

ФІЛОГЕНЕЗ ТА СИСТЕМАТИЧНЕ ПОЛОЖЕННЯ РОДУ *RHAMNUS* L.

Мета — узагальнити дані щодо філогенезу та систематичного положення роду *Rhamnus* L.

Матеріал та методи. Проаналізовано літературні джерела щодо систематичного положення родини *Rhamnaceae* і роду *Rhamnus*, зокрема дані порівняльної морфології, анатомії, біохімії, ембріології та молекулярної біології.

Результати. На підставі аналізу палеоботанічних даних з'ясовано поширення роду *Rhamnus* у попередні геологічні епохи. Розглянуто історію вивчення систематики роду *Rhamnus*. Установлено хронологію змін систематичного положення роду *Rhamnus*. Детальні дослідження в цьому напрямі проводили, починаючи з другої половини XIX ст. Вивчено місце роду *Rhamnus* у сучасних філогенетичних системах, а також синонімію видових назв представників роду *Rhamnus*.

Висновок. За результатами філогенетичних досліджень, підтвердженими генетичними тестами, встановлено, що рід *Rhamnus* належить до триби *Rhamneae*, родини *Rhamnaceae*, порядку *Rosales*.

Ключові слова: *Rhamnales*, *Rhamnaceae*, *Rhamnus*, філогенез, систематика.

Значне місце у рослинному світі посідають покритонасінні, які є основою для розвитку землеробства, кормовою базою для тваринництва. Дикорослі види квіткових використовують як джерело цінної лікарської і технічної сировини та в інших цілях.

Вивчення еволюції квіткових рослин, їх різноманіття має важливе значення для вирішення таких актуальних завдань, як охорона рослинного покриву і генофонду флори, а також для розробки способів раціонального використання природних рослинних ресурсів [13].

Філогенез та систематику роду *Rhamnus* L. у літературі висвітлено фрагментарно. Велика кількість і морфологічна різноманітність видів роду, широке географічне поширення та екологічна амплітуда, наявність численних викопних решток може дати цінні в ботаніко-географічному і загальноеволюційному аспекті результати.

Мета роботи — узагальнити дані щодо філогенезу та систематичного положення роду *Rhamnus*.

Матеріал та методи

Дослідження проведено шляхом критичного аналізу літературних джерел щодо система-

тичного положення родини *Rhamnaceae* і роду *Rhamnus*, зокрема даних порівняльної морфології, анатомії, біохімії, ембріології та молекулярної біології.

Результати та обговорення

Рід *Rhamnus* об'єднує близько 150 видів [14], які є цінними лікарськими, вітамінними, медоносними, технічними рослинами, а також використовуються у зеленому будівництві. Аналіз історії розвитку видів роду *Rhamnus* дає змогу виявити потенційні можливості для інтродукції у нові, часто екстремальні умови.

До кінця крейдового періоду та особливо в палеогені відбувалася відносно швидка модернізація родового складу квіткових. «Велике переселення» квіткових в основних своїх ознаках закінчилося вже в крейдовий період, а під час третинного періоду поступово згасало. Хоча міграції продовжували відбуватися, іноді навіть у великих масштабах, вони вже не були провідними чинниками в зміні рослинного покриву [17].

Протягом третинного періоду продовжували виникати нові провінції, але до кінця міоцену — початку пліоцену ботаніко-географічні області переважно були ті самі: велика верхньокрейдова Бореальна область перетворилася на третинну Бореальну область, до складу якої входив рід *Rhamnus* [17].

Перші викопні рештки покритонасінних, зокрема пилку і листків виявлено у відкладеннях раннього крейдового періоду (близько 140 млн років тому) в низьких широтах із семіаридним або сезонно аридним кліматом. Переважаючими елементами наземної рослинності покритонасінні стали під час середнього і верхнього крейдового періоду [1].

У верхній крейдовий період значного поширення набула родина *Rhamnaceae*. За даними В.А. Красілова, це відбувалося 98–86 млн років тому [6], а за даними американських вчених, — 94–96 млн років тому [33]. Поодинокі види роду *Rhamnus* траплялися з верхнього продуктивного інтервалу, який характеризувався залишками рослин еоценового, олігоценного і пізньоміоценового віку [9]. В олігоцені кількість видів роду *Rhamnus* збільшилася [15], а в міоцені рід набув значного поширення [4], про що свідчать відбитки листків [12].

Міоценова флора області Скелястих гір, розташованої на крайньому заході Північної Америки, представлена відкладеннями озера Флориссант на рівні понад 1500 м і характеризує рослинність верхнього міоцену. Більшість знайдених у них родів рослин, зокрема *Rhamnus*, і досі поширені у Північній Америці [8]. У пліоценовий період флор Італії та південної Франції росли тотожні види, зокрема представники роду *Rhamnus* [4].

Латинська назва роду *Rhamnus* походить від давньогрецького слова «rhamnos» [6], що в перекладі означає «кущ, який полюбляють дрозди» [2], або від кельтського слова «ram», що означає «чагарник» [11]. Авторство роду *Rhamnus* закріплене за шведським природознавцем Карлом Ліннеєм: «назва грецького походження, «темне» походження яких в більшості випадків розкривається з великими труднощами та й будучи розкритим, залишається сумнівним, проте зберігається» [10]. *Rhamnous* (грец: Ῥαμνοῦς), також *Ramnous* або *Rhamnus*, — це назва давньогрецького міста в Аттиці, розташованого на узбережжі з видом на протоку Euboean [36].

Рід *Rhamnus* належить до родів рослин, згаданих у давніх ботанічних працях. Перші згадки про види роду *Rhamnus* містяться у «До-

слідженні про рослини» «батька ботаніки» давньогрецького вченого Теофраста (близько 370–287 до н. е.) [18]. Вид *Rhamnus* було описано як Теофрастом, так і Діоскоридом [25, 26] під назвою «ραμνος» (шип, колючка). Колючий дрібний чагарник, поширений по берегах і на островах Егейського та Іонічного морів, імовірно, *Rhamnus oieoides* L. Назву «*Rhamnus*» було введено як назву всього роду цих рослин. Один з перших європейських долінеєвських систематиків рослин голландець Додоенс описав під цією родовою назвою вже чотири види. З описів та малюнків, котрі відтворюють вигляд рослин, можна ідентифікувати види *R. teriius* (*R. lycioides* L.), *R. solutivus* (*R. catartica* L.), два інших види — *R. primus* і *R. secundus* не мають близької спорідненості ні з родом *Rhamnus*, ні з *Rhamnaceae* взагалі.

Поряд з *Rhamnus*, *Paliurus* і *Zizyphus* Додоенс розташував опис і зображення ламкої крушини як самостійного роду *Frangula* [27]. Цей рід був прийнятий іншими відомими ботаніками долінеєвського періоду (Matthioli, Haller, Bauhin).

У 1583 р. Андреа Чезальпіно у своїй праці «De plantis libri XVI» розподілив рослинний світ на два відділи — дерева та чагарники, трави і напівчагарники. В цій праці згадано про рід *Rhamnus* [23].

Як рід *Rhamnus* вперше згадується Турнефором у праці “Eléments de botanique, ou Méthode pour connoître les Plantes” (1694). Автор розташував його поряд з *Alaternus*, який є широко відомим вічнозеленим чагарником Середземномор’я — *R. alaternus* L. На підставі будови суцвіть, квіток і плодів ці роди було віднесено до XX класу, тоді як *Frangula*, *Paliurus* і *Zizyphus* — до XXI класу [39].

Значний внесок у розвиток систематики роду *Rhamnus* зробив К. Лінней. У працях “Genera plantarum” (1764) він навів усі відомі описи ботанічних родів, доповнивши їх новими характеристиками щодо генеративних органів [32]. У праці “Species plantarum” (1753) [31] К. Лінней детально описав низку видів роду *Rhamnus*. Незважаючи на загальний вигляд рослин та будову плодів і всупереч принципу своєї класифікації (оскільки будова та кіль-

кість частин квітки рослин були різними), він об'єднав в один рід *Rhamnus*, *Paliurus* і *Zizyphus*.

У 1759 р. англійський ботанік Міллер, всупереч авторитету Ліннея, виділив роди *Zizyphus*, *Paliurus* і *Frangula*. Так само, як і Турнефор, він включив у рід *Frangula* два види, які належали до роду *Rhamnus*, на підставі зовнішньої схожості — *F. latifolia* Mill (= *R. alpina* L.) і *F. americana* Mill (= *R. alnifolia* L'Her.), не вивчивши будову їх квіток і плодів [34].

Творцем першої природної системи рослин вважають А. Жюссє — французького ботаніка, який у 1789 р. опублікував працю "Genera plantarum secundum ordines naturales disposita". Він виділив родину під назвою "*Rhamni*" і рід *Rhamnus* [29].

Вперше чітко родину *Rhamnaceae* встановив Р. Браун, шотландський ботанік, морфолог і систематик рослин, першовідкривач «брунівського руху». У 1814 р. у праці "General remarks on the Botany of Terra Australis" він не лише охарактеризував її, а і вказав відомі на той час роди, які вона об'єднувала, — *Rhamnus*, *Frangula* та *Alaternus* [22].

У 1825 р. Декандоль, швейцарський і французький ботанік, зробив першу спробу систематизувати види роду *Rhamnus*. Він розділив рід на чотири секції, три з яких відповідають родам Турнефора і мають певні характеристики, а четверта — *Antirhamnus* об'єднує всі види, переважно американські, за винятком *R. microphylla* Humb. & Bonpl. ex Schultes та *R. alnifolia* L'Her. Однак лише перші чотири види відповідають їй і представляють природну групу [5].

У своїй монографії, надрукованій у 1826 р., Адольф Теодор Броньяр, який є «батьком палеоботаніки», не обґрунтований підрід *Rhamnus* розділив на дві секції: *Alaterni* з гроноподібним суцвіттям та *Rhamni* з пучкоподібним суцвіттям, а останню — ще на дві групи: колючі та неколючі види [21].

Самостійність родів *Rhamnus* і *Frangula* підтримували британський ботанік Джон Джозеф Беннетт (1840), на підставі вивчення будови насінної бруньки та німецький ботанік і зоолог Еміль Россмесслер (1846) на підставі порівняльного вивчення морфології та анатомії вегетативних органів у *R. cathartica* і *R. frangula* [22, 35].

Один з найбільш відомих американських ботаніків XIX ст. — флорист Ейса Грей у 1852 р. переглянув відмінність американських видів роду *Rhamnus* від європейських і відніс їх до секції *Eurhamnus* [5].

Однак переконливі аргументи щодо самостійності роду *Frangula*, не отримали визнання.

Карл Кох, німецький ботанік-дендролог, у 1872 р. об'єднав «неколючі види» секції *Frangula* з декантолевською секцією *Cervispina* в нову секцію *Espina* Koch, незважаючи на будову генеративних органів. Із секції *Cervispina* було включено лише «колючі види» [30].

Великим кроком вперед була обробка роду *Rhamnus* П'єром Едмоном Буасье, швейцарським ботаніком, який у 1872 р. увів у секції ознаки вегетативних органів та діагностував групи за морфологією насіння. Важливого значення для систематики роду Буасье надавав будові стовпчика, співвідношенню гінецея та андроцея в квітці [20].

Система роду *Rhamnus* задовольняла ботаніків лише доти, доки обмежувалася європейськими і близькосхідними видами, а численні східноазійські та американські види залишалися поза увагою європейських систематиків і флористів.

У 1896 р. Аугусто Вебербауер, німецький ботанік, натураліст, зробив обробку всієї родини *Rhamnaceae*. Йому довелося мати справу приблизно із 70 видами, поширеними в Старому і Новому Світі, вельми різноманітними, які не вкладались у рамки системи, розробленої для порівняно нечисленних і не дуже різноманітних видів Європи та Близького Сходу. Він розподілив рід на два підроди — *Eurhamnus* і *Frangula*. Перший підрід за будовою суцвіть розподілено на дві секції — *Alaternus* (= *Alaterni* Brongn.) з китицеподібним суцвіттям і *Leptophyllus* (= *Rhamni* Brongn.) з пучкоподібним суцвіттям, яка містила дві підсекції — *Espina*, котра об'єднувала всі «неколючі види», та *Cervispina*, яка об'єднувала «колючі види».

Система Вебербауера ґрунтувалася на результатах дослідження Гемолля (K. Gemoll, 1902) і Герцога (Th. Herzog, 1903), які використали анатомічну будову листків для цілей систематики

родини *Rhamnaceae* і зокрема роду *Rhamnus*. Дані щодо анатомії листків підтвердили наявність відмінності між *Eurhamnus* і *Frangula* [5].

Однією з перших філогенетичних систем була система Августа Вільгельма Ейхлера, яка послужила основою, на якій його учень Адольф Енґлер, німецький ботанік, створив філогенетичну систему, описану в книзі “*Syllabus der Pflanzenfamilien*” (1887–1930). У цій праці наведено опис порядку *Rhamnales*, родини *Rhamnaceae* та роду *Rhamnus* [28].

У 1928 р. Геппелер здійснив обробку роду *Rhamnus* на основі хімічної ознаки [5]. Проте Геппелер, як і Вебербауер, не взяв до уваги досягнення в систематиці роду *Rhamnus* Буасье та особливо Шнайдера і навів факти, які не відповідають дійсності. Так, на підставі наявності у *R. microphylla* шипів її виділено в особливий монотипний «ряд» у підроді *Frangula*, хоча шипів у цього виду немає і вони ніким не вказувалися.

Камілло Карл Шнайдер, австрійський ботанік, садівник та ландшафтний архітектор, уважав, що для створення природної системи потрібно ґрунтовно вивчити всі види роду *Rhamnus*. Він ретельно проаналізував у всіх видів будову квітки, суцвіття, жилкування листків, морфологію насіння. Однак він не уникнув помилок, зокрема, не врахував відмінностей у будові квітки та плоду зовнішньо схожих видів.

У системі М.А. Буша родина *Rhamnaceae* об'єднує 50 родів та 500 видів — дерев і чагарників, рідко трав'янистих рослин, іноді ліан. Листки цілюнокраї з прилистками. Актиноморфні двостатеві квітки, 4-5-членні. Віночки маленькі або їх немає. Зав'язь верхня або нижня, 2-3-гніздна, рідко — 1-гніздна. Плід — коробочка, кістянка або сім'янка [3].

За даними А.Л. Тахтаджяна, до порядку *Celastrales* близький порядок *Rhamnales*, який об'єднує дерева та чагарники, часто ліани. Листки почергові або рідше супротивні, прості або складні, зазвичай з прилистками. Членики судин на відміну від *Celastrales* виключно з простою перфорацією. Квітки зазвичай дрібні, двостатеві або рідше одностатеві, 4-5-членні, актиноморфні. Оцвітина зазвичай подвійна, рідше квітки безпелюсткові, тичинок 4-5. Нектарний

диск зазвичай розвинений, інтрастамінальний. Пилкові зерна зазвичай 3-бороздо-порові. Гінецій синкарпний. Родина *Rhamnaceae* походить від типу *Celastraceae*, у якого мікропіле (пилковхід) формувалося обома інтегументами (оточує центральну частину сім'ябруньки), а у *Rhamnaceae* — внутрішнім [20]. Як *Rhamnales*, так і *Celastrales*, імовірно, мали спільне походження від диплостемонних прадавніх рослин. За системою А.Л. Тахтаджяна рід *Rhamnus* належить до родини *Rhamnaceae* порядку *Rhamnales* надпорядку *Rhamnanae* підкласу *Rosidae* класу *Magnoliopsida* відділу *Magnoliophyta* [37].

Порядок *Rhamnales* розташований так близько до *Celastrales*, що деякі автори (Ґондерсон, 1950 і Кронквіст, 1957) не виділяють родину *Rhamnaceae* та *Vitaceae* з порядку *Celastrales*. Проте тичинки у *Rhamnales* супротивні пелюсткам, а не чергуються з ними, як у *Celastrales* [17].

Торн, а слідом за ним і Пахльген, включають *Rhamnales* у *Malviflorae* поряд з *Urticales*. Кронквіст (1981) продовжує зближати *Rhamnales* із *Celastrales* [16, 24].

Для подолання недоліків попередніх систем класифікації покритонасінних (Кронквіста (1981), Торна (1992 і 2001), Тахтаджяна (1997)) три міжнародних групи ботаніків-систематиків працювали над розробкою консенсусної системи класифікації квіткових (покритонасінних) рослин — *Angiosperm Phylogeny Group* (APG, група філогенії покритонасінних), побудованої насамперед на даних молекулярного аналізу ДНК. Згідно з APG III класифікацією рід *Rhamnus* L. віднесено до триби *Rhamnaceae*, родини *Rhamnaceae*, порядку *Rosales* [19].

За *The Plant List* 474 види родини *Rhamnaceae* належать до 53 родів, з них прийнято 113 видів, 75 видів наведено як синоніми, неоцінених 286 видів [38].

Висновки

Погляди на родинні зв'язки роду *Rhamnus* змінювалися протягом тривалого періоду його вивчення і лише в кінці ХХ ст. на основі результатів генетичних досліджень вони набули узагальненого характеру. Дослідження систематичного положення родини *Rhamnaceae* та

роду *Rhamnus* проведено за даними порівняльної морфології, анатомії, біохімії, ембріології та молекулярної біології. Згідно із системою APG III (2009) рід *Rhamnus* належить до триби *Rhamnaceae*, родини *Rhamnaceae*, порядку *Rosales*.

1. *Ботаника*. Эволюция и систематика. Учебник для вузов: в 4 т. / [П. Зитте, Е.В. Вайлер, Й.В. Каде-райт, А. Брезински, К. Кернер; на основе учебника Е. Страсбургера и др., пер. с нем. Е.Б. Поспеловой, К.Л. Тарасова, Н.В. Хмелевской] — М.: Академия, 2007. — 576 с.
2. *Бутило М.Д.* Лікарські рослини Лісостепу України, їх раціональне використання і збереження / М.Д. Бутило, С.І. Дениско, І.Л. Дениско. — Умань: Уманське ВПП, 2008. — 688 с.
3. *Буш Н.А.* Систематика высших растений / Н.А. Буш. — М.: ГУПИМП, 1959. — 523 с.
4. *Вульф Е.В.* Историческая география растений. История флор земного шара / Е.В. Вульф. — М.; Л.: Изд-во. АН СССР, 1944. — 532 с.
5. *Грубов В.И.* Монографический обзор рода *Rhamnus L. s.l.* / В.И. Грубов // Тр. БИН АН СССР, сер. I. — Л., 1949. — Т. 8. — С. 241—423.
6. *Журба О.В.* Лекарственные, ядовитые и вредные растения / О.В. Журба, М.Я. Дмитриев. — М.: КолосС, 2008. — 512 с.
7. *Красилов В.А.* Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений / В.А. Красилов. — М.: Наука, 1989. — 264 с.
8. *Криштофович А.Н.* Курс палеоботаники / А.Н. Криштофович. — 2-е доп. изд. — М., Л., Грозный, Новосибирск: Гос. НТГГН Изд., 1934. — 392 с.
9. *Криштофович А.Н.* Палеоботаника. / А.Н. Криштофович. — 4-е испр. и доп. изд. — Л.: Гос. науч.-тех. изд-во нефтяной и горно-топливной лит.-ры. Ленинград. отд-ние, 1957. — 624 с.
10. *Линней Карл.* Философия ботаники / Карл Линней. — М.: Наука, 1986. — 454 с.
11. *Нейштадт М.И.* Определитель растений средней полосы европейской части СССР / М.И. Нейштадт. — М.: Гос. учеб.-пед. изд-во Министерства просвещения РСФСР, 1963. — 640 с.
12. *Павлюткин Б.И.* Геология и флора нижнего миоцена юга Приморья / Б.И. Павлюткин, И.Ю. Чек-рызов, Т.И. Петренко. — Владивосток: Дальнаука, 2012. — 194 с.
13. *Положий А.В.* Систематика цветковых растений: Учебник для биологических факультетов вузов / А.В. Положий. — Томск: Томский гос. ун-т, 2001. — 320 с.
14. *Рубцов Л.И.* Деревья и кустарники / Л.И. Рубцов. — К.: Наук. думка, 1974. — 578 с.
15. *Систематика* на висшоте растения / Спасимир Тонков, Елисавета Божилова, Йорданка Коева, Доля Павлова. — Българска: Пенсофт, 2005. — 272 с.
16. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов / А.Л. Тахтаджян. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
17. *Тахтаджян А.Л.* Происхождение и расселение цветковых растений / А.Л. Тахтаджян. — М.: Стройиздат, 1991. — 416 с.
18. *Феофраст.* Исследование о растениях / Пер. с древнегреческого и примечание М.Е. Сергеевко. Ред. И.И. Толстого и Б.К. Шишкина. — М.: Изд-во АН СССР, 1951. — 606 с.
19. *Angiosperm Phylogeny Group (APG).* 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, N 2. — P. 105—121.
20. *Boissier Edmond.* Flora orientalis. Vol. Secundum / Edmond Boissier. — Lugduni / Apud H. Georg, Bibliopolam, 1872. — 1159 p.
21. *Brongniart Adolphe.* Memoires sur la famille des Rhamnees / Adolphe Theodore Brongniart. — Paris: Imprimeur de la Faculte de Medecine, rue des Macons — Sorbonne, 1826. — 98 p.
22. *Brown Robert.* General remarks on the Botany of Terra Australis / Robert Brown, John Joseph Bennett. — London, 1814. — 638 p.
23. *Cesalpino Andrea.* De plantis Libri XVI / Andrea Cesalpino. — Florentiae: Apud Georgium Marescottum, 1583. — 682 p.
24. *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants / A. Cronquist — N. Y.: Columbia University Press, 1981. — 1262 p.
25. *Dioscorides Pedacio Ana.* Acerca de La Materia medicinal y de los venenos mortiferos / Pedacio Dioscorides Ana. Andres Laguna de Segovia. — En casa de Iuan Latio. Anno, M. D. L. V. Cum Gratia & Priuilegio Imperiali, 1555. — 646 p.
26. *Dioscorodes Pedanius.* Of Medical Substances / Pedanius Dioscorodes. 500—699 AD. — 170 p.
27. *Dodonaeus Rembertus.* Herbarius / Rembertus Dodonaeus. — Tot Layden. Inde Plantijnfche Drickerije van Fracoys van Reuelingen, 1618. — 1598 p.
28. *Engler Adolf.* Syllabus der Pflanzenfamilien / Adolf Engler. — Berlin: Verlag von Gebruder Borntraeger, 1903. — 233 p.
29. *Jussieu Antoine Laurent.* Genera plantarum / Antoine Laurent de Jussieu. — Paris: Apud Viduam Herissant, Typographum, 1789. — P. 376—380.
30. *Koch Karl.* Dendrologie / Karl Koch. — Numberg: Erlangen. Verlag von Ferdinand Enke, 1872. — 1100 p.
31. *Linnaei Caroli.* Species Plantarum / Caroli Linnaei. — Stockholm, 1753. — P. 572
32. *Linnaei Caroli.* Genera Plantarum / Caroli Linnaei. — Stockholm, 1764. — P. 657
33. *Michael Gillings.* Plant Microbiology / Michael Gillings and Andrew Holmes. — London and New York: Department of Biological Sciences, Macquarie University, Sydney, NSW 2109, Australia, 2004. — p. 301.
34. *Miller Philip.* The Gardeners Dictionary: Containing the Best and Newest Methods of Cultivating and Im-

- proving the Kitchen, Fruit, Flower Garden, and Nursery; as Also for Performing the Practical Parts of Agriculture / Philip Miller. — London, 1768. — 1367 p.
35. *Rossmässler Emil Adolf*. Der Wald: Den Freunden und Pflegern des Waldes geschildert / Emil Adolf Rossmässler. — Leipzig: C. F. Winter, 1863. — 628 p.
 36. *Stillwell, Richard*, ed. Princeton Encyclopedia of Classical Sites, 1976: “*Rhamnous, Attica Greece*”
 37. *Takhtajan A.* Flowering Plants / A. Takhtajan. — Second ed. — Berlin: Springer Verlag, 2009. — 871 p.
 38. *The Plant List* (2012) [Электронный ресурс] — Режим доступа к каталогу: <http://www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Rhamnaceae/Rhamnus>
 39. *Tournefort Joseph Pitton*. Elémens de botanique, ou Méthode pour connoître les Plantes. / Joseph Pitton de Tournefort. — Paris, 1694. — Т. 1. — P. 466.
- Рекомендував П.Є. Булах
Надійшла 20.05.2017
- ## REFERENCES
1. *Zytte, P., Vajler, Je.V., Kaderajt, J.V., Brezynsky, A. and Kerner, K.* (2007), Botanika. Evoljucija i systematika. Uchebnyk dlja vuzov: v 4 t. [Botany. Evolution and taxonomy. Textbook for high schools: in 4 volumes]. Moscow: Akademija, 576 p.
 2. *Butylo, M.D., Denysko, S.I. and Denysko, I.L.* (2008), Likarski roslyny Lisostepu Ukrainy, ih racionalne vykorystannja i zberezhennja [Medicinal plants in the forest-steppe of Ukraine, their rational use and conservation]. Uman: Umanske VPP, 688 p.
 3. *Bush, N.A.* (1959), Systematika vysshyh rastenij [Systematics of higher plants]. Moscow GUPYMP, 523 p.
 4. *Vulf, E.V.* (1944), Istoricheskaja geografija rastenij. Istoriya flor zemnogo shara [Historical geography of plants. History of the flora of the globe]. Moscow, Leningrad: Yzd. Akademiy Nauk SSSR, 532 p.
 5. *Grubov, V.Y.* (1949), Monograficheskij obzor roda Rhamnus L. s.l. [A monographic survey of the genus Rhamnus L. s.l. Proceedings of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences]. Leningrad, vol. 8, pp. 241—423.
 6. *Zhurba, O.V. and Dmytryev, M.Ja.* (2008), Lekarstvennye, jadovitye i vrednye rastenija [Medicinal, poisonous and harmful plants]. Moscow: KolosS, 512 p.
 7. *Krasilov, V.A.* (1989), Proishozhdenie i rannaja evoljucija cvetkovykh rastenij [The origin and early evolution of flowering plants]. Moscow: Nauka, 264 p.
 8. *Krishtofovich, A.N.* (1934), Kurs paleobotaniki. 2-e dopolnenoe izdanie [Paleobotanists course. 2nd Revised ed.]. Moscow, Leningrad, Groznyj, Novosibirsk: Gos. NTGGN Yzd., 392 p.
 9. *Krishtofovich, A.N.* (1957), Paleobotanika. 4-e ispravlennoe i dopolnennoe izdanie [Paleobotany. 4th revised and revised edition]. Leningrad: Gosudarstvennoe nauchno-tehnicheskoe izdatelstvo neftjanoj i gorno-toplivnoj literatury lenigradskoe otdelenie, 624 p.
 10. *Linnej, Karl* (1986), Filosofija botaniki [Philosophy of Botany]. Moscow: Nauka, 454 p.
 11. *Nejshadt, M.Y.* (1963), Opredelitel rastenij srednej polosy evropejskoj chasti SSSR [The determinant of plants of the middle belt of the European part of the USSR]. Moscow: Gosudarstvennoe uchebno-pedagogicheskoe izdatelstvo ministerstva prosveshhenija RSFSR, 640 p.
 12. *Pavljutkin, B.Y., Chekryzhov, Y.Ju. and Petrenko, T.Y.* (2012), Geologija i flora nizhnego mioceno juga Primorja [Geology and flora of the Lower Miocene of the south of Primorye]. Vladivostok: Dalnauka, 194 p.
 13. *Polozhij, A.V.* (2001), Sistematika cvetkovykh rastenij: Uchebnyk dlja biologicheskikh fakultetov vuzov [Systematics of Flowering Plants: A Textbook for Biological Departments of Universities]. Tomsk: Tomskij gosudarstvennyj universitet, 320 p.
 14. *Rubcov, L.Y.* (1974), Derevja i kustarniky [Trees and Shrubs]. Kyiv: Naukova dumka, 578 p.
 15. *Tonkov Spasymyr, Bozhylova Elysaveta, Koeva Jordanka and Pavlova Dolja* (2005), Sisytematika na vysshye rastenyja [Systematics of higher plants]. Bugarska: Pensoft, 272 p.
 16. *Tahtadzhan, A.L.* (1987), Sistema magnoliofitov [Magnoliofite system]. Leningrad: Nauka, 439 p.
 17. *Tahtadzhan, A.L.* (1991), Proishozhdenie i rasselenie cvetkovykh rastenij [The origin and dispersal of flowering plants]. Moscow: Strojizdat, 416 p.
 18. *Feofrast* (1951), Issledovanie o rastenijah [Study of plants / Translation from Ancient Greek, a note by Sergeenko M.E. Edition by Tolstoy I.I. and Shishkin B.K.]. Moscow: izdatelstvo Akademyy nauk SSSR, 606 p.
 19. Angiosperm Phylogeny Group (APG). (2009). Anupdate of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society, vol. 161, N 2, pp. 105—121.
 20. *Boissier Edmond* (1872), Flora orientalis. Lugduni, Bibliopolam, vol. Secundum. 1159 p.
 21. *Brongniart Adolphe* (1826), Memoires sur la famille des Rhamnees [Memoirs of the Rhamnees family]. Paris, Imprimeur de la Faculte de Medecine, rue des Macons, Sorbonne, 98 p.
 22. *Brown Robert, Bennett John Joseph* (1814), General remarks on the Botany of Terra Australis. London, 638 p.
 23. *Cesalpino Andrea* (1583). De plantis Libri XVI [Of the 16 plants Books]. Florentiae, Apud Georgium Marescottum, 682 p.
 24. *Cronquist A.* (1981), An integrated system of classification of flowering plants. N. Y., Columbia University Press, 1262 p.
 25. *Dioscorides Pedacio Ana* (1555), Acerca de La Materia medicinal y de los venenos mortiferos [Acerca de La Materia medicinal y de los venenos mortiferos]. En cafa de Iuan Latio, Anno, M. D. L. V. Cum Gratia & Priuilegio Imperiali, 646 p.

26. *Dioscorodes Pedanius* (500–699 AD). Of Medical Substances, 170 p.
27. *Dodonaeus Rembertus* (1618), Herbarius. Tot Layden. Inde Plantijnfche Drickerije van Fracoys van Revelingen, 1598 p.
28. *Engler Adolf* (1903), Syllabus der Pflanzenfamilien [Syllabus of plant families]. Berlin, Verlag von Gebroder Borntraeger, 233 p.
29. *Jussieu Antoine Laurent* (1789), Genera plantarum [Plant genera]. Paris, Apud Viduam Herissant, Typographum, pp. 376–380.
30. *Koch Karl* (1872), Dendrologie. Numberg, Erlangen, Verlag von Ferdinand Enke, 1100 p.
31. *Linnaei Caroli* (1753), Species Plantarum [Species Plant] Stockholm, p. 572.
32. *Linnaei Caroli* (1764), Genera Plantarum [Plant genera] Stockholm, p. 657.
33. *Michael Gillings and Holmes Andrew* (2004), Plant Microbiology. London and New York, Department of Biological Sciences, Macquarie University, Sydney, NSW 2109, Australia, p. 301.
34. *Miller Philip* (1768), The Gardeners Dictionary: Containing the Best and Newest Methods of Cultivating and Improving the Kitchen, Fruit, Flower Garden, and Nursery; as Also for Performing the Practical Parts of Agriculture. London, 1367 p.
35. *Rossmässler Emil Adolf* (1863), Der Wald: Den Freunden und Pflegern des Waldes geschildert [The forest: The friends and carers of the forest]. Leipzig, C.F. Winter, 628 p.
36. *Stillwell, Richard* (1976), Princeton Encyclopedia of Classical Sites, “*Rhamnous*, Attica Greece”
37. *Takhtajan A.* (2009), Flowering Plants. Second Edition. Berlin, Springer Verlag, 871 p.
38. <http://www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Rhamnaceae/Rhamnus>
39. *Tournefort Joseph Pitton* (1694), Elémens de botanique, ou Méthode pour connoître les Plantes [Elements of Botany, or Method for Knowing Plants]. Paris, p. 466.

Recommended by P.E. Bulakh
Received 20.05.2017

Ю.В. Журжа

Национальний дендрологічний парк «Софіївка» НАН України, Україна, г. Умань

ФИЛОГЕНЕЗ И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА *RHAMNUS* L.

Цель работы — обобщить данные относительно филогенеза и систематического положения рода *Rhamnus* L.

Материал и методы. Проанализированы литературные источники относительно систематического поло-

жения семейства *Rhamnaceae* и рода *Rhamnus*, в частности данные сравнительной морфологии, анатомии, биохимии, эмбриологии и молекулярной биологии.

Результаты. На основании анализа палеоботанических данных выяснено распространение рода *Rhamnus* в предыдущие геологические эпохи. Рассмотрена история изучения систематики рода *Rhamnus*. Установлена хронология изменений систематического положения рода *Rhamnus*. Детальные исследования в этом направлении проводили, начиная со второй половины XIX в. Изучено место рода *Rhamnus* в современных филогенетических системах, а также синонимия видовых названий представителей рода *Rhamnus*.

Вывод. По результатам филогенетических исследований, подтвержденным генетическими тестами, установлено, что род *Rhamnus* относится к трибе *Rhamneae*, семейству *Rhamnaceae*, порядку *Rosales*.

Ключевые слова: *Rhamnales*, *Rhamnaceae*, *Rhamnus*, филогенез, систематика.

Yu. V. Zhurzha

National Dendrological Park *Sofiyivka*, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Uman

PHYLOGENESIS AND SYSTEMATIC POSITION OF THE GENUS *RHAMNUS* L.

Objective — to generalize data on the phylogenetic formation and systematic position of the genus *Rhamnus* L.

Material and methods. The study of the systematic position of the family *Rhamnaceae* and the genus *Rhamnus* was conducted by scientists on the basis of comparative morphology, anatomy, biochemistry, embryology and molecular data.

Results. Based on the analysis of paleobotanical data, the distribution of the genus *Rhamnus* in the previous geological epochs has been elucidated. The history of the study of taxonomy of the genus *Rhamnus* is considered. The chronology and dynamics of changes in the systematic position of the genus *Rhamnus* have been established throughout the history of his research. Detailed studies in this direction have been carried out since the second half of the XIX century and are continuing at the present time. The site of the genus *Rhamnus* is studied in modern phylogenetic systems. Synonymy of species names of representatives of the genus *Rhamnus* has been studied.

Conclusion. Based on results of phylogenetic studies confirmed by genetic tests, it was found that the genus *Rhamnus* enters the tribe *Rhamneae*, the family *Rhamnaceae*, of the order of *Rosales*.

Key words: *Rhamnales*, *Rhamnaceae*, *Rhamnus*, phylogeny, systematics.