

## СОВРЕМЕННЫЙ ВЗГЛЯД НА ТАКСОНОМИЮ РОДА ANEMONE L. SENSU STRICTO (RANUNCULACEAE JUSS.). ЧАСТЬ I

Нами осуществлен анализ литературы по таксономии рода *Anemone* L., одного из наиболее крупных в семействе *Ranunculaceae* Juss., потому что его статус, видовой состав, разделение на секции и другие внутривидовые таксоны были и продолжают оставаться дискуссионными на протяжении многих лет. В результате критического пересмотра морфологических признаков, использовавшихся для таксономии *Anemone* (около 25 признаков), а также на основе собственного анализа около 70 признаков плодов, цветков, листьев, надземных и подземных побегов и корневых систем мы выделили признаки, наиболее существенные для таксономии рода *Anemone*, которая будет представлена в нескольких публикациях.

### Литературный обзор

Род *Anemone* L. — один из наиболее крупных в семействе *Ranunculaceae* Juss. Статус этого рода, видовой состав, разделение на секции и другие внутривидовые таксоны, таксономические и эволюционные связи являются дискуссионными на протяжении многих лет.

Мнения об объеме рода *Anemone* различались с самого начала его существования, потому что уже на следующий год после описания этого рода Linnaeus [34] Miller (1754) выделил из состава *Anemone* роды *Pulsatilla*, *Hepatica* и *Anemonoides*, а вскоре после этого Adanson [15] описал близкий к *Anemone* род *Oriha*.

Jussieu [32] признавал род *Anemone* в трактовке Linnaeus, в то время как Candolle [17, 18] был автором первой системы этого рода, в которой он рассматривал *Hepatica* Mill. как самостоятельный род и предлагал разместить роды *Anemone* и *Hepatica* в трибе *Anemoneae* DC., вместе с родами *Knowltonia* Salisb., *Thalictrum* L., *Hydrastis* L. и *Hamadryas* Comm. et Lev. и др. Его система рода *Anemone* включала шесть групп, из которых только четыре состояли из видов

*Anemone sensu proprio* (*Anemonanthea* DC., *Anemonospermus* DC., *Omalocarpus* DC. и *Pulsatilloides* DC.), в то время как две другие группы (*Pulsatilla* DC. и *Preonanthus* DC.) объединяли виды, недавно отнесенные к *Pulsatilla* Mill.

Gray [24] поднял ранг секции *Anemonanthea* до родового уровня (*Anemonanthea* S.F.Gray), несмотря на то, что эта группа видов уже ранее была описана как род *Anemonoides* Mill. (Miller, 1754). Rafinesque [39] признавал виды из Северной Америки (*A. caroliniana* и другие) как род *Hepatica* Raf., кроме того, Gay [23] описал род *Barnouidia* C.Gay из Южной Америки, близкий к *Anemone*. Между тем Schur [42] рассматривал *A. narcissiflora* и близкие виды как род *Homalocarpus* Schur, Schlechtendal [40] выделил южноамериканские виды, близкие к *Pulsatilla*, в качестве монотипного рода *Oreithales* Schlecht., и через сорок лет этот же таксон был вновь описан как род *Cappethia* Britt.

Тем не менее Sprengel [46] признавал родовый статус только для *Anemone* и *Pulsatilla*, Spach [45], описавший подтрибу *Anemoninae*, признавал оба рода — *Pulsatilla* и *Hepatica*, а Pritzel [38] не признавал род *Pulsatilla*. Prantl [37] рассматривал его как род,

но зато включал *Hepatica* в состав *Anemone* и не признавал роды *Knowltonia* и *Barneoudia*. Наконец, Janczewski [30] признавал все вышеупомянутые роды (кроме *Knowltonia*) в качестве внутривидовых групп *Anemone*.

Впоследствии было описано несколько новых секций *Anemone*: *Diplocalymnata* Spreng. [46], *Sylvia* Gaudin [22], *Oriba* (Adans.) Spach, *Anemonidium* Spach и *Phaeandra* Spach [45], *Eriosephalus* Hook. f. & Thoms. [27] и некоторые другие.

Наиболее детальная система рода *Anemone* s.l. была разработана Ulbrich [50], в ней автор рассматривал в качестве родов *Pulsatilla*, *Knowltonia*, *Barneoudia* и *Capethia*, но включал *Hepatica* в состав *Anemone* как подрод. Ulbrich считал, что подрод *Euanemone* состоит из шести ранее описанных секций (*Anemonanthea* DC., *Omalocarpus* DC., *Pulsatilloides* DC., *Anemonidium* Spach, *Eriosephalus* Hook. f. & Thoms. и *Rivularidium* Jancz), а в их составе описал четыре подсекции (*Tuberosa* Ulbr., *Stolonifera* Ulbr., *Brevistylae* Ulbr. и *Longistylae* Ulbr.), а также 17 рядов (*Himalayicae* Ulbr., *Begoniifolia* Ulbr. и др.). В целом, Ulbrich критически пересмотрел видовой состав рода *Anemone* и привел для него 76 видов.

Система рода *Anemone*, созданная Ulbrich, просуществовала много лет без серьезного пересмотра, не считая отдельных предложений, преимущественно в пределах так называемых локальных флор. Так, С.В. Юзепчук [14] представил несколько таксономических дополнений для видов, распространенных в бывшем Советском Союзе. Он рассматривал все секции *Anemone* sensu Ulbrich как подроды, но поднял ранг большинства подсекций и рядов Ulbrich до секционного уровня. Кроме того, С.В. Юзепчук описал пять рядов (*Nemorosae* Juz., *Flaccidae* Juz., *Baicalenses* Juz., *Sylvestres* Juz. и *Rupicolae* Juz.). К сожалению, его предложения по таксономии не сопровождалось латинскими диагнозами.

Nakai [36] выделил несколько видов секции *Anemonospermata* в качестве рода *Erio-*

*capitella* Nakai, а W.T. Wang [51, 52] признал родовой статус монотипного ряда, описанного Franchet [21], — *Anemoclema* (Franch.) W.T.Wang.

Почти через шестьдесят лет после Ulbrich, Tamura [47, 48] при пересмотре системы семейства *Ranunculaceae* преобразовал систему рода *Anemone*. В целом этот автор признал все шесть секций рода *Anemone* sensu Ulbrich, однако, он добавил три секции, хотя только одна из них (монотипная секция *Keiskea* Tamura) была действительно новой, потому что секции *Begoniifolia* Tamura и *Anemoclema* Tamura представляли собой бывшие серии *Begoniifolia* Ulbr. и *Anemoclema* Franch. Кроме того, Tamura пересмотрел секцию *Pulsatilloides*: проигнорировал описанные Ulbrich подсекции *Brevistylae* и *Longistylae*, но передвинул ряд *Himalayicae* sensu Ulbrich из *Pulsatilloides* в секцию *Omalocarpus* в ранге подсекции *Himalayicae*. Этот автор описал три ряда (*Nemorosae* Tamura, *Flaccidae* Tamura и *Rupicola* Tamura), несмотря на то, что все они уже были описаны в 1937 г. С.В. Юзепчуком [14]. Как мы уже упоминали, эти ряды изначально были незаконными из-за отсутствия латинских диагнозов, но таксоны, предложенные Tamura, также не сопровождалось латинскими диагнозами и поэтому не могут считаться законными.

Кроме признания родов *Pulsatilla*, *Hepatica*, *Knowltonia* и *Barneoudia*, Tamura принял в качестве родов три "узких" или сегрегатных рода *Capethia*, *Miyakea* и *Eriocapitella*. Как и его предшественники, Tamura признал трибу *Anemoneae* и подтрибу *Anemoninae*.

После Tamura дальнейшее дробление рода *Anemone* продолжалось. Так, А. Loeve и D. Loeve [35] выделили монотипный ряд *Richardsonia* Ulbr. в род *Jurtsevia*, Holub [26] возобновил ранее описанный род *Anemonoides* Mill., но назвал его *Anemonastrum* Holub (бывшая секция *Omalocarpus* DC. или род *Homalocarpus* Schur) и предложил считать секцию *Anemonidium* родом *Anemonidium* (Spach) Holub, а W.T.Wang [51, 52, 53] выделил узкий род *Metanemone* W.T.Wang.

Разрабатывая таксономическую схему рода *Anemone* для флоры Китая, этот автор следовал основным позициям системы Ulbrich [50] и Tamura [47, 48], но включил в состав рода *Anemone* роды *Eriocapitella* и *Anemoclema*.

Во время обсуждения филогении семейства *Ranunculaceae* С.Н. Зиман [8] сделала несколько предложений по таксономии рода *Anemone* и подтрибы *Anemoninae*. Так, она признала роды *Pulsatilla*, *Hepatica*, *Knowltonia* и *Barneoudia*, но рассматривала роды *Eriocapitella*, *Anemoclema*, *Anemonidium*, *Anemonastrum* и *Anemonoides* как составные части рода *Anemone*, а роды *Caprethia*, *Oreithales* и *Miyakea* — как части рода *Pulsatilla*. Кроме того, С.Н. Зиман предложила повысить таксономический ранг четырех рядов Ulbrich до уровня секций (*Richardsonia* (Ulbr.) Ziman, *Parviflora* (Ulbr.) Ziman, *Flaccida* (Ulbr.) Ziman и *Himalayicae* (Ulbr.) Ziman). Еще она выделила несколько видов секции *Rivularidium* в секцию *Rivularis* (Ulbr.) Ziman и несколько видов секции *Anemospermos* — в секцию *Vitifolia* Ziman. Поскольку первые пять секций сопровождались латинскими диагнозами, их можно рассматривать как законные.

Таксономические новшества В.Н. Стародубцева [11, 12] представляют собой новый этап усложнения системы рода *Anemone* и системы подтрибы в целом, так как он критически пересмотрел всю вышеназванную крупную таксономическую группу. Этот автор признал роды *Pulsatilla*, *Hepatica* и *Barneoudia*, а также, вслед за Holub [26], — роды *Anemonoides*, *Anemonastrum* и *Anemonidium*. В.Н. Стародубцев передвинул несколько видов из секции *Rivularidium* в секцию *Anemonidium*, кроме того, повысил ранг трех секций до родового уровня (*Pulsatilloides* (DC.) Starod., *Arsenjevia* Starod. (бывшая секция *Flaccida* Juz.) и *Tamura* Starod. (бывшая секция *Keiskea* Tamura)). В пределах рода *Anemone* sensu strictissimo В.Н. Стародубцев признал три секции (*Anemone*, *Eriosephalus* и *Diplocalymnata*) и 10 подсекций.

Результаты исследования В.Н. Стародубцева очень важны, потому что он привлек к обсуждению анатомические данные, но, к сожалению, им были использованы только особенности плодов, кроме того, его новая концепция подтрибы *Anemoninae* основана исключительно на материалах флоры Дальнего Востока. Более того, наш пересмотр его гербарных материалов в LE и VLA показал неудовлетворительную документацию данных. Поэтому мы полагаем, что многие предложения В.Н. Стародубцева по таксономии рода *Anemone* s.l. и подтрибы *Anemoninae* являются в высокой степени дискуссионными, что особенно относится к его концепции родов. Тем не менее, все эти разработки представляют собой серьезное основание для дальнейшего пересмотра таксономии рода *Anemone* и подтрибы *Anemoninae*.

Почти одновременно с В.Н. Стародубцевым Tamura [48, 49] предложил некоторые изменения в системе семейства *Ranunculaceae*, подтрибы *Anemoninae* и рода *Anemone*. Он подтвердил свое предыдущее признание 6 родов, в т.ч. *Oreithales* (вместо *Caprethia* в 1967 г.), кроме того, как и раньше, этот автор признал все шесть подродов *Anemone* sensu С.В. Юзепчук [14]. Но Tamura поднял до уровня подродов ранг секции *Anemoclema* (Franch.) Tamura и рядов *Hepaticifolia* Ulbr. и *Rigida* Ulbr. Он также подтвердил собственную секцию *Keiskea* и повысил до уровня секций статус подсекций *Tuberosae* Ulbr. и *Stoloniferae* Ulbr., а также рядов *Richardsoniae* Ulbr., *Alchimillifolia* Ulbr. и *Kilimandscharica* Ulbr.

Данные по серологии [31 и др.], биохимии [28 и др.], географии [8, 59 и др.] также важны для решения многих вопросов систематики и филогении *Anemone* s.l., т.к. добавляют ценную информацию о взаимоотношениях растений в подтрибе *Anemoninae*. Однако многие вопросы таксономии рода *Anemone* s.l. все еще открыты. Поэтому очень важной задачей является пересмотр общепринятых признаков и очень тщательный пересмотр их диагностической и эво-

люционной значимости, а также отбор и пересмотр подходов к диагностичности признаков у таксонов рода *Anemone*.

#### Морфологические признаки, существенные для таксономии рода *Anemone*

Начиная с Candolle [17, 18], большинство систем рода *Anemone* основывались на различиях плодов и околоцветника, и многие авторы обращали большое внимание на форму, размеры и опушение этих органов. Некоторые авторы [47—49] также обращали внимание на признаки листьев и побегов как на дополнительные, особенно для различения секций и рядов.

Анатомическое изучение плодов в таксонах *Anemone* началось с работ Janczewski [30] и Smith [44], и, согласно В.Н. Стародубцеву [11, 12] и Tamura [47—49], особенности структуры плодов у видов *Anemone* очень важны для их таксономии. Однако литературные данные по плодам *Anemone* [9 и др.] относятся приблизительно к 60 видам, то есть почти к половине объема рода, поэтому мы включили в наше исследование морфологию (частично анатомию) плодов у видов *Anemone*, так что около 110 видов рода *Anemone* были детально изучены, в том числе были получены данные по поперечным срезам и микроскульптуре поверхности. Изначально мы опубликовали свои результаты изучения плодов (и других органов) *A. narcissiflora* и *A. biflora* комплексов [56, 61], а впоследствии — подродов *Anemonanthea*, *Stoloniferae* и *Omalocarpus* [58, 59], а также секции *Himalayicae* [57]. Нами было проведено сравнительное изучение плодолистиков и плодов *Anemone*, потому что многие их морфологические признаки общие, а их различия помогают понять возможные эволюционные тенденции.

Большинство авторов используют для различения видов и групп *Anemone* от пяти до восьми признаков плодов. По данным Hoot et al. [28], целесообразно использовать для этих целей 10 признаков плодов, эти авторы в частности предлагают обращать внимание на форму сборных плодов и коли-

чество плодиков. Наши вышеупомянутые современные исследования показали возможность работы с 25 признаками плодов у видов *Anemone*.

Хорошо известно, что плоды *Anemone* представляют собой апокарпные односемянные орешки, образующие головки. Мы обратили внимание на общую форму плодолистиков и плодов (яйцевидные, шаровидные или эллиптические), а также на особенности их нижних (сидячие или на ножках, или книзу суженные) и верхних (округлые или суженные) частей. В результате мы пришли к выводу о том, что В.Н. Стародубцев преувеличил таксономическую значимость плодов *Anemone* на ножках для выделения нескольких видов (*A. keiskeana* и *A. deltoidea*) в род *Tamuraia*, потому что у видов *Eriocapitella* и *Kilimandscharica* плодолисточки и плоды также располагаются на ножках, более того, для нескольких видов *Anemone* (*A. antucensis* и др.) характерны плодолисточки и плоды, суженные у основания в ножки.

У видов *Anemone* плодолисточки и плоды иногда продольно сжатые, с ребрами или крыльями, растения *Anemone* с такими признаками давно выделены в группу *Omalocarpus*. Однако в роде *Anemone* s.str. виды, растения которых характеризуются сжатыми плодолисточками и плодами (с ребрами), имеются также в группах *Rivularidium*, *Begoniifolia*, *Anemonidium* и некоторых других.

У видов *Anemone* преобладает яйцевидная форма плодолистиков и плодов, но есть также шаровидные, цилиндридные и веретеновидные плодолисточки и плоды. Длина плодолистиков и плодов у видов *Anemone* находится чаще всего в пределах 2—10 мм, но есть также таксоны с более крупными (4—8 мм длиной — *Omalocarpus* и *Rivularidium*) и мелкими (1—2 мм длиной — *Anemone*, *Eriosephalus* и др.) плодолисточками и плодами.

Длина и форма стилодиев у плодолистиков и плодов различные, и они типично неоппадающие у зрелых плодов. Стилодии раз-

личаются у видов *Anemone* по длине: от длинных (5—10 мм длиной — *Pulsatilloides*) до коротких (около 1 мм длиной — *Anemone nanthea* и др.) или едва заметных (*Eriocapitella* и *Stolonifera*). Стилodium у плодолистиков и плодов чаще всего прямые или согнутые (у основания или на верхушке), но иногда крючковатые, и они узкоконические (*Rivularidium*), внезапно суженные (*Omalocarpus*) или иногда воронковидные (*Eriocapitella*).

Рыльца плодолистиков и плодов преимущественно линейные, но иногда головчатые или почти головчатые (*Eriocapitella*, *Kilimandscharica* и *Stolonifera*), или расширенные, которые коррелируют с очень короткими стилодиями (сидячие или почти сидячие рыльца).

Плодолистики и плоды покрыты волосками или иногда голые (почти голые). Эти волоски длинные (в 2,0—2,5 раза длиннее, чем диаметр плодов) или короткие (короче, чем диаметр плодов). Кроме того, опушение плодолистиков и плодов густое (они мохнатые) или рассеянное. Волоски на плодолистиках и плодах чаще всего мономорфные, но иногда диморфные, особенно в нижней и верхней частях. У большинства таксонов волосками покрыты тела плодов, но иногда также стилодии (*A. baissunensis*, *A. carpensis*).

Плоды у *Anemone* в поперечном сечении почти округлые или эллиптические, а также удлиненные, с узкими выростами, в которых располагаются сосудистые пучки. Перикарп хорошо развит и дифференцирован на экзокарп, мезокарп и эндокарп. Поперечное сечение семян близко к такому у плодов; семенная кожура состоит из нескольких слоев, которые обычно сжатые. Кроме того, таксоны *Anemone* различаются особенностями микроскульптуры поверхности плодов (гладкая, бугристая, складчатая, волнистая и др.).

В настоящее время для различения видов *Anemone* используют около 10 морфологических признаков цветка, преимущественно это количество, окраска и размеры

листочков околоцветника, иногда тычинок и цветоложа, но недавние детальные исследования микроморфологии околоцветника [1, 43, 47 и др.] добавили важные данные для понимания таксономии и филогении *Anemone*.

В результате критического пересмотра признаков цветка в роде *Anemone*, мы выделили среди них наиболее существенные, и уже опубликовали большинство полученных результатов [3—6, 54, 55, 57, 58, 60].

Для различения таксонов *Anemone* (секции, подсекции и ряды), кроме вышерассмотренных признаков плодолистиков, мы использовали также размеры, количество и жилкование чашелистиков, но также особенности тычиночных нитей, связников и пыльников. Мы рассматриваем как диагностические признаки видов главным образом окраску, размеры и опушение чашелистиков, а также особенности формы завязей и стилодиев, и эти признаки были использованы в нашем ключе для определения видов [54].

Количество чашелистиков составляет 5—8, реже 4 или 9, в некоторых группах 10 и даже больше (*Caroliniana*, *Pulsatilloides*, *Alchimillifolia*, *Altaicae*, *Tuberosa*, *Hepaticifolia*, *Tuberosae*). В этих группах чашелистики узкие, расположенные в двух кругах, различные по форме, размерам, окраске и жилкованию (диморфный околоцветник). У большинства видов *Anemone* чашелистики яйцевидные или обратнойяйцевидные, с тупыми или заостренными верхушками и основаниями.

Нами были получены важные данные об особенностях жилкования чашелистиков (включая анастомозы жилок), сначала для чашелистиков *Anemone narcissiflora* и *A. biflora* комплексов. Наши результаты изучения особенностей цветка у всех групп *Anemone* подтвердили диагностическую значимость вышеупомянутых признаков.

Как оказалось, у большинства видов на чашелистиках имеется 3—5(7) анастомозов жилок, но у некоторых видов анастомозов больше 10 (*A. coronaria*, *A. virginiana*, *A. hepaticifolia* и др.) или их нет совсем (в

секциях *Himalayicae*, *Parviflora*, *Caroliniana* и др.).

Размеры, окраска, а иногда форма чашелистиков у многих таксонов *Anemone* варьируют и поэтому не могут рассматриваться как таксономические.

Количество тычинок непостоянно, но форма их нитей (линейные или расширенные) уже используется для различения некоторых видов *Anemone*. В результате изучения формы и размеров всех частей тычинок, мы пришли к мнению о целесообразности использования для таксономии *Anemone* связников и пыльников.

В подтрибе *Anemoninae* стаминодии рассматривались как диагностический признак для нескольких групп *Pulsatilla*, но никто не находил их в цветках видов *Anemone*. Между тем, в результате детального изучения цветков у всех видов этого рода мы обнаружили стаминодии различной формы у нескольких видов (в секциях *Himalayicae* и *Rosulantes*).

Имеется достаточное количество данных по пыльцевым зернам у видов *Anemone*. Согласно с палинологической литературой [10, 29, 33 и др.], их пыльцевые зерна преимущественно радиально-симметрические, изополярные, шаровидные, иногда эллиптические или яйцевидные, с экваториальным диаметром в пределах 19—45 мкм. На поверхности пыльцевых зерен имеются борозды или поры. Признано наличие пяти типов пыльцевых зерен в пределах рода *Anemone*: трехбороздные (большинство видов), многобороздные (3 группы), многопоровые или роговые (9 групп), многопоровые (5 групп) и спиральнобороздные (2 группы).

Многие авторы рассматривали вышеупомянутые признаки пыльцевых зерен как очень важные для таксономии и филогении сосудистых растений, в том числе для рода *Anemone*. Но еще в 1936 году Kumazawa отмечал [33], что у видов *Anemone* деление по типам пыльцевых зерен часто не совпадает с выделением видов и групп по традиционным диагностическим признакам, используемым таксономистами.

Многие специалисты по таксономии использовали несколько морфологических признаков листьев и частично побегов для различения видов и групп видов *Anemone*. Для этих целей рассматривали преимущественно форму и размеры прикорневых и прицветных листьев, количество и размеры стеблей, некоторые особенности подземных побегов и опушение вегетативных органов. В.Н. Стародубцев [11, 12] предложил принимать во внимание для таксономии *Anemone* несколько дополнительных признаков всходов (количество семядолей, их размеры и положение, а также размеры гипокотыля). Этот автор также обратил внимание на количество листьев прицветного покрывала и структуру надземных побегов (розеточные или безрозеточные, моноподиальные или симподиальные). К сожалению, В.Н. Стародубцев рассматривал все эти признаки только по литературным данным, а в имеющихся литературных источниках данные по листьям, побегам и корням у таксонов *Anemone* фрагментарные.

Мы начали изучение вегетативных органов (жизненные формы) у видов *Anemone* около 30 лет назад [2—4 и др.]. Сначала мы детально изучили в природных популяциях около 25 видов *Anemone*, а также пересмотрели жизненные формы почти всех видов рода (около 150 видов) на гербарных материалах. В результате мы пришли к мнению о диагностичности и эволюционной значимости многих признаков листьев, побегов и корневых систем у таксонов *Anemone*, поэтому увеличили количество обсуждаемых признаков вегетативных органов *Anemone* s.str. до 40.

Все представители рода *Anemone* — это многолетние травы с прямостоячими стеблями. Исключение составляет только *A. carpensis* из группы *Pulsatilloides*, являющийся полукустарничком с одревеснением оснований надземных побегов.

У видов рода преобладают полурозеточные побеги, но в нескольких группах (*Anemonanthea*, *Richardsonia*, *Anemonidium*, *Stolonifera* и *Keiskea*) у взрослых растений при-

корневые листья с развитыми пластинками одиночные, а остальные прикорневые листья пленчатые.

Для многих видов *Anemone* характерно симподиальное возобновление надземных побегов, однако, у растений некоторых видов *Eriosephalus* и всех видов *Omalocarpus*, *Himalayicae* и *Parviflorae* главный побег существует на протяжении всей жизни растения, и генеративные побеги развиваются из пазух прикорневых листьев ежегодно.

Взрослые растения у всех видов *Eriocapitella*, *Hymalayicae*, *Anemoclema*, *Pulsatilloides*, а также у некоторых видов *Rupicolae* и *Rivularis* обладают стержневой корневой системой, в то время как у растений остальных групп корневая система мочковатая. Подземные побеги у стержнекорневых растений — это ветви каудекса, а у растений с мочковатой корневой системой подземные побеги — корневища, столоны или клубни, или иногда только столоны.

Виды *Anemone* различаются количеством стеблей и их размерами, а также особенностями соцветий, причем преобладают рацемозные соцветия. У видов *Anemonidium* соцветия дихотомические, с очень редуцированной главной осью. В группе *Rivularis* соцветия — дихазии, с пазушными ветвями, которые перевершинивают главную ось. Для большинства видов *Omalocarpus* характерны зонтичные соцветия. Наконец, в некоторых группах *Anemone* (*Himalayicae*, *Rupicolae*, *Richardsonia*, *Parviflora*, *Crassifolia* и др.) из-за редукции соцветий различных типов цветки одиночные.

Все вышерассмотренные признаки побегов и корней у таксонов *Anemone* константны и могут рассматриваться как существенные, имеющие высокую таксономическую ценность.

Прикорневые листья у видов *Anemone* обычно длинночерешковые и с широкой пластинкой. Однако у нескольких видов (*A. trullifolia* и др.) листовые пластинки узкие, а черешки нечеткие. Пластинки прикорневых листьев пальчато- или тройчато-рассеченные или отдельные, но иногда тройчато-

сложные или перистые, а также пальчато-лопастные (*A. hepaticifolia*, *A. palmata*) или листья с цельными пластинками (у нескольких видов *Himalayicae* и *Alchimillifolia*).

Черешки прикорневых листьев обычно узкие, иногда расширены у основания. Однако мы обнаружили у нескольких таксонов (*Anemone* s. str., *Himalayicae*, *Hepaticifolia* и др.) внезапно расширенные (ушковидные) основания черешков прикорневых листьев, и эти признаки, не замеченные ранее, всегда константны, поэтому имеют диагностическую ценность.

Листья прицветного покрывала черешковые или сидячие, они чаще сходны с прикорневыми, обычно более мелкие, но иногда более крупные (у большинства видов *Anemonanthea*). У некоторых таксонов прицветные листья отличаются от прикорневых формой и размерами. Количество листьев прицветного покрывала часто рассматривают как диагностический признак, но наше детальное исследование [54, 55] показало вариабельность этого признака в секции *Omalocarpus*.

Некоторые особенности основных возрастных групп у видов *Anemone* могут быть использованы как дополнительные признаки для различения видов и таксонов более высокого ранга [2, 56, 61 и др.]. Преобладает надземное прорастание, но у некоторых видов проростки с мелкими подземными семядолями (в группах *Anemonanthea* и *Stolonifera*). У большинства видов *Anemone* проростки с короткой трубкой, которая представляет собой результат частичного срастания черешков семядольных листьев, но в нескольких группах (*Omalocarpus*, *Anemone* s.str. и др.) эти черешки срослись на всем протяжении. Длинный гипокотиль отмечен в большинстве групп *Anemone*, а в нескольких группах (*Flaccidae*, *Rivularis*, *Omalocarpus* и др.) короткий гипокотиль сочетается с длинными семядольными черешками. Положение семядольных черешков во время прорастания (прямые или согнутые) также является диагностическим признаком. Форма и размеры семядолей, а

также ювенильных, имматурных и виргинильных листьев — довольно важные дополнительные диагностические признаки.

В пределах семейства *Ranunculaceae* в роде *Anemone* наблюдается наибольшее разнообразие расположения сосудистых пучков в черешках прикорневых листьев [13, 47 и др.] — дорзивентральное, радиальное, дорзивентральное или радиальное (рассеянное), причем дорзивентральное рассеянное расположение пучков встречается только в роде *Anemone* (*A. rivularis*). Наше изучение более чем 30 популяций *Anemone narcissiflora* комплекса [61] подтвердило таксономическую значимость детальных анатомических исследований этого рода.

Анализ данных по кариологии таксонов *Anemone* [11, 12, 16 и др.] показал наличие двух основных хромосомных чисел:  $x = 8$  и  $x = 7$ . Согласно Baumberger [16],  $x = 8$  является первичным (три акроцентрика, один субметацентрик и четыре метацентрика),  $x = 7$  — производным.

Результаты сравнительно недавних цитологических исследований [19, 25 и др.] показали значимость эволюционной трансформации хромосомных перестроек и накопления высоких повторностей ДНК у видов *Anemone*. Очень важные результаты изучения взаимоотношений некоторых групп *Anemone* были недавно получены во время хлоропластного ДНК-анализа при помощи рестрикции эндонуклеаз [20, 28, 41 и др.]. Последняя группа авторов решила важную задачу сравнения и синтеза данных по морфологии и анализу ДНК. При построении филем ("strict consensus trees") было использовано более 30 отобранных морфологических признаков у почти 40 видов *Anemone* и кладограммы по рестрикции ДНК, и полученные ими данные существенно отличались от традиционных данных морфологии. Особенно значительными были эти различия в базальных частях филем.

Вышеупомянутые подходы к изучению рода *Anemone* очень важны и одновременно крайне сложные и дорогостоящие. В настоящее время, пока нет достаточных данных

для синтеза морфологических и молекулярных данных, нам представляется реалистичным и целесообразным осуществление сравнительно-морфологического изучения рода *Anemone* для уточнения взаимоотношений между группами видов в его пределах.

1. Гуляян Т.А. К морфологии и анатомии *Anemone ranunculoides* L. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол. — 1974. — № 4. — С. 24—29.

2. Зиман С.М. Біоморфологічний аналіз роду *Anemone* L. // Укр. ботан. журн. — 1978. — 35. — С. 113—121.

3. Зиман С.М., Булах О.В. Морфологічні особливості квітки у видів роду *Anemone* L. (секція *Anemone*, Ranunculaceae Juss.) // Там само. — 2003. — 61, № 2. — С. 57—78.

4. Зиман С.М., Булах О.В. Морфологічні особливості квітки у видів роду *Anemone* L. (підрід *Anemonanthea* DC., Ranunculaceae Juss.) // Наук. вісн. Ужгород. держ. ун-ту. Сер. біол. — 2002. — Вип. 11. — С. 39—51.

5. Зиман С.М., Булах О.В. Таксономічна значущість ознак квітки в роді *Anemone* L. (секція *Omalocarpus* DC.) // Укр. ботан. журн. — 2002. — 59, № 6. — С. 707—715.

6. Зиман С.М., Булах О.В. Таксономічна значущість ознак квітки в систематиці роду *Anemone* L. (секція *Himalayicae* (Ulbr.) Juss.) // Там само. — 2003. — 60, № 3. — С. 279—286.

7. Зиман С.М., Савицький В.Д. Аналіз філогенетичних зв'язків у межах роду *Anemone* L. (Ranunculaceae Juss.) // Там само. — 1980. — 37, № 5. — С. 9—19.

8. Зиман С.Н. Морфология и филогения семейства Лютиковых. — К.: Наук. думка, 1985. — 247 с.

9. Пономаренко С.Ф., Берестецкая Т.Б. Сравнительно-морфологический анализ перикарпа и семенной кожуры видов семейства Ranunculaceae Juss. с односемянными нераскрывающимися плодами // Новости АН СССР. Сер. биол. — 1981. — 2. — С. 237—265.

10. Савицький В.Д. Морфология, классификация и эволюция пыльцы семейства лютиковых. — К.: Наук. думка, 1982. — 124 с.

11. Стародубцев В.Н. Ветреницы. Систематика и эволюция. — Л.: Наука, 1991. — 197 с.

12. Стародубцев В.Н. Карполого-анатомическое исследование подтрибы ветреницевых (*Anemopinane* (Ranunculaceae)). — Владивосток, 1991. — 44 с. — Препринт.

13. Трифонова В.И., Зубкова И.Т. Сравнительно-анатомическое изучение черешков некоторых видов *Eriocapitella* и *Anemone* (секция *Sylvia* и *Anemone*, Ranunculaceae) // Ботан. журн. — 1990. — **75**. — С. 3—17.
14. Юзенчук С.В. *Anemone L.* // Флора СССР. — М.; Л., 1937. — Т. 7. — С. 236—282.
15. Adanson M. Familles des Piantes. — Paris, 1763. — 640 p.
16. Baumberger H. Chromosomenzahlbestimmungen und Karyotypanalysen bei den Gattungen *Anemone*, *Hepatica* und *Pulsatilla* // Ber. Schweiz. Bot. Ges. — 1970. — **80**. — S. 17—96.
17. de Candolle A. P. Regni Vegetabilis Systema Naturale. 1. — Paris, 1817.
18. de Candolle A. P. *Anemone L.* // Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetabilis. — Paris, 1824. — **1**. — P. 2—66.
19. Cullis C.A., Schweizer D. Repetitious DNA in some *Anemone* species // Chromosoma. — 1974. — **44**. — P. 417—421.
20. Ehrendorfer F., Samuel R. Contributions to a molecular phylogeny and systematics of *Anemone* and related genera (Ranunculaceae — Anemoninae) // Acta Phytotax. Sin. — 2001. — **39**. — P. 77—87.
21. Franchet M.A. Plantae Yunnannensis // Bul. Soc. Bot. — France, 1886. — **33**. — P. 360—382.
22. Gaudin J. *Anemone L.* // Flora Helvetica. — 1828. — **3**. — P. 490.
23. Gay C. Historia fisica y politica de Chile. Botanica. — Paris, 1845.
24. Gray S.F. *Anemonanthea DC.* // Nat. Arr. Brit. Pl. — 1821. — **2**. — P. 724—725.
25. Hagemann S., Scheer B., Schweizer D. Repetitive sequences in the genome of *Anemone blanda*: identification of tandem arrays and dispersed repeats // Chromosoma. — 1993. — **102**. — P. 312—324.
26. Holub J. New names of Phanerogamae, 2—3 // Folia Geobot. Phytotax. (Praha). — 1973. — **8**. — P. 155—179.
27. Hooker J.D., Thomson T. Flora of India. — London, 1855. — **1**. — P. 1—40.
28. Hoot S., Reznicek A.A., Palmer J.D. Phylogenetic relationships in *Anemone* (Ranunculaceae) based on morphology and chloroplast DNA // Syst. Bot. — 1994. — **19**. — P. 169—200.
29. Huynh K. Le pollen du genre *Anemone* et du genre *Hepatica* (Ranunculaceae) et leur taxonomie // Pollen et Spores. — 1970. — **12**. — P. 324—364.
30. Janczewski E. Études morphologiques sur le genre *Anemone L.* // Rev. Gen. Bot. — 1892. — **4**. — P. 241—258.
31. Jansen U. Serologische Beiträge zur Systematik der Ranunculaceae // Bot. Jahrb. Syst. — 1968. — **88**. — S. 204—268.
32. Jussieu. Genera Plantarum, secundum ordines naturales disposita juxta methodum in Horto Regio Parisiensi exaratum, anno 1774. MS. notes. — Parisiis, 1789.
33. Kumazawa M. Pollen grain morphology in Ranunculaceae, Lardibazalaceae and Berberidaceae // J. Jap. Bot. — 1936. — **8**. — P. 19—46.
34. Linnaeus C. Species plantarum. 1. — Stockholm, 1753.
35. Loeve A., Loeve D. Cytotaxonomical Atlas of the Arctic Flora. — Liechtenstein: J. Cramer. Vaduz, 1975. — 598 p.
36. Nakai T. Classes, Ordines, Familiae, Subfamiliae, Tribus, Genera nov quae attinet ad plantas Koreanas // J. Jap. Bot. — 1949. — **24**. — P. 8—14.
37. Prantl K. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen // Bot. Jahrb. — 1887. — **9**. — S. 225—273.
38. Pritzel E. Anemonarum Revisio // Linnaea. — 1841. — **15**. — P. 561—698.
39. Rafinesque C. S. Neogenyton, or Indication of sixty-six new genera of plants of North America. Dedicated to Professor De Candolle of Geneva. — Lexington, 1825.
40. Schlechtendal. Ranunculaceae. Oreithales Schltld. // Linnaea. — Berlin, 1856. — **27**. — P. 559.
41. Schuettpelz E., Hoot S. B., Samuel R. and Ehrendorfer F. Multiple origins of Southern Hemisphere *Anemone* (Ranunculaceae) based on plastid and nuclear sequences // Plant Syst. Evol. — 2003. — **231**. — P. 143—151.
42. Schur G. F. Enumeratio Plantarum Transsilvaniae. — Vindobonae, 1886. — 984 p.
43. Slavikova Z. Zur Morphologie der Blütenhülle von Ranunculaceen. 1. *Anemone nemorosa L.* // Preslia. A. — 1968. — **40**. — P. 1—12.
44. Smith G.N. Vascular anatomy of Ranalian flowers. I. Ranunculaceae. // Bot. Gaz. — 1926. — **82**. — P. 1—28.
45. Spach H. *Anemone L.* // Historie Naturelle des Vegetaux Phanerogames. — Paris, 1839. — **7**. — P. 307—317.
46. Sprengel C. Systema Vegetabilium. — Göttingen, 1825. — **2**. — P. 1—939.
47. Tamura M. Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae. I. // Sci. Rep. Osaka Univ. — 1962. — **11**. — P. 115—126; II // Ibid. — 1963. — **12**. — P. 141—156; III // Ibid. — 1964. — **13**. — P. 25—38; IV // Ibid. — 1965. — **14**. — P. 53—71; V // Ibid. — 1966. — **15**. — P. 13—35; VII // Ibid. — 1967. — **16**. — P. 21—43; VIII // Ibid. 1968. — **17**. — P. 41—56.
48. Tamura M. A new classification of the family Ranunculaceae. 2. // Acta Phytotax. Geobot. — 1991. — **42**. — P. 177—187.

49. Tamura M. *Anemone* L. // Hiepko (ed.), Die Natürlichen Pflanzenfamilien. — Berlin: Duncker & Humblot, 1995. — 17a. — P. 324—349.

50. Ulbrich E. Über die Systematische Gliederung und Geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. // Bot. Jahrb. — 1905/1906. — 37. — S. 171—334.

51. Wang W.T. *Notulae Criticae Sinensibus* // Acta Phytotax. Sin. — 1974. — 12. — P. 170—180.

52. Wang W.T. *Subtribe Anemoninae* Spach. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. — Science Press, Beijing. — 1980. — 28. — P. 1—72 (in Chinese).

53. Wang W.T., Ziman S.M., Dutton B.E. *Anemone* L. // Flora of China. — Science Press & Missouri Bot. Gard., Beijing & St. Louis. — 2001. — 6. — P. 307—322.

54. Ziman S.M., Bulakh E.V., Dutton B.E. Diagnostic significance of the flower characters, key for determination of intergeneric taxa and conspect of genus *Anemone* L. // Sci. Bull. Uzhgorod State Univ. Ser. Biol. — 2002. — 11. — P. 20—30.

55. Ziman S., Ehrendorfer F., Kadota Y. et al. A taxonomic revision of *Anemone* L. Section *Omalocarpus* DC. sensu lato (Ranunculaceae). I // J. Jap. Bot. — 2005. — 80. — P. 282—302; II // Ibid. — 2006. — 81. — P. 1—19.

56. Ziman S.N., Ehrendorfer F., Keener C.S. et al. The *Anemone biflora* complex (Ranunculaceae) in Central and South—West Asia: its differentiation and affinities // *Thaiszia J. Bot.* — Košice, 1988. — 8. — P. 57—85.

57. Ziman S.N., Ehrendorfer F., Keener C.S. et al. Revision of *Anemone* sect. *Himalayicae* (Ranunculaceae) with three new series // *Edinburgh Journal of Botany.* — 2007. — 64. — P. 51—99.

58. Ziman S.N., Kadota Y., Keener C.S. et al. A taxonomic revision of *Anemone* L. subgenus *Anemonanthea* (DC.) Juz. sensu lato (Ranunculaceae). I // *J. Jap. Bot.* — 2004. — 79. — P. 43—71; II // Ibid. — P. 196—206; III // Ibid. — P. 281—310.

59. Ziman S.N., Keener C.S. A geographical analysis of the family Ranunculaceae // *Ann. Missouri Bot. Gard.* — 1989. — 76. — P. 1012—1049.

60. Ziman S., Keener C., Kadota Y. et al. Revision of *Anemone* L. (Ranunculaceae Juss.) from the Southern Hemisphere // *J. Jap. Bot.* — 2006. — 81. — P. 193—224.

61. Ziman S., Sytnik K., Ehrendorfer F. et al. Taxonomy and evolution of the *Anemone narcissiflora* complex. — Kyiv: Chernobylinterinform, 1997. — 39 p.

Рекомендовала к печати С.В. Клименко

С.М. Зиман<sup>1</sup>, О.В. Булах<sup>1</sup>, Ю. Кадота<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Україна, м. Київ

<sup>2</sup> Національний науковий музей, Японія, м. Токіо

СУЧАСНИЙ ПОГЛЯД НА ТАКСОНОМІЮ РОДУ ANEMONE L. SENSU STRICTO (RANUNCULACEAE JUSS.). Частина I

Нами здійснено аналіз літератури по таксономії роду *Anemone* L., одного з найбільших у родині Ranunculaceae Juss., тому що його статус, видовий склад, поділ на секції та інші внутрішньородові таксони були й залишаються дискусійними протягом багатьох років. В результаті критичного перегляду морфологічних ознак, що використовувалися для таксономії *Anemone* (близько 25 ознак), а також на основі власного аналізу близько 70 ознак плодів, квіток, листків, надземних та підземних пагонів і кореневих систем ми виділили ознаки, найбільш значущі для таксономії роду *Anemone*, яка буде представлена в кількох публікаціях.

S.N. Ziman<sup>1</sup>, E.V. Bulakh<sup>1</sup>, Y. Kadota<sup>2</sup>

<sup>1</sup> N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

<sup>2</sup> National Science Museum, Japan, Tokyo

MODERN VIEW ON THE TAXONOMY OF THE GENUS ANEMONE L. SENSU STRICTO (RANUNCULACEAE JUSS.). Part I

Here we re-examined the literature on the genus *Anemone* L. taxonomy as the largest and most complicated within the Family Ranunculaceae Juss. because its state, species content and intergeneric structure (dividing on sections and other taxa) were debatable during a lot of years. As a result of our critical examination of the characters being in use for *Anemone* taxonomy (approximately 25 ones) and the own analyse of ca. 70 characters of fruits, flowers, leaves, above-ground and underground shoots and roots, we selected the characters the most essential for the taxonomy of the genus *Anemone* which we revised in the next parts of our manuscript.