

*На правах рукописи*

ЭРСТ Андрей Сергеевич

**РОД *RANUNCULUS* L. s.l. (*RANUNCULACEAE* JUSS.)  
В АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЕ**

03.00.05 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук



Новосибирск – 2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, г. Новосибирск.

Научный руководитель — кандидат биологических наук, с.н.с.  
Шауло Дмитрий Николаевич.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, с.н.с.  
Никифорова Ольга Дмитриевна;  
кандидат биологических наук, доцент  
Луферов Александр Николаевич.

Ведущая организация — ГОУ ВПО «Алтайский государственный университет», г. Барнаул.

Защита состоится 14 апреля 2009 г. в 12<sup>30</sup> ч на заседании совета Д 003.058.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск-90, 630090.

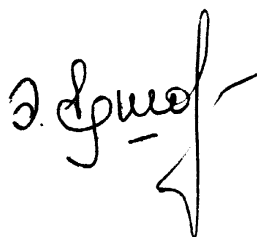
Факс: (383)3301–986.

Сайт в Интернете: <http://csbg.narod.ru>.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Автореферат разослан 6 марта 2009 г.

Ученый секретарь совета  
доктор биологических наук



Ершова Э.А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Алтайская горная страна (АГС) расположена на рубежах субконтинентов Северной и Центральной Азии между  $44^{\circ}30' - 53-54^{\circ}$  северной широты и  $80^{\circ}30' - 98^{\circ}$  восточной долготы. Это обширная территория, охватывающая Русский (Алтайский край, Республика Алтай), Казахстанский, Китайский и Монгольский Алтай, а также часть Кузнецкого Алатау, Западных Саян и юго-западные горы Республики Тыва (хр. Монгун-тайга), обособленные горные системы Калбинского хребта, Тарбагатая и Саура, хребты Байтаг-богдо, Хавтагийн-Нуру и Адж-Богдо (Камелин, 1998, 2005) и состоящая из сильно рассеченных хребтов, образующих водораздел Оби, Иртыша, Енисея и рек бессточного бассейна Центральной Азии, что определяет ее своеобразие.

**Актуальность темы.** На территории АГС род *Ranunculus* L. s.l. представлен 54 видами, 3 подвидами и 4 разновидностями, которые играют существенную роль в растительных сообществах, нередко являясь доминантами и важными эдификаторами. На территории АГС высока доля полиморфных, таксономически слабо исследованных таксонов, большинство представителей рода характеризуются рядом биологических особенностей – апомиксисом, полиплоидией, гибридизацией, морфологической изменчивостью, что обуславливает чрезвычайное разнообразие форм и затрудняет разграничение таксонов. Многие виды рода *Ranunculus* имеют большое хозяйственное значение. Они используются, как лекарственные и обладают декоративными свойствами.

**Цель и задачи исследования.** Целью настоящей работы являлось изучение видов рода *Ranunculus* АГС для уточнения их таксономии.

Для выполнения цели были поставлены следующие задачи:

- выявить таксономический состав рода *Ranunculus* для территории АГС;
- выполнить таксономический, хорологический, кариологический анализы;
- изучить биоморфологические особенности видов рода *Ranunculus* АГС;
- проанализировать эколого-фитоценотическую приуроченность видов рода;
- провести анализ морфологических признаков вегетативных органов, анатомо-морфологических признаков генеративных органов (орешков) и определить их таксономическую значимость;
- провести биометрическое исследование в полиморфных таксонах с применением одно- и многомерных методов анализа на примере подсекции *Nivales* (Prantl) Lufarov;
- дать оценку редким и хозяйственно ценным видам рода АГС.

**Защищаемые положения.** Род *Ranunculus* в пределах Алтайской горной страны характеризуется высоким уровнем таксономического разнообразия. Карпологические признаки в роде *Ranunculus* могут быть использованы для решения вопросов таксономии и уточнения системы рода.

**Научная новизна.** Впервые выявлен видовой состав рода *Ranunculus* Алтайской горной страны. Изучена эколого-фитоценотическая приуроченность,

биоморфологические особенности видов, уточнена синонимика, хорология и система рода. Определены числа хромосом для 10 видов рода *Ranunculus*. У *R. pseudohirculus* Schrenk и *R. sceleratus* L. обнаружены новые хромосомные расы. Выявлено новое число хромосом для *R. pulchellus* C.A. Mey. Описаны 2 новых вида и 1 подвид: *R. tuvnicus* A. Erst, *R. schmakovii* A. Erst и *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* A. Erst. Впервые проведены исследования морфолого-анатомических признаков перикарпия орешков 40 видов и 2 подвидов рода *Ranunculus*. Уточнены ареалы видов, для большей части из них обнаружены новые местонахождения, в том числе для редких и нуждающихся в охране. Впервые составлен список хозяйственно ценных видов рода *Ranunculus* для территории АГС.

**Теоретическое и практическое значение работы.** На основе проведенного анализа видов рода *Ranunculus* АГС выявлены таксономические, хорологические, эколого-фитоценотические, биоморфологические, кариологические и карпологические особенности представителей этой таксономической группы. Выявлены хозяйственно ценные и нуждающиеся в охране виды рода АГС. Результаты работы важны как для познания таксономического состава, генезиса и особенностей флоры, так и для реконструкции исторического становления видов рода. Материалы, полученные в ходе исследования, могут быть использованы для разработки курса лекций по экологии, морфологии и систематики высших растений в образовательных учреждениях, при написании флористических сводок, Определителей и Красных книг. Собранный гербарный материал пополнил коллекции гербариев ЦСБС (NS) и АлтГУ (ALTB).

**Апробация работы.** Основные положения диссертации были представлены на Третьей международной конференции молодых ботаников (Санкт-Петербург, 2006), международной конференции «Чтения памяти Черепнина» (Красноярск, 2006), международной конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2007), международной конференции, посвященной памяти Р.Я. Левиной: «Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений» (Ульяновск, 2008). По теме диссертации опубликовано 9 печатных работ, из них 2 – статьи в журналах, рекомендованных ВАК.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 179 страницах машинописного текста, содержит 4 таблицы и 29 рисунков. Список литературы содержит 310 источников, в том числе 127 – на иностранных языках.

## ГЛАВА 1. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ИЗУЧЕННОСТЬ ВИДОВ РОДА *RANUNCULUS* s.l.

Название рода и описание первых 39 видов было опубликовано Карлом Линнеем (Linnaeus, 1753). Последующие авторы разделяли род *Ranunculus* на группы, давали им названия, присваивали разные таксономические ранги и изменяли объем этих групп. Основные системы рода были построены с использо-

ванием классических методов систематики. Построением их занимались А. Декандоль (Candolle A.P., 1824), Э. Шпах (Spach, 1839), К. Прантль (Prantl, 1887), П.Н. Овчинников (1937), Л. Бенсон (1942, 1948), Т. Тутин (1964; Tutin T.G., Akeroyd J.R., 1993), Michio Tamura (1968), Е.В. Малаха (1988, 1993, 1996), А.Г. Еленевский и Т.Г. Девиз-Соколова (1982, 1988, 1989), Дюмортье (1863), В.И. Кречетович (1937), С.В. Иванова (1996), Ц.Д.К. Кук (1966, 1993), А.А. Бобров (2003), Н.Н. Цвелев (1998). Начиная с начала XX в. система рода дополнялась и уточнялась разными авторами с использованием микроморфологических признаков (П.Д. Ярошенко (Kumazawa, 1936; Ярошенко, 1947), биоморфологической (С.Н. Зиман (1976, 1977, 1980, 1984, 1985), Р.П. Барыкина и др. (Барыкина, 1973, 1988, 1992, 1995, 1999, 2000; Барыкина, Байкова, 1991; Барыкина, Пустовойтова, 1973), А.Н. Луферов (Луферов, 1992, 1994, 2001, 2002, 2004, 2006а, 2006б), Е.Ф. Черняховская (1986), биохимической (H.W.L. Ruigrok (1966), А.В. Благовещенский (1950, 1966), Л.Д. Ефремова (1978), Е.Е. Короткова (1978) и молекулярно-генетической (Horandl et al., 2005; Lehnebach et al., 2005; Paun et al., 2005; Emadzade et al., 2008) информации.

## **ГЛАВА 2. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ И ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ РОДА *RANUNCULUS* s.l.**

Виды рода *Ranunculus*, входящие в состав флоры Алтайской горной страны, свойственны почти всем зонам и поясам растительности, но наибольшее видовое разнообразие сосредоточено в высокогорном и горно-лесном поясах растительности, принадлежат к алтае-альпийскому и горно-тундровому флороценотипам. Кроме того, велика доля гидрофитона (водопогруженная растительность, гигрофильные злаковники и травники). Многие виды рода *Ranunculus* часто не имеют четкой эколого-фитоценотической приуроченности в связи с высокой экологической пластичностью, благодаря которой создается возможность существования в разных, порой даже нехарактерных для определенного вида условиях. Но есть некоторые группы, которые в результате своей исторической судьбы становились узкоспециализированными и узколокализованными, приобретая тем самым четкую приуроченность к определенному флороцено типу. Четко выделяется высокоспециализированная секция *Ranunculastrum*, включающая виды, которые относятся к флороценотипам полупустынь, настоящих степей, петрофильных степей и сухих степей, характерных для аридных территорий Монгольского, Казахстанского и Китайского Алтая. Представители секции *Flammula* являются исключительно водными и прибрежно-водными, относятся к типам гидрофитона – прибрежным злаковикам и травникам и водопогруженной растительности. Представители подрода *Batrachium* являются исключительно водными растениями, которые относятся к водопогруженной растительности.

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для данного исследования послужили коллекции ведущих Гербариев России: Санкт-Петербург (LE); Москва (MW), (МНА); Новосибирск (NSK, NS); Барнаул (ALTB); Томск (TK), а также собственные сборы и наблюдения из Алтайского края и Республики Алтай, Казахстана, Республики Тыва, Республики Хакасия. Собранный материал (2000 гербарных листов) пополнил коллекции гербариев Новосибирска (NS) и Барнаула (ALTB).

В качестве основных для данного исследования были использованы следующие методы: сравнительно-морфологический, эколого-географический, карполого-анатомический, кариологический, статистический.

Материалом для карполого-анатомического исследования послужили сухие зрелые орешки рода *Ranunculus*, хранящиеся в гербариях Центрального сибирского ботанического сада и Алтайского государственного университета. Поперечные срезы перикарпия толщиной 10 мкм были получены с помощью замораживающего санного микротомы в растворе глицерина и окрашены 1 %-ным раствором толуидинового синего. Карпологические признаки орешков изучались на комплексе для ввода и анализа изображений в составе: микроскоп Carl Zeiss AxioLab, видеокамера Sony DSP 3CCD, программное обеспечение AxioVision 3.1 в Центре коллективного пользования ЦСБС. Статистическая обработка данных выполнена с помощью пакета статистических программ Statistica 6.0.

Кариологическое исследование проводилось по стандартным методикам (Красников, 2004).

Статистический анализ производился путем измерения морфометрических показателей у представителей подсекции *Nivales*. Всего исследовано 322 растения из 40 популяционных выборок *R. altaicus* subsp. *altaicus*, *R. altaicus* subsp. *frigidus* A. Erst, *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* и *R. schmakovii*. Для 4 вышеназванных таксонов проанализировано 13 признаков: длина розеточного и стеблевого листьев; ширина розеточного и стеблевого листьев; глубина их рассечения; индекс (длина/ширина); форма основания розеточного листа; длина розеточного/стеблевого листа; опушение околоцветника; форма края лепестков; опушение цветоложа. Данные анализировались одно- и многомерными статистическими методами (Лакин, 1980).

### ГЛАВА 4. ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ В РОДЕ *RANUNCULUS* AGC И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Традиционно в целях таксономии в роде *Ranunculus* используется ряд макроморфологических признаков, таких как размер, характер и степень опушения растения, наличие ползучего корневища, характер рассечения листовой пластинки, характер опушения чашечки и др. (Tamura, 1990; Луферов, 2004; и др.),

некоторые из них не всегда строго выдержаны. Объем рода многими исследователями понимается по-разному. Кроме того, до сих пор не существует устойчивой системы рода. По нашему мнению, при определении таксономических границ в роде *Ranunculus* следует учитывать качественные и стабильные диагностические признаки, а также весь диапазон изменчивости признаков в пределах ареалов видов.

Подродовыми диагностическими признаками являются: цвет лепестков, наличие при основании нектарника чешуйки. На уровне секций диагностическими являются признаки наличия специализированных придаточных корней, наличие гетерофилии, формы цветоложа. На уровне подсекций диагностичны признаки наличия бороздок на стебле, наличия опушения стебля, наличия черешка листа, характер рассечения листовой пластинки, наличия чешуевидного листа при основании побега, соотношения длины чашелистиков и лепестков, характер опушения цветоложа. На межвидовом и подвидовом уровне, в качестве диагностических, используются признаки: наличия корневища, наличия или отсутствия опушения стебля, характера рассечения листовой пластинки, формы основания розеточного листа, формы и количества зубцов, а также долей листовой пластинки, соотношения длины чашелистиков и лепестков, формы края лепестков, характера опушения чашечки и цвет её волосков, цвет волосков цветоложа.

Конвергентное сходство морфологических признаков в различных группах рода *Ranunculus* вероятно указывает на сетчатый характер эволюции ее филумов и политопное происхождение многих надвидовых групп, с чем связано затруднение при разграничении и ранжировании некоторых таксонов в роде. Поэтому появилась необходимость привлечения дополнительных признаков, которые являются наиболее стабильными при разграничении таксонов надвидового ранга. Анатомо-морфологические признаки строения орешков являются наиболее константными и их использование оправдано в таксономических целях.

Изучены морфолого-анатомические признаки перикарпия орешков 40 видов и 2 подвидов рода *Ranunculus* АГС, что позволило выявить диагностическое значение морфолого-анатомических признаков и показало возможность их применения для решения спорных вопросов таксономии и филогении. В результате выделено 3 карпологических типа (*Ranunculus*, *Batrachium*, *Cyrtorhyncha*), тип *Ranunculus* разделен на 6 подтипов (*Acris*, *Pulchelli*, *Ranunculus*, *Polyrhizos*, *Hecatonia*) (рис. 1).

Карпологические типы соответствуют под родам, подтипы – секциям. Результаты исследования морфологии и анатомии орешков у 42 представителей рода *Ranunculus* s.l. частично подтвердили существующее деление на подроды и секции и, кроме того, внесли ряд изменений в систему рода (Эрст, 2008). На основании результатов нами установлено, что секция *Xanthobatrachium* (Prantl) Venson должна пониматься в составе секции *Hecatonia* (Lour.) DC.;

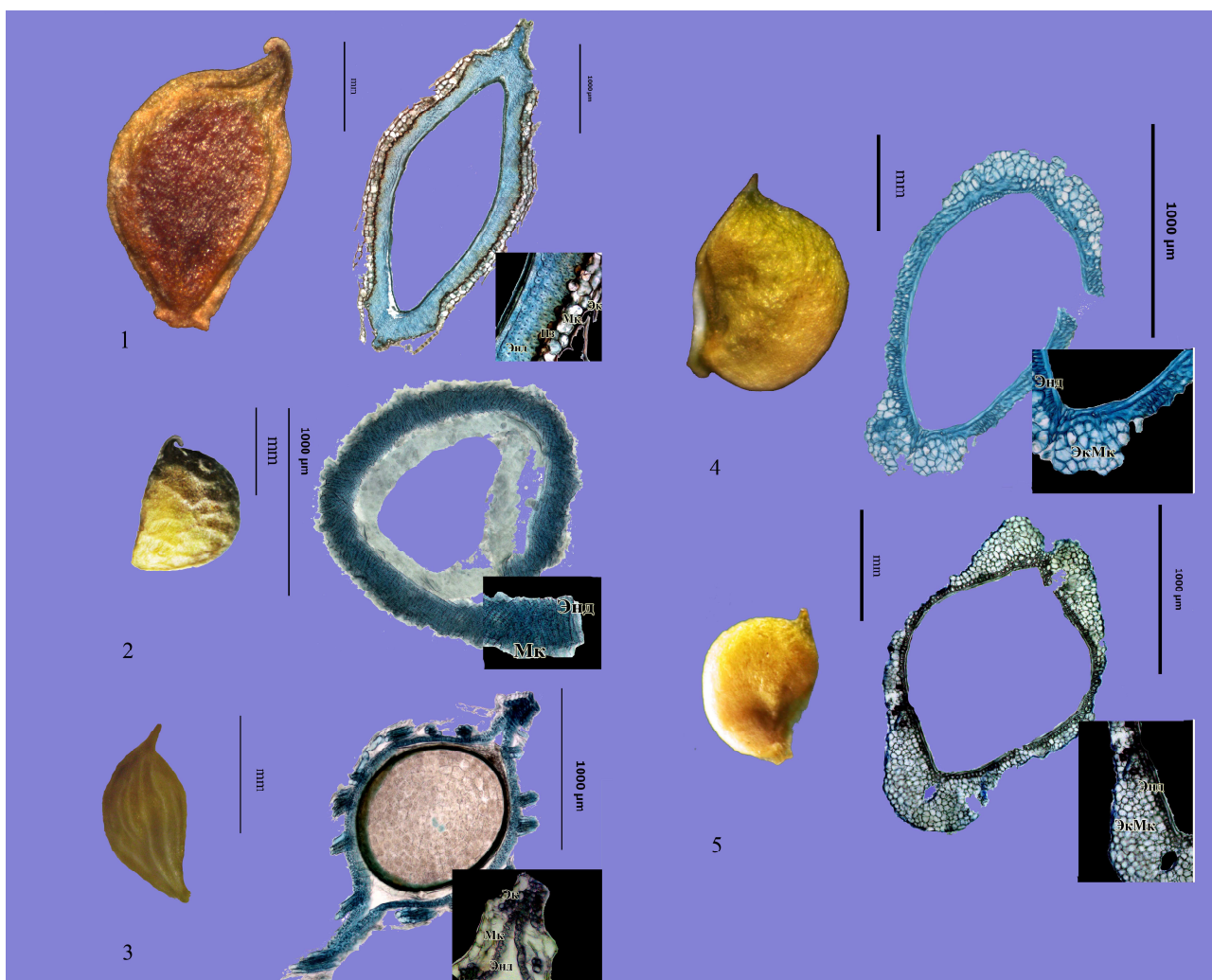


Рис. 1. Общий вид и поперечный срез орешка: 1 – карпологический тип *Ranunculus* (подтип *Acris*), 2 – тип *Batrachium*, 3 – тип *Cyrtorhyncha*, 4-5 – тип *Ranunculus* (подтип *Hecatonia*: *R. sceleratus*, *R. natans*); Эк – экзокарпий; Мк – мезокарпий; Энд. – эндокарпий; ЭкМк – экзомезокарпий; Пз – переходная зона. Увеличение  $\times 10$ .

секция *Halodes* (A. Grey) L. Benson в составе подрода *Cyrtorhyncha* A. Gray. Сходные черты анатомического и морфологического строения орешков в роде *Ranunculus* предположительно развивались в различных группах независимо вследствие приспособления к различным типам диссеминации. Эволюция подродовых таксономических групп шла в направлении дифференциации двух основных функций перикарпия – всасывающей и защитной – с одновременным усилением последней. В результате функцию защиты принял на себя эндокарпий, количество слоев и форма клеток которого различается в карпологических группах рода. В отличие от типа *Ranunculus*, характеризующегося относительно округлой или слегка вытянутой формой клеток эндокарпия, которые в большей части расположены ровными слоями (1-6 слоев клеток), эндокарпий представителей типа *Batrachium* состоит из некрупных склереид квадратной, на поперечном срезе, формы, которые образуют тяжи перпендикулярно продольной оси



плода в области спинного и брюшного шва и под углом к продольной оси плода в области боковых стенок (выстроены таблитчато). Эндокарпий мощный (10-16 слоев клеток). Тип *Cyrthorhincha* характеризуется 3-4-слойным эндокарпием, состоящим из некрупных склерид с извилистыми стенками и присутствием многочисленных мощных дериватов проводящих пучков (толщиной 4-5 слоев) в области мезокарпия. В пределах карпологического типа *Ranunculus* выделяются 6 подтипов, отличающихся количеством слоев эндокарпия, степенью склерификации клеточных стенок, а также количеством клеточных слоев мезокарпия (в области брюшного и спинного швов и боковых стенок орешков), формой клеток, в него входящих, выраженностью поровых канальцев. Кроме того выяснено, что представители рода *Ranunculus* обладают такими типами диссеминации, как анемохория, гидрохория и зоохория и характеризуются морфологическим, морфо-физиологическим типами покоя.

## ГЛАВА 5. БИОМЕТРИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛИМОРФНЫХ ТАКСОНОВ РОДА *RANUNCULUS* ИЗ АГС НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕКЦИИ *NIVALES* (PRANTL) LUFEROV

Проведено биометрическое изучение полиморфных таксонов рода *Ranunculus* на примере представителей подсекции *Nivales* (рис. 2). Данные анализировались одно- и многомерными статистическими методами.

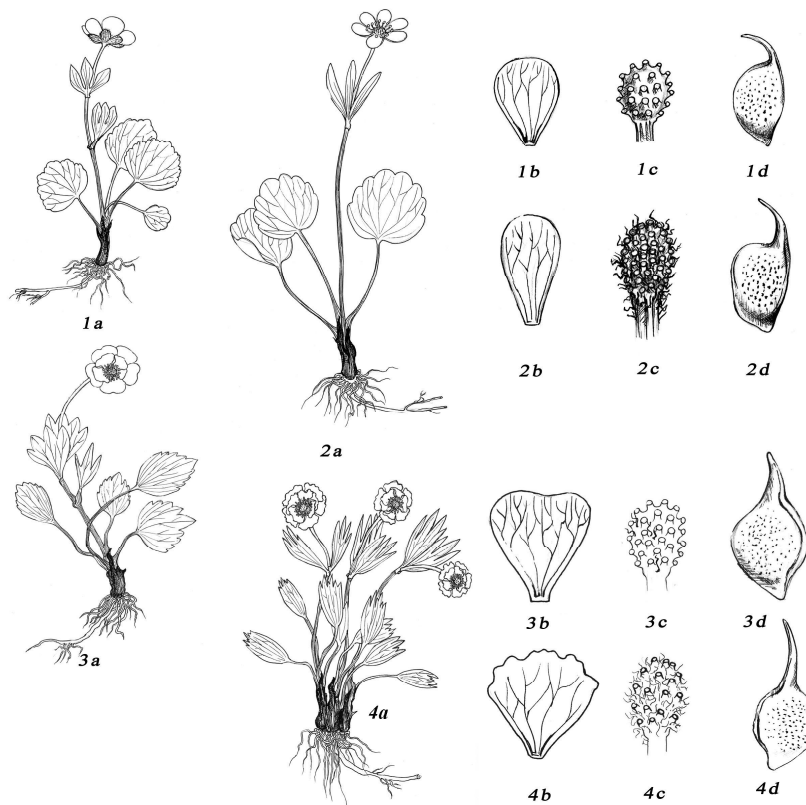


Рис. 2. 1 – *R. schmakovii*, 2 – *R. sulphureus* subsp. *exaltatus*, 3 – *R. altaicus* subsp. *altaicus*, 4 – *R. altaicus* subsp. *frigidus*. a – цветущее растение, b – лепесток, c – цветоложе, d – орешек.

Сравнение выборочных средних вычислялось по Т-критерию Стьюдента и U-критерию Манна-Уитни (Ростова, 1999, 2000). *R. altaicus* subsp. *altaicus* и *R. altaicus* subsp. *frigidus* достоверно отличаются от *R. schmakovii* и *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* (на уровне значимости 99.9 %) по всем признакам. У *R. altaicus* subsp. *altaicus* и *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* почти не перекрываются значения формы основания листовой пластинки, рассечения стеблевого листа, характера опушения околоцветника (рыжие, либо бурые волоски), и размеров орешков, в слабой степени перекрываются размеры рассечения розеточного и стеблевого листьев. По многим признакам *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* достоверно (на уровне 99.9 %) отличается от *R. altaicus* subsp. *altaicus*, занимая близкое положение по общим размерам и параметрам листьев. По индексу нижних листьев, индексу верхних листьев и размерам орешков он близок к *R. schmakovii*.

По данным факторного анализа выявлено, что 3 первых фактора дают наиболее информативную картину и объясняют 65 % общей дисперсии данных (рис. 3).

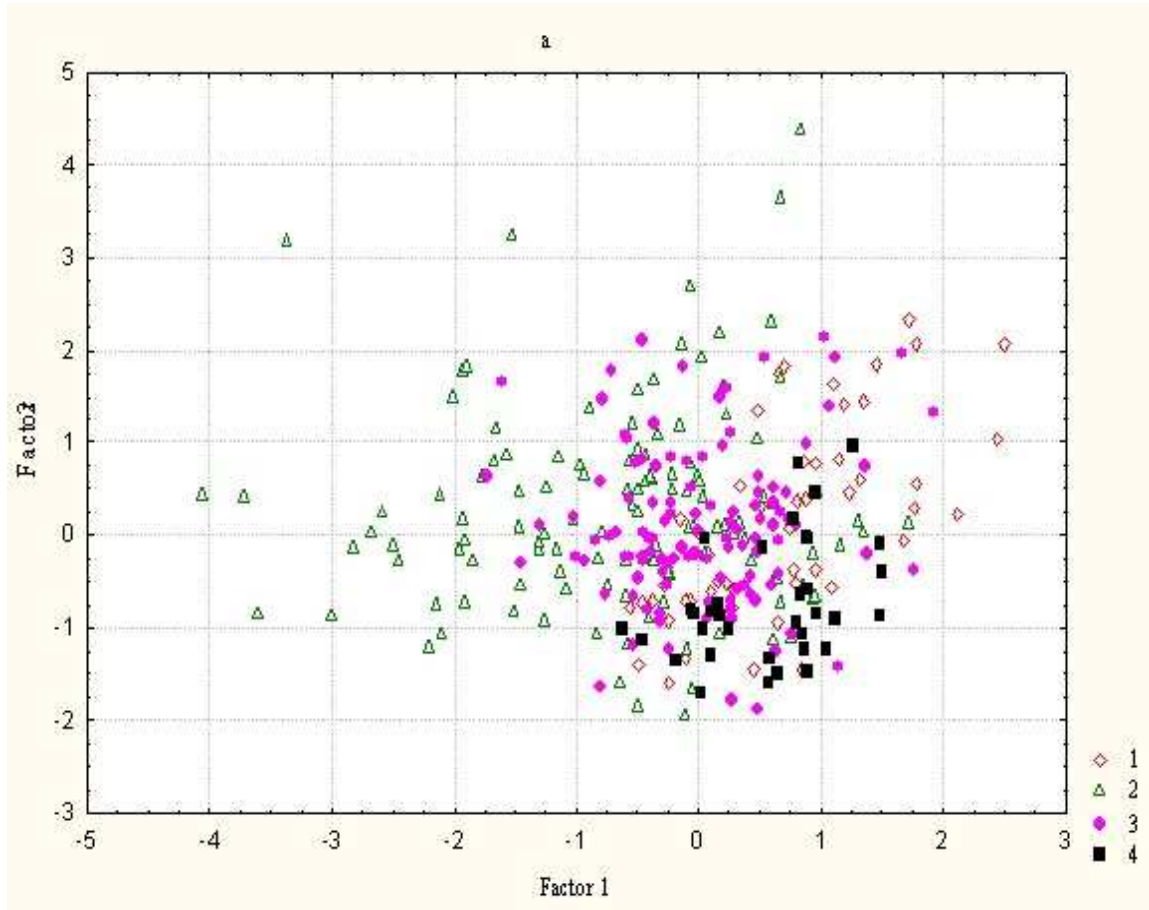


Рис. 3. Результаты факторного анализа по 13 признакам 322 образцов из 40 популяционных выборок представителей подсекции *Nivales* в системе координат 1-го и 2-го факторов. 1 – *R. sulphureus* subsp. *exaltatus*; 2 – *R. altaicus* subsp. *frigidus*; 3 – *R. altaicus* subsp. *altaicus*; 4 – *R. schmakovii*.

Наибольшую нагрузку на фактор 1 для всех таксонов несут переменные значения индекса (длина/ширина) розеточного и стеблевого листьев. Значение этих признаков максимально у *R. altaicus* subsp. *frigidus* и минимально у *R. sulphureus* subsp. *exaltatus*. На фактор 2 наибольшую нагрузку несет длина

розеточного листа и отношение длины розеточного листа к длине стеблевого листа. Третий фактор – длина верхнего стеблевого листа и глубина рассечения стеблевого листа. Для *R. schmakovii* характерно минимальное значение длины верхнего стеблевого листа, а для *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* показатель рассечения верхнего стеблевого листа имеет наибольшее значение.

Результаты дискриминантного анализа соответствуют результатам факторного анализа. Анализ полного массива данных ( $n = 322$ ) указал на значимость признаков ширины розеточного и стеблевого листьев, глубины рассечения стеблевого и розеточного листьев, а также индекса (длина/ширина) розеточного и стеблевого листьев для различения групп. Наибольшие показатели по первому корню (индекс розеточного листа) имеет *R. altaicus* subsp. *frigidus*, а наименьшие показатели у *R. schmakovii* и *R. sulphureus* subsp. *exaltatus*. По второму корню (ширина розеточного и стеблевого листьев и степень рассечения стеблевого листа) *R. altaicus* subsp. *altaicus* и *R. schmakovii* имеют низкие значения, а *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* и *R. altaicus* subsp. *frigidus* более высокие. У *R. schmakovii* самый низкий показатель по третьему корню (длина стеблевого листа). *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* и *R. altaicus* subsp. *frigidus* не образуют компактной группы, что говорит об их изменчивости (рис. 4).

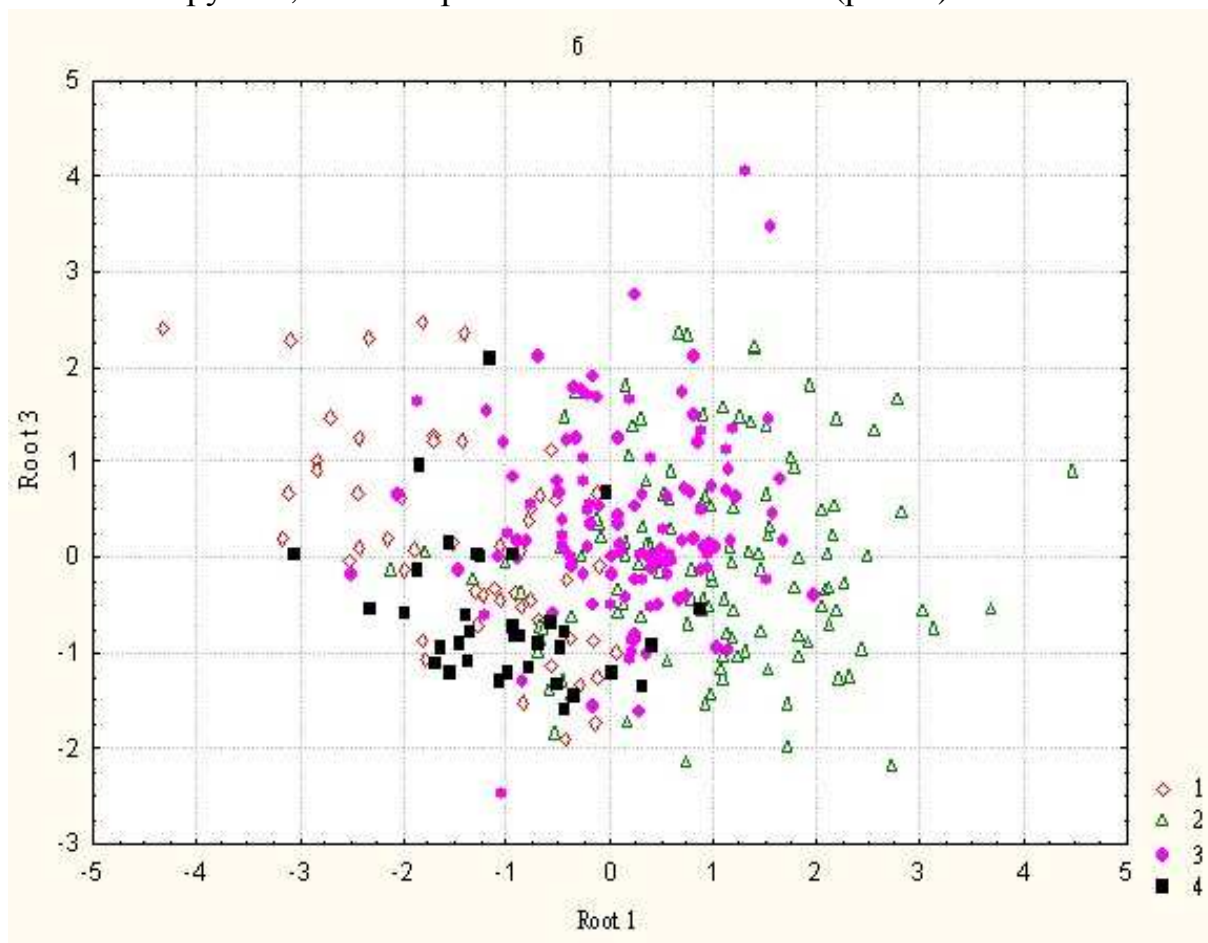


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа по 13 признакам 322 образцов из 40 популяционных выборок представителей подсекции *Nivales* в системе координат 1-го и 3-го факторов. 1 – *R. sulphureus* subsp. *exaltatus*; 2 – *R. altaicus* subsp. *frigidus*; 3 – *R. altaicus* subsp. *altaicus*; 4 – *R. schmakovii*.

Дисперсионный анализ полного массива данных (n = 322) по всем переменным показал достоверный уровень значимости (рис. 5).

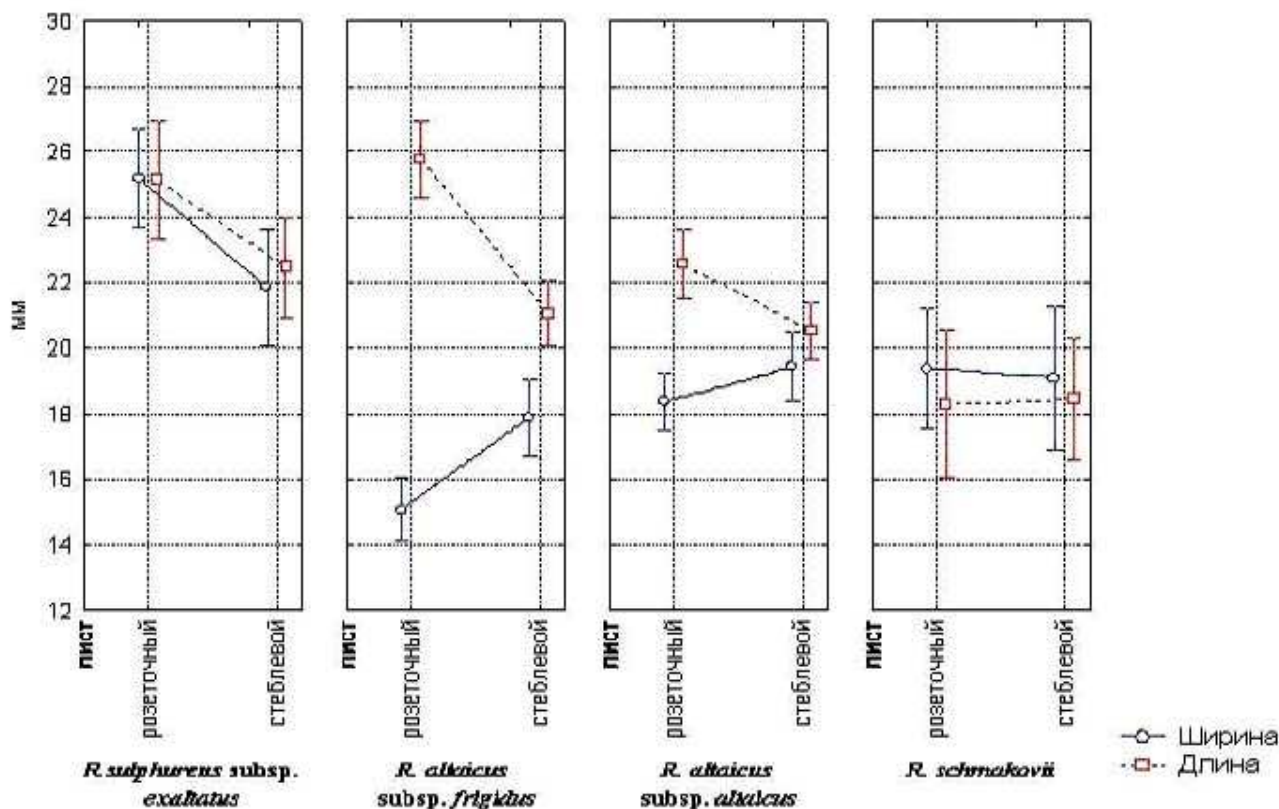


Рис. 5. Результаты дисперсионного анализа по 4 признакам 322 образцов из 40 популяционных выборок *R. altaicus* subsp. *altaicus*, *R. altaicus* subsp. *frigidus*, *R. sulphureus* subsp. *exaltatus*, *R. schmakovii*.

Проведенное нами исследование изменчивости морфологических признаков в пределах подсекции *Nivales* позволило разграничить слабо обособленные расы полиморфного вида – *R. altaicus* s.l. на *R. altaicus* subsp. *altaicus* и *R. altaicus* subsp. *frigidus*. Морфологически изменчивый вид *R. sulphureus* разделен на 2 подвида: *R. sulphureus* subsp. *sulphureus*, *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* и описан новый вид – *R. schmakovii*.

## ГЛАВА 6. КОНСПЕКТ РОДА *RANUNCULUS* s.l.

Род *Ranunculus* – один из крупнейших родов семейства *Ranunculaceae* Алтайской горной страны. Этот род, вслед за А.Н. Луферовым (2001), понимается нами в широком смысле. На территории АГС все представители рода объединены в 3 подрода: *Ranunculus*, *Cyrthorhyncha* и *Batracium*.

В работе принята концепция политипных видов (виды слабоотграниченные морфологически в пределах ареала основного вида мы считаем подвидами).

### Genus *Ranunculus* L.

#### Subgenus 1. *Ranunculus*; Sectio 1. *Acris* Schur; Subsectio 1. *Acris* Prantl:

1. *R. acris* L., 2. *R. propinquus* C.A. Mey., 2a. *R. propinquus* var. *subborealis*

(Tzvel.) Luferov, 3. *R. schischkinii* Revushkin, 4. *R. grandifolius* C.A. Mey.; **Subsect. 2. Polyanthemus** Luferov: 5. *R. polyanthemus* L., 5a. *R. polyanthemus* L. var. *submarginatus* (Ovcz.) A. Erst comb. et. stat. nov.; **Subsect. 3. Repentes** Luferov: 6. *R. repens* L.; **Sect. 2. Ranunculastrum** DC.: 7. *R. arshantynicus* Kamelin, Schmakov et S. Smirnov, 8. *R. gobicus* Maxim., 9. *R. paucidentatus* Schrenk, 10. *R. pedatus* Waldst. et Kit., 10a. *R. pedatus* Waldst. et Kit. var. *silvistepaceus* (Dubovik) Luferov, 11. *R. platyspermus* Fisch. ex DC., 12. *R. regelianus* Ovcz.; **Sect. 3. Ranunculus**; **Subsect. 1. Ranunculus**: 13. *R. auricomus* L., 14. *R. pseudomonophyllus* Timochina; **Subsect. 2. Cassubici** Tzvel.: 15. *R. cassubicus* subsp. *kemerovenssis* Kvist., 16. *R. monophyllus* Ovcz., 17. *R. krylovii* Ovcz.; **Subsect. 3. Pedatifidi** Tzvel.: 18. *R. pedatifidus* J.E. Smith; **Subsect. 4. Tangutici** (Ovcz. ex T.W. Wang) Schegoleva: 19. *R. tanguticus* (Maxim) Ovcz. ex W.T. Wang, 20. *R. sapozhnikovii* Schegoleva; **Subsect. 5. Nivales** (Prantl) Luferov: 21. *R. alberti* Regel et Schmalh., 22. *R. fraternus* Schrenk, 23. *R. altaicus* Laxm. s.str., 23a. *R. altaicus* subsp. *frigidus* (Willd.) A. Erst comb. et stat. nov., 24. *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* A. Erst, 25. *R. schmakovii* A. Erst.; **Subsect. 6. Altimontana** Schegoleva: 26. *R. lasiocarpus* C.A. Mey., 27. *R. sajanensis* M. Popov, 28. *R. songaricus* Schrenk, 29. *R. revushkinii* A.I. Pjak et Schegoleva, 30. *R. trautvetterianus* Regel ex Ovcz., 31. *R. chinghoensis* L. Liou.; **Subsect. 7. Pygmaea** Luferov: 32. *R. akkemensis* Polozhij et Revyakina, 33. *R. karelinii* Czer.; **Subsect. 8. Pulchelli** (W.T. Wang) Luferov: 34. *R. longicaulis* C.A. Mey., 35. *R. pulchellus* C.A. Mey., 36. *R. pseudohirculus* Schrenk, 37. *R. tuvinicus* A. Erst; **Sect. 4. Polyrhizos** Tzvel.: 38. *R. polyrhizus* Steph. ex Willd.; **Sect. 5. Flammula** (Web. ex Spach) Freyn; **Subsect. 1. Flammulae** Prantl emend. Luferov: 39. *R. flammula* L., 40. *R. reptans* L.; **Subsect. 2. Lingua** Luferov: 41. *R. lingua* L.; **Sect. 6. Hecatonia** DC.; **Subsect. 1. Hecatonia** Luferov: 42. *R. sceleratus* L.; **Subsect. 2. Hyperborei** (Malacha) Luferov et Borod.-Grabovsk.: 43. *R. natans* C.A. Mey., 44. *R. radicans* C.A. Mey.; **Subsect. 3. Gmelinia** Luferov: 45. *R. gmelinii* DC.; **Subsect. 4. Chinenses** Luferov: 46. *R. chinensis* Bunge.

**Subgen. 2. Cyrtorhyncha** (Nutt.) A. Gray; **Sect. 1. Halodes** (A. Grey) L. Benson: 47. *R. salsuginosus* Pall. ex Georgi, 48. *R. sarmentosus* Adams.

**Subgen. 3. Batrachium** (DC.) A. Grey; **Sect. 1. Heterophylles** (Dumort.) Luferov; **Subsect. 1. Peltati** (V. Krecz. ex Tzvel.) Luferov: 49. *R. aquatilis* L., 49a. *R. aquatilis* L. subsp. *mongolicus* Kryl.; **Subsect. 2. Trichophylli** (Dumort.) Luferov: 50. *R. eradicatus* (Laest. et Nyman) F. Johansen, 51. *R. kauffmannii* Clerc, 52. *R. trichophyllus* Chaix, 53. *R. rionii* Lagg.; **Subsect. 2. Circinati** (V. Krecz. ex Tzvel.) Luferov: 54. *R. circinatus* Sibth.

## ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ВИДОВ РОДА *RANUNCULUS* АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

### 7.1. Таксономическая структура

Род *Ranunculus* на территории АГС представлен 54 видами, 3 подвидами и 4 разновидностями, относящимися к 3 подродам, 8 секциям и 20 подсекциям. Это составляет примерно 9 % от видового состава в мировом объеме. Распределение видов по районам АГС показало, что наиболее богатыми по видовому составу являются Центрально-Алтайский район – 31 вид, Чуе-Кобдосский район – 30 видов, Чулышманский район – 24 вида, Хемчикский район – 23 вида и Тарбагатайский район – 22 вида. Анализ распространения подродов рода показал, что наиболее представленным на территории АГС является подрод *Ranunculus*, представители которого более распространены в Чуе-Кобдосском и Центрально-Алтайском районах, представлены 26 и 25 видами соответственно. Представители подрода *Batrachium* также наиболее представлены в Чуе-Кобдосском (5 видов) и Центрально-Алтайском районах (5 видов). Представителями подрода *Cyrtorhyncha* наиболее богаты территории Северо-Восточно-Алтайского, Центрально-Алтайского, Чулышманского, Зайсанского, Чуе-Кобдосского, Цаган-Гольского районов. Анализ распределения видов секций относительно отдельных районов АГС показал неравномерность распределения секций по территории АГС. Таксономическое разнообразие представителей рода в районах АГС неравноценно, это связано с широтнoзональным и секторным положением территории, а также с различием систем вертикальной поясности в разных участках гор, различных как по положению в зональной системе, так и по положению внутри горной страны в целом.

### 7.2. Хорологическая структура

В своей работе мы брали во внимание современные границы ареала и не рассматривали поясно-зональную приуроченность видов, которая может быть различной в пределах их распространения в зависимости от климатических и поясно-зональных факторов (Малышев, 1965; Куваев, 1980). В хорологическом анализе не рассматривались азональные (в основном водные) виды, ареалы которых сложно выяснить из-за их слабой изученности. Однако, некоторые из них достаточно определены географически: Космополитные – *R. repens*, также многие виды из подрода *Batrachium*; Голарктические – *R. reptans*, *R. sceleratus* и др.; Западносибирско-северо-среднеазиатско-европейские – *R. lingua*, *R. flammula*; Азиатские – *R. sarmentosus*, *R. chinensis*; Североазиатско-циркумполярные – *R. gmelinii*; Северо-среднеазиатско-южносибирские – *R. natans*, *R. radicans*, *R. aquatilis* subsp. *mongolicus*. Более подробная классификация применялась к таксонам, имеющим ограниченное распространение. Ареалы представителей рода *Ranunculus* АГС разделены на 6 групп:



1. Имеющих арктическо-горноазиатский ареал – 2 вида (*R. pedatifidus*, *R. sulphureus*).
  2. Северо-евразийский – 1 вид (*R. auricomus*).
  3. Североазиатский – 3 вида (*R. propinquus*, *R. monophyllus*, *R. pseudomonophyllus*).
  4. Западносибирско-джунгаро-европейский – 3 вида (*R. acris*, *R. polyrhizus*, *R. polyanthemus*).
  5. Туранский – 2 вида (*R. pedatus*, *R. platyspermus*).
  6. Южносибирско-монгольско-средне-центральноазиатский – 26 видов (*R. tanguticus*, *R. salsuginosus*, *R. albertii*, *R. lasiocarpus* и др.).
- Эндемики – 14 видов (*R. akkemensis*, *R. schischkinii*, *R. tuvinicus* и др.).

На территории АГС в роде *Ranunculus* преобладают виды, распространенные в горах Южной Сибири, Монголии, Средней и Центральной Азии (более 50 %), среди которых высока доля эндемиков и субэндемиков АГС. Количество эндемиков – 14 видов (22.95 %), что выше среднего значения эндемизма по Алтаю (Куминова, 1960), это свидетельствует о том, что Алтайская горная страна, наряду с горами Средней Европы, Средней Азии, Кавказа, является центром вторичного видообразования. Первичный центр происхождения находился в Северном полушарии, а предок сформировался в меловом периоде в недрах горно-тропической флоры Евразии с преобразованием умеренных элементов (Зиман, 1984).

### 7.3. Биоморфологическая структура рода *Ranunculus* s.l.

Результативным является экологический анализ видов, при проведении которого используются различные подходы. Одним из таких подходов несомненно является анализ жизненных форм растений, который дает возможность судить о дивергентных или конвергентных преобразованиях жизненных форм в связи с продолжительным изменением экологических условий на определенной территории. Мы исходим из понимания жизненной формы И.Г. Серебряковым: «Жизненная форма растения – это его общий облик (габитус), включающий надземные и подземные органы, возникающие в онтогенезе и связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды» (Серебряков, 1962). В пределах рода *Ranunculus* s.l. мы выделили 14 групп жизненных форм по нескольким признакам, касающимся продолжительности жизни, ритма годичного развития, положения почек возобновления в неблагоприятный период, количества плодоношений в течение жизни, типа нарастания побеговой системы, структуры надземного побега, положения побега в пространстве, плотности расположения надземных побегов особи, структуры подземных органов. На территории АГС преобладают поликарпики, однако в Хемчикском, Саурском и Алтае-Джунгарском районах представлены монокарпики (7 видов), которые распространены только в этих районах. В Калбинском районе распе-

делена группа монокарпиков, которые приурочены к водным местообитаниям, со специфическими видами отмелей и побережий.

Поликарпические виды представлены 12 группами жизненных форм. Из них более всего представлены короткокорневищно-кистекарневые растения (24 вида и 2 подвида). Короткокорневищно-кистекарневой группе уступают короткокорневищные (5 видов). Длиннокорневищные виды представлены для территории АГС 1 видом. 6 групп жизненных форм способны образовывать столоны. Это растения с удлинённым ползучим или плавающими побегами – 4-я и 5-я группы (10 видов), с удлинёнными ползучими побегами – 12-я группа (1 вид), с полурозеточными ползучими побегами – 11-я группа (1 вид), с розеточным ползучим побегом 13-я и 14-я группы (2 вида). Жизненные формы в роде *Ranunculus* играют роль приспособлений к разнообразным экологическим условиям, являются отражением биоморфологической дифференциации и эволюционного состояния видов. Многовариантность способов вегетативного размножения даёт представителям рода возможность широко расселиться и занять многие экологические ниши.

#### 7.4. Кариологический анализ

Признаки кариотипа (число и размеры хромосом, их форма и индивидуальные особенности), отражающие структурную организацию материала, несущего наследственную информацию, относятся к числу наиболее стабильных и поэтому важных видовых признаков. Род *Ranunculus* представлен преимущественно полиплоидами. Возрастающий ряд плоидности видов рода – 2x, 3x, 4x, 6x, 7x, 8x, 10x, 12x (Малаха, 1990). Самый высокий уровень плоидности характерен для *R. sulphureus* ( $2n = 64, 96$ ) и *R. lingua* ( $2n = 56, 64, 109-112, 128$ ). Большинство представителей рода характеризуются тетраплоидным уровнем (*R. acris* ( $2n = 28$ ); *R. grandifolius* ( $2n = 28$ )). По мнению ряда авторов (Otto, Whitton, 2000, 2004), полиплоидия является одним из важных путей в процессе видообразования, особенно для арктических и высокогорных видов рода *Ranunculus*.

### ГЛАВА 8. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ И ВОПРОСЫ СОХРАНЕНИЯ РЕДКИХ ВИДОВ РОДА *RANUNCULUS* АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

При характеристике редких и нуждающихся в охране видов рода *Ranunculus* Алтайской горной страны приняты категории Красной книги Международного союза природы (The IUCN Plant Red Data Book, 1978), Красной книги РСФСР (1988) и Российской Федерации (2008), кроме того использованы подкатегории, принятые в «Красной книге Алтайского края» (Камелин, 1998). Для Красных книг мы предлагаем 3 узколокальных эндемика Центрального и северной части Монгольского Алтая. К ним относятся – *R. akkemensis*, *R. schischkinii*; *R. schmakovii*, один северо-алтайский узколокальный эндемик –



*R. cassubicus* subsp. *kemerovensis*, один юго-восточно-алтайский эндемик – *Ranunculus tuvunicus* и алтайский субэндемик *R. lasiocarpus*. Кроме того, для местной охраны предложены 4 географически редких вида – *R. albertii*, *R. fraternus*, *R. regelianus*, *R. songoricus*.

Большой интерес в освоении растительных ресурсов представляет флора горных стран. Растения этих флор обладают высоким содержанием многих биологически ценных веществ и весьма перспективны для введения в культуру (Соболевская, 1967). Хозяйственное значение обусловлено, в первую очередь, их лекарственными и декоративными свойствами (содержанием флавоноидов и алкалоидов), степень выраженности которых зависит от закономерностей воздействия факторов внешней среды. Из 54 представителей рода *Ranunculus* выявлено 32 ценных в хозяйственном отношении вида (21 лекарственный, 4 декоративных, 10 кормовых и 2 медоносных вида).

## ВЫВОДЫ

1. На территории Алтайской горной страны род *Ranunculus* L. представлен 54 видами, 3 подвидами и 4 разновидностями, относящимися к 3 подродам, 8 секциям и 20 подсекциям. Описаны 2 новых для науки вида и 1 подвид. Таксономическое разнообразие зависит от широтно-зонального и секторального положения территории, а также от вертикальной поясности.

2. Большинство видов рода *Ranunculus* не имеют четкой эколого-фитоценотической приуроченности в связи с высокой экологической пластичностью. В то же время представители подродов *Batrachium*, *Cyrthorhyncha* и секции *Ranunculastrum* в силу своей специализации являются узколокализованными и приурочены к конкретным флороценотипам.

3. Представители рода, относящиеся к определенной жизненной форме, на территории АГС распределены неравномерно, исключение составляют однодвулетние монокарпики (*R. chinensis*, *R. arshantynicus*, *R. gobicus*, *R. paucidentatus*, *R. pedatus*, *R. platyspermus*, *R. regelianus*), распространенные в аридных районах АГС.

4. В альпийском и тундровом поясах возрастает роль полиплоидов. У *R. pseudohirculus* обнаружены хромосомные расы с  $2n = 32$  и  $2n = 40$ , а у *R. sceletatus* с  $2n = 32$  и  $2n = 64$ . Новое число хромосом ( $2n = 32$ ) выявлено у *R. pulchellus*.

5. Карпологические признаки уточняют систему рода *Ranunculus* – секция *Xanthobatrachium* (Prantl) Venson должна пониматься в составе секции *Hecatonnia* (Lour.) DC.; секция *Halodes* (A. Gray) L. Venson – в составе подрода *Cyrthorhyncha* (Nutt.) A. Gray. Подродовые признаки – характер поверхности орешка, форма клеток эндокарпия, наличие проводящих пучков в мезокарпии. Секционные признаки – ориентация клеток эндокарпия, количество клеточных слоев мезокарпия в области швов и стенок, облитерация клеток мезокарпия и выраженность поровых канальцев.

6. Установлена изменчивость морфологических признаков у представителей подсекции *Nivales* с применением статистических методов анализа. На территории АГС *R. altaicus* представлен 2 подвидами – *R. altaicus* subsp. *altaicus*, *R. altaicus* subsp. *frigidus*, *R. sulphureus* представлен 1 подвидами – *R. sulphureus* subsp. *exaltatus* и *R. schmakovii* является самостоятельным видом.

7. Узколокальные эндемики (*R. akkemensis*, *R. schischkinii*, *R. schmakovii*, *R. cassubicus* subsp. *kemerovensis*, *R. tuvunicus*), один субэндемик (*R. lasiocarpus*) следует отнести к категории редкий вид и рекомендовать для включения в Красную книгу России. Географически редкие виды (*R. albertii*, *R. fraternus*, *R. regelianus*, *R. songoricus*) следует рекомендовать для местной охраны.

8. На территории АГС произрастают 32 ценных в хозяйственном отношении вида рода *Ranunculus* L., из них 21 лекарственный, 4 декоративных, 10 кормовых и 2 медоносных.

### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Эрст А.С. Виды рода *Ranunculus* Алтайской горной страны // Материалы 3-й международной конференции молодых ботаников. СПб., 2006. С. 62.

2. Эрст А.С. К вопросу систематики Алтайских лютиков *Ranunculus* L. (*Ranunculaceae*) секции *Acris* // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л.М. Черепнина / Материалы 4-й Российской конф. Красноярск, 2006. С. 304–307.

3. Эрст А.С. К вопросу систематики видов рода *Ranunculus* L. секции *Hecatonia* DC. // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2007. С. 85–87.

4. Эрст А.С., Курило А.И. Редкие растения во флоре Калбинского хребта (Казахстан, Алтайская горная страна) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул, 2007. С. 88–89.

5. Эрст А.С. Новые таксоны рода лютик (*Ranunculus*) из Алтайской горной страны // *Turczaninowia*, 2007. Т. 10. Вып. 2. С. 5–11.

6. Эрст А.С. Полезные виды рода *Ranunculus* L. Алтайской горной страны // Вестник АГАУ, 2008. С. 21–24. (Реценз.)

7. Эрст А.С., Красников А.А. Числа хромосом некоторых видов рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Сибири // Бот. журн., 2008. Т. 93. № 9. С. 147–148. (Реценз.)

8. Эрст А.С. Карпология представителей рода *Ranunculus* s.l. из Алтайской горной страны // *Turchaninowia*, 2008. Т. 11. Вып. 4. С. 95–105.

9. Эрст А.С., Ломоносова М.Н. *Ranuncul* // Красная книга Новосибирской области: Животные, Растения, Грибы. Новосибирск, 2009. С. 398–402.