

УДК 582.951.6 (235.222)

DOI: <http://dx.doi.org/10.14258/turczaninowia.16.3.2>

П.А. Косачёв¹
 Д. Альбах²
 Д.Н. Шауло³
 А.И. Шмаков¹

P.A. Kosachev
 D. Albach
 D.N. Shaulo
 A.I. Shmakov

НОВЫЕ ВИДЫ ИЗ ПОДРОДА *PSEUDOLYSIMACHIUM*
 РОДА *VERONICA* (PLANTAGINACEAE JUSS.)

NEW SPECIES OF *VERONICA* SUBGEN. *PSEUDOLYSIMACHIUM*
 (PLANTAGINACEAE JUSS.)

Аннотация. В статье описываются 3 новых вида из рода *Veronica* L. (*V. krasnoborovii*, *V. kolyvanensis*, *V. czemalensis*), обнаруженные в горах Алтая и Саян. Описания видов сопровождаются черно-белыми рисунками типовых образцов и цветными иллюстрациями опушения разных частей растений. Два вида (*V. kolyvanensis* и *V. czemalensis*) являются гибридогенными таксонами, происходящими, соответственно, от скрещивания *V. spicata* L. с *V. spuria* L. и *V. porphyriana* Pavl. с *V. incana* L.

Ключевые слова: *Veronica krasnoborovii*, *Veronica kolyvanensis*, *Veronica czemalensis*, новые виды, флора Алтая и Саян, подрод *Pseudolysimachium*.

Summary. Three new species from the genus *Veronica* L. (*V. krasnoborovii*, *V. kolyvanensis*, *V. czemalensis*) are described and illustrated, found in the mountains of Altai and Sayan. Descriptions of the species are accompanied by black-and-white drawings of types and color illustrations showing pubescence of different parts of plants. Two species (*V. kolyvanensis* and *V. czemalensis*) are hybrid taxa originating from the parent pairs *V. spicata* L. × *V. spuria* L. and *V. porphyriana* Pavl. × *V. incana* L., respectively.

Key words: *Veronica krasnoborovii*, *Veronica kolyvanensis*, *Veronica czemalensis*, new species, flora of Altai and the Sayan mountains.

Вероники из подрода *Pseudolysimachium* (W.D.J. Koch) Buchenau рода *Veronica* L. являются интересным объектом для изучения происходящих гибридизационных процессов между популяциями разных видов.

Данные о гибридах в роде *Veronica* можно подчерпнуть в монографических работах Н. Römpp (1928), А.Г. Еленевского (1978), обзорной статье М.В. Клокова (1976). Подробно этот вопрос рассматривают также Н.Г. Афанасьева и Л.З. Мешкова (1961), М. Fischer (1974) и Н.Н. Цвелёв (1981).

Согласно Н.Н. Цвелеву (1981), интрогрессивная гибридизация сыграла решающую роль в появлении первичных видов подрода *Pseudolysimachium*. Вероятно, первичные 34-хромосомные виды этого подрода формировались за счет

стабилизации гибридов между парами дальнеродственных видов с разным основным числом (x) хромосом (Цвелёв, 1981). Н.Г. Афанасьева и Л.З. Мешкова (1961) предполагали, что такими видами могли быть другие вероники с хромосомными числами (2n), равными 16 и 18. Образующиеся между ними гибриды могли стабилизироваться путем амфилоидии с образованием нового основного числа хромосом (x) = 17 (8+9) и общего числа хромосом (2n), равного 34. Н.Н. Цвелёв (1981), напротив, считает, что, вероятнее всего, первичные виды этого подрода возникли в результате гибридизации между видами с 2n=14 и видами с 2n=20, принадлежащими разным родам.

Однако наиболее вероятной считается в последнее время одна из ранних гипотез, под-

¹Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61; 656049, Барнаул, Россия; e-mail: bot@asu.ru

²Институт биологии и наук о Земле, Университет им. Карла фон Осицкого, ул. Карла фон Осицкого, 9–11, Ольденбург, 26111, Германия; e-mail: dirk.albach@uni-oldenburg.de

³Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101; 630090, Новосибирск, Россия; e-mail: dshaulo@yandex.ru

¹Altai State University, Lenina str., 61; 656049, Barnaul, Russia

²Institute of Biology and Environmental Sciences, Carl von Ossietzky University of Oldenburg, Carl von Ossietzky-Str. 9–11, Oldenburg, 26111, Germany

³Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Zolotodolinskaya str., 101; 630090, Novosibirsk, Russia

твержденная современными исследованиями. Так, D. Albach et al. (2004b) на основе анализа кариологических данных вероник из всех подродов делает вывод, что основное число хромосом всего рода – 9, а не 8. Основное же число хромосом подрода *Pseudolysimachium* $x = 17$. И это число – результат редукции полиплоидного набора. Graze (1935) предполагал происхождение подрода *Pseudolysimachium* от предка с $x = 18$, полученного от диплоидных родителей с $x = 9$. Также Graze сообщил о возникновении множества популяций *V. longifolia* с 36 хромосомами равного размера. Учитывая результаты исследований как ядерного генома (Albach, Chase, 2001), так и пластидного (Albach et al., 2004a), которые показывают положение подрода *Pseudolysimachium* среди подродов с $x = 9$ и отдаленное родство подродов с $x = 8$, гипотеза Graze кажется более вероятной (Albach et al., 2004b).

Изучению вероник из этой группы на Алтае было посвящено несколько работ (Косачев, 2001; 2003; Косачев, Герман, 2004; Косачев, 2010). В результате было выяснено, что большую роль при становлении видов в подрode играют гибридизационные процессы. Число выявленных и описанных видов возросло до 14, в том числе 5 из них гибридогенного происхождения. Это *Veronica altaica* Kosachev (включая *V. austrosibirica* Kosachev), *V. sapozhnikovii* Kosachev, *V. schmakovii* Kosachev, *V. sessiliflora* Bunge, *V. smirnovii* Kosachev et D. German. Еще один гибридогенный таксон – *V. grisea* Kosachev et A.L. Ebel* был найден на территории Хакасии (Косачев, Эбель, 2010).

Однако накопление и обработка гербарного материала постоянно продолжают. В результате были обнаружены еще три новых для науки вида вероник, описания которых приводятся ниже.

***Veronica krasnoborovii* Kosachev et Schaulo, sp. nova.**

Стебли одиночные, прямостоячие, около 50 см выс. Все растение густо опушено одноклеточными длинными белыми паутинистыми волосками (рис. 2). Корневище короткое, верти-

*При первоописании таксонов в цитированных выше работах латинское написание автора было различным: «Kossatschev», «Kossaczew». Однако в англоязычной транскрипции (которая была использована при опубликовании таксонов на сайте ipni.org) принят вариант «Kosachev». Чтобы избежать путаницы, в этой работе и в последующем будет использовано именно это написание.

кальное. Листорасположение супротивное. Нижние и средние листья продолговато-яйцевидные, 4–6,5 см дл. и 2–2,5 см шир., округлые при основании, на черешках 0,6–1 см дл. Верхние листья ланцетные, 3,5–5 см дл. и 0,5–1,5 см шир., с клиновидным основанием. Самые нижние листья увядающие. Листовые пластинки по краю неглубоко-неравнопильчатые, коротко заостренные. В пазухах всех листьев развиваются укороченные вегетативные побеги. Соцветие верхушечное, рыхлое, до 15 см дл. и 1,5 см шир. Прицветники узкие, линейные, у нижних цветков до 1,0–1,5 см дл., у центральных 0,5–0,6 см, у верхних до 0,2 см. Цветоножки от 1 до 3,5 мм дл. Цветки около 6 мм дл. (отгиб 4 мм, трубка 2 мм) с продолговато-округлыми лопастями, одна из которых в 2 раза шире остальных. Тычинки не выставляются из венчика, примерно одной длины с венчиком. Чашечка почти до основания рассечена на линейные островатые доли, 4 мм дл. Коробочка 2,5 × 2 мм, округло-овальная, без выемки, также опушена длинными белыми волосками по всей поверхности. Столбик до 7 мм дл. Семена неизвестны (рис. 1).

Тип с изотипом: «Тувинская АССР, Улуг-Хемский р-н, Уюкский хр., дол. р. Орто-Хем,

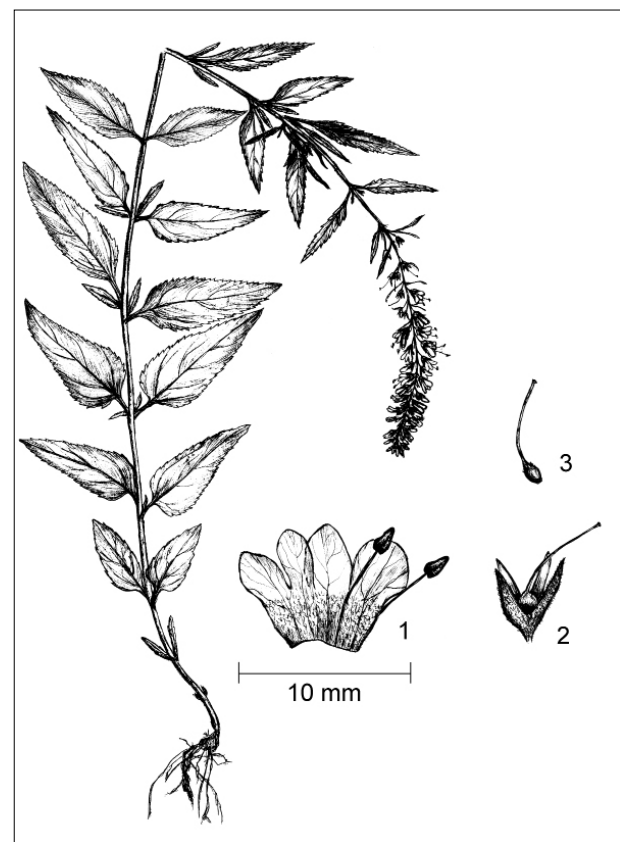


Рис. 1. Внешний вид *Veronica krasnoborovii* Kosachev et Schaulo: 1 – венчик в разрезе, 2 – чашечка с завязью и столбиком (венчик удален), 3 – завязь со столбиком.

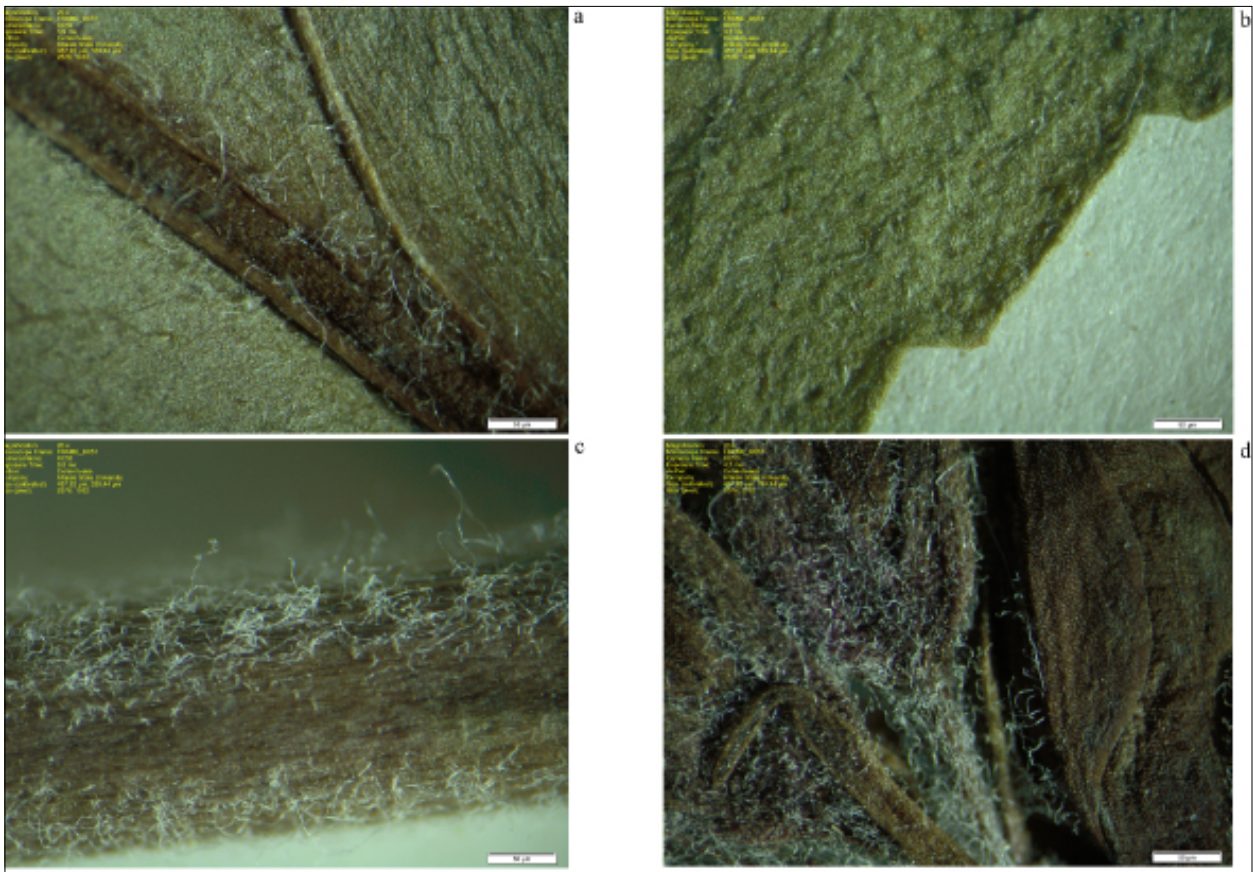


Рис. 2. Характер опушения *Veronica krasnoborovii*: а – нижняя сторона листа, б – верхняя сторона листа, с – стебель в средней части, д – чашечка, цветоножка и прицветник.

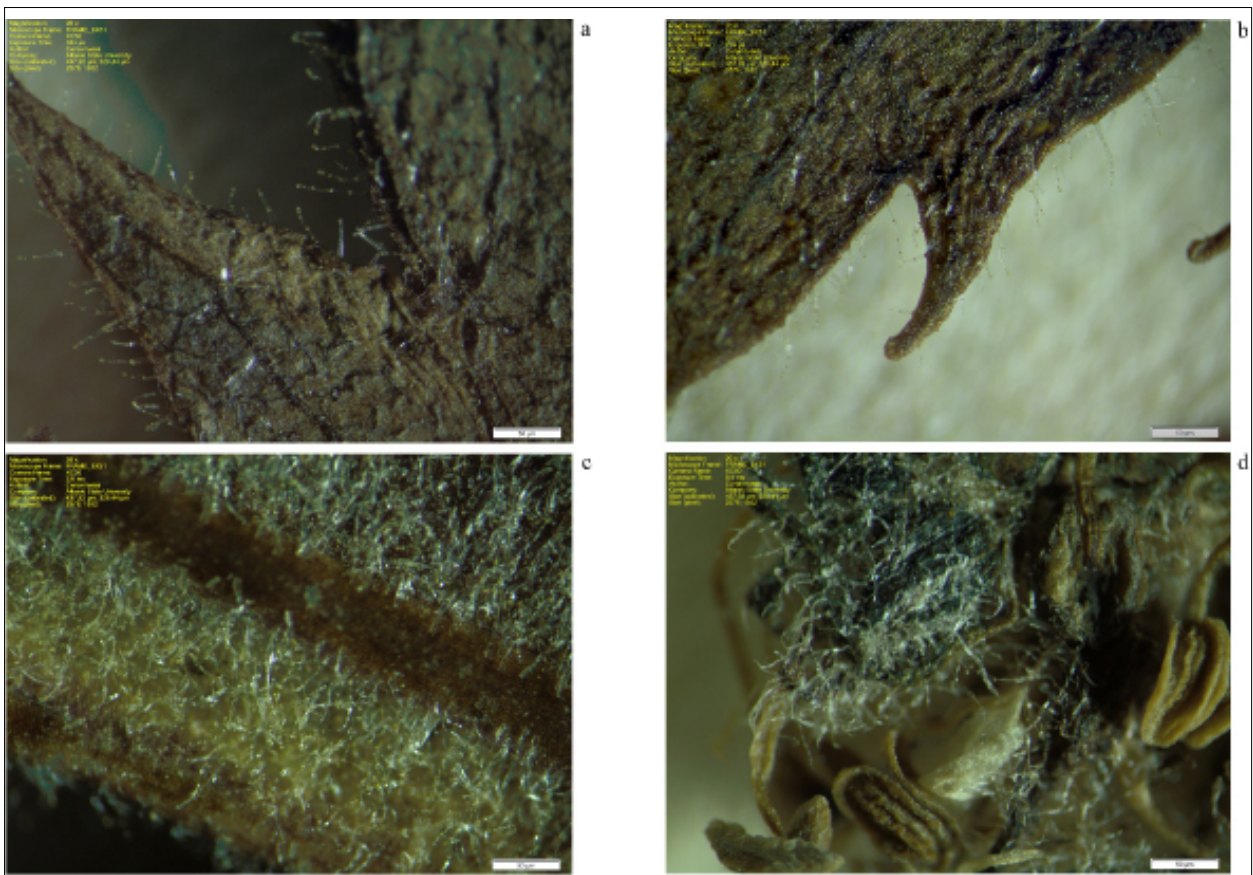


Рис. 3. Характер опушения *Veronica sajanensis*: а – нижняя сторона листа, б – верхняя сторона листа, с – стебель в средней части, д – чашечка.

прав. прит. р. Баян-Кол, выс. 1100 м. Галечниково-ый берег ручья. 02 VIII 1976. М. Ломоносова, А. Чооду» (NS).

Родство: от *V. sajanensis* Printz отличается продолговато-округлыми долями венчика, рыхлыми соцветиями, цветками на цветоножках, одноклеточными короткими волосками, неглубоко-неравнопильчатый край листовой пластинки. *Veronica sajanensis* характеризуется линейными длинными долями венчика, плотными соцветиями, почти сидячими цветками, многоклеточными железистыми волосками и глубокопильчатый край листовой пластинки. От *V. longifolia* L. отличается опушением всех частей растения, состоящего из тонких густых белых паутинистых волосков, острыми долями чашечки, рассеченной почти до основания (до 4 мм дл.).

Тип (with isotype): “Tuva ASSR, Ulug-Khem distr., Uyuk range, valley of Orto-Khem, right tributary of Bayan-Kol, alt. 1100 m. Gravelly streamside. 02 VIII 1976. М. Ломоносова, А. Чооду” (NS).

Affinity: the new species differs from *V. sajanensis* Printz in oblong-round corolla lobes, lax inflorescence, evolute pedicels, indumentum of short unicellular trichomes, shallowly and irregularly serrulate leaf margins. *Veronica sajanensis* is characterized by a linear long portions of the corolla, dense inflorescences, almost seating flowers, multicellular glandular hairs and deeply serrated margins of leaf blades (fig. 3). From *V. longifolia* L. it differs in being pubescent throughout with dense thin white (arachnoid) trichomes, calyx dissected almost to the base and its acute lobes to 4 mm long.

Вид назван в память замечательного ученого, профессора, д. б. н. Ивана Моисеевича Красноборова.

***V. × kolyvanensis* Kosachev et Schmakov, nothosp. nov.**

Стебли одиночные, прямостоячие, 50–70 см выс., опушенные 2–3-клеточными простыми, направленными вниз волосками, в соцветии – 1–2-клеточными железками (рис. 5). Корневище короткое, горизонтальное. Листья в нижней части стебля расположены супротивно, в верхней части листорасположение либо супротивное, либо очередное. Листья короткочерешковые (нижние на черешках до 5–6 мм дл.), продолговато-ланцетные или узколанцетные, 2–5 см дл. и 0,5–1,0 см шир., клиновидные при основании. Верхние листья несколько меньших размеров. Самые нижние листья вскоре увядающие. Листовые пластинки по краю пильчато-зубчатые, коротко заостренные, оттопырено опушенные

2–3-клеточными железистыми волосками. Соцветие верхушечное, одиночное или с немногими боковыми кистями, не достигающими основной, до 15 см дл. Прицветники линейные, в 1,5–2 раза длиннее цветоножек. Цветоножки от 1 до 2 мм дл. Чашечка около 2 мм дл., до 2/3 разделена на ланцетно-линейные, коротко заостренные доли. Цветки около 5 мм дл. (отгиб примерно равен длине трубки), венчик с продолговато-округлыми тупыми лопастями, одна из которых в 2 раза шире остальных. Тычинки немного выставляются из венчика. Незрелая коробочка 2 × 2 мм, округлая, с узкой выемкой, опушена в верхней трети длинными простыми и железистыми волосками. Столбик до 5 мм дл. Семена неизвестны (рис. 4).

Тип с изотипами: «Алтайский край, Курьинский р-н, дол. р. Локтевка в 7 км ниже с. Колывань, 51°17,5' с.ш., 82°29' в.д., КОЛ 1957. 22

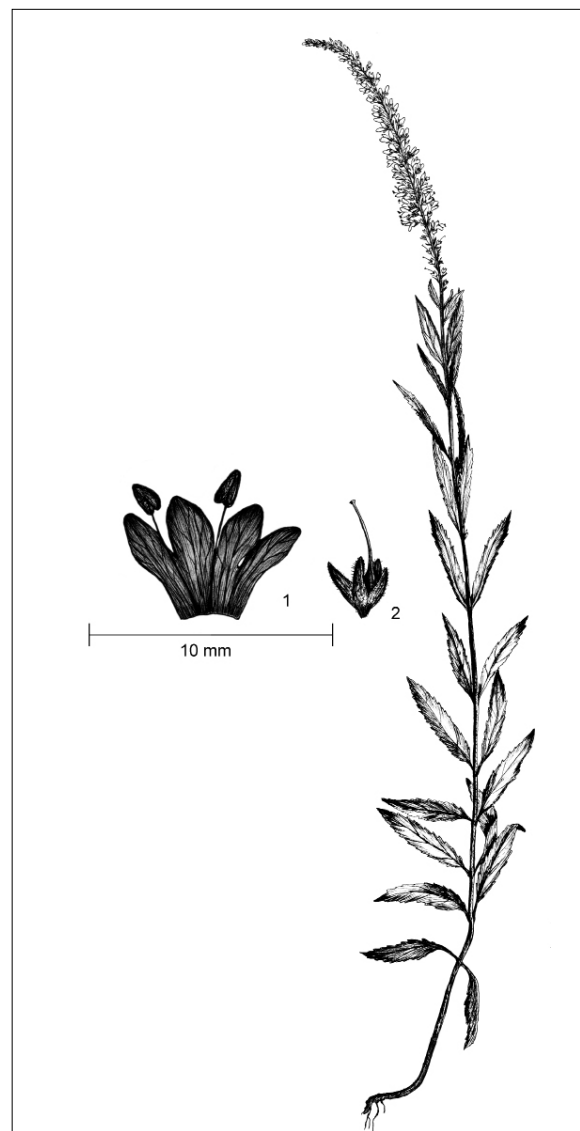


Рис. 4. Внешний вид *Veronica kolyvanensis* Kosachev et Schmakov: 1 – венчик в разрезе, 2 – чашечка с завязью и столбиком (венчик удален).

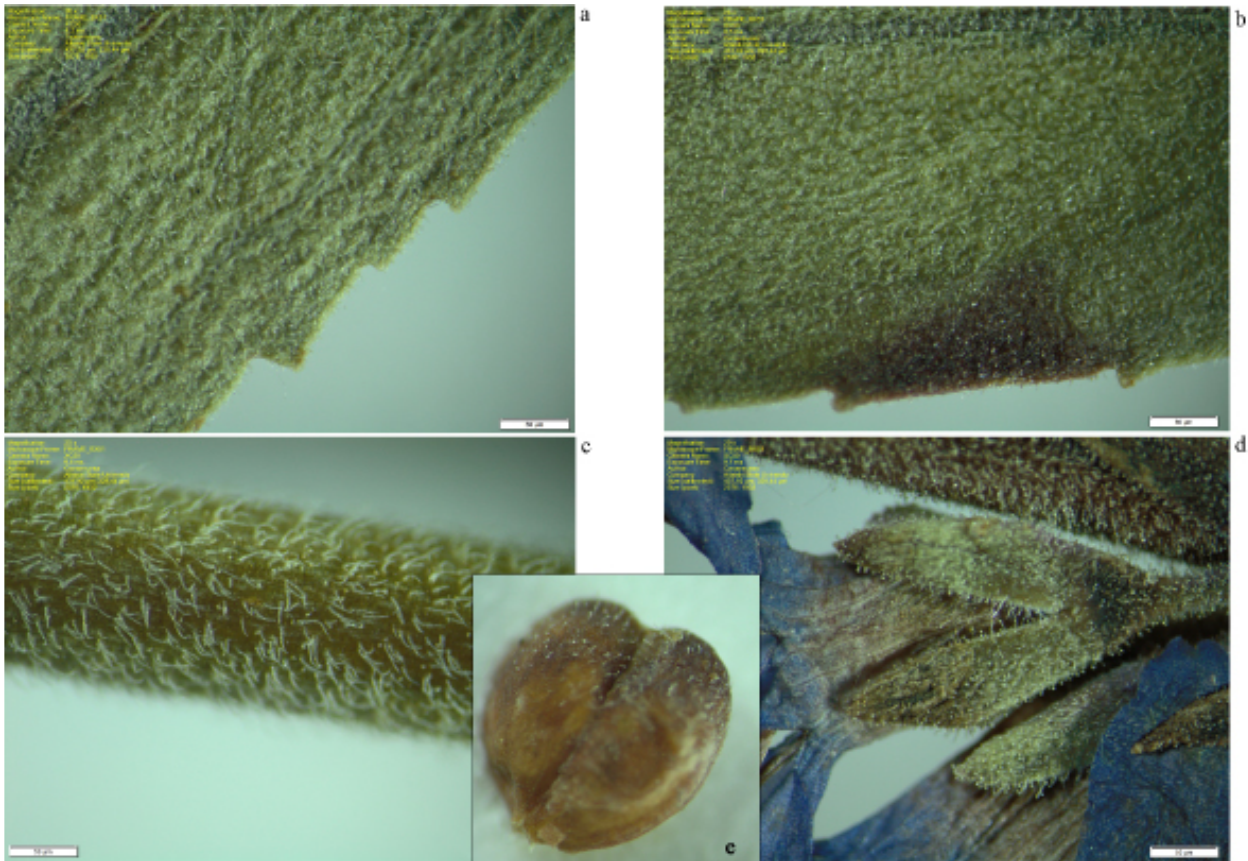


Рис. 5. Характер опушения *Veronica kolyvanensis*: а – нижняя сторона листа, б – верхняя сторона листа, с – стебель в средней части, d – чашечка, цветоножка и прицветник, е – коробочка.

июня 2003 г. Шмаков А.И., Смирнов С.В., Куцев М.Г., Наумов И.В., Ваганов А.В.» (ALTB).

Паратипы: «Алтайский край, Курьинский р-н, дол. р. Локтевка в 7 км ниже с. Колывань, 51°17,5' с.ш., 82°29' в.д., заросли кустарников. 14. 07. 2012. П.А. Косачев» (ALTB, OLD).

Родство: сочетает в себе признаки как *V. spuria* L., так и *V. spicata* L. subsp. *spicata*. От *V. spuria* отличается супротивным листорасположением, часто очередным в верхней части стебля, прицветниками, превышающими до 1,5–2 раз цветоножки, железистым опушением соцветия, листьев и коробочки. От *V. spicata* subsp. *spicata* отличается более высоким ростом, ланцетными пальчатыми листьями, продолговато-округлыми тупыми лопастями венчика, наличием опушения коробочки, опушением листьев 2–3-клеточными железистыми волосками, а также только простым опушением стебля.

Type (with isotypes): “Altai province, Kuryinskiy distr., valley of Loktevka in 7 km downstreams of Kolyvan, 51°17,5' N, 82°29' E, KOL 1957. 22 VI 2003. A.I. Shmakov, S.V. Smirnov, M.G. Kutzev, I.V. Naumov, A.V. Vaganov” (ALTB).

Affinity: the new species combines the characters of both *V. spuria* L. and *V. spicata* L. subsp. *spicata*. From *V. spuria* it differs in opposite (often

alternate above) leaves; bracts 1,5–2 times exceeding pedicels, glandular pubescence of inflorescence, leaves, and capsule. From *V. spicata* subsp. *spicata* it differs in being taller, having lanceolate serrulate leaves, oblong-round obtuse corolla lobes, pubescent capsules, leaf indumentum of 2–3-cellular glands, and stems pubescent with exclusively simple trichomes.

V. × czemalensis Kosachev et Albach, **nothosp. nov.**

Стебли одиночные либо в числе 3, восходящие, 17–35 см выс. Растение серое от густых длинных спутанных и извилистых волосков (рис. 7). Корневище короткое, горизонтальное. Листья супротивные (иногда верхние очередные), цельнокрайные (нижние городчатые), продолговато-овальные, верхние часто широко продолговато-ланцетные до линейных, 2,0–7,5 см дл. и 0,5–1,8 см шир. Нижние листья на длинных черешках, достигающих 2 см. Соцветие до 17 см дл., верхушечное, цилиндрическое, одиночное, состоящее из густо расположенных сближенных цветков в виде мутовок, внизу прерывистое. Прицветники линейные, 4–7 мм дл., опушены по краю редкими железками. Цветоножки короткие, около 1 мм дл. Чашечка почти до основания

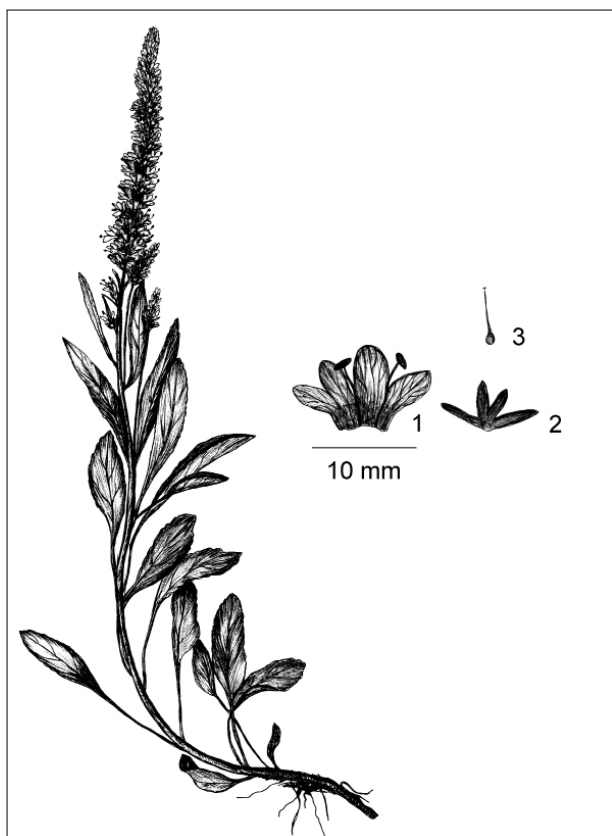


Рис. 6. Общий вид *Veronica czemalensis* Kosachev et Albach: 1 – венчик в разрезе, 2 – чашечка с удаленными венчиком и завязью, 3 – завязь со столбиком.

рассеченная на ланцетно-линейные доли 3 мм дл., с редкими железками по краю чашелистиков. Венчик около 6 мм дл. (4 мм отгиб и 2 мм трубка), с округло-яйцевидными тупыми лопастями. Тычинки равны по длине долям венчика. Коробочка и семена неизвестны (рис. 6).

Тип с изотипами: «Республика Тува, Овюрский р-н, хр. Цаган-Шибэту, верхнее течение р. Арзайты, лев. берег. 50°27'40,3" с.ш. 90°49'49,4" в.д., КЗ № 2104. 16 VII 2006 г. Шмаков А.И., Смирнов С.В., Куцев М.Г., Ваганов А.В., Зубов Р.А., Иванова М.С., Кечайкин А.А., Шалимов А.П.» (ALTB).

Паратипы: «Россия, Республика Алтай, Онгудайский р-н, перевал Чике-Таман, заросли кустарников, 50°38'43,04" с.ш., 86°44'38" в.д. 05 VIII 2011. Kosachev P.» (ALTB, OLD); «Россия, Республика Алтай, Чемальский р-н, прав. бер. р. Катунь, окр. с. Еланда, 51°12,622' с.ш., 86°05,408' в.д., Н=561 м. ШЕР № 147. 25 VI 2010 г. Шмаков А.И., Шерин И.А., Звозников Г., Ширманов М.» (ALTB).

Родство. Сочетает в себе признаки как *V. incana* L., так и *V. porphyriana* Pavl. От *V. incana* отличается формой и размером венчика, наличием железок по краю прицветников и долей чашечки, почти до основания рассеченной чашечки,

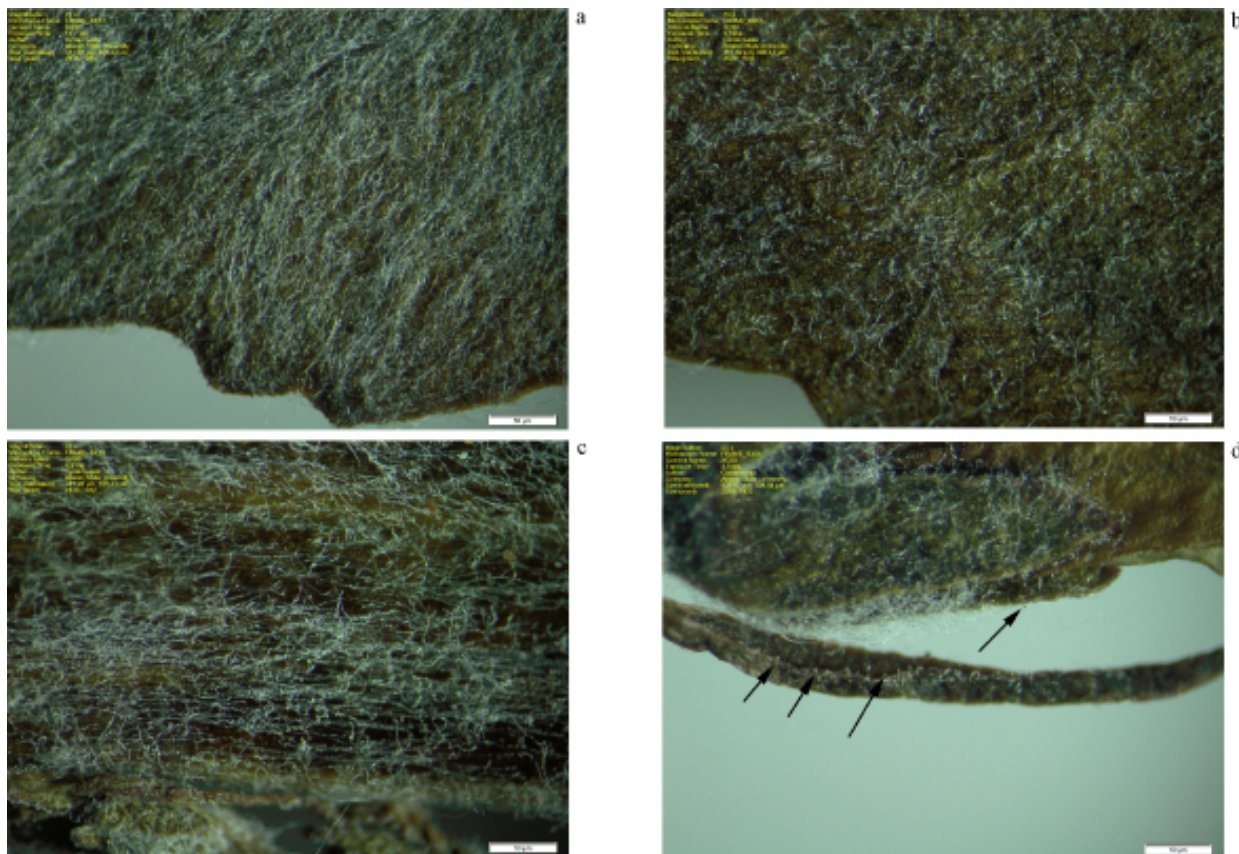


Рис. 7. Характер опушения *Veronica czemalensis*: а – нижняя сторона листа, б – верхняя сторона листа, с – стебель в средней части, d – чашечка и прицветник. Стрелочки указывают на железки, расположенные по краю чашелистика и прицветника.

кой, широко продолговато-ланцетными верхними листьями. От *V. porphyriana* отличается характером опушения всех частей растения из длинных извилистых спутанных простых волосков, округло-яйцевидными долями венчика.

Type (with isotypes): “Tuva Republic, Ovyurskii distr., Tzagan-Shibetu range, upper reaches of Arzaiti, left bank. 50°27'40,3” N, 90°49'49,4” E, KZ 2104. 16 VII 2006. A.I. Shmakov, S.V. Smirnov, M.G. Kutzev, A.V. Vaganov, R.A. Zubov, M.S. Ivanova, A.A. Kechaikin, A.P. Shalimov” (ALTB).

Affinity. The new species combines the characters of both *V. incana* L. and *V. porphyriana*

Pavl. From *V. incana* it differs in corolla shape and size, presence of glands on the margins of bracts and sepals, calyx dissected almost to the base, broadly oblong-lanceolate upper leaves. From *V. porphyriana* it differs in the indumentum of all parts of the plants composed of long twisted trichomes and in ovate-orbicular corolla lobes.

Работа выполнена при финансировании по Президентскому гранту № МК6793.2010.4; программам ДААД № 2.2.2.3/9082 и № 01201259983; гранту РФФИ №13-04-00874 и НШ-250.2012.4.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьева Н.Г., Мешикова Л.З.** Применение кариогеографических исследований к филогении рода *Veronica* // Бот. журн., 1961. – Т. 46, № 2. – С. 247–258.
- Еленевский А.Г.** Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. – М., 1978. – 259 с.
- Клоков М.В.** О верониках колосистых // Новости сист. высш. и низш. раст. (1975), 1976. – С. 92–111.
- Косачёв П.А.** Конспект видов сем. Норичниковых – Scrophulariaceae Juss. Алтайского края // Флора и раст. Алтай, 2001. – Т. 6, вып. 1. – С. 70–84.
- Косачёв П.А.** Конспект сем. Scrophulariaceae Juss. и Pediculariaceae Juss. Алтайской горной страны // Turczaninowia, 2010. – Т. 13, № 1. – С. 19–102.
- Косачёв П.А.** Обзор секции *Pseudolysimachium* W.D.J. Koch рода *Veronica* L. (Scrophulariaceae) во флоре Алтайской горной страны // Turczaninowia, 2003. – Т. 6, № 1. – С. 11–33.
- Косачёв П.А., Герман Д.А.** Новый вид рода *Veronica* L. (Scrophulariaceae) из Западной Монголии // Новости сист. высш. раст., 2004. – Т. 36. – С. 209–212.
- Косачёв П.А., Эбель А.Л.** Сообщение о верониках Сибири // Сист. зам. Герб. им. П.Н. Крылова Томск. ун-та, 2010. – Вып. 102. – С. 3–11.
- Цвелёв Н.Н.** Вероники (*Veronica* L.) из родства *V. spicata* L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП, отд. биол., 1981. – Т. 86, № 6. – С. 82–92.
- Albach D., Chase M.** Paraphyly of *Veronica* (*Veroniceae*; Scrophulariaceae): Evidence from the internal transcribed spacer (ITS) sequences of nuclear ribosomal DNA // J. Pl. Res., 2001. – Vol. 114. – P. 9–18.
- Albach D., Martinez-Ortega M., Chase M.** *Veronica*: Parallel morphological evolution and phylogeography in the Mediterranean // Plant Syst. Evol., 2004a. – Vol. 246. – P. 177–194.
- Albach D., Martinez-Ortega M., Fischer M., Chase M.** Evolution of *Veroniceae*: a phylogenetic perspective // Ann. Miss. Bot. Gard., 2004b. – Vol. 91. – P. 275–302.
- Fischer M.** Beitrag zu einer systematischen Neubearbeitung der Gruppe um *Pseudolysimachion spicatum* (L.) Opiz (= *Veronica spicata* L.) // Phytion, 1974. – Vol. 16, Fasc. 1–4. – P. 29–47.
- Graze H.** Weitere Chromosomenuntersuchungen bei *Veronica*-Arten der Sektion *Pseudolysimachia* Koch. // Jahrb. Wiss. Bot., 1935. – Bd. 81. – S. 609–662.
- Römpf H.** Die Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Veronica* // Feddes Repert., 1928. – Bieh. 50. – S. 1–172.