкова, Л. Н. Шишкина

В клетках дрожжей, различающихся по радиорезистентности, исследовали факторы, контролирующие уровень липидных радиосенсибилизаторов: состав жирных кислот липидов, их антиокислительную активность, функционирование ферментных систем (супероксиддисмутазы, каталазы, глутатионпероксидазы и глутатионредуктазы). На примере шести штаммов дрожжей продемонстрирована важная роль супероксиддисмутазы — одного из регуляторов пероксидации липидов — в формировании природной радиорезистентности клеток.

Factors controlling the lipid sensitizers level: the composition of fatty lipid acids, their antioxidative activity, the enzyme systems reactivity (superoxide dismutase, catalase, glutatione peroxidase and glutatione reductase) have been studied in yeast cells with different radioresistance. In six lines of yeast cells the leading role of superoxide dismutase — one of the regulators of lipid peroxidation have been demonstrated in cells native radioresistance formation.

В настоящее время все большее признание получают представления о важной роли эндогенных факторов, участвующих в формировании радиорезистентности клеток. Многочисленные концепции и гипотезы доказывают значимость тех или иных эндогенных модификаторов лучевого поражения. Важное значение имеет сформулированная в 1969 г. Ю. Б. Кудряшовым и Е. Н. Гончаренко гипотеза, согласно которой радиорезистентность организмов определяется соотношением уров-