

## *Aquilegia daingolica* (Ranunculaceae) – новый вид из Монголии

*Aquilegia daingolica* (Ranunculaceae), a new species from Mongolia

© А.С. Эрст<sup>1,2</sup>, Д.Н. Шауло<sup>1</sup>,  
А.А. Кузнецов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск,  
erst\_andrew@yahoo.ru; dshaulo@yandex.ru.

<sup>2</sup>Томский государственный университет,  
Томск, ys.tsu@mail.ru

A.S. Erst<sup>1,2</sup>, D.N. Shaulo<sup>1</sup>,  
A.A. Kuznetsov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk; erst\_andrew@yahoo.ru, dshaulo@yandex.ru.

<sup>2</sup>Tomsk State University, Tomsk, ys.tsu@mail.ru

Описан и проиллюстрирован новый для науки таксон из Монголии. *Aquilegia daingolica* – стабилизовавшийся вид гибридогенного происхождения, который отличается от всех азиатских представителей рода характеристиками спорцев.

Ключевые слова: *Aquilegia daingolica*, Монголия.

Род *Aquilegia* L. является одним из таксономически сложных родов семейства Ranunculaceae. Виды рода имеют естественное распространение в Азии, Европе и Северной Америке (Ziman, Keener, 1989). По данным некоторых авторов, в мировом масштабе род насчитывает 65–72 вида (Munz, 1946; Камелин, 1973; Nold, 2003), но из-за труднодоступности, малой изученности естественных местообитаний и эндемичности многих таксонов эти значения могут увеличиваться (Шауло, Эрст, 2010, 2011).

Несмотря на то, что молекулярно-филогенетические исследования поддерживают монофилию рода *Aquilegia* (Johansson, 1995; Hoot, 1995; Ro et al., 1997; Wang et al., 2009), отдельные представители признаны полифилетическими (Fiog et al., 2013). Согласно нашим данным, таксоны рода *Aquilegia* не являются естественной группой видов монофилетического происхождения, а образуют единую филогенетическую систему, сформировавшуюся в результате ретикулярной эволюции, обусловленной чередованием климатических циклов дивергенции видов и их естественной гибридизации. При этом среди азиатских таксонов *Aquilegia* есть стабильные, генотипически обособленные виды («базовые предковые типы»). Имеются также стабилизовавшиеся виды гибридогенного происхождения и спонтанные гибриды с признаками, уклоняющимися в сторону родительских таксонов (Эрст, Ваулин, 2013).

По имеющимся на настоящий момент данным, в Монголии произрастают 6 представителей рода *Aquilegia*: *A. viridiflora* Pall., *A. sibirica* Lam., *A. glandulosa* Fisch ex Link, *A. turczaninovii* R. Kam. et Gubanov, *A. gandboldii* R. Kam. et Gubanov и *A. × gubanovii* R. Kam (Губанов, 1996). Изучение гербарных материалов по роду *Aquilegia* из Сибири, Дальнего Востока,

Казахстана и Средней Азии в Гербариях ALTB, HERZ, IRK, KRSU, LE, MHA, MO, MW, NS, NSK, PE, TK, UBA, VBGI, VLA и XJBI подтвердило уникальность *Aquilegia daingolica*. Оказалось, что образцы являются новым для науки видом, описание которого приводится ниже.

***Aquilegia daingolica*** A. Erst et Schaulo **sp. nov.** (Figure 1) – Водосбор даингольский.

Perennial herb, caudex with numerous root fibrils. *Stems* are up to 25–70 cm high, upright, with 2-3 branches in the upper part, covered with glandular hairs, with remains of rosellate base leaves, the upper part of flower-bearing stem covered thickly with glandular hairs. *Basal leaves* are 6–30 cm long, many times, once- or twice-ternate; their sticks are 3–20 cm long, covered with simple and glandular hairs; leaves' ends are trilobite, oblanceolate or round, with 4–8 diamond-shaped or rounded teeth at the end. *Lower cauline leaves* are 6–10 cm long, ternate or twice-ternate; leaves' ends are oblanceolate or round, with 3–4 rounded teeth on the blades; their downside plates are covered with simple hairs along leaf ribs; sticks are 3–7 cm long, covered with simple and glandular hairs. *Upper cauline leaves* are 1–5 cm long, ternate or 3-incised, on the sticks 0.3–1.5 cm long, covered in the same way as lower stalk leaves; leaves' ends are oblanceolate with 3–5 teeth. *Flowers* are upward and sideward directed, 3–5 cm long, 5–8 cm wide, puberulent. *Sepals* are oval, blue or violet-blue, 2.5–4 cm long, with pointed ends. *Petals* are two-colour, from light blue to violet with white or light blue petal limbs; spurs are 1.5–3 cm long, inward bent in an acinaciform way, uniformly thickening to the butt, with clublike end; petal limbs alternate from diamond-shaped to rounded. Stamens are phaeic, not coming out or coming out of a flower a little. *Leaflets* 5–8, from 1.5 to 3 cm long, with a beak up to 1 cm long, covered with simple and glandular hairs.

**Т у п е :** North-western Mongolia, the lake Daingol, western slopes. July 27–29, 1909 V.V. Sapozhnikov (Holotype TK).

**Р а р а т и п е :** Western Mongolia, Altai, the lake Daingol, steppe slopes. July 5, 1906. V.V. Sapozhnikov (TK).

**A f f i n i t y :** *Aquilegia daingolica* – stabilized species of hybrid genetic origin, in whose formation *A. glandulosa*, *A. oxysepala* and probably *A. sibirica* took part. It is similar to *A. glandulosa* in the size of flowers and form of fruit aggregates. The species is close to hybrid genetic *A. oxysepala* in dark colored anthers and black clublike ends of spurs. Spurs' features distinguish *Aquilegia daingolica* from all Asian representatives of the genus.

Многолетнее травянистое растение, каудекс с многочисленными корневыми мочками (рис. 1). *Стебли* до 25–70 см выс., прямостоячие,верху 2–3-ветвистые, покрыты железистыми волосками, при основании с остатками розеточных листьев, верхняя часть цветоноса густо железисто-опушённая. *Розеточные листья* 6–30 см дл., многочисленные, однажды- или дважды-тройчатые; их черешки 3–20 см дл., опушены простыми и железистыми волосками; конечные доли листьев тройчатолопастные или тройчаторассечённые, обратнойцевидные или округлые, с 4–8

ромбовидными или закруглёнными зубцами на концах. *Нижние стеблевые листья* 6–10 см дл., тройчатые или дважды-тройчатые; конечные доли обратнойцевидные или округлые, с 3–4 округлыми зубцами на лопастях; их пластинки с нижней стороны по жилкам опушены простыми волосками; черешки 3–7 см дл., опушены простыми и железистыми волосками. *Верхние стеблевые листья* 1–5 см дл., тройчатые или 3-надрезанные, на черешках 0.3–1.5 см дл., опушены сходно с нижними стеблевыми листьями; конечные доли обратнойцевидной или ланцетной формы, с 3–5 зубцами. *Цветки* вверх или вбок направленные, 3–5 см дл., 5–8 см в шир., короткоопушённые. *Чашелистики* овальные, синие или лиловато-синие, 2.5–4 см дл., заострённые на конце. *Лепестки* двухцветные, от светло-синих до фиолетовых с белым или светло-синим отгибом; шпорцы 1.5–3 см дл., саблевидно изогнутые внутрь, равномерно утолщающиеся к основанию, с булавовидным чёрным окончанием; отгиб лепестков от ромбовидного до закруглённого. Тычинки тёмноокрашенные, не выходящие или чуть выдающиеся из цветка. *Листовок* 5–8, от 1.5 до 3 см дл., с носиком до 1 см дл., опушены простыми и железистыми волосками.

Тип: Северо-Западная Монголия, озеро Даинголь, склоны западной стороны. 27–29 июля 1909. В.В. Сапожников (Голотип в ТК).

П а р а т и п : Западная Монголия, Алтай, озеро Даинголь, степные склоны. 5 июля 1906. В.В. Сапожников (ТК).

Родство: *Aquilegia daingolica* – стабилизовавшийся вид гибридогенного происхождения, в становлении которого участвовали *A. glandulosa*, *A. oxypetala* и, вероятно, *A. sibirica*. Сходен с *A. glandulosa* размером цветков и формой многолистонок. К гибридогенному *A. oxypetala* вид близок тёмным цветом пыльников и чёрным булавовидным окончанием шпорцев. Характеристики шпорцев отличают *Aquilegia daingolica* от всех азиатских представителей рода.

### Обсуждение

Представители рода *Aquilegia* имеют характерную форму цветка, развившуюся в процессе длительной коэволюции её видов и агентов их опыления (Grant, 1994). Обособление видов, согласно мнению некоторых исследователей, шло посредством этологической изоляции через различных опылителей (Grant, 1994; Hodges, Arnold, 1994; Fulton, Hodges, 1999; Hodges, Fulton, 2003 и др.): в некоторых случаях, например в американских группах жёлто- и красноцветковых водосборов, – путём опыления колибри и бражниками – *A. aff. canadensis* и *A. aff. chrysantha*; в азиатских группах – *A. aff. sibirica*, *A. aff. glandulosa* и *A. aff. viridiflora* – путём поллинииции шмелями, мухами сфецидами и пчёлами антофорами (Эрст, 2011). Многие исследователи-ботаники (систематики, интродукторы, селекционеры) осведомлены о том, что представители *Aquilegia* в условиях, отличных от натуральных, гибридизируют в различных сочетаниях (Teylor, 1967; Эрст, Шауло, Шмаков, 2013). В местах их естественного произрастания в настоящее время

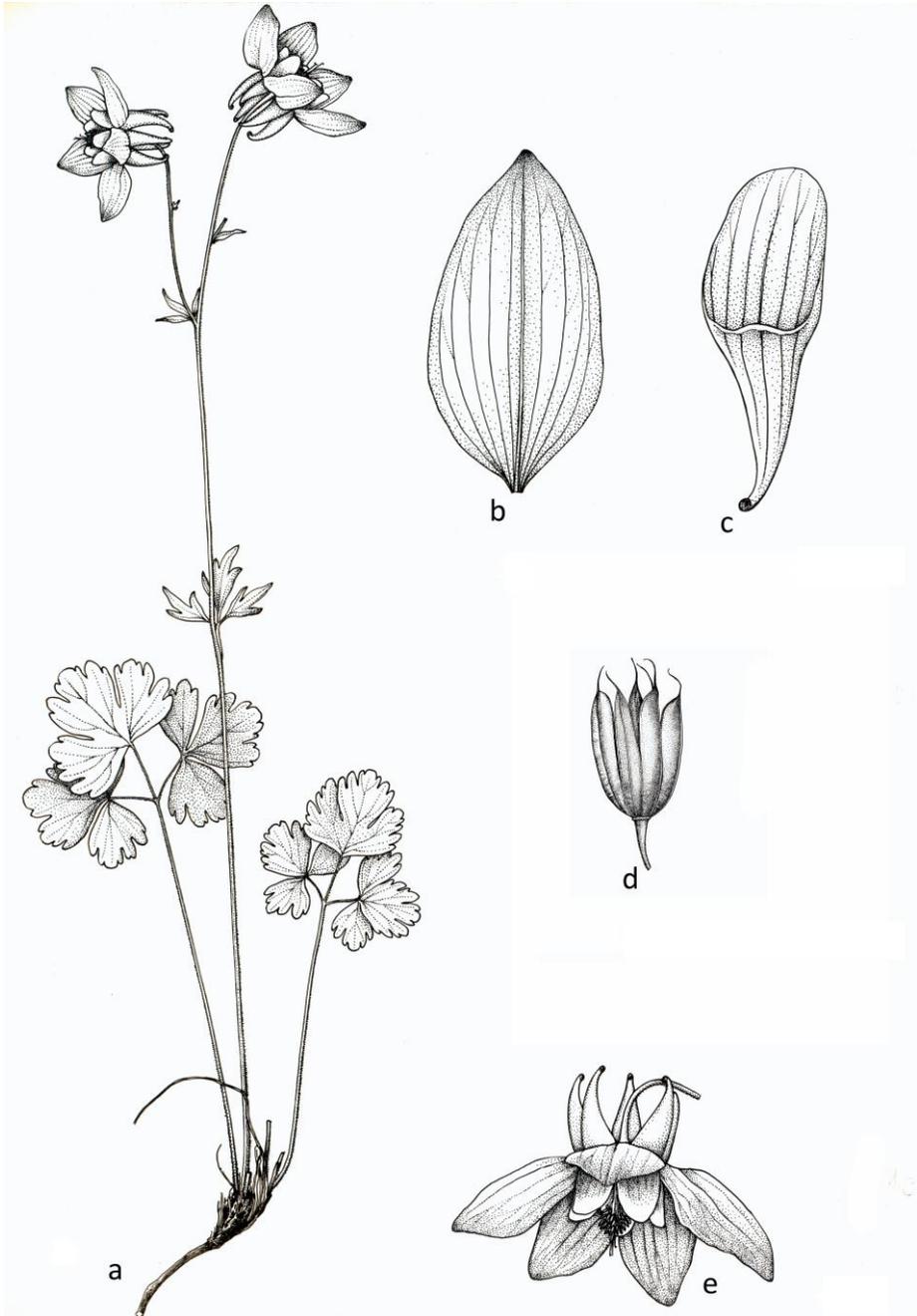


Рис. 1. *Aquilegia daingolica* A. Erst et Schaulo: а – общий вид; б – чашелистик; с – лепесток; d – многолистовка; e – цветок

Figure 1. *Aquilegia daingolica* A. Erst et Schaulo: a – habitus; b – sepal; c – petal; d – leaflets; e – flower

данные процессы крайне редки, что связано с экологическими, географическими и частично этологическими изолирующими механизмами (гибриды часто закрепляются в нарушенных местообитаниях). Этологические барьеры изучаются стандартизированными методиками, которые могут иметь некоторые погрешности (есть возможность случайного посещения нехарактерными опылителями и анемохорного переноса диаспор). Личные наблюдения показывают, что шмели для получения нектара прогрызают шпорцы водосборов и могут случайно касаться пыльников, перенося пыльцу на не характерные для них реципиенты. Недавние молекулярно-генетические исследования указали на гибридогенное происхождение некоторых таксонов *Aquilegia* из Северной Азии (Эрст, Ваулин, 2013). Анализ датировок гербарных материалов показал стабильность их во времени в контексте морфологической и географической стаций и миксгенацию некоторых базовых групп в пределах их симпатрии.

Род *Aquilegia* включает несколько предковых групп, входящих в разные по генезису флоры. Остальные являются их производными, образовавшимися в результате процессов гибридизации в местах симпатрии в различные временные промежутки, в основном в горных системах. К одним из базовых таксонов относится *A. glandulosa*. Данный вид приурочен к субальпийскому поясу высокогорий, характеризуется крупными, открытыми синими цветками и получил название «железистый» из-за липкого, покрытого железистыми волосками цветоноса и многолисточков с подобным характером опушения. В пределах своего ареала этот таксон имеет некоторые отличия, касающиеся формы и соотношения параметров цветка, других габитуальных сочетаний и пределов экологической приуроченности. Это можно рассматривать, с одной стороны, как пределы изменчивости вида в рамках его ареала, с другой – как его производные, полученные путём гибридизационных процессов в различные геологические периоды. Вторую точку зрения доказывают наши недавние молекулярно-генетические исследования. Таким образом, секция *Glandulosae* I.M. Vassiljeva в пределах своего ареала представлена не одним видом (Васильева, 1992), а несколькими таксонами разного генезиса. Это базовый таксон *A. glandulosa* и виды древнего гибридогенного происхождения, занимающие экологические ниши в пределах своих ареалов.

*A. glandulosa* была описана Ф.Б. Фишером (Friedrich Ernst Ludwig von) в каталоге семян сада усадьбы А.К. Разумовского в Горенках (Fisher, 1812). В каталоге не было указания места и времени сбора, а также латинского диагноза таксона. Каталоги растений сада с указанием мест их сбора также утрачены во время Второй мировой войны, поэтому выделение типовых образцов затруднительно. В 1822 г. профессор И.Г. Линк дал латинское описание водосбора железистого в своем фундаментальном издании «Enumeratio Plantarum Horti Regni Botanici Berolinensis Altera» (Link, 1822). Он описал таксон по признакам многоцветковых и облиственных цветоносов, с опушёнными черешками и нижними частями листьев, изогнутыми и очень короткими шпорцами (короче отгиба лепестков), стилодиями, выходящими

из цветка, опушёнными черешками и цветками с синим крупным венчиком. *A. jucunda* Fisch. et Avé-Lall. (водосбор восхитительный), часто относимый к синонимам *A. glandulosa*, приводится в первый раз Ф.Б. Фишером и Э.Х. Аве-Лаллеманом в издании «Index Seminum, quae Hortus Botanicus Imperialis Petropolitanus pro Mutua Commutatione Offert. Accedunt Animadversiones Botanicae Nonnullae», но, к сожалению, без указаний локаций и морфологических характеристик таксона (Fischer, Avé-Lallemant, 1840).

В дальнейшем К.Ф. Ледебур (Ledebour, 1843) в фундаментальной сводке «Флора Российской Империи» указал в виде примечаний следующие отличия *A. glandulosa* от *A. jucunda*: лопасти округлые (у *A. glandulosa* – заостренные); тычиночные нити в начале цветения прямостоячие параллельные (у *A. glandulosa* – расходящиеся); плоды яйцевидные, у основания с рубчиком (у *A. glandulosa* – кеглевидные, у основания перетянутые); чашелистики яйцевидные (у *A. glandulosa* – обратнойцевидные); лепестки обратно-яйцевидные, бледно-жёлтые, с боковых сторон находящие друг на друга (у *A. glandulosa* – клиновидные продолговатые, на верхушке тупые, выше заостренные, фиолетово-синие, реже белые, почти до основания отделены друг от друга); пыльники узкоовальные (у *A. glandulosa* – линейные); пестиков 6–10 (у *A. glandulosa* – 8–15). Семена продольно почти 5-клевые (у *A. glandulosa* – мелкозернистые 3-клевые). Далее К.Ф. Ледебур выражает сомнение – отдельные ли это виды? В более поздних сводках *A. jucunda* сводится в синонимы *A. glandulosa* (Булавкина, 1937; Munz, 1946; Васильева, 1992; Фризен, 1993 и др.). Оба вида описаны с территории Алтая и Казахстана. Типовые образцы *A. glandulosa* помечены этикетками А.Н. Луферова (Луферов, in sched.). Для *A. jucunda* отметок нет, но образцы лежат в фондах Гербария Ботанического института РАН (Санкт-Петербург, LE). Наши данные подтверждают обособленность *A. glandulosa* и *A. jucunda* из приведённых локалитетов (Эрст, Ваулин, 2013).

Водосбор восхитительный следует признавать самостоятельным таксоном на основании следующих признаков: двуцветности лепестков (бело-синий или белеющий на окончании отгиб лепестков и синие шпорцы), находящихся друг на друга, параллельных, а не разделённых пространственно, отходящих под углом и не перекрывающихся отгибов лепестков и более длинных, загнутых на конце шпорцев. Р. Нолд в своей монографии «Columbines: *Aquilegia*, *Paraquilegia* and *Semiaquilegia*» также указывает на обособленность этих таксонов (Nold, 2003).

Образцы, определенные нами как *Aquilegia daingolica*, несмотря на некоторое внешнее сходство с *A. jucunda*, невозможно с ней ассоциировать. Оба вида имеют близкое родство, но разное происхождение. *Aquilegia daingolica*, в отличие *A. jucunda*, характеризуется тёмными пыльниками, что присуще *A. aff. vulgaris*. Потомками последней являются *A. amurensis* и *A. oxysepala* (гибриды дальневосточного деривата *A. aff. vulgaris*), имеющие те же признаки пыльников и гибридогенное происхождение: в первом случае (*A. amurensis*) – с базовым предковым типом *A. sibirica*, являющимся

арктотретичным реликтом, во втором случае (*A. oxysepala*) – с преобразованным реликтом древнего Средиземноморья *A. viridiflora*. Признаки шпорцев водосбора, описанного из Монголии, уникальны; они несколько сходны по форме, но не по размеру со шпорцами *A. parviflora*, являющейся арктотретичным реликтом, и *A. nivalis*, относящейся к потомкам флоры «Гинкго». Существует ещё 2 уникальных представителя рода *Aquilegia*, которые по всем признакам родственны водосбору железистому: *A. ochotensis* Worosch. и гибрид *A. × gubanowii* R. Kam. Водосбор охотский описан из Магаданской области, его ареал отдалён на 2000 км от основного ареала *A. glandulosa* (Ворошилов, 1981). *Aquilegia daingolica* и *A. ochotensis* отличаются от *A. glandulosa* и *A. jucunda* прямыми шпорцами, но в первом случае они мечевидно изогнуты и равномерно утолщены от основания к краю и длиннее, во втором случае они заметно короче, тонкие и прямые. Из-за особенностей гербарных образцов нет возможности диагностировать цвет пыльников у водосбора охотского (мы исключили возможность повреждения типового материала). Водосбор Губанова, описанный по сборам И.А. Губанова с территории хребта Мунх-Хайрхан, был указан в работе Р.В. Камелина как гибрид *A. glandulosa* и *A. sibirica* (Камелин, 1991). Из-за отсутствия свежего материала по *A. × gubanowii* и *A. ochotensis* эти виды не были включены нами в молекулярно-генетические исследования и их таксономическое положение на настоящий момент не выяснено. Дальнейшие комплексные исследования позволят выяснить таксономический статус и ранг этих таксонов.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (№№ 12-04-31209, 13-04-90848 и 13-04-00874).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Васильева И.М. Система рода *Aquilegia* L. (Ranunculaceae) флоры России и сопредельных государств // Новости сист. высших раст. 1992. Т. 30. С. 8–29.
- Булавкина А.А. *Aquilegia* L. // Флора СССР: В 30 т. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 88–98.
- Ворошилов В.Н. Новый вид водосбора из материкового Приохотья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 5. С. 104–105.
- Губанов И.А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М., 1996. 136 с.
- Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с.
- Камелин Р.В. Новые виды сосудистых растений, выявленные во флоре Монголии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 6. С. 112–115.
- Фризен Н.В. *Aquilegia* L. // Флора Сибири: В 14 т. Новосибирск: Наука, 1993. Т. 6. С. 112–116.
- Шауло Д.Н., Эрст А.С. Новый вид рода Водосбор (*Aquilegia* L., Ranunculaceae) из Тувы // Turczaninowia. 2010. Т. 13, № 3. С. 43–45.
- Шауло Д.Н., Эрст А.С. Новый вид *Aquilegia* (Ranunculaceae) с Западного Саяна, Северная Азия // Turczaninowia. 2011. Т. 14, № 3. С. 28–34.

- 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.
- Эрст А.С., Ваулин О.В. Филогенетические отношения некоторых видов рода *Aquilegia* Северной Азии по различным ДНК-маркерам // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17, № 3. С. 477–486.
- Эрст А.С., Шауло Д.Н., Шмаков А.И. *Aquilegia kamelinii* (Ranunculaceae) – новый вид из Северной Азии // Turczaninowia. 2013. Т. 16, № 3. С. 19–24.
- Fior S., Li M., Oxelman B., Viola R. et al. Spatiotemporal reconstruction of the *Aquilegia* rapid radiation through next-generation sequencing of rapidly evolving cpDNA regions // New Phytologist. 2013. Vol. 198, № 2. P. 579–592.
- Fischer F.E.L. *Aquilegia glandulosa* // Enumeratio Plantarum Horti Regii Botanici Berolinensis Altera. Auctore dr. H.F. Link. Berolini: apud G. Reimer. 1812. Vol. 2. P. 84.
- Fischer F.E.L., Avé-Lallemant R. Index Seminum, quae Hortus Botanicus Imperialis Petropolitanus pro Mutua Commutatione Offert. Accedunt Animadversiones Botanicae Nonnullae. St. Petersburg, 1840. Vol. 6, № 2. P. 43.
- Fulton M., Hodges S. Floral isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens* // Proc. Roy. Soc. Lond. 1999. Vol. 266. P. 2247–2252.
- Grant V. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1994. Vol. 91. P. 3–10.
- Hodges S.A. et 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. Verne Grant and evolutionary studies of *Aquilegia* // New Phytologist. 2003. Vol. 161. P. 113–120.
- Hoot S.B. Phylogeny of the Ranunculaceae based on preliminary atpB, rbcL and 18S nuclear ribosomal DNA sequence data // Plant Systematics and Evolution (Suppl. 9). 1995. Vol. 9. P. 241–252.
- Johansson J.T. A revised chloroplast DNA phylogeny of the Ranunculaceae // Plant Systematics and Evolution (Suppl. 9). 1995. Vol. 9. P. 253–262.
- Link J.H. *Aquilegia glandulosa* Fisch. ex Link // Enumeratio Plantarum Horti Regii Botanici Berolinensis Altera. 1822. Vol. 2, № 2. P. 84–85.
- Ledebour C.F. Flora Rossica sive Enumeratio Plantarum in Totius Imperii Rossici Provinciis Europaeis, Asiaticis, et Americanis Hucusque Observatarum. Stuttgartiae, 1843 [Mar.–Apr. 1843]. Vol. 1, № 3. P. 736.
- 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., McPherson 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.
- Taylor R.J. Interspecific hybridization and its evolutionary significance in the genus *Aquilegia* // Brittonia. 1967. Vol. 19, № 4. P. 374–390.
- Wang W., Lu A.M., Ren Y. et al. Phylogeny and classification of Ranunculales: evidence from four molecular loci and morphological data // Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 2009. Vol. 11. P. 81–110.
- Ziman S.N., Keener C.S. A geographical analysis of the family Ranunculaceae // Ann. Missouri Bot. Gard. 1989. Vol. 76. P. 1012–1949.

## SUMMARY

A new taxa from Mongolia was described and illustrated. *Aquilegia daingolica* is a stabilized species of the hybrid genetic origin, spurs' features distinguish this species from all of the Asian representatives of the genus.

Key words: *Aquilegia daingolica*, Mongolia.