

УДК 582.675.1

Современное представление о системе семейства *Ranunculaceae* Juss.

Modern view on the system of family *Ranunculaceae* Juss.

И. Ю. Евдокимов

I. Yu. Evdokimov

Алтайский государственный университет, г. Барнаул, пр. Ленина, 61, 656049, e-mail: ivan.evdokimov.92@mail.ru

Реферат. В статье приведён обзор одних из последних систем семейства лютиковых. Предложены изменения в систематике семейства *Ranunculaceae*, уточнен состав и положение таксонов разного ранга с учётом основных направлений филогенетических преобразований. На основе данных молекулярно-генетических исследований построены филогенетические деревья на основе хлоропластных и ядерных фрагментов ДНК: trnL-trnF (63 последовательности, включая 18отсеквенированных самостоятельно), rbcL (42 представителя), ITS1-ITS2 (46 представителей родов семейства). В состав семейства нашей системы входит 14 подсемейств, 26 триб, 61 род и около 2500 видов.

Summary. The article gives an overview of some of the latest systems of family *Ranunculaceae*. We proposed changes to the taxonomy of the family *Ranunculaceae*, specified the composition and position of the taxa of different ranks, taking into account the main directions of phylogenetic transformations. On the basis of these molecular genetic studies we constructed phylogenetic trees based on the chloroplast and nuclear DNA fragments: trnL-trnF (63 sequences, including 18 new own), rbcL (42 sequences), ITS1-ITS2 (46 genera family of sequences). The structure of our system of the family consists of 14 subfamilies, 26 tribes, 61 genera and about 2500 species.

Семейство *Ranunculaceae* Juss. включает 61 род и около 2500 видов. Представители семейства распространены по всему Земному шару, но главным образом в умеренных и холодных областях северного полушария (Tamura, 1993; Wu et al., 2003).

В истории изучения систематики семейства *Ranunculaceae* существует несколько основных значимых работ, которые сыграли основную роль в становлении систематики и позволили определить объем и границы исследуемого семейства (Евдокимов, 2015).

Основополагающий вклад в становление систематики семейства *Ranunculaceae* внес М. Тамура (Tamura, 1993, 1995). Он не только обобщил результаты многих частных анатомо-морфологических исследований видов этого семейства, но и дополнительно использовал данные по кариотипам и формированию плодов. Итогом его работ стала система семейства, в состав которой входило 5 подсемейств, 10 триб и 14 подтриб.

Еще одной, не менее значимой работой по изучению *Ranunculaceae* была работа С. Н. Зиман (1985). Она провела сравнительный анализ всех жизненных форм и предложила свой вариант системы семейства. В ее варианте *Ranunculaceae* состояло пяти подсемейств (*Ranunculoideae*, *Thalictroideae*, *Coptidoideae*, *Kingdonioideae*, *Hydrastidoideae*), 14 триб и насчитывало 47 родов (Зиман, 1985). После этого ею же с коллегами проведена часть работ, посвященная р. *Anemone*, а именно его систематике, таксономическому пересмотру и доработке (Ziman et al., 2005–2007, 2011).

Позже разными группами ученых проводились исследования разных групп семейства. Например, С. Хут с коллегами (Hoot et al., 2008) провели исследование причастности эндемичного южноамериканского р. *Hamadryas* (*Ranunculaceae*), считающимся тесно связанным с р. *Ranunculus* (триба *Ranunculeae*). Его филогенетическое размещение в семействе до них не исследовалось. Сообщаются результаты двух молекулярных исследований: использование генов хлоропластной ДНК *atpB* и *rbcL*, чтобы нагляднее показать положение рода *Hamadryas* в семействе; вторые – использующие ядерные рибосомальные спейсеры (ITS), чтобы более точно определить положение данного рода.

Еще одна объемная работа принадлежит К. Емадзаде. Ею проведено исследование трибы *Ranunculeae* (Emadzade, 2010), которая представляет собой очень разнообразную и космополитную группу в семействе *Ranunculaceae*. Автором проведен ряд молекулярных филогенетических исследований, основанных на ядерных и пластидных маркерах (*nrITS*, *matK*, *trnK*, *psbJ-petA*), которые служат основой для понимания фило-

генетических отношений родов и видов. Она же сделала предположение, что географическая изоляция и адаптация вызывали развитие морфологических признаков. Классификация маленьких родов (*Arcteranthis*, *Beckwithia*, *Callianthemoides*, *Ceratocephala*, *Coptidium*, *Cyrtorhyncha*, *Ficaria*, *Halerpestes*, *Hamadryas*, *Krapfia*, *Kumlienia*, *Laccopetalum*, *Myosurus*, *Oxygraphis*, *Paroxygraphis*, *Peltocalathos*, *Trautvetteria*) и большого рода *Ranunculus* (включая *Batrachium*, *Aphanostemma* и *Gampsoceras*) отражает лучше всего молекулярную филогению и морфологическое разнообразие трибы.

Целью нашего исследования явилось изучение филогении и таксономии семейства Ranunculaceae в целом. Для достижения этой цели мы использовали методы молекулярной биологии. Для построения деревьев были взяты уже имеющиеся последовательности из ведущих генетических банков (EMBL-EBI, NCBI). Часть видов, не представленных в генетических базах данных, была отобрана из гербарного материала Южно-Сибирского ботанического сада. После чего нами проводилось выделение из них ДНК, амплификация нужных фрагментов, секвенирование. Все работы проводились в лаборатории биоинженерии Южно-Сибирского ботанического сада. Были расшифрованы последовательности 18 видов растений для дополнения остального набора сиквенсов для создания филогенетических деревьев. До настоящего времени у 14 представителей изучаемого семейства ДНК последовательности по разным генам не были расшифрованы и не имеются в генетических базах данных (*Hegemone lilacina* Bunge, *Trollius altaicus* C. A. Mey., *T. asiaticus* L., *Callianthemum sajanense* (Regel) Witasek, *Halerpestes salsuginosa* (Pall.) Green, *Pulsatilla astragalifolia* Pobed., *P. kostyczewii* (Korshinsky) Juzepczuk, *P. multifida* (Pritz.) Juz., *P. companella* Fisch. ex Regel et Tiling, *Aconitum pallasii* Rechb., *Ranunculus pedatifidus* Smith in A. Rees, *R. longicaulis* C. A. Mey., *R. altaicus* Laxm., *R. albertii* Regel et Schmalhause).

Ранее, большая часть родов была распределена в разные группы на основе сравнительно морфологического анализа. Для исследования филогении семейства нами строились дендрограммы и кладограммы на основе данных молекулярной биологии. Наши деревья, построенные на основе последовательностей ядерных и хлоропластных генов (ITS1-ITS2, rbcL, trnL-trnF), они наглядно разделяются на клады (рис. 1–4). Генетическая поддержка разделения на клады достаточна для определения их в разные филогенетические группы (рис. 2, 3). На их основе мы предлагаем выделить эти группы в ранг подсемейств. Это такие группы, как *Hydrastidoideae*, *Glaucidioideae*, *Coptidoideae*, *Isopyroideae*, *Thalictroideae*, *Aconitoideae*, *Callianthemoideae*, *Trollioideae*, *Calthoideae*, *Actaeaceae*, *Helleboroideae*, *Nigelloideae*, *Anemonoideae*, *Ranunculoideae*. Часть из них ранее была выделена другими авторами на основе морфологического, цитотаксономического и других данных, например, *Isopyroideae*, *Trollioideae*, *Calthoideae*, *Anemonoideae*, *Ranunculoideae*, *Thalictroideae* (Лангле, 1932; Зиман, 1985; Тамура, 1995 и т. д.). На основе молекулярно-генетического анализа помимо ранее выделенных клад, нам представились новые. Как пример, исходя из дендрограммы на основе trnL-trnF фрагментов (рис. 2), видно обособление с минимальной поддержкой от остальных групп видов р. *Helleborus*, остальные, представленные нами деревья по разным фрагментам ДНК демонстрируют то же (например, на рис. 1 – 13 %; на рис. 2 – 16 %; менее 50 % поддержка на рисунках не отображается). Группа с родом *Callianthemum* таким же образом отделяется от всех других клад, поэтому, опираясь на данные филогенетического анализа можно определить её самостоятельным подсемейством (рис. 2). Используя данные молекулярно-генетических исследований, нами построена новая система семейства, имеющая следующий вид:

- Subfamily *Hydrastidoideae*
- Tribus *Hydrastideae*: *Hydrastis*
- Subfamily *Glaucidioideae*
- Tribus *Glaucideae*: *Glaucidium*
- Subfamily *Coptidoideae*
- Tribus *Coptideae*
- Subtribus *Coptidinae*: *Coptis*
- Tribus *Xanthorhizeae*: *Xanthorhiza*
- Subfamily *Isopyroideae*
- Tribus *Isopyreae*
- Subtribus *Isopyrinae*: *Enemion*, *Isopyrum*, *Leptopirum*
- Subtribus *Paraquilegiinae* Ziman: *Paraquilegia*
- Tribus *Aquilegieae*: *Aquilegia*, *Semiaquilegia*, *Urophysa*
- Tribus *Dichocarpinae*: *Dichocarpum*

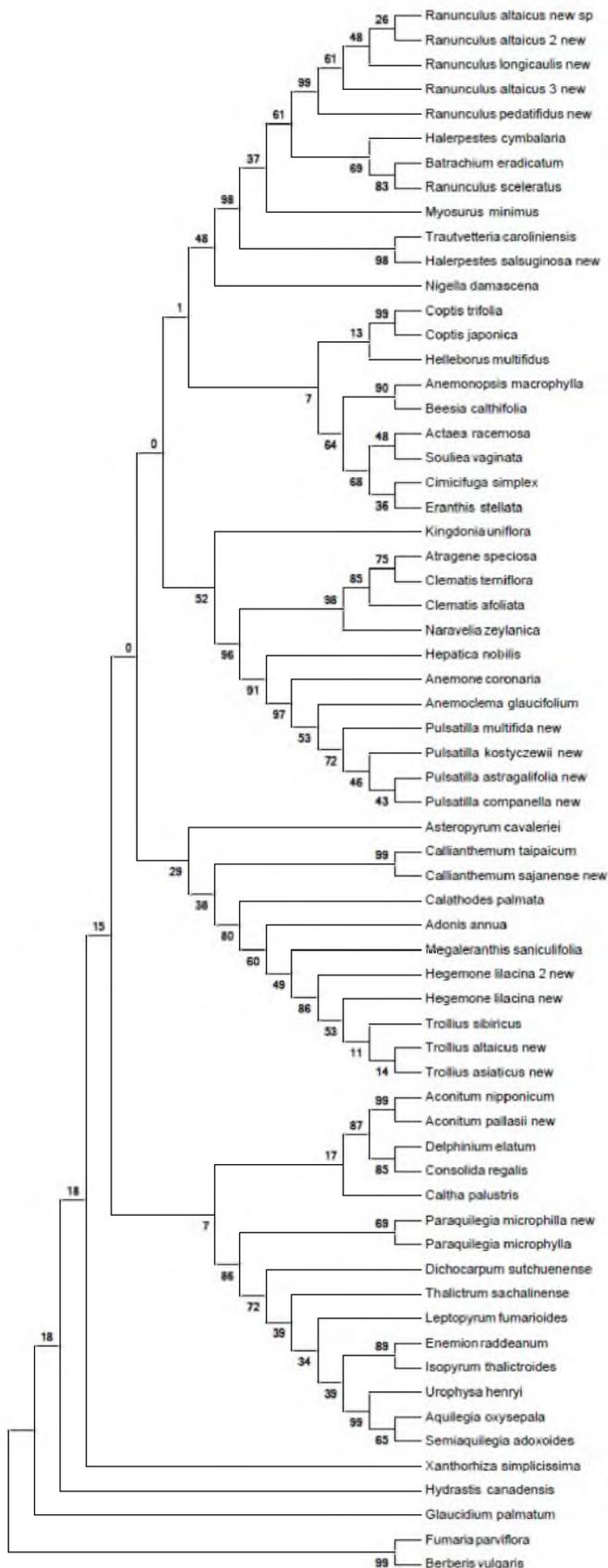


Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное на основе trnL- trnF фрагментов хлоропластной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны программой MEGA 6.06, методом Neighbour-Joining.

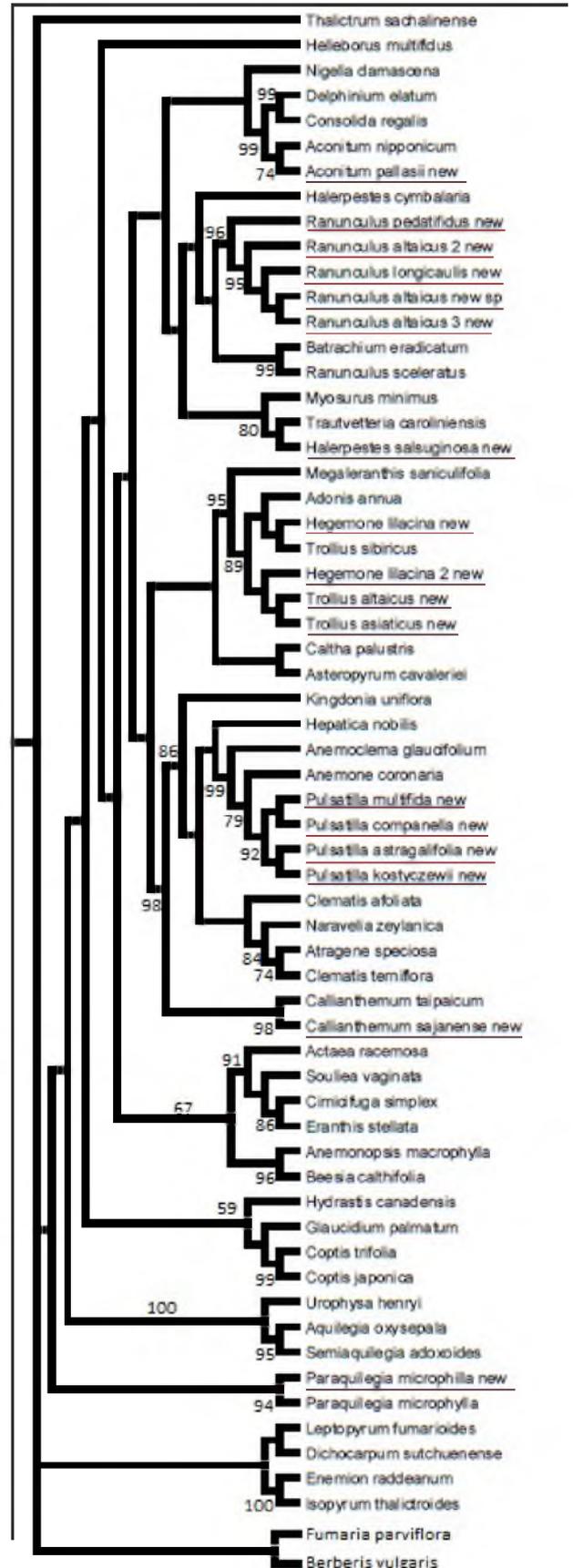


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное на основе trnL-trnF фрагментов хлоропластной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны программой MrBayes 3.2.

- Subfamily *Thalictrioideae*
- Tribus *Thalictreae*: *Thalictrum*
- Subfamily *Aconitoideae*
- Tribus *Aconiteae*: *Aconitum*
- Tribus *Delphinieae*: *Delphinium*, *Consolida*
- Subfamily *Callianthemoideae*
- Tribus *Callianthemeae*: *Callianthemum*
- Subfamily *Trollioideae*
- Tribus *Trollieae*: *Hegemone*, *Megaleranthis*, *Trollius*
- Tribus *Adonideae*
- Subtribus *Adonidinae*: *Adonis*
- Subfamily *Calthoideae*
- Tribus *Caltheae*
- Subtribus *Calthinae*: *Caltha*
- Tribus *Calathodeae*: *Calathodes*
- Tribus *Asteropyreae*: *Asteropyrum*
- Subfamily *Actaeaceae*
- Tribus *Actaeae*

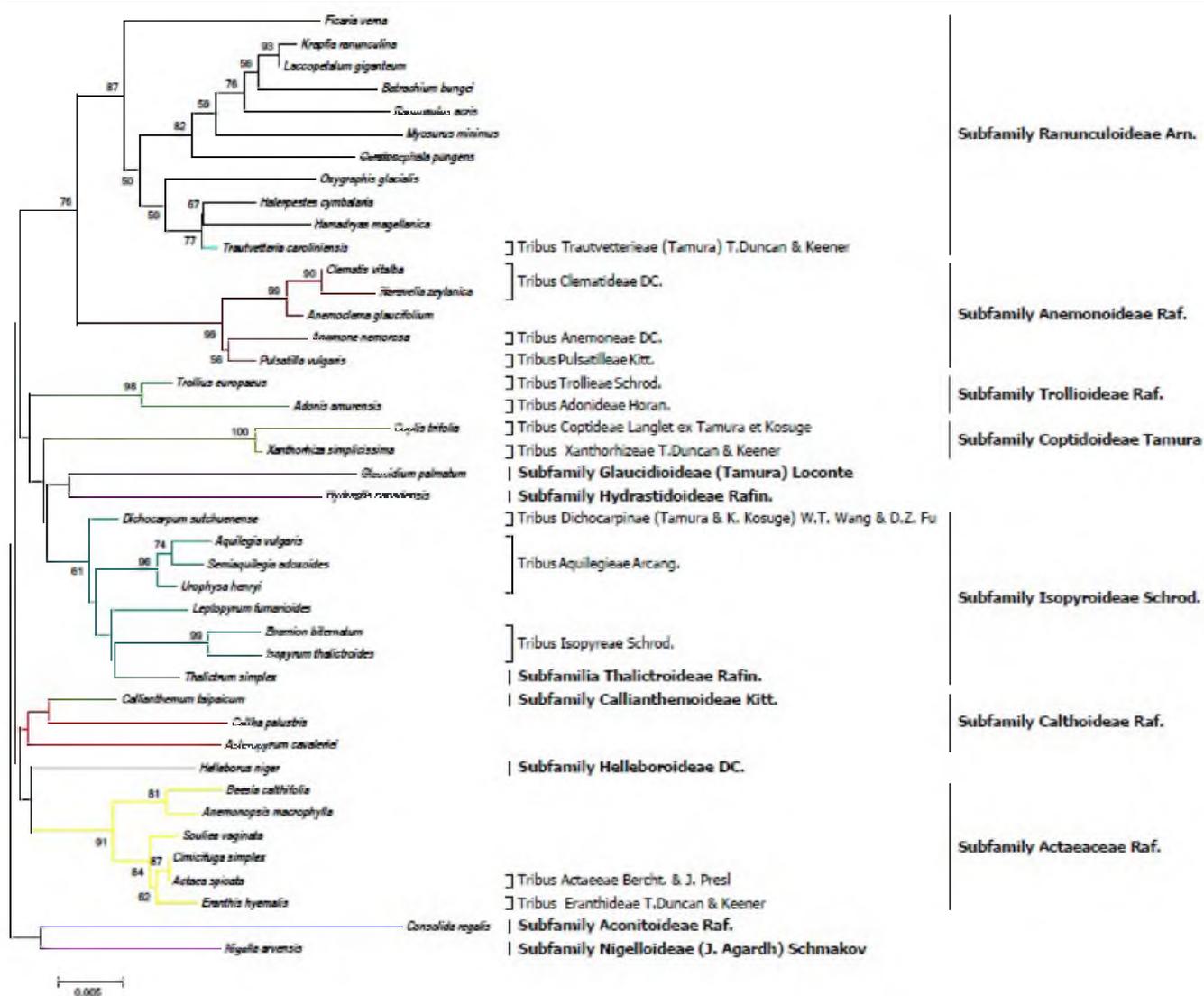


Рис. 3. Филогенетическое дерево, построенное на основе rbcL фрагментов хлоропластной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны методом Neighbour-Joining (MEGA 6.06).

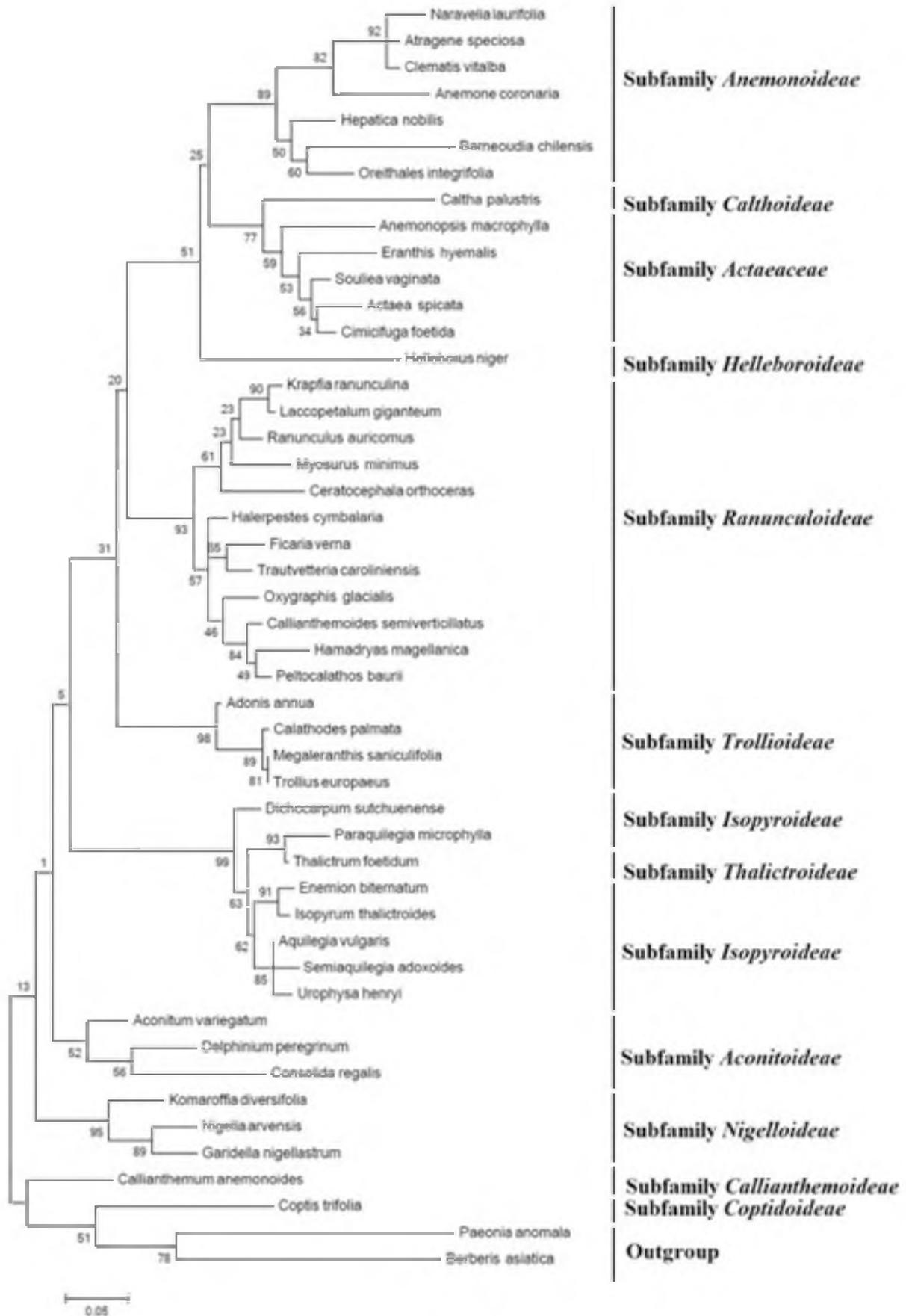


Рис. 4. Филогенетическое дерево, построенное на основе ITS1, ITS2 фрагментов ядерной ДНК. Отношения родов и видов в сем. Ranunculaceae просчитаны в программе MEGA 6.06 методом Maximum Likelihood.

Subtribus *Actaeinae*: *Actaea*
Tribus *Cimicifugeae*
Subtribus *Beesiinae*: *Anemonopsis*, *Beesia*
Subtribus *Cimicifuginae*: *Cimicifuga*, *Souliea*
Tribus *Eranthideae*
Subtribus *Eranthinae*: *Eranthis*
Subfamily *Helleboroideae*
Tribus *Helleboreae*: *Helleborus*
Subfamily *Nigelloideae*
Tribus *Nigelleae*: *Garidella*, *Komaroffia*, *Nigella*
Subfamily *Anemoneideae*
Tribus *Anemoneae*: *Anemoclema*, *Anemone*, *Barneoudia*, *Hepatica*, *Metanemone*, *Knowltonia*, *Oreithales*
Tribus *Pulsatilleae*: *Miyakea*, *Pulsatilla*
Tribus *Clematideae*: *Atragene*, *Clematis*, *Naravelia*
Tribus *Kingdonieae*: *Kingdonia*
Subfamily *Ranunculoideae*
Tribus *Ranunculeae*: *Batrachium*, *Callianthemoides*, *Ceratocephala*, *Ficaria*, *Halerpestes*, *Hamadryas*, *Laccopetalum*, *Myosurus*, *Oxygraphis*, *Paroxygraphis*, *Peltocalathos*, *Ranunculus*
Tribus *Trautvetteriae*: *Trautvetteria*

ЛИТЕРАТУРА

- Евдокимов И. Ю.** Обзор систем семейства Ranunculaceae Juss. в хронологической последовательности // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. статей по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2015. – С. 140–144.
- Зиман С. Н.** Морфология и филогения семейства лютиковых. – Киев: Наукова думка, 1985. – 248 с.
- Emadzade K., Lehnebach, C., Lockhart P., Horandl E.** A molecular phylogeny, morphology and classification of genera of *Ranunculeae* (Ranunculaceae) // *Taxon*, 2010. – Vol. 59, No. 3. – P. 809–828.
- Hoot S. B., Kramer J., Arroyo M. T. K.** Phylogeny position of the South American dioecious genus *Hamadryas* and related *Ranunculeae* (Ranunculaceae) // *International Journal of Plant Sciences*, 2008. – Vol. 169. – P. 433–443.
- Langlet C.** Über Chromosomenverhältnisse und systematic der Ranunculaceae // *Svensk. Bot. Tidkr.*, 1932. – Vol. 26, No. 1–2. P. 381–400.
- Tamura M.** The Families and Genera of Vascular Plants // Kubitzki K. et al. (eds). – Berlin. Springer Verlag. 1993. – Vol. 2. – P. 563–583
- Tamura M.** Angiospermae. Ordnung Ranunculales. Fam. Ranunculaceae. Systematic Part. II // *Natiirliche Pflanzenfamilien*, second Hiepko P. (ed.). – Berlin, Duncker and Humblot. 1995. 17a IV. – P. 223–519.
- Wu Z. Y., Lu A. M. & Tang Y. C.** The Families and Genera of Angiosperms in China: A Comprehensive Analysis. – Science Press, Beijing, 2003. – P. 378.
- Ziman S., Ehrendorfer F., Kadota Y., Keener C., Tsarenko O., Bulakh E., Datton B.** A taxonomic revision of *Anemone* L. Section *Omalocarpus* DC. sensulato (*Ranunculaceae*): Part I // *Journ. Jap. Bot.*, 2005. – Vol. 80, No. 5. – P. 282–302.
- Ziman S., Ehrendorfer F., Kadota Y., Keener C., Tsarenko O., Bulakh E., Datton B.** A taxonomic revision of *Anemone* L. Section *Omalocarpus* DC. sensulato (*Ranunculaceae*): Part II // *Journ. Jap. Bot.*, 2006. – Vol. 81, No. 1. – P. 1–19.
- Ziman S., Keener C., Kadota Y., Bulakh E., Tsarenko O.** A Revision of *Anemone* L. (Ranunculaceae Juss.) from the Southern Hemisphere // *Journ. Jap. Bot.*, 2006. – Vol. 81, No. 4. – P. 35–60.
- Ziman S.N., Ehrendorfer F., Keener C.S., Tsarenko O.M. et al.** Revision of *Anemone* sect. *Himalayicae* (Ranunculaceae) with three new series // *Edinburgh Journ. Botany*, 2007. – Vol. 64. – P. 51–99.
- Ziman S., Bulakh E., Tsarenko O.** *Anemone* L. (Ranunculaceae): comparative morphology and taxonomy of the species from the Balkan flora // *Bot. Serbica*, 2011. – Vol. 35, No. 2. – P. 87–97.