

СУЧАСНІ ПОГЛЯДИ НА ФІЛОГЕНІЮ ТА СИСТЕМАТИЧНЕ ПОЛОЖЕННЯ РОДУ *MUSCARI* MILLER (*ASPARAGACEAE* JUSS.)

С. В. БОЙЧУК, В. В. БУДЖАК

Інститут біології, хімії та біоресурсів,
вул. Лесі Українки, 25, м. Чернівці, 58012, Україна,
e-mail: svitlanabojchuk95@gmail.com

Незважаючи на численні дослідження, питання систематичного та філогенетичного положення *Muscari* – цінного декоративного та медоносного роду квіткових рослин, залишаються дискусійними. У зв'язку з цим метою роботи було здійснити критичний аналіз основних літературних джерел із систематики та філогенії роду *Muscari* і уточнити його таксономічний статус. У статті наведено короткий огляд основних публікацій присвячених філогенії та таксономії роду. Висвітлено питання систематичного положення *Muscari* в ранніх філогенетичних системах, таксономічних системах ХХ ст. та сучасних системах, розроблених на основі молекулярних даних. У новітніх філогенетичних системах розроблених «Групою філогенії покритонасінних» (APG III, APG IV) на основі аналізу послідовностей ДНК рід *Muscari* розглядається у складі підродини Scilloideae, родини Asparagaceae s.l., порядку Asparagales, клади Monocots. Філогенетичні зв'язки в середині роду складні та дискусійні. Загалом існують дві основні концепції розподілу *Muscari* на підроди. Перша розроблена F. Speta в 1999 р. на основі молекулярних досліджень trnL-F ділянки хлоропластної ДНК. В ній рід розглядають в широкому сенсі (s.l.), виділяючи в його складі 4-ри підроди: *Muscari*, *Leopoldia*, *Muscarimia* та *Pseudomuscari*. Друга, більш сучасна теорія, була розроблена R. Govaerts і представлена в «World Checklist of selected plant families». Згідно з нею *Muscari* розділений на 3-ри окремі роди: *Muscari* s.str. (= *Muscarimia*, *Botryanthus*), *Leopoldia* та *Pseudomuscari*. На підставі аналізу палеоботанічних даних коротко наведено історію поширення роду *Muscari* у попередніх геологічних епохах. Встановлено, що предкові форми сучасних представників роду виникли приблизно 3,29 млн. р. т. у Середземномор'ї, звідки розселились у інші частини світу. Найближчими філогенетичними родичами *Muscari* є роди *Scilla* та *Bellevalia*. Високою спорідненістю також характеризуються *Chouardia* та *Nectaroscilla*. Для уточнення систематичного положення та філогенетичних зв'язків в середині роду *Muscari* доцільно було б провести комплексні дослідження з урахуванням морфологічних, біогеографічних, молекулярних та інших особливостей критичних таксонів.

Ключові слова: *Muscari*, систематичне положення, таксономія, філогенез.

Вступ. Рід *Muscari* Mill. представлений багаторічними цибулинними геофітами, які здебільшого поширені в Середземномор'ї, а також трапляються в Центральній Європі, Північній Африці, Кавказі, Північно- та Південно-Західній Азії (Jafari et al., 2008; Demirci, Özhatay, Koçuyigit, 2013). Деякі види натуралізувались в Південній Америці та Австралії. Згідно R. Govaerts станом на 2015 р. рід налічує близько 50-ти таксонів (Govaerts, 2015). Центр різноманіття роду знаходиться в Туреччині, де зареєстровано 45 видів, з яких 29 – ендемічні (Eroğlu, Pınar, Fidan, 2019).

Представники роду *Muscari* здавна відомі в культурі як цінні декоративні та медоносні рослини, їх культивують в ботанічних садах, використовують для озеленення парків, скверів, присадибних ділянок тощо.

На території України ростуть лише два види *Muscari*: *M. botryoides* (L.) Mill., який занесений до Червоної книги України (2009) і трапляється в Івано-Франківській, Чернівецькій та Закарпатській областях, а також *M. neglectum* Guss. ex

Ten., що поширений переважно в правобережних районах Лісостепу та Степу і занесений до списків регіонально-рідкісних видів Донецької, Запорізької, Київської, Луганської, Одеської, Сумської, Харківської та деяких інших областей (Шиндер, Козир, 2010; Перегрим, 2012; Бойчук, 2019).

Незважаючи на численні дослідження (Speta, 1982, 1989, 1999; Dahlgren, 1985; Тахтаджян, 1987; APG III, 2009; APG IV, 2016) питання систематичного і філогенетичного положення, а також внутрішньородової диференціації *Muscari* залишаються дискусійними.

У зв'язку з цим **метою роботи** є критичний аналіз основних літературних джерел із систематики та філогенії роду *Muscari* і уточнення його таксономічного статусу.

Положення роду *Muscari* в ранніх філогенетичних системах (XIII-XIX ст.). Вперше назву *Muscari* вжив С. Clusius у монографії «Rariorum plantarum historia» (1601) для опису двох близькоспоріднених видів «гіацинтів» поб-

лизу Стамбулу (Clusius, 1601). J. Tournefort у праці «Éléments de botanique ou méthode pour connaître les plantes» (1694) виділив окремий рід *Muscari* Tourn. включивши до його складу 7 видів (Tournefort, 1694).

Карл Лінней у своїй праці «Species plantarum» (Linnaei, 1753) розглядав *Muscari* у складі роду *Hyacinthus* L., який включив до класу *Hexandria monoginia*, тобто групи рослин з 6-ми тичинками та 1-ю маточкою (Linnaei, 1753).

В 1754 р. Ph. Miller, незважаючи на авторитет Ліннея, офіційно встановив рід *Muscari* (Tourn.) Mill. згідно з сучасними правилами номенклатури, включивши до його складу 5 видів: *M. botrioides*, *M. comosum* (L.) Mill., *M. racemosum* Mill., *M. orchioides* (L.) Mill. та *M. monstrosus* L. (Miller, 1754).

У 1763 р. М. Adanson уперше описав родину *Liliaceae*, у складі якої виділив секцію *Hyacinthi* і включив до неї рід *Muscari* (Adanson, 1763). Згодом французький ботанік, творець першої природної системи класифікації рослин – А. Jussieu надав родині офіційної назви (Jussieu, 1789).

У 1836 р. австрійський ботанік S. L. Endlicher у книзі «Genera plantarum secundum ordines naturales disposita» виділив трибу *Hyacintheae* Dumort. у складі підродини *Asphodeleae* Endl., родини *Liliaceae* Juss., порядку *Coronariae* L. та включив до неї рід *Muscari* Tourn. Автор вважав, що найбільш спорідненими до *Hyacintheae* є триби *Anthericeae* Bartl. та *Asparageae* Lindl. (Endlicher, 1836). Згодом J. Lindley перейменував трибу *Hyacintheae* в *Scilleae* Bartl. (Lindley, 1846).

J. Baker розділив родину *Liliaceae* на 26 родів та 6 триб. *Muscari* автор включив до великої триби *Hyacintheae*, яка загалом налічувала 10 родів (Baker, 1870).

G. Bentham та J. D. Hooker у своїй класифікаційній системі квіткових рослин (1883) використовували назву *Scilleae* Bartl. для триби *Hyacintheae* і розглядали її в складі родини *Liliaceae*, порядку *Coronariae* (Bentham, Hooker, 1883).

Положення роду *Muscari* в філогенетичних системах XX ст. Перші класифікаційні системи XX ст. розробили А. Engler та R. Wettstein. У них рід *Muscari* Mill. розглядався у складі триби *Scilleae*, підродини *Lilioideae* Engl. родини *Liliaceae*. Порядок *Coronariae* у їхніх роботах отримав назву *Liliiflorae* Engl. (Engler, 1903; Wettstein, 1924).

J. Lottsy у праці «Vorträge Über Botanische Stammesgeschichte» (1911) зробив першу спробу розділити *Liliaceae* (*Liliiflorae*) на кілька окремих родин: *Liliaceae s.st.*, *Alliaceae* J.G. Agardh, *Agapanthaceae* F. Voigt. та ін. Рід *Muscari* він

включив до окремої родини *Scillaceae* Vest. в межах порядку *Liliiflorae* (Lottsy, 1911).

У 1969 р. Н. Huber виділив зі складу *Liliaceae* окрему родину *Hyacinthaceae* Batsch ex Bork, яку розділив на 3 триби: *Chlorogaleae* Baker, *Bowieae* Hutch. та *Scilleae*. Рід *Muscari* він включив до триби *Scilleae* (Huber, 1969).

У «Flora Europaea» (1980) *Muscari* розглядається у складі родини *Liliaceae*, порядку *Liliiflorae*, класу *Liliopsida* Batsch., відділу *Magnoliophyta* (sensu Cronquist, Takhtajan & Zimmermann, 1966) (Davis, Stuart, 1980).

У класифікаційній системі Кронквіста (1981) родина *Liliaceae* трактувалась в широкому сенсі (s.l.). Автор включив до її складу близько 280-ти родів, в тому числі *Muscari*. Порядок *Liliiflorae* отримав назву *Liliales* Perleb. у складі підкласу *Liliidae* Cronquist, класу *Liliopsida* (Cronquist, 1981).

У 1985 році R. Dahlgren слідом за Н. Huber запропонував розділити *Liliaceae* на окремі родини і включити їх до різних порядків. Однією з виділених родин була *Hyacinthaceae*, яку він переніс до порядку *Asparagales* Bromhead, надпорядку *Lilianaе* Dahlgren, підкласу *Liliidae* Dahlgren, класу *Liliopsida* (Dahlgren, 1985).

У філогенетичній системі квіткових рослин А. Л. Тахтаджяна (1987) *Hyacinthaceae* Batsch теж розглядалась як окрема родина. Рід *Muscari* був включений до триби *Hyacintheae*, родини *Hyacinthaceae*, порядку *Amaryllidales* Bromhead, надпорядку *Lilianaе*, підкласу *Liliidae*, класу *Liliopsida*. Автор припускав, що родина *Hyacinthaceae* походить від *Melanthiaceae* Batsch та близька у філогенетичному відношенні до *Agavaceae* Dumort. та *Anthericaceae* J. Agardh (Тахтаджяна, 1987). Пізніше R. F. Thorne надав порядку *Amaryllidales*, виділеного Тахтаджяном, рангу підпорядку *Amaryllidineae* Thorne у складі порядку *Asparagales* (Thorne, 1992).

Зазначені роботи призвели до того, що в кінці 90-х рр. XX ст. було створено комітет за участі вчених Королівського ботанічного саду Кью, Британського музею природознавства та Единбургського ботанічного саду. Результатом роботи цього комітету стало офіційне розділення *Liliaceae* на 24 нові окремі родини, однією з яких була *Hyacinthaceae* (Mathew, 1989).

Положення роду *Muscari* у філогенетичних системах, розроблених на основі молекулярних даних (кін. XX ст.-поч. XXI ст.). Більшість новітніх філогенетичних систем побудовані на даних аналізу послідовностей ДНК. Однією з перших молекулярних систем класифікації квіткових рослин стала APG (Angiosperm Phylogeny Group, 1998), розроблена на основі досліджень одного рибосомального (18S rDNA) та двох хло-

ропластних (rbcL, atpB) генів. Систему було створено завдяки співпраці широкого кола провідних вчених-систематиків, проте основними співавторами виступили: К. Bremer (професор Стокгольмського університету, Швеція), М. W. Chase (королівські ботанічні сади в Кью, Великобританія) та Р. F. Stevens (Біологічний факультет університету Міссурі, Сент Луїс, США). Згідно з цією системою рід *Muscari* входить до складу родини *Hyacinthaceae* порядку *Asparagales*, класи *Monocots* (*Liliopsida* Batsch) (APG, 1998).

У 1999 р. F. Speta на основі молекулярних досліджень trnL-F ділянки хлоропластної ДНК виділив у складі *Hyacinthaceae* 4-ри підродини: монофілетичні *Oziroeoideae* Speta, та *Urgineoidea* Speta і поліфілетичні *Hyacinthoideae* Link, (триби *Massonioideae* Baker, *Hyacinthoideae* Dumort.) та *Ornithogaloideae* Speta (триби *Dipcadieae* Rouy та *Ornithogaleae* Rouy.) Рід *Muscari* автор включив до складу підродини *Hyacinthoideae*, триби *Hyacinthoideae*. (Speta, 1999).

У 2003 р. представлено удосконалений варіант системи класифікації квіткових – APG II, автори якого запропонували включити *Hyacinthaceae* до складу родин *Asparagaceae* Juss. (APG II, 2003).

У пізніших філогенетичних системах APG III (2009) та APG IV (2016) *Hyacinthaceae* розглядалась як монофілетична підродина *Scilloideae* Burnett у складі родини *Asparagaceae* s.l. Таким чином, в наш час, рід *Muscari* входить до складу підродини *Scilloideae*, родини *Asparagaceae*, порядку *Asparagales*, класи *Monocots* (Chase, Reveal, Fay, 2009; APG III, 2009; APG IV, 2016).

Проблема внутрішньородової таксономії *Muscari*. Проблема внутрішньородової диференціації *Muscari* здавна цікавила багатьох вчених. Зокрема С. S. Kunth у 1843 р. включив *M. comosum* та *M. monstrosus* до складу роду *Bellevalia* Lapeyr., а *M. botryoides* та *M. racemosum* – до складу нового роду *Botryanthus* Kunth. У складі *Muscari* автор залишив лише один вид – *M. moschatum* Willd. (Kunth, 1843). Проте J. Lindley у 1846 р. не підтримав ідею виділення нового роду *Botryanthus* і залишив його у складі *Muscari* (Lindley, 1846). F. Herbich у своїх роботах описує окремі роди *Botryanthus* та *Muscari* (Herbich, 1859), в той час як R. A. Salisbury виділяє роди *Moscharia* (L.) Salisb. та *Botryphile* (L.) Salisb. (Salisbury, 1866).

Значний внесок у таксономічні дослідження роду *Muscari* зробив G. Boissier, здійснивши його перший повний секційний розподіл у 1867 р. Він виділив і детально описавши три підродини: *Moscharia* Salisb., *Leopoldia* Parl. та *Botryanthus* Kunth (Boissier, 1867). Цього розпо-

ділу пізніше дотримувалися J. G. Baker, G. Benthams, J. D. Hooker та інші.

В 1905 р. Р. А. Ascherson та Р. Р. Graebner замінили назву секції *Moscharia* на *Muscarimia* Kostel враховуючи принцип пріоритету (Ascherson, 1905).

У “Флорі СССР” (1935) *Muscari* розділений на три окремі роди: *Muscari* s.str. (= *Botryanthus*), *Leopoldia* та *Muscarimia* (Лозина-Лозинская, 1935).

У 1970 р. F. Garbari та W. Greuter, теж розглядали секції *Muscari* у ранзі родів. На основі досліджень каріотипу автори виділили 4-ри незалежні роди: *Muscari* Mill, *Leopoldia* Parl., *Muscarimia* Kostel. ex Los. та *Pseudomuscari* Garbari et Greuter. При виділенні роду *Leopoldia* вони користувались не лише каріологічними, а також й морфологічними ознаками, такими як: великі розміри стерильних квіток, градація забарвлення стерильних квіток від блакитного до фіолетового, зигоморфність фертильних квіток та наявність прожилків на їх пелюстках (Garbari, Greuter, 1970).

Проте у «Flora Europaea» (1980) Р. Н. Davis та D. C. Stuart заявили, що відмінності між виділеними родами, є менш важливими ніж ті, завдяки яким *Muscari* був відокремлений від родів *Bellevalia* та *Hyacinthella* Schur. У зв'язку з цим, автори запропонували і надалі розглядати секції *Muscari* у ранзі підродів (Davis, Stuart, 1980).

У 1984 р. Th. Karlén у роботі присвяченій дослідженню хромосомного набору представників роду *Muscari* отримав каріотипи відмінні від тих, які виявили Garbari та Greuter. Він заявив про недоцільність розділення *Muscari* на окремі роди лише на основі хромосомного аналізу (Karlén, 1984).

F. Speta (1989) провів молекулярні дослідження trnL-F ділянки хлоропластної ДНК у представників 4-х підродів *Muscari*. Він заявив, що *Muscari* – це єдиний монофілетичний рід, до складу якого входять 4 підродини (*Muscari*, *Leopoldia*, *Muscarimia* та *Pseudomuscari*). Підтвердженням цього стали результати молекулярного аналізу, а також подібність підродів за важливими таксономічними ознаками, такими як: ступінь злиття оцвітини, тип розміщення пиляків та тип плацентації. Філогенетично близькими до *Muscari* автор вважав роди *Scilla* L., *Schnarfia* Speta, *Chouardia* Speta, *Nectaroscilla* Parl. та *Bellevalia* (Speta, 1982, 1989, 1999).

A. Nersesian (2001) досліджуючи вірменські популяції *Muscari* заявив, що каріологічні і морфологічні відмінності між представниками різних підродів *Muscari* досить розмиті.

A. Jafari, A. A. Maassoumi та M. Bemani (2008) порівняли анатомічну будову листків, стебл та

коренів, а також морфологію пилку у трьох під родах *Muscari*. Вони виявили відмінності у будові мезофілу листка, в той час як анатомічна будова стебел, коренів та морфологічна будова пилку була однаковою у всіх трьох під родах.

Молекулярні дослідження проведені А. Syed Shujait зі співавторами в 2012 р. показали, що *Leopoldia* та *Muscari* володіють високою спорідненістю та утворюють одну кладу філогенетичного дерева. Також результати дослідження показали, що найближчими філогенетичними родичами *Muscari* є роди *Bellevalia* та *Scilla*. Високою спорідненістю також характеризуються роди *Chouardia* та *Nectaroscilla* (Shujait et al., 2012).

У 2015 р., незважаючи на описані вище дослідження, R. Govaerts у «Kew World Checklist of selected plant families» розділив *Muscari* на 3 окремі роди: *Muscari* (= *Botryanthus*, *Muscarimia*), *Leopoldia* та *Pseudomuscari* (Govaerts, 2015). Цього розподілу дотримуються більшість сучасних ботаніків. Проте значна частина вчених заявляє, що підстави для розподілу *Muscari* запропонованого R. Govaerts не до кінця зрозумілі. Тому вони продовжують дотримуватись концепції розробленої F. Speta і розглядають рід *Muscari* в широкому сенсі, виділяючи в його складі 4-ри підроди (Yildirim, 2016; Demirci, Özhatay, 2017; Dizkirici, 2018).

Біогеографічна історія роду *Muscari*. Сучасні молекулярні дослідження дозволяють описати біогеографічну історію певних таксонів. Вчені розробили підхід «молекулярного годинника», за допомогою якого можна визначити приблизний вік та шляхи географічного розповсюдження певних груп рослин. Принцип цього екстраполяційного підходу полягає в оцінці віку відокремлення певних сестринських клад за допомогою підрахунку кількості нуклеотидних замін обраного гена (або генів), при цьому припускається, що у певній групі такі заміни відбуваються з більш-менш постійною швидкістю (Мосякін, Буюн, 2006). Для таких досліджень дуже часто використовують TrnL-F ділянку хлоропластної ДНК, яка складається з TrnL (UAA) інтрону та міжгенного спейсеру (IGS) між trnL (UAA)-3' екзоном та trnF (GAA) геном. У більшості груп рослин мутації в спейсері накопичуються швидше ніж в інтроні. У зв'язку з цим дослідження послідовностей інтрону дозволяють оцінити, які групи видів розійшлися на ранніх етапах філогенетичної історії, в той час як дослідження спейсеру дозволяють визначити групи, які дивергували значно пізніше (Wetschnig, 2007).

Для підроду *Hyacinthoideae* подібні дослідження провели А. Syed Shujait із співавторами.

Вони встановили, що предки підроду *Hyacinthoideae* виникли в Африці в пізньому олігоцені, або ранньому міоцені (приблизно 19 млн. р. т.). З Африки *Hyacinthoideae* потрапили в Середземноморський регіон. Подальше поширення на Північ було неможливе через наявність географічного бар'єру – середземноморського океану Тетіс. Вільне проникнення видів в Євразію почалося лише після формування сухопутного мосту Гомфотеріум. У зв'язку з цим представники *Hyacinthoideae* потрапили в Євразію лише 15,3 млн. р. т. Спочатку вони проникли у Східну Азію, потім в Європу, Західну Азію та Індію.

Утворення сучасних диз'юнктивних ареалів представників *Hyacinthoideae* пов'язане з аридизацією Сахари, формуванням Східно-Африканської рифтової долини та підняттям Тибету.

Триба *Hyacintheae* відділилась від підроду *Hyacinthoideae* в середині Міоцену (приблизно 15,3 млн. р. т.). Рід *Muscari* виник приблизно 3,29 млн. р. т. в Середземномор'ї, звідки його представники поширились в інші регіони світу (Syed et al., 2012).

Висновки. Отже, у сучасних філогенетичних системах класифікації квіткових рослин (APG III, APG VI) рід *Muscari* входить до складу підроду *Scilloideae*, родини *Asparagaceae s.l.*, порядку *Asparagales*, класу *Monocots*. Внутрішньородові філогенетичні зв'язки роду складні й дискусійні. Загалом існують дві концепції таксономічної диференціації роду *Muscari*. Перша розроблена F. Speta в 1999 р. на основі молекулярних даних. В ній рід розглядають в широкому розумінні (*s.l.*), виділяючи в його складі 4-ри підроди: *Muscari*, *Leopoldia*, *Muscarimia* та *Pseudomuscari*. Друга концепція, була розроблена R. Govaerts і представлена в «World Checklist of selected plant families». Згідно з нею *Muscari* розділена на 3-ри окремі роди: *Muscari s.str.* (= *Muscarimia*, *Botryanthus*), *Leopoldia* та *Pseudomuscari*. Предки сучасних представників *Muscari* виникли приблизно 3,29 млн. р. т. у Середземномор'ї, звідки розселились у інші частини світу. Найближчими філогенетичними родичами *Muscari* є роди *Scilla* та *Bellevalia*, близькоспорідненими – *Chouardia* та *Nectaroscilla*.

Список використаних джерел:

1. Бойчук С. В. Поширення *Muscari botryoides* (*Asparagaceae*) в Україні. *Біологічні системи*. 2019. № 11 (1). С. 81-86.
2. Мосякін С. Л., Буюн Л. І. Сучасні погляди на філогенію та положення родини *Orchidaceae* Juss. у системі однодольних рослн. *Інтродукція рослин*. 2006. № 2. С. 3-14.
3. Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове

- видання) / укладачі: Т. Л. Андрієнко, М. М. Перегрим. Київ: Альтерпрес, 2012. 148 с.
4. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
 5. Лозина-Лозинская А. С. *Muscari*. Флора СССР: в 30 т. / общ. ред. В. Л. Комаров. Л.: АН СССР, 1935. Т. IV. 397 с.
 6. Шиндер О. І., Козир Є. В. Нові місцезнаходження рідкісних видів флори Південнопридніпровської височини в долині р. Нетеки та стан їхніх популяцій. *Укр. бот. журн.* 2010. № 67(5). С. 704-711.
 7. Adanson M. Familles Des Plantes. Paris: Vincent, 1763. 640 p.
 8. Ali S., Yu Y., Pfosser M., Wetschnig W. Inferences of biogeographical histories within subfamily *Hyacinthoideae* using S-DIVA and Bayesian binary MCMC analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). *Annals of Botany*. 2011. № 109(1). P. 95-107.
 9. Ascherson P., Graebner P. Synopsis Der Mitteleuropäischen Flora. Leipzig: Engelmann, 1907, vol. 3. 934 p.
 10. Baker J. Monograph On The *Liliaceae*. London: Linnean Society, 1871. 436 p.
 11. Bentham G., Hooker J. Genera Plantarum Ad Exemplaria Imprimis In Herberiis Kewensibus Servata Definita. Londini: A. Black, 1883, vol. 3. 1258 p.
 12. Boissier R. Flora Orientalis, Sive Enumeratio Plantarum In Oriente A Graecia Et Aegypto Ad Indiae Fines Hucusque Observatarum. Basileae: H. Georg, 1867. 868 p.
 13. Chase M., Reveal J., Fay M. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families *Amaryllidaceae*, *Asparagaceae* and *Xanthorrhoeaceae*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2009. № 161(2). P. 132-136.
 14. Clusius C. Rariorump lantarum historia. Antwerpiae: Ex officina Plantiniana Apud Ioannem Moretum, 1601.
 15. Cronquist A. An Integrated System Of Classification Of Flowering Plants. New York: Columbia University Press, 1981. 1262 p.
 16. Dahlgren R., Clifford H., Yeo P. The Families Of The Monocotyledons: Struktur, Evolution, And Taxonomy. Berlin: Springer, 1985. 520 p.
 17. Demirci S., Özhatay N., Koçyiğit M. *Muscari erdalii* (*Asparagaceae*, *Scilloideae*), a new species from Southern Turkey. *Phytotaxa*. 2013. № 154(1). P. 38-46.
 18. Dizkirici A., Yigit O., Pinar M., Eroglu H. Molecular phylogeny of *Muscari* (*Asparagaceae*) inferred from cpDNA sequences. *Biologia*. 2018. № 74(3). P. 205-214.
 19. Endlicher S. Genera Plantarum Secundum Ordines Naturales. Vindobonae: Beck, 1836. 1484 p.
 20. Engler A. Syllabus Der Pflanzenfamilien. Berlin: Borntraeger, 1903, vol. 3. 233 p.
 21. Eroğlu H., Pinar S., Fidan M. *Muscari sabihapinari* sp. nov. (*Asparagaceae*) from Anatolia, Turkey. *Nordic Journal of Botany*. 2019. № 7(11).
 22. Davis P. H., Stuart D. C. *Muscari*. *Flora Europaea* / Ed. by T. G. Tutin et al., Cambridge: Cambridge University Press, 1980, Vol. 5, 476 p.
 23. Garbari F., Greuter W. On the Taxonomy and Typification of *Muscari* Miller (*Liliaceae*) and Allied Genera, and on the Typification of Generic Names. *Taxon*. 1970. № 19(3). P. 329-335.
 24. Govaerts R. World checklist of *Asparagaceae*. Royal Botanic Gardens, Kew, Available at: <http://apps.kew.org/wcsp/> (accessed 11 January 2015).
 25. H. Huber. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. *Mitt. Bot. Staatssamml.* 1969. № 8. S. 219-538.
 26. Herbich F. Flora Der Bucovina. Leipzig: F. Volckmar, 1859. 460 s.
 27. Jafari A., Maassoumi A., Bemani M. Biosystematical Investigation on *Muscari* species in Iran. *Asian J. Plant Sci.* 2008. № 7(2). P. 228-232.
 28. Jussieu A. Genera Plantarum, Secundum Ordines Naturales Disposita, Juxta Methodum In Horto Regio Parisiensi Exaratam, Anno M. DCC. LXXIV. Parisiis: Apud viduam Herissant, typographum, 1789. 498 p.
 29. Karlen Th. Karyotypes and chromosome numbers of five species of *Muscari* (*Liliaceae*). *Willdenowia*. 1984. № 14. P. 313-320.
 30. Kunth C. Enumeratio Plantarum Omnium Hucusque Cognitarum: Secundum Familias Naturales Disposita, Adjectis Characteribus, Differentiis Et Synonymis. Stutgardiae, Germany: Cottae, 1843, vol. 4. 752 p.
 31. Lindley J. The Vegetable Kingdom. London: Bradbury & Evans, 1846. 908 p.
 32. Linnaei C. Species Plantarum. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii, 1754. 560 p.
 33. Lotsy J. Vorträge Über Botanische Stammesgeschichte. Jena: G. Fischer. 1911, vol. 3. 1055 s.
 34. Mathew B. Splitting the *Liliaceae*. *The Plantsman*. 1989. № 11(2). P. 89-105.
 35. Miller Ph. The Gardeners Dictionary. London: Printed for the author, 1768. 1332 p.
 36. Nersesian A. Karyosystematic study of Armenian *Muscari* and *Bellevalia* (*Hyacinthaceae*). *Bocconea*. 2001. № 13. P. 383-389.
 37. Pfosser M., Speta F. Phylogenetics of *Hyacinthaceae* Based on Plastid DNA Sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1999. № 86(4). P. 852-875.
 38. Salisbury R. The Genera Of Plants. London: J. Van Voorst, 1866. 149 p.
 39. Serpil D. K., Özhatay F. N. A karyomorphological study on the genus *Muscari* Mill. growing in Kahramanmaraş (Turkey). *Turk. J. Bot.* 2017. № 41(3). P. 289-298.
 40. Speta F. *Muscari* (subg. *Leopoldia*) Speta, spec. nova, im Kreise seiner nächsten Verwandten. *Phyton*. 1989. № 29. S. 105-117.
 41. Speta F. Über die Abgrenzung und Gliederung der Gattung *Muscari*, und über ihre Beziehungen zu anderen Vertretern der *Hyacinthaceae*. *Bot. Jahrb. Syst.* 1982. № 103. S. 247-291.
 42. The Angiosperm Phylogeny Group. An Ordinal Classification for the Families of Flowering Plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1998. № 85(4). P. 531-551.
 43. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the

- orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2003. № 141(4). P. 399-436.
44. The Angiosperm Phylogeny Group. 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. № 161(2). P. 105-121.
45. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2016. № 181(1). P. 1-20.
46. Thorne R. Classification and geography of the flowering plants. *The Botanical Review*. 1992. № 58(3). P. 225-327.
47. Tournefort. J. P. *Elemens de botanique ou mytheode pour connoitre les plantes*. Paris, 1694. 451 p.
48. Wetschnig W., Pfosser M., Ali S., Knirsch W. Systematic position of three little known and frequently misplaced species of *Hyacinthaceae* from Madagascar. *Phyton (Horn, Austria)*. 2007. № 47. P. 321-337.
49. Wettstein R. *Handbuch Der Systematischen Botanik*. Leipzig: Deuticke, 1924. 1024 s.
50. Yildirim H. *Muscari elmasii* sp. nova (*Asparagaceae*): a new species from western Anatolia, Turkey. *Turkish Journal of Botany*. 2016. № 40. P. 380-387.
- References:**
- Boichuk S. V. *Poshyrennia Muscari botryoides (Asparagaceae) v Ukraini*. *Biolohichni Systemy*. 2019; 11 (1): 81-86. doi.org/10.31861/biosystems2019.01.081
 - Mosiakin S. L., Buiun L. I. Suchasni pohliady na filoheniui ta polozhennia rodyny *Orchidaceae* Juss. u systemi odnodolnykh roslyn. *Introduktsiia roslyn*. 2006; 2: 3-14 (in Ukrainian).
 - Andriienko T. L., Perehrym M. M. *Ofitsiini pereliky rehionalno ridkisykh roslyn administratyvnykh terytorii Ukrainy (dovidkove vydannia)*. Kyiv: Alterpres; 2012. (in Ukrainian).
 - Takhtadzhian A. *Sistema Magnoliofitov*. Leningrad: Nauka; 1987. (in Russian).
 - Lozyna-Lozynskaia A. S. *Muscari*. *Flora SSSR*. vol. IV. Leningrad: AN SSSR; 1935. (in Russian).
 - Shynder O. I., Kozyr Ye. V. Novi mistseznakhodzhennia ridkisykh vydiv flory Pivdenno Prydniprovskoi vysochyny v dolyni r. Neteky ta stan yikhnykh populiatsii. *Ukr. Bot. J.* 2010; 67(5): 704-711. (in Ukrainian).
 - Adanson M. *Familles Des Plantes*. Paris: Vincent; 1763: 640.
 - Ali SS, Yu Y, Pfosser M, Wetschnig W. Inferences of biogeographical histories within subfamily Hyacinthoideae using S-DIVA and Bayesian binary MCMC analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). *Ann Bot*. 2012;109(1):95-107. doi:10.1093/aob/mcr274
 - Ascherson P., Graebner P. *Synopsis Der Mitteleuropäischen Flora*. Leipzig: Engelmann; 1907, vol. 3: 934.
 - Baker J. *Monograph on the Liliaceae*. London: Linnean Society; 1871: 436.
 - Bentham G., Hooker J. *Genera Plantarum Ad Exemplaria Imprimis in Herbariis Kewensibus Servata Definita*. Londini: A. Black; 1883, vol. 3: 1258.
 - Boissier R. *Flora Orientalis, Sive Enumeratio Plantarum in Oriente a Graecia Et Aegypto Ad Indiae Fines Hucusque Observatarum*. Basileae: H. Georg; 1867: 868.
 - Chase MW, Reveal JL, Fay MF. A subfamilial classification for the expanded asparagalean families Amaryllidaceae, Asparagaceae and Xanthorrhoeaceae. *Bot J Linn Soc*. 2009; 161(2): 132-136. doi:10.1111/j.1095-8339.2009.00999.x
 - Clusius C. *Rariorump lantarum historia*. Antwerpiae: Ex officina Plantiniana Apud Ioannem Moretum; 1601.
 - Cronquist A. *An Integrated System Of Classification Of Flowering Plants*. New York: Columbia University Press; 1981.
 - Dahlgren R., Clifford H., Yeo P. *The Families of The Monocotyledons: Stuktur, Evolution, And Taxonomy*. Berlin: Springer; 1985.
 - Demirci S, Özhatay N, Koçyiğit M. *Muscari erdalii (Asparagaceae, Scilloideae)*, a new species from Southern Turkey. *Phytotaxa*. 2013; 154(1): 38. doi:10.11646/phytotaxa.154.1.2
 - Dizkirici A., Yigit O., Pinar M., Eroglu H. Molecular phylogeny of *Muscari (Asparagaceae)* inferred from cpDNA sequences. *Biologia*. 2018; 74(3): 205-214. doi: 10.2478/s11756-018-00164-0
 - Endlicher S. *Genera Plantarum Secundum Ordines Naturales*. Vindobonae: Beck; 1836.
 - Engler A. *Syllabus Der Pflanzenfamilien*. Berlin: Borntraeger; 1903, vol. 3: 233.
 - Eroglu H, Pinar SM, Fidan M. *Muscari sabihapinari* sp. nov. (*Asparagaceae*) from Anatolia, Turkey. *Nord J Bot*. 2019;37(11):njb.02514. doi:10.1111/njb.02514
 - Davis P. H., Stuart D. C. *Muscari*. *Flora Europaea*. vol. 5. Cambridge: Cambridge University; 1968.
 - Garbari F., Greuter W. On the Taxonomy and Typification of *Muscari* Miller (*Liliaceae*) and Allied Genera, and on the Typification of Generic Names. *Taxon*. 1970; 19(3): 329-335. doi: 10.2307/1219056
 - Govaerts R. *World checklist of Asparagaceae*. *Royal Botanic Gardens, Kew*, Available at: <http://apps.kew.org/wcsp/> (accessed 11 January 2015).
 - H. Huber. Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. *Mitt. Bot. Staatssamml*. 1969; 8: 219-538.
 - Herbich F. *Flora Der Bucovina*. Leipzig: F. Volckmar; 1859.
 - Jafari A., Maassoumi A., Bemani M. A Biosystematical Investigation on *Muscari* species in Iran. *Asian J Plant Sci*. 2008; 7(2): 228-232. doi: 10.3923/ajps.2008.228.232
 - Jussieu A. *Genera Plantarum, Secundum Ordines Naturales Disposita, Juxta Methodum In Horto Regio Parisiensi Exaratam, Anno M. DCC. LXXIV*. Parisiis: Apud viduam Herissant, typographum; 1789.
 - Karlen Th. Karyotypes and chromosome numbers of five species of *Muscari (Liliaceae)*. *Willdenowia*. 1984; 14: 313-320.
 - Kunth C. *Enumeratio Plantarum Omnium Hucusque Cognitarum: Secundum Familias Naturales Disposita*,

- Adjectis Characteribus, Differentiis Et Synonymis.* Stutgardiae, Germany: Cottae; 1843, vol. 4: 752.
31. Lindley J. *The Vegetable Kingdom*. London: Bradbury & Evans; 1846.
 32. Linnaei C. *Species Plantarum*. Holmiae: Impensis Laurentii Salvii; 1754.
 33. Lotsy J. *Vorträge Über Botanische Stammesgeschichte*. Jena: G. Fischer; 1911, vol. 3.
 34. Mathew B. Splitting the Liliaceae. *The Plantsman*. 1989; 11(2): 89–105.
 35. Miller Ph. *The Gardeners Dictionary*. London: Printed for the author; 1768.
 36. Nersesian A. Karyosystematic study of Armenian *Muscari* and *Bellevalia* (*Hyacinthaceae*). *Bocconea*. 2001; 13: 383–389.
 37. Pfosser M., Speta F. Phylogenetics of *Hyacinthaceae* Based on Plastid DNA Sequences. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1999; 86(4): 852–875. doi: 10.2307/2666172
 38. Salisbury R. *The Genera of Plants*. London: J. Van Voorst; 1866.
 39. Serpil D. K., Özhatay F. N. A karyomorphological study on the genus *Muscari* Mill. growing in Kahramanmaraş (Turkey). *Turk. J. Bot.* 2017; 41(3): 289–298. doi: 10.3906/bot-1605-6
 40. Speta F. Über die Abgrenzung und Gliederung der Gattung *Muscari*, und über ihre Beziehungen zu anderen Vertretern der *Hyacinthaceae*. *Bot. Jahrb. Syst.* 1982; 103: 247–291.
 41. Speta F. *Muscari* (subg. *Leopoldia*) Speta, spec. nova, im Kreise seiner nächsten Verwandten. *Phyton*. 1989; 29: 105–117.
 42. The Angiosperm Phylogeny Group. An Ordinal Classification for the Families of Flowering Plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1998; 85(4): 531–551. doi: 10.2307/2992015
 43. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2003; 141(4): 399–436. doi: 0.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x
 44. The Angiosperm Phylogeny Group. 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; 161(2): 105–121. doi: 10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x
 45. The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2016; 181(1): 1–20. doi: 10.1111/boj.12385
 46. Thorne R. Classification and geography of the flowering plants. *The Botanical Review*. 1992; 58(3): 225–327. doi: 10.1007/bf02858611
 47. Tournefort. J. P. *Elemens de botanique ou methode pour connoitre les plantes*. Paris; 1694.
 48. Wetschnig W., Pfosser M., Ali S., Knirsch W. Systematic position of three little known and frequently misplaced species of *Hyacinthaceae* from Madagascar. *Phyton (Horn, Austri)*. 2007; 47: 321–33.
 49. Wettstein R. *Handbuch Der Systematischen Botanik*. 3rd ed. Leipzig: Deuticke; 1924: 1024.
 50. Yildirim H. *Muscari elmasii* sp. nova (*Asparagaceae*): a new species from western Anatolia, Turkey. *Turkish Journal of Botany*. 2016; 40: 380–387. doi: 10.3906/bot-1507-17

MODERN VIEWS ON PHYLOGENY AND SYSTEMATIC POSITION OF THE GENUS *MUSCARI* (*ASPARAGACEAE*) MILLER

S. V. Boychuk, V. V. Budzhak

Systematic and phylogenetic status of Muscari - valuable ornamental and melliferous genus of flowering plants, still unclear despite numerous explorations. Therefore, the aim of the work was to carry out a critical analysis of publications devoted to phylogeny and taxonomy of the genus Muscari and to clarify its taxonomic position. The article provides a brief overview of the main publications dedicate to phylogeny and taxonomy of the genus. The systematic position of the genus Muscari in the early phylogenetic systems, taxonomic systems of the XX century and modern molecular phylogenetic systems is observed. Modern phylogenetic systems developed by Angiosperm Phylogeny Group (APG III, APG IV) and based on DNA sequence analysis. They show that Muscari belongs to the subfamily Scilloideae, family Asparagaceae s.l., order Asparagales, clusters Monocots. Phylogenetic relationships within the genus Muscari is difficult and controversial. In general, there are two main concepts of the genus Muscari division into subgenus. The first was developed by F. Speta in 1999 and is based on molecular data. In it, the genus is considered in a broad sense (s.l.), and divided into 4 subgenera: Muscari, Leopoldia, Muscarimia and Pseudomuscari. The second, more modern concept was developed by R. Govaerts and presented in the «World Checklist of selected plant families». According R. Govaerts, Muscari is divided into 3 separate genera: Muscari s.str. (=Muscarimia, Botryanthus), Leopoldia and Pseudomuscari. Paleobotanical data analysis established that the ancestral forms of modern Muscari originated approximately 3,29 million BC in the Mediterranean and spread to other regions of the world. The closest phylogenetic relatives of Muscari are the genera Scilla and Bellevalia. Chouardia and Nectaroscilla are also highly related. Comprehensive studies of morphological, biogeographical, molecular and other peculiarities of critical taxa are needed to clarification of the systematic position and phylogenetic relationships within the genus Muscari.

Keywords: Muscari, systematic position, taxonomy, phylogeny.

Отримано редколегією 07.09.2020