УДК 582.675.1

Д.Н. Шауло **D.N. Shaulo**
А.С. Эрст **A.S. Erst**

НОВЫЙ ВИД *AQUILEGIA* (RANUNCULACEAE) ИЗ ЗАПАДНОГО САЯНА, СЕВЕРНАЯ АЗИЯ

A NEW SPECIES OF *AQUILEGIA* (RANUNCULACEAE) FROM WEST SAYAN, NORTH ASIA

Аннотация. Описан и проиллюстрирован новый вид *Aquilegia aradanica* (Ranunculaceae), который является эндемиком Западного Саяна. Особенности морфологического строения (характер опушения, форма и взаимное расположение частей цветка, форма и опушение многолистовок) отличают этот вид от других представителей рода, встречающихся в Северной Азии. Растет на каменистых и щебнистых осыпях в лесостепном и лесном поясах.

Ключевые слова: *Aquilegia aradanica*, Северная Азия, Западный Саян

Summary. A new species, *Aquilegia aradanica* (Ranunculaceae), endemic to the West Sayan, is described and illustrated. Morphological features (character of indumentum, shape and relative position of flower parts, pubescence of follicles) distinguish this species from other North Asian members of the genus. This species is confined to the rocky and gravelly screes of the forest and forest steppe belts.

Key words: *Aquilegia aradanica*, North Asia, West Sayan.

Введение. Род *Aquilegia* L. (водосбор) представлен на территории Евразии, Северной и, частично, Центральной Америки 76 видами многолетних трав (Nold, 2003). Все виды рода характеризуются тройчатыми или дважды тройчатыми листьями. Цветки состоят из 5-листной синей, фиолетовой, белой, красной, желтой или двуцветной чашечки и 5 косоворонковидных лепестков, продолженных в полые замкнутые или прямые, направленные вниз, между чашелистиков, шпорцы. Тычинки многочисленные, пленчатые, по краям складчатые; пестиков 3–15, с длинными столбиками. Плод – многолистовка, состоящая из многосемянных листовок с поперечной исчерченностью (Булавкина, 1937; Fraser, 1918; Munz, 1948). Различия в строении цветка являются основными при разграничении видов рода (Камелин, 1973; Fulton, Hodges 1999; Grant 1952, 1992; Hodges, Fulton et al., 2003).

Во время флористических исследований в Западном Саяне, где род *Aquilegia* представлен 7 видами: *A. sibirica* Lam., *A. glandulosa* Fisch. ex Link, *A. borodinii* Schischk., *A. viridiflora* Pall., *A. tuvinica* I.M. Vassil. (Красноборов, 1976; Шауло, 2006), в том числе относительно недавно обнародованными *A. synakensis* Shaulo et A. Erst и *A.* ×*gubanovii* R. Kam. (Губанов, Камелин, 1991; Шауло, Эрст, 2010). Наше внимание привлекли образцы *Aquilegia*, которые хорошо отличались по морфологии цветка, форме листовых пластинок и характеру опушения от уже известных видов рода. В дальнейшем, изучая гербарные коллекции России (ALTB, LE, MHA, MW, NS, NSK, TK, VBGI), мы обнаружили и другие гербарные образцы со сходными признаками. Первые экземпляры этого растения были собраны в 60-х годах XX в. на Араданском хребте в долине р. Араданка известным российским ботаником И.М. Красноборовым. Араданский хребет, относящийся к горной системе Западного Саяна, расположен на территории Красноярского края, в бассейнах рек Ус и Казырсук (правые притоки Енисея). Его протяженность около 60 км, максимальная высота до 2456 метров (Араданский голец) (Зятькова, 1969). Он сложен метаморфическими сланцами, песчаниками и гранитами. Исследование гербарных материалов и литературных источников (Булавкина, 1937; Фризен, 1993; Fraser, 1918; Munz, 1946; Nold, 2003; Wang, 2001; и др.) позволило провести сравнительно-морфологический анализ признаков и сделать заключение, что это новый вид. Ниже приводим его описание.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101; 630090, Новосибирск, Россия; e-mail: dshaulo@yandex.ru
Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Zolotodolinskaya str., 101; 630090, Novosibirsk, Russia

Поступило в редакцию 29.08.2011 г. *Submitted 29.08.2011*

***Aquilegia aradanica* Shaulo et A. Erst, sp. nova** (рис., фото).

Perennis, caudice multis fibrillis radicalibus praedito. Caules proceri, 30–80 cm alti, erecti, superne ramosi, rubelli, pilis simplicibus et glanduliferis tota facie obsiti, basi reliquiis aquilis foliorum rosulatorum circumdati. Folia rosulata, 11–32 cm longa, multa, semel aut bis terna; petioli rubelli, 8–24 cm longi, pilis simplicibus et glanduliferis pubescentes; laminae glabrae, margine pilis longis solitariis; laciniae partes ultimae trilobatae, obovatae aut late obovatae, superne 2 aut 3 dentibus truncatis aut orbiculatis in lobis. Folia caulina inferiora 4–12 cm longa, terna aut bis terna; petioli rubelli, 1–6 cm longi, pilis simplicibus et glanduliferis brevibus pubescentes; laminae supra glabrae, infra vero et margine pilis longis obtectae; laciniae partes ultimae obovatae aut late orbiculatae, 2 aut 3 dentibus truncatis aut orbiculatis in lobis. Folia caulina superiora 1–2 cm longa, terna, petiolis brevibus 0.3–1.0 cm longis, foliola oblonga, tota facie pilis longis, albis et brevibus, glanduliferis pubescentia. Flores nutantes, 2–3.5 cm longi, 2–3.5 cm in diametro, pilis glanduliferis tecti. Sepala ovali-lanceolata, cyanea aut subviolascentia, 1–1.5 cm longa. Petala cyanea aut subviolascentia, ad extremitates albida, calcaribus dissitis et apice inflexis usque ad 1–1.5 cm. longis, limbo rotundato. Stamina 0.5 cm a corolla excedunt. Multifolliculi pentameri, glanduloso-pubescentes; folliculi a basi divergentes, 2–3 cm longi, stylis longis, apice hamatis. Semina nigra, opaca, rugulosa.

Speciem a nomine loci quo primum inventa est, jugo Aradanico, appellavimus.

T y p u s: Provincia Jenisseensis (nunc Krasnojarsk prov.), districtus Hermolainensis (Jermakovskoje). Occidens Sajani, jugum Aradanicum. Ad Usi fluvii ripam dextram. In schistosis. Latitudinis borealis 52º22’, longitudinis orientalis 93º17’, 3 VII 2010, D. Shaulo & A. Erst, No. 19 (holotypus – NS; isotypi – ALTB, K, LE, MW).

A f f i n i t a s: Species nostra hoc floris parvulus et calcaribus dissitis species prairie *A. viridiflora* appropinquat. Ad proportione multitudinis et magnitudinis floris, multiflorae inflorescentiam species America septentrionale *A. canadensis* simile. Color floris et lamina forma simile *A. sibirica*. Haud scio an liceat plantam hanc phylum generi adnumerare.

Многолетнее растение, каудекс с многочисленными корневыми мочками. Стебли высокие, 30–80 см выс., прямостоячие, вверху ветвистые, красноватые, по всей поверхности покрыты простыми и железистыми волосками, при основании окружены темно-бурыми остатками розеточных листьев. Розеточные листья 11–32 см дл., многочисленные, однажды или дважды тройчатые; черешки красноватые, 8–24 см дл., опушены простыми и железистыми волосками; пластинки голые, по краю с единичными длинными волосками; конечные доли листьев трехлопастные, обратнояйцевидные или широко-обратнояйцевидные, наверху с 2–3 усеченными или округлыми зубцами на лопастях. Нижние стеблевые листья 4–12 см дл., тройчатые или дважды тройчатые; черешки красноватые, 1–6 см дл, опушены простыми и короткими железистыми волосками; пластинки сверху голые, а с нижней стороны и по краю покрыты длинными волосками; конечные доли обратнояйцевидные или округлые, с 2–3 усеченными или округлыми зубцами на лопастях. Верхние стеблевые листья 1–2 см дл., тройчатые, с короткими черешками 0.3–1.0 см дл.; листочки продолговатой формы, по всей поверхности опушены длинными, белыми и короткими, железистыми волосками. Цветки поникающие, 2–3.5 см дл., 2–3.5 см в диаметре, покрыты железистыми волосками. Чашелистики овально-ланцетные, синие или лиловато-синие, 1–1.5 см дл. Лепестки синие или лиловато-синие, на концах беловатые, с расставленными и загнутыми на конце шпорцами до 1–1.5 см дл., отгиб закругленный. Тычинки на 0.5 см выдаются из венчика. Многолистовки 5-членные, железисто опушенные; листовки расходящиеся от основания, 2–3 см дл., с длинными, на конце крючковато изогнутыми столбиками. Семена черные, матовые, мелкоморщинистые.

Т и п: Красноярский край, Ермаковский район. Западный Саян, Араданский хребет. По правому берегу реки Ус. Щебнистые осыпи. 52º22´ с.ш., 93º17´ в.д., 3 VII 2010 г., Д. Шауло и А. Эрст, № 19 (голотип – NS; изотипы – ALTB, K, LE, MW).

Р о д с т в о: Мелкие цветки и расходящиеся шпорцы сближают *Aquilegia aradanica* со степными видами из группы *A. viridiflora*; соотношение длины и ширины цветка, а также большое количество некрупных цветков в раскидистом соцветии – с североамериканскими представителями группы *A. canadensis*. По окраске цветка и форме листовых пластинок сходен с *A. sibirica.*

Цветет и плодоносит с июня по август.

Видовой эпитет дан по району, где впервые был найден вид (Араданский хребет).

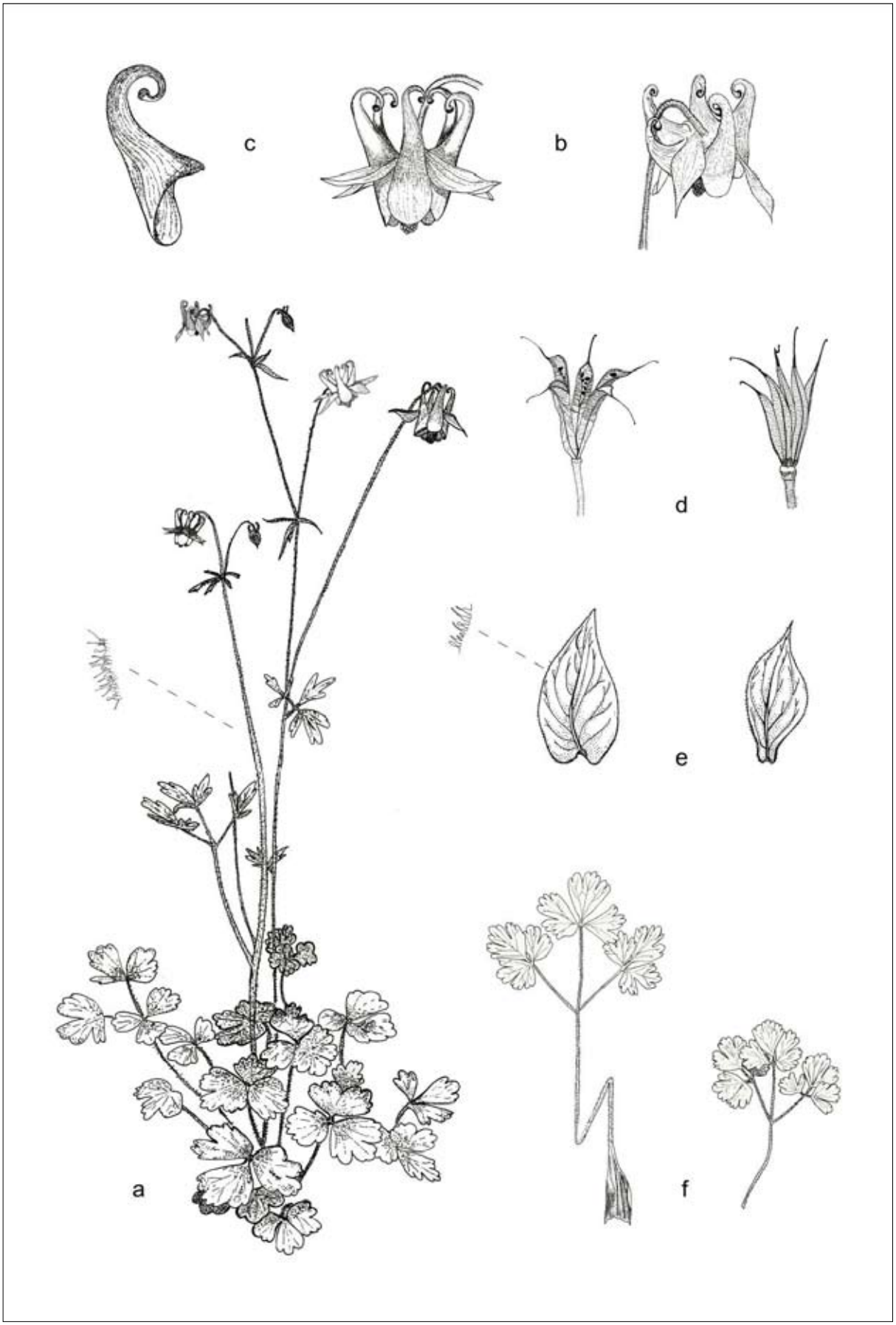

Рис. Общий вид (a), цветок (b), лепесток (c), многолистовка (d), чашелистик (e), розеточный лист (f) *Aquilegia aradanica* sp. nova.

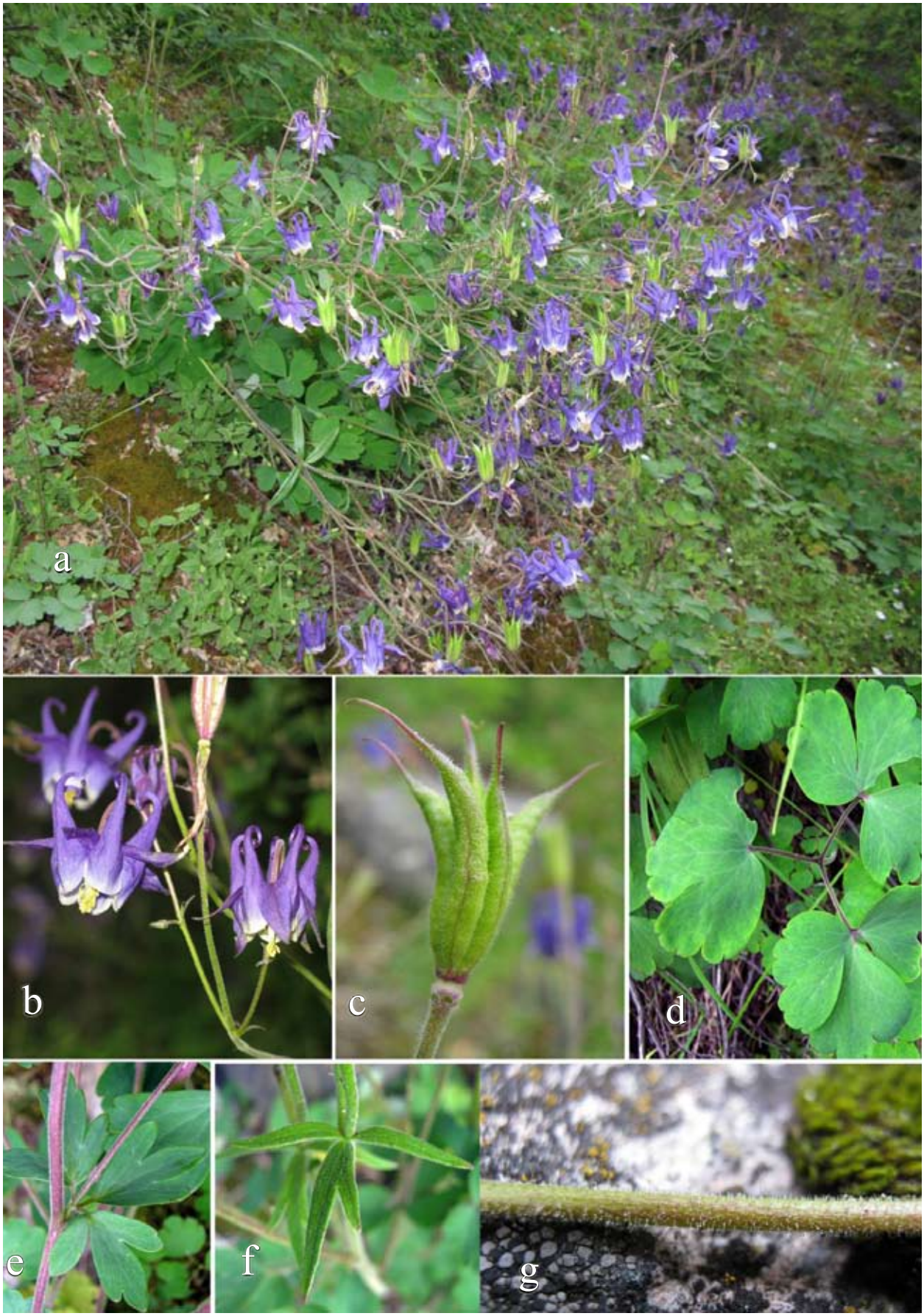

Фото. Общий вид (a), цветок (b), многолистовка (c), розеточный лист (d), нижний стеблевой лист (e), верхний стеблевой лист (f), цветонос (g) *Aquilegia aradanica* sp. nova.

Aquilegia aradanica является узколокальным эндемиком Западного Саяна и приурочен к щебнистым осыпям лесостепного и лесного поясов, совершенно не пронисая в другие типы местообитаний. Все известные экземпляры были найдены в долине реки Ус на Араданском и Куртушибинском хребтах.

Исследованные образцы *A. aradanica*: 1. Красноярский край, Западный Саян. Долина р. Ус. Окр. пос. Арадан. Каменистые россыпи. 02 07. 1966 г. И. Красноборов, В. Лужецкий; 2. Красноярский край, Западный Саян, Куртушибинский хребет, долина р. Тихой, склон с.-в. экспозиции. Крупнокаменистые осыпи. 23. 07. 1979 г. Д. Шауло, И. Ковалева; 3. Красноярский край, Ермаковский район. Западный Саян, Араданский хребет. Долина р. Ус, 669 км дороги Красноярск-Кызыл-Госграница. Заросшая осыпь. 52º30´ с.ш., 93º22´ в.д., 16. 06. 1987 г., Д. Шауло, О. Жданова; 4. Красноярский край, Ермаковский район. Западный Саян, Араданский хребет. Долина реки Ус, правый берег реки Ус напротив устья р. Коярд. Крупнокаменистая осыпь. 52º37´ с.ш., 93º23´ в.д., 715 м н.у.м., 13. 07. 1991 г., Д. Шауло Л. Таракановская, № 80 (все – NS).

Обсуждение. Род *Aquilegia* на территории Северной Азии представлен 15 видами, которые встречаются в горах и в равнинной части. Представители группы *A. viridiflora* (*A. viridiflora, A. tuvinica*) встречаются в степной, лесостепной зонах (поясах) и занимают скальные местообитания, предпочитая карбонатные породы. *Aquilegia sibirica* в горах Южной Сибири широко представлен во всех поясах растительности и часто встречается на нарушенных местообитаниях. *Aquilegia glandulosa* приурочен к альпийским и субальпийским лугам, *A. borodinii* и *A. turczaninovii*, как правило, встречаются в гумидных районах Алтае-Саянской горной области, где произрастают в верхней части лесного и в высокогорном поясах, предпочитая поселяться на каменистых осыпях, сложенных карбонатными породами. *Aquilegia aradanica* обитает на кислых каменистых субстратах (гранитоидах) лесостепного и лесного поясов, растет на осыпях, заросших кустарниками (*Ribes altissimum, Rhododendron dauricum, Rubus sachalinensis, Rosa oxyacantha* и др.) и зелеными мхами. Тенденция к обитанию многих эндемичных и маловидовых групп видов на каменистых средах обитания, возможно, связана с их биологическими особенностями и сниженной конкуренцией на данных субстратах. Адаптация к каменистым средам обитания увеличила вероятность выживания и дифференциации этих видов в рефугиумах во время ледниково-межледниковых циклов (Birks, Willis 2008). Примечательно, что этот тип среды обитания характерен как для европейских водосборов, которые большей частью являются узколокальными эндемиками горных систем Европы (Пиренеи, Альпы, Аппенины и Балканы) (Lavergne и др. 2004), так и для некоторых азиатских видов (Шауло, Эрст, 2010; Шишкин, 1927). Прослеживается прямая зависимость между средой обитания и формированием эндемичных таксонов, что согласуется с аллопатрическим способом относительно недавнего видообразования в роде (Bastida et al., 2010).

Анализируя микро- и макроморфологические признаки *Aquilegia aradanica*, его сложно отнести к какой-либо конкретной таксономической группе. Морфологическое строение листа является наименее константным признаком в большинстве групп рода водосбор (Munz, 2003). По форме листовой пластинки *A. aradanica* приближается к *A. sibirica*, в остальном между этими видами нет сходства. Со степными южносибирскими водосборами из группы *A. viridiflora* наблюдается определенное сходство по морфологии листовок (расходящиеся от основания, с длинными стилодиями). Сильно разветвленное соцветие, цветки с расходящимися шпорцами, почти равное соотношением длины и ширины цветка сближает его с американскими видами группы *A. canadensis* и эндемиками гор Южной Сибири *A. borodinii* и *A. turczaninovii*. Но виды родства *A. canadensis* имеют красную окраску цветка и иную форму листовой пластинки, а сибирские представители группы *A. turczaninovii* отличаются формой листовой пластинки, малоцветковыми соцветиями, лепестками с тонкими длинными шпорцами.

Согласно молекулярно-генетическим исследованиям, *A. borodinii*, *A. turczaninovii* и *A. viridiflora* филогенетически близки североамериканским видам и входят в одну кладу (Bastida, 2010). Данные ITS анализа также подтверждают близкое родство некоторых американских и сибирских видов (Hodges, Arnold, 1994; Ro, McPheron, 1997). В результате этих исследований установлено, что центром происхождения предковых видов в группах *A. turczaninovii* и *A. viridiflora* является Северо-Восточная Азия, с территории которой они проникли в Северную Америку в плиоцене. Значительное морфологи-

ческое сходство указывает на тесную связь описываемого нами таксона со степными видами из родства *A. viridiflora*, а также горными видами групп *A. canadensis* и *A. turczaninovii*, что свидетельствуют о его реликтовом характере и возможном плиоценовом возрасте.

Aquilegia aradanica, возможно, имеет древнее гибридное происхождение, и установление предковых форм в настоящее время вряд ли вероятно. Предположение о современном гибридогенном происхождении водосбора аранданского не представляется возможным как в виду мозаичного набора признаков этого таксона, так и в связи с биологическими механизмами, обеспечивающими репродуктивную изоляцию в роде. Известно, что различия в строении цветка и таксономическом составе опылителей у разных представителей рода *Aquilegia* могут служить в качестве механизма репродуктивной изоляции для симпатрических видов и тем самым препятствовать образованию гибридов (Fulton, Hodges 1999; Grant 1952, 1992; Hodges et al, 2002; Tang, Yu, 2007). Установлено, что *A. viridiflora* опыляют ранневесенние пчелы рода *Anthofora*, а *A. aradanica, A. glandulosa* и другие симпатрические виды – представители рода *Bombus*. Однако видовой состав опылителей у *A. glandulosa* иной по сравнению с *A. aradanica* (Эрст, 2011). Таким образом, цветковая изоляция через различных опылителей в исторической перспективе могла привести к репродуктивной изоляции между степными, горнолесными и высокогорными комплексами видов водосборов на территории Северной Азии. Играет ли цветковая изоляция главную роль в репродуктивной изоляции между *A. borodinii*, *A. turczaninovii* и *A. sibirica*, еще неизвестно.

Не исключено, что *A. aradanica* представляет отдельную ветвь развития в роде водосбор, но для проверки этого предположения и уточнения филогенетического положения таксона необходимы молекулярно-генетические исследования, изучение факторов географической и экологической изоляции, а также верификация возможности самоопыления.

Благодарности. Авторы выражают благодарность Алексею Ивановичу Солопову за помощь в составлении латинского диагноза.

ЛИТЕРАТУРА

Булавкина А.А. *Aquilegia* L. // Флора СССР. – М.-Л., 1937. – Т. 7. – С. 88–98.

Губанов И.А., Камелин Р.В. Новые виды сосудистых растений, выявленные во флоре Монголии // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1991. – Т. 96, № 6. – С. 112–115.

Зятькова Л.К. Западный Саян // Алтае-Саянская горная область. – М.: Наука, 1969. – С. 308–332.

Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л.: Наука, 1973. – 356 с.

Красноборов И.М. Высокогорная флора Западного Саяна. – Новосибирск: Наука, 1976. – 379 с.

Фризен Н.В. *Aquilegia* L. // Флора Сибири. – Новосибирск, 1993. – Т. 6. – С. 112–116.

Фризен Н.В. Ультраскульптура поверхности семян и систематика сибирских представителей рода *Aquilegia* L. (Ranunculaceae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол., 1989. – Т. 94, № 6. – С. 76–78.

Шауло Д.Н. Флора Западного Саяна // Turczaninowia, 2006. – Т. 9, вып. 1–2. – С. 5–337.

Шауло Д.Н., Эрст А.С. Новый вид водосбора (*Aquilegia* L., Ranunculaceae) из Тувы // Turczaninowia, 2010. – Т. 13, вып. 3. – С. 43–45.

Эрст А.С. Этологическая изоляция некоторых представителей рода *Aquilegia* L. (Ranunculaceae Juss.) из Северной Азии во взаимосвязи с возможной гибридизацией и таксономическим разнообразием // Мир науки: Тез. междунар. конф. (Алматы, 19–20 апреля 2011 г.). – Алматы, 2011. – С. 54.

Bastida J., Alcantara J., Rey P., Vargas P., Herrera C. Extended phylogeny of *Aquilegia*: the biogeographical and ecological patterns of two simultaneous but contrasting radiations // Plant Syst. Evol., 2010. – Vol. 284. – P. 171–185.

Birks H., Willis K. Alpines, trees and refugia in Europe // Plant Ecol. Divers., 2008. – Vol. 1. – P. 147–160.

Fraser A.C. Studies on the genus *Aquilegia*. – New York, 1918. – 98 p.

Fu Dezhi, Robinson O.R. *Aquilegia* L. // Flora of China / Wu Zh.Y., Raven P.H., Hong D.Y. (eds.). – Beijing; St. Louis, 2001. – Vol. 6. – P. 278–281.

Fulton M., Hodges S. Floral isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens* // Proc. Roy. Soc. Lond., 1999. – Vol. 266. – P. 2247–2252.

Grant V. Isolation and hybridization between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens* // Aliso, 1952. – Vol. 2. – P. 341–360.

Grant V. Floral isolation between ornithophilous and sphingophilous species of *Ipomopsis* and *Aquilegia* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1992. – Vol. 89. – P. 11828–11831.

Hodges S.A., Arnold M.L. Floral and ecological isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1994. – Vol. 91. – P. 2493–2496.

Hodges S.A, Fulton M., Yang J.Y., Whittall J.B. Verne Grant and evolutionary studies of *Aquilegia* // New Phytol., 2003. – Vol. 161. – P. 113–120.

Hodges S.A., Whittall J.B., Fulton M., Yang J.Y. Genetics of floral traits influencing reproductive isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens* // Amer. Naturalist, 2002. – Vol. 159. – P. 51–60.

Lavergne S, Thompson J., Garnier E., Debussche M. The biology and ecology of narrow endemic and widespread plants: a comparative study of trait variation in 20 congeneric pairs // Oikos, 2004. – Vol. 107. – P. 505–518.

Munz P.A. *Aquilegia*: The cultivated and wild columbines // Gentes Herb., 1946. – Vol. 7 – P. 1–150.

Nold R. Columbines: *Aquilegia*, *Paraquilegia* and *Semiaquilegia*. – Portland, Timber Press, 2003. – 192 p.

Ro K-E, McPheron B. Molecular phylogeny of the *Aquilegia* group (Ranunculaceae) based on internal transcribed spacers and 5.8S nuclear ribosomal DNA // Biochem. Syst. Ecol., 1997. – Vol. 25. – P. 445–461.