



УДК 582.675.1:581.961+581.4+575.113

Ревизия серии *Bungeanae* рода *Pulsatilla* (Ranunculaceae) на основе морфологических и молекулярно-генетических данных

В. Ф. Зайков^{1,3*}, А. А. Кечайкин^{1,4}, М. В. Скапцов^{1,5}, С. В. Смирнов^{1,6}, В. И. Дорофеев^{2,7},
А. В. Анисимов^{1,8}, А. А. Баткин^{1,9}, С. Ю. Панкратов^{1,10}, А. И. Шмаков^{1,11}

¹ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, г. Барнаул, 656049, Россия

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, д. 2, г. Санкт-Петербург, 197376, Россия

³ E-mail: vz1703@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1641-9458>

⁴ E-mail: alekseicheaikin@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0754-4698>

⁵ E-mail: mr.skaptsov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4884-0768>

⁶ E-mail: serg_sm_@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9657-3959>

⁷ E-mail: vdorofeyev@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-3642-197X>

⁸ E-mail: anisimov_andrew_2001@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1015-7795>

⁹ E-mail: batkinalexandr@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-5628-0089>

¹⁰ E-mail: s-pankratov2000@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6518-7000>

¹¹ E-mail: alex_shmakov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1052-4575>

* Автор для переписки

Ключевые слова: гербарий, Монгольский Алтай, филогенетика, *Pulsatilla astragalifolia*, *Pulsatilla bungeana*, *Pulsatilla sukaczewii*, *Pulsatilla tenuiloba*.

Аннотация. Исследование сложной группы видов рода *Pulsatilla* (прострел) из серии *Bungeanae* позволило выявить целую серию хорошо отличимых межвидовых признаков. Изучение протоколов аутентичных гербарных экземпляров видов *Pulsatilla astragalifolia* и *P. bungeana* показало, что для последнего характерны фиолетовые пыльники, а не желтые, как это считалось ранее. Комбинированное филогенетическое дерево, построенное на данных фрагментов ITS ядерной и *trnL* хлоропластной ДНК, дало основание предположить, что объединение в вид *P. bungeana* желто- и фиолетово-пыльниковых прострелов ошибочно. Молекулярно-генетические данные показывают, что *P. astragalifolia* и *P. bungeana* являются близкими, но самостоятельными видами. Также полученные данные подтверждают самостоятельность вида *P. sukaczewii*, отделяя его от близкого вида *P. tenuiloba*. Детальный анализ гербарного и полевого материала и первоописаний близких видов серии *Bungeanae* позволило выявить обособленные группы, которые предложено рассматривать в качестве новых видов: *P. neobungeana* sp. nova и *P. herbertii* sp. nova.

Revision of the series *Bungeanae* of the genus *Pulsatilla* (Ranunculaceae) based on morphological and molecular genetic data

V. F. Zaikov¹, A. A. Kechaykin¹, M. V. Skaptsov¹, S. V. Smirnov¹, V. I. Dorofeyev²,
A. V. Anisimov¹, A. A. Batkin¹, S. Yu. Pankratov¹, A. I. Shmakov¹

¹ Altai State University, Lenina Pr., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

² Komarov Botanical Institute of RAS, Prof. Popova St., 2, St-Petersburg, 197376, Russian Federation

Keywords: herbarium, Mongolian Altai, phylogenetics, *Pulsatilla astragalifolia*, *Pulsatilla bungeana*, *Pulsatilla sukaczewii*, *Pulsatilla tenuiloba*.

Summary. The study of a complex group of lumbagos of the series *Bungeanae* made it possible to identify a whole pool of well-distinguished interspecific characters. A study of the protologues of authentic herbarium specimens of the species *Pulsatilla astragalifolia* and *P. bungeana* showed that the latter is characterized by purple anthers, and not yellow, as previously thought. A combined phylogenetic tree built on data from ITS fragments of nuclear and *trnL* of chloroplast DNA gave grounds to assume that the grouping of yellow- and violet-anthered lumbagos into the species *P. bungeana* is erroneous. Molecular genetic data indicate that *P. astragalifolia* and *P. bungeana* are related but distinct species. Also, the data obtained confirm the independence of the species *P. sukaczewii*, separating it from the closely related species *P. tenuiloba*. A detailed analysis of herbarium and field material and original descriptions of related species of the series *Bungeanae* made it possible to identify separate groups that were proposed to be considered as new species: *P. neobungeana* sp. nova and *P. herbertii* sp. nova.

История изучения исследуемых видов

Систематика рода *Pulsatilla* Mill. (прострел) часто весьма сложна, поскольку идентификация его представителей затрудняется как высокой степенью внутривидовой морфологической изменчивости, так и часто отмечаемой межвидовой гибридизацией (Akeroyd, 1993; Bakin, 2005; Stepanov, 2014; Li et al., 2019; Sramko et al., 2019; Valuyskikh et al., 2020).

Настоящее исследование посвящено *Pulsatilla bungeana* С. А. Мей. ex Ledeb., *P. tenuiloba* (Hayek) Juz., *P. sukaczewii* Juz., *P. astragalifolia* Pobed. – близким видам прострелов, объединяемых Кристофером Грей-Вильсоном (Grey-Wilson, 2014) в одну серию *Bungeanae* Juz. ex Grey-Wilson.

P. bungeana был описан с р. Чуя (Республика Алтай) в 1829 г. в работе «Flora altaica» (Ledebour, 1829). Позже с территории Монгольского Алтая описан близкий к нему вид *P. astragalifolia* (Pobeditnova, 1935). Иван Алексеевич Губанов (Gubanov, 1996) и Валерий Иванович Грубов (Grubov, 1982) рассматривали его в качестве разновидности *P. bungeana*. Законной признана комбинация И. А. Губанова – *P. bungeana* var. *astragalifolia* (Pobed.) Gubanov, поскольку В. И. Грубов не упомянул базионим, на котором была основана эта разновидность. Согласно Е. Г. Победимовой, оба упомянутых таксона морфологически хорошо друг от друга отличаются. В работе К. Грей-Вильсона (Grey-Wilson, 2014) *P. astragalifolia* вовсе не упомянут, а в «Глобальном информационном фонде по биоразнообразию» (GBIF) или в сети iNaturalist он использован в качестве синонима *P. bungeana*.

Николай Степанович Турчанинов в работе «Flora Baicalensi-Dahurica» описал разновидность – *P. vulgaris* var. *tenuiloba* (Turczaninow, 1842). Сергей Васильевич Юзепчук обнаружил вид *Pulsatilla tenuiloba* (Hayek) Juz. и поста-

вил в синонимы комбинацию Н. С. Турчанинова (Juzepczuk, 1937). В 1996 году И. А. Губанов рассматривал разновидность Н. С. Турчанинова в составе *P. bungeana* – *P. bungeana* var. *tenuiloba* (Turcz.) Gubanov (Gubanov, 1996). Анализируя молекулярные и микроморфологические данных Q. Li с коллегами (Li et al., 2019) предположили, что *P. tenuiloba* является синонимом *P. turczaninowii*.

Эндемик Прибайкалья – *P. sukaczewii* Juz., описанный во «Флоре СССР» С. В. Юзепчуком (Juzepczuk, 1937), рассматривался Михаилом Григорьевичем Поповым в ранге разновидности – *P. tenuiloba* var. *sukaczewii* (Juz.) M. Pop. С. В. Юзепчук различал оба таксона по цвету околоцветников. *P. sukaczewii* имеет бледно-желтый околоцветник, а *P. tenuiloba* – фиолетовый. М. Г. Попов же утверждал, что на самом деле цветки *P. sukaczewii* фиолетовые, а само растение формирует довольно большие дерновины, что не характерно для *P. tenuiloba* (Поров, 1955, 1966).

Согласия по поводу таксономического ранга этих объектов нет и в настоящее время. Это обстоятельство дало нам основание для более глубокой ревизии представителей этой группы прострелов с применением молекулярно-генетических методов.

Материалы и методы

Материалами для исследования послужили гербарные образцы видов *P. bungeana*, *P. tenuiloba*, *P. astragalifolia*, *P. sukaczewii*, а также *P. turczaninowii*, хранящиеся в гербарии АЛТВ (табл. 1). Для наглядности места сбора представлены на карте (рис. 1). Нами были секвенированы 19 образцов исследуемых видов. Тотальную ДНК выделяли из листьев с помощью набора Diamond DNA Plant Kit по инструкции производителя (ООО «АБТ», Барнаул, Россия). ПЦР реакция ставилась в 30

мкл и содержала 15 мкл HS-Taq PCR-Color (2x) (включает в себя ДНК-полимеразу HS-Taq, смесь dNTP, 2x буфер для ПЦР) (Biolabmix, Россия), по 1 мкл праймеров, 1 мкл матричной ДНК, 12 мкл стерильной воды. Ядерный регион ITS амплифицировали с использованием праймеров ITS-for (CGTAACAAGGTTTCCGTAAG) и ITS-rew (GGAATCSTTGTAAGTTTCTTT) (Kutsev et al., 2014), хлоропластный регион *trnL* амплифицировали с использованием праймеров *trnL*-f (CGAAATCGGTAGACGCTACG) и *trnL*-r (ATTT-

GAACTGGTGACACGAG) (Taberlet et al., 1991), используя следующую программу: 95 °C – 4 мин; 35 циклов: 95 °C – 20 с, 57 °C (64 °C для *trnL* фрагмента) – 30 с, 72 °C – 1 мин; 72 °C – 7 мин. ПЦР продукт подвергали электрофорезу в 1,5%-м агарозном геле и очищали с помощью магнитных частиц (Евроген, Россия). Секвенирование по Сэнгеру проводилось в ЦКП «Геномика» Института химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН (Новосибирск, Россия).

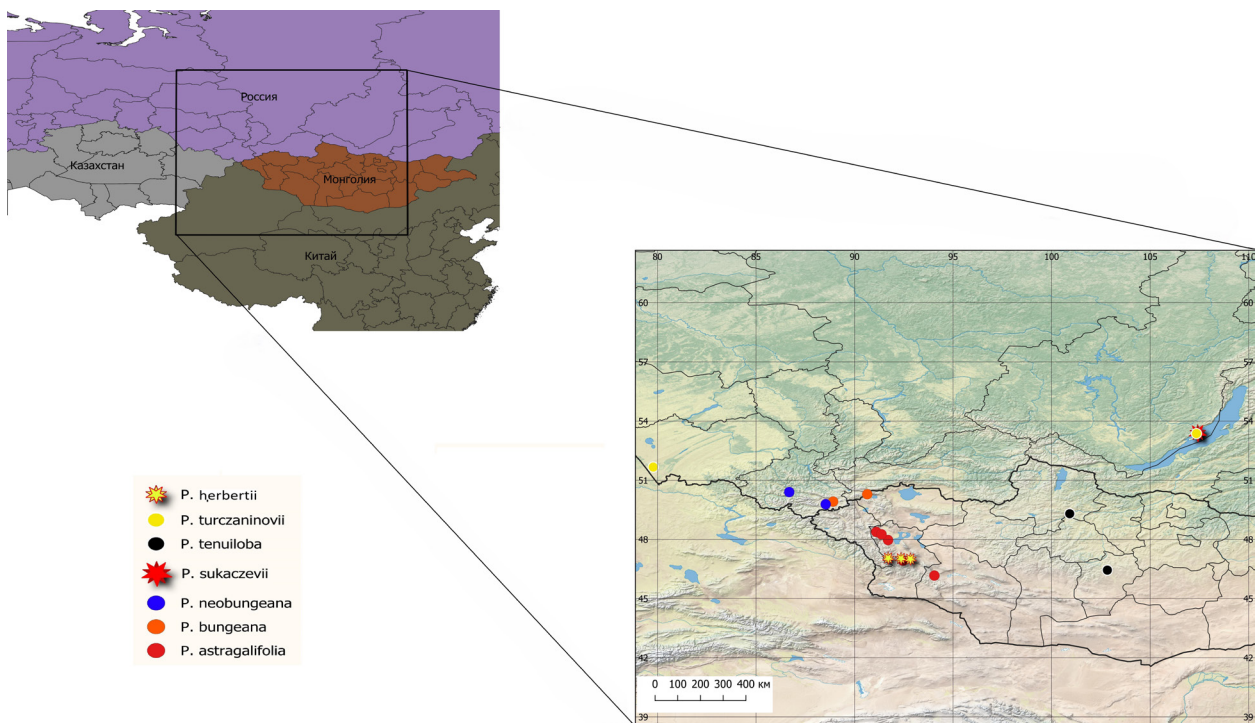


Рис. 1. Географическое положение мест сбора исследуемых образцов (масштаб указан на карте).

Таблица 1

Географическое положение используемых в анализе образцов *Pulsatilla*

Вид/рабочий номер	Географическое положение / координаты	Генбанк	
		ITS	trnL
<i>Pulsatilla turczaninovii</i> (Puls 413)	Россия, Алтайский край, Михайловский р-н, р. п. Малиновое озеро. 51°39' с. ш. 79°50' в. д.	PP924138	PP944402
<i>P. turczaninovii</i> (Puls 506)	Россия, Иркутская область, Ольхонский р-н, берег оз. Байкал близ мыса Хужир. 53°22' с. ш. 107°21' в. д.	PP924139	PP944403
<i>P. bungeana</i> (Puls 18)	Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Юстыд северо-восточнее бывшего пос. Актал. 49°55' с. ш. 88°54'40" в. д.	PP924137	PP944401
<i>P. bungeana</i> (Puls 70)	Россия, Республика Тыва, Монгун-Тайгинский р-н, долина р. Каргы выше заставы. 50°17'24" с. ш. 90°38'38" в. д.	PP924136	PP944400
<i>P. bungeana</i> (Puls 501)	Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, долина р. Юстыд в 1 восточнее бывшего пос. Актал. 49°55'5" с.ш. 88°54' в.д.	PP924135	PP944399
<i>P. astragalifolia</i> (Puls 90)	Монголия, Кобдоский аймак, долина р. Хонго-гол в месте выхода ее из гор. 48°23' с. ш. 91°06' в. д.	PP924134	PP944398

Таблица 1 (окончание)

Вид/рабочий номер	Географическое положение / координаты	Генбанк	
		ITS	trnL
<i>P. astragalifolia</i> (Puls 92)	Монголия, Кобдосский аймак, 5 км на юго-восток от г. Ховд. 47°58' с. ш. 91°42' в. д.	PP924133	PP944397
<i>P. astragalifolia</i> (Puls 484)	Монголия, Кобдосский аймак, 30 км северо-западнее г. Кобдо. 48°15'32" с. ш. 91°22' в. д.	PP924132	PP944396
<i>P. astragalifolia</i> (Puls 486)	Монголия, Гоби-Алтайский аймак, хр. Дарцагтын-Хурен-Нуруу. 46°10' с. ш. 94°03' в. д.	PP924131	PP944395
<i>P. astragalifolia</i> (Puls 481)	Монголия, Убсунурский аймак, перевал через северо-восточные отроги горы Улан-Лонх-Ула. 46°55'39" с. ш. 92°27'21" в. д.	PP924130	PP944394
<i>P. sukaczewii</i> (Puls 455)	Россия, Иркутская область, Ольхонский р-н, берег оз. Байкал, мыс Зундук. 53°24'14" с. ш. 107°25'1" в. д.	PP924129	PP944393
<i>P. sukaczewii</i> (Puls 507)		PP924128	PP944392
<i>P. neobungeana</i> (Puls 503)	Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, ЮЗ часть Чуйской степи, левый берег р. Тархата. 49°47' с. ш. 88°32' в. д.	PP924127	PP944391
<i>P. neobungeana</i> (Puls 504)	Россия, Республика Алтай, Онгудайский р-н, правый берег р. Катунь у устья р. Чуя. 50°24' с. ш. 86°41' в. д.	PP924126	PP944390
<i>P. tenuiloba</i> (Puls 502)	Монголия, Увэр-Хангайский аймак, 20 км северо-восточнее г. Арвайхээр. 46°26'41" с. ш. 102°49'41" в. д.	PP924125	PP944389
<i>P. tenuiloba</i> (Puls 508)	Монголия, Хубсугульский аймак, левобережье р. Селенги, хр. Долодын-Нуруу. 49°18'16" с. ш. 100°54'57" в. д.	PP924124	PP944388
<i>P. herbertii</i> (Puls 489)	Монголия, Кобдосский аймак, бассейн р. Ботгоны-Гол выше устья р. Гулдзин-Гол. 47°01'50" с. ш. 92°21'14" в. д.	PP924123	PP944387
<i>P. herbertii</i> (Puls 419)	Монголия, Кобдосский аймак, хр. Монгольский Алтай, 11 км западнее пос. Мунххайрхан, перевал между ур. Их-Хаг и Дунд-хаг. 47°03'11" с. ш. 91°42'24" в. д.	PP924122	PP944386
<i>P. herbertii</i> (Puls 483)	Монголия, Кобдосский аймак, Монгольский Алтай, хр. Батар-Хайрхан, долина р. Мэрэнгийн-Амны-Гол. 47°00'23" с. ш. 92°49'58" в. д.	PP924121	PP944385

Выравнивание ДНК проводили с использованием MUSCLE (Edgar, 2004) в программном обеспечении MEGA X (Kumar et al., 2018). Для филогенетического анализа использовали объединенную ядерную область ITS1-5,8S-ITS2 и пластидный спейсер *trnL-F*. Отдельный филогенетический анализ ядерного и пластидного маркера показал сходную топологию. Филогенетические схемы были построены с использованием моделей максимального правдоподобия (ML), максимальной экономии (MP) и байесовской интерференции (BI). Для анализа BI НКУ+G была выбрана как наиболее подходящая модель с использованием информационного критерия Акаике (AIC) в jModelTest2 (Darriba et al., 2012). MrBayes v.3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) использовался для BI-анализа с 10 000 000 поколений (случайные деревья отбирались каждые 1000 поколений), отбрасывая первые 25 % деревьев как выгорающие, консенсусное дерево по правилу большинства было получено вместе с апостериорными вероятностями (PP). Топо-

логия была построена с использованием MrBayes. Для машинного обучения использовался raxmlGUI 2.0 (Edler et al., 2020) с 1000 повторами начальной загрузки. Анализ MP был выполнен для расчета поддержки Bootstrap с использованием RAUP* 4.0a169 (Swofford, 2000) со следующими опциями: эвристический поиск, замена ветвей TBR, 1000 повторов начальной загрузки, последовательность случайного добавления с десятью повторами. Для визуализации дерева использовалась FigTree v.1.4.0 (Rambaut, 2012). В качестве внешней группы использовались следующие виды: *Hepatica nobilis* Schreb. (FJ639904.1) и *Delphinium luteum* A. Heller (MF979103.1).

Исследование включает в себя анализ литературных источников (прежде всего, протологов *P. astragalifolia* и *P. bungeana*), а также изучение образцов исследуемых видов, хранящихся в отделе «Гербарий высших растений Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН» (LE). Кроме того, при изучении этих видов использовались электронные ресурсы «Global Biodiversity Infor-

mation Facility» (GBIF. URL: <https://www.gbif.org>), «International Plant Names Index» (IPNI. URL: <http://www.ipni.org>).

Результаты и обсуждение

Pulsatilla astragalifolia был впервые описан Е. Г. Победимовой в работе «Растительность центральной части Монгольского Алтая» (Pobedimova, 1935). Автор в протологе ссылается на вполне четкие отличия описываемого вида от близкого ему *P. bungeana* (табл. 2).

В работе по растительности центральной части Монгольского Алтая Е. Г. Победимова указывает на неточность в описании *P. bungeana* К. А. Мейером, который полагал, что вид отлича-

ется фиолетовыми пыльниками. Действительно, Мейер указывает на фиолетовый цвет пыльников: «...antheris et stylosum apicibus violaceae...». Пыльники на аутентичном гербарном материале *P. bungeana*, хранящемся в БИН РАН (LE), также оказываются фиолетовыми. В настоящее время под *P. bungeana* часто понимаются экземпляры как с желтыми, так и с фиолетовыми пыльниками. В ходе экспедиционных работ авторами были обнаружены прострелы, полностью подходящие под первоописание К. А. Мейера. Между тем, *P. bungeana* и *P. astragalifolia* хорошо отличаются прикорневыми листьями – непарноперистыми (*P. astragalifolia*) и дважды перистораздельными (*P. bungeana*).

Таблица 2

Отличительные признаки *Pulsatilla astragalifolia* и *P. bungeana* (цит. по: Pobedimova, 1935)

<i>Pulsatilla astragalifolia</i>	<i>Pulsatilla bungeana</i>
Листья просто перистые с широкими листовыми долями	Листья дважды перистые с узкими линейными листовыми долями
Доли обертки широкие, слабо зубчатые или цельнокрайние	Доли обертки много надрезанные на линейные доли
Цветки мелкие. Доли околоцветника 12–15 мм дл. и 3–7 мм шир.	Цветки крупные. Доли околоцветника 28–30 мм дл. и 10–12 мм шир.
Пыльники фиолетовые	Пыльники желтые

Учитывая неточное понимание *P. bungeana*, остается открытым вопрос об этом таксоне. Изучение сборов Монгольского Алтая по этим видам позволило выявить отличающуюся форму растений с оригинальным строением непарноперистых прикорневых листьев в сочетании с желтыми пыльниками у тычинок. Для прояснения существенности упомянутых признаков было принято решение выяснить филогенетические взаимоотношения путем секвенирования ITS фрагмента ядерной ДНК и *trnL* фрагмента хлоропластной ДНК этих таксонов (рис. 2).

Полученное филогенетическое дерево разделило исследуемые образцы на две обособленные группы.

В первой кладе *P. turczaninovii* стоит обособленно от остальных видов, в частности, от образцов вида *P. tenuiloba*, что находится в противоречии с выводами Q. Li с соавт. (Li et al., 2019). Среди близких, но обособившихся групп мы можем увидеть образцы (часто принимаемые в настоящее время за *P. bungeana*) с желтыми пыльниками (на дереве они под названием *P. neobungeana*), происходящие из Республики Алтай. Прибайкальские образцы, идентифи-

цированные нами как *P. sukaczewii*, оказались с *P. tenuiloba* в близкорасположенных, но разных кладах. Наибольший интерес вызывает морфологическая структура образцов клады *P. herbertii*, поскольку их пыльники оказались желтыми, обертка рассечена на три доли, каждая из которых до середины цельная и широкая, но в верхней части с узкими линейными долями второго порядка, прикорневые листья непарноперистые. Упомянутые образцы заметно отличаются по морфологии от известных видов.

Вторая группа объединяет все исследованные образцы с фиолетовыми пыльниками. Одна клада объединяет образцы *P. bungeana*, соответствующие первоописанию Мейера, а вторая – образцы *P. astragalifolia*. Этот результат подтверждает самостоятельность прострела астрагаловидного. Полученное разделение на клады подтверждает ошибочность в объединении растений с желтыми и с фиолетовыми пыльниками в один вид *P. bungeana*.

Основываясь на морфологических и молекулярно-генетических данных, мы предлагаем к описанию новые виды.

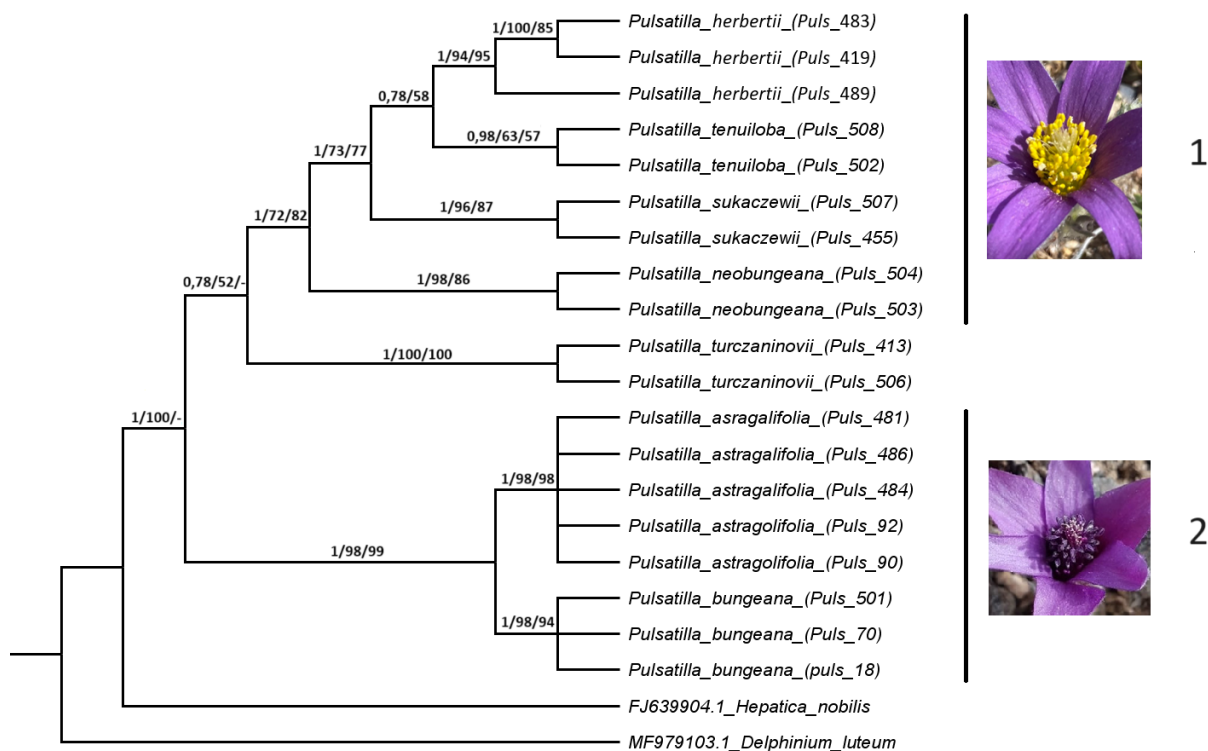


Рис. 2. Филогенетическое дерево представителей рода *Pulsatilla* серии *Bungeanae*, основанное на сочетании ядерных и пластидных последовательностей. Байесовская апостериорная вероятность (PP), поддержка максимального правдоподобия (ML) и максимальной экономии (MP) показаны последовательно через косую черту.

***Pulsatilla herbertii* Zaikov et Shmakov, sp. nov. – Прострел Герберта.**

Herbaceous taproot multi-headed perennial 7–15 cm tall. The entire plant is covered with white hairs. Basal leaves 6–15 cm long, 10–15 mm wide, odd pinnately dissected, with well-defined petioles; their segments are wide, deeply incised into 2 unequal lobes. The stem leaves (involucre) of the generative shoot are sessile; at the base they form a three-dissected whorl, the segments of which are solid up to the middle, and above are dissected into narrow lobes. Generative shoots are longer than basal leaves. Pedicels (part of the generative shoot above the involucre) are straight or slightly curved. Perianth simple, consists of 6 purple leaflets, 15–20 mm long and 7–10 mm wide, narrowly ovoid, pressed-pubescent on the abaxial (outer) side, glabrous on the adaxial (inner) side. Fertile stamens are longer than sterile ones, the anthers are yellow. The fruit is a multi-nut. The nuts are silky-pubescent with a long white fluffy nose about 2 cm long.

Rocky steppe slopes, rocks, dry gravelly areas along rivers.

It differs from *P. astragalifolia* in the yellow color of the anthers and the dissected whorl of stem leaves. It differs from *P. tenuiloba* in the presence of odd-pinnate basal leaves.

Holotype: «Mongolia, Kobdos Aimak, valley of the Hongo-Gol River at its exit from the mountains, 48°23'N, 91°60'E, right and left banks, rocky slopes and rocks. 22 V 2002. S. V. Smirnov, D. A. German, S. A. Dyachenko, P. A. Kosachev» (ALTB 1100073972, iso – ALTB 1100073942).

Этимология. Вид назван в честь бывшего профессора кафедры систематической ботаники и директора Ботанического сада университета г. Оснабрюк (Германия), Герберта Хурки (Herbert Hurka), известного специалиста по семейству Brassicaceae, активно исследовавшего флоры России, Монголии и Казахстана. Профессор Хурка принимал активное участие в многочисленных германско-российских научных экспедициях по территории Большого Алтая.

Травянистый стержнекорневой многоглавый многолетник 7–15 см выс. Растение целиком опушено белыми волосками. Прикорневые листья 6–15 см дл., 10–15 мм шир., непарноперисторасчеченные, с хорошо выраженными черешками; их сегменты широкие, глубоко надрезаны на 2 неравные доли. Стеблевые листья (обертка) генеративного побега сидячие, в основании формируют трехрасчеченную мутовку, сегменты которой до середины цельные, выше расчечены на узкие доли. Генеративные побеги длиннее



Рис. 3. Голотип *Pulsatilla herbertii* (ALTB 1100073972).

прикорневых листьев. Цветоножки (часть генеративного побега выше обертки) прямые или слегка изогнутые. Околоцветник простой из 6 фиолетовых листочков, 15–20 мм дл. и 7–10 мм шир., узко-яйцевидные, с абаксиальной (внешней) стороны прижато-опушенные, с адаксиальной (внутренней) голые. Фертильные тычинки длиннее стерильных, пыльники желтые. Плод – многоорешек. Орешки шелковисто-опушенные с длинным белым пушистым носиком около 2 см длиной.

Каменистые степные склоны, скалы, сухие щебнистые участки вдоль рек.

От *P. astragalifolia* отличается желтым цветом пыльников и рассеченной мутовкой стеблевых листьев. От *P. tenuiloba* – непарнопериостыми прикорневыми листьями.

Распространение: Монголия (Монгольский Алтай).

Голотип: «Монголия, Кобдосский аймак, дол. р. Хонго-Гол в месте выхода ее из гор, 48°23' с. ш. 91°06' в. д., правый и левый берег, каменистые склоны и скалы. 22 V 2002. С. В. Смирнов, Д. А. Герман, С. А. Дьяченко, П. А. Косачев» (ALTB 1100073972, изо – ALTB 1100073942) (рис. 3).

***Pulsatilla neobungeana* Zaikov et Shmakov, sp. nov. – Прострел новый Бунге.**

Herbaceous taproot multi-headed perennial 7–15 cm tall. The entire plant is covered with white hairs. Basal leaves are 4–12 cm long, 3–6 cm wide, double-pinnately dissected, with well-defined petioles; terminal lobes narrow, 1–2 mm wide. The stem leaves (involucre) of the generative shoot are sessile, at the base they form a three-dissected whorl, the segments of which are dissected into linear lobes up to the middle, and often 2–3-toothed in the upper part. Generative shoots are longer than basal leaves. Pedicels (part of the generative shoot above the involucre) are straight or slightly curved. Perianth simple of 6 purple leaflets, 23–28 mm long and 6–10 mm wide, narrowly ovoid, pressed-pubescent on the abaxial side, glabrous on the adaxial side. Fertile stamens are longer than sterile ones, the anthers are yellow. The fruit is a multi-nut. The nuts are silky-pubescent with a long white fluffy nose.

The species differs from *P. astragalifolia* by yellow anthers, from *P. tenuiloba* by less dissected whorl of stem leaves, from *P. herbertii* – by double pinnately divided basal leaves.

Holotype: «Russia, Altai Republic, Kosh-Agach distr., SW part of Tchuyskaya steppe, left bank of Tarkhata, 49°47'N, 88°32'E, 1970 m a. s. l., grabel

slopes. 04 VI 2005. S. V. Smirnov, D. A. German, Chen Wenli, Zhang Shuren, Sa Ren. RSAE № 328» (ALTB 1100073926).

Paratype: «Altai Republic, Ongudaysky district, right bank of the Katun River at the mouth of the Chuya River, 50°24'N, 86°41'E, rocks. 05 V 1998. A. I. Shmakov, P. V. Golyakov, S. V. Smirnov» (ALTB 1100073980).

Травянистый стержнекорневой многоглавый многолетник 7–15 см выс. Растение целиком опушено белыми волосками. Прикорневые листья 4–12 см дл., 3–6 см шир., дваждыперисторассеченные, с хорошо выраженными черешками; конечные доли узкие 1–2 мм шир. Стеблевые листья (обертка) генеративного побега сидячие, в основании формируют трехрассеченную мутовку, сегменты которой до середины рассечены на линейные доли, в верхней части нередко 2–3-зубчатые. Генеративные побеги длиннее прикорневых листьев. Цветоножки (часть генеративного побега выше обертки) прямые или слегка изогнутые. Околоцветник простой из 6 фиолетовых листочков, 23–28 мм дл. и 6–10 мм шир., листочки узко-яйцевидные, с абаксиальной стороны прижато-опушенные, с адаксиальной – голые. Фертильные тычинки длиннее стерильных, пыльники желтые. Плод – многоорешек. Орешки шелковисто-опушенные с длинным белым пушистым носиком.

Распространение: Россия (Республика Алтай, Республика Хакасия, Республика Тыва), Монголия.

От *P. astragalifolia* отличается желтыми пыльниками, от *P. tenuiloba* – менее рассеченной мутовкой стеблевых листьев, от *P. herbertii* – дважды перисторассеченными прикорневыми листьями.

Голотип: «Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, ЮЗ часть Чуйской степи, левый берег р. Тархата у выхода ее из гор, 49°47' с. ш. 88°32' в. д., 1970 м, щебнистые склоны. 04 VI 2005. S. V. Smirnov, D. A. German, Chen Wenli, Zhang Shuren, Sa Ren. RSAE № 328» (ALTB 1100073926) (рис. 4).

Паратип: «Республика Алтай, Онгудайский р-н, правый берег р. Катунь у устья р. Чуя, 50°24' с. ш. 86°41' в. д., скалы. 05 V 1998. А. И. Шмаков, П. В. Голяков, С. В. Смирнов» (ALTB 1100073980).

Морфологические отличия исследуемых видов представлены в таблице 3 и на рисунке 5.

Изучение аутентичного гербарного материала *P. astragalifolia* показало его гетерогенность. Так, растения на выбранном голотипе



Рис. 4. Голотип *Pulsatilla neobungeana* (ALTB 1100073926).

(Borodina-Grabovskaya, 2000) находятся в стадии плодоношения, т. е. без цветков, а обертка более рассеченная. Голотип снабжен диаграммой препарированных частей, состоящей из листочков околоцветника, тычинок, прикорневых листьев. Эта диаграмма использовалась при описании вида. Части растений, представленные на ней, не принадлежат выбранному голотипу. Это обстоятельство и то, что Е. Г. Победимова в публикации не выделила гербарный лист со статусом «Turpus», дает нам основание считать, что данный образец не может рассматриваться в качестве голотипа.

В протологе Е. Г. Победимова цитирует ряд гербарных сборов второй половины XIX – первой трети XX вв. При изучении образцов гербария БИН РАН (LE) были обнаружены все аутентичные материалы. В качестве лектотипа мы предлагаем образец, в большей степени соответствующий первоописанию вида. Кроме того, его этикетка в протологе цитируется первой в самом начале. Данный образец связан с экспедицией Д. А. Клеменца в Турфан в 1898 г. В первой половине мая экспедиция отправилась из Санкт-Петербурга через Барнаул, Бийск, Кош-Агач в Кобдо (в настоящее время Ховд) (Oldenburg, 1917). Среди членов экспедиции была жена Клеменца – Елизавета Николаевна. Именно ей принадлежат сборы этого прострела. По всей видимости, гербарный материал был ею собран по пути из Кош-Агача в Кобдо, куда исследовательский отряд прибыл 15 июля. Согласно этикетке, местом сбора были горы между рекой Кобдо (р. Ховд) и р. Ухой (в настоящее время носит название р. Хавцал). В число синтипов были отобраны процитированные в протологе гербарные листы с экземплярами, у которых четко виден фиолетовый цвет пыльников.

Pulsatilla astragalifolia Pobed. 1935, Тр. Монг. комиссии 19: 50.

Лектотип (hoc loco): «Mongolia borealis, горы между р. Кобдо и р. Ухой, среди каменистой осыпи. 4 VII 1898. Legit E. Klementz, № 34д» (LE 01271241) (рис. 6).

Синтип: «Mongolia borealis, между Икыснуром и Туньюль-ауром, на берегу сухого русла реки, песчано-каменистая почва. 24 VII 1897. E. Klementz, № 112з» (LE 01271242); «Mongolia borealis, на берегу р. Толы, верстах в 12 от Урги, на склоне утеса, открытое место. 10 VI 1897. E. Klementz, № 26в» (LE 01271243); «Mongolia borealis. Circa lacus Ubsa, Kirghiz-nor ad fl. Schibe, in sinusibus ... calcareorum. 29 VII 1879. G. N. Po-

tanin» (LE 01271244); «Mongolia occidentalis, сев. склон Китайск. Алтая, р. Буянту. 08 VII 1903. G. E. Grum-Grjimalo» (LE 01271245).

Адаптированное описание вида согласно автору представлено ниже.

Pulsatilla astragalifolia Pobed. Травянистый многолетник 5–12 см выс. Главный корень деревянистый, толстый, бурый, формирующий вместе с основанием стеблей многоглавый каудекс. Цветоносы, цветоножки, прикорневые и стеблевые листья опушены шелковистыми прижатыми белыми волосками. Прикорневые листья 4–12 см дл., 8–12 см шир., непарноперистораздельные, с хорошо выраженными черешками; их доли широкие, с клиновидным основанием, иногда оттянутым в ложный черешочек, глубоко надрезаны на 2 неравные доли, из которых большая на своей вершине 2-3-зубчатая, меньшая – цельнокрайняя, короткая до 5 мм дл. и 2–3 мм шир. Стеблевые листья цветущего побега сидячие, трехраздельные; их доли трехзубчатые или цельнокрайние. Цветоносы (генеративные побеги) длиннее прикорневых листьев. Цветоножки прямые или слегка изогнутые. Околоцветник простой из 6 красновато-фиолетовых листочков. Его листочки около 12–15 мм дл. и 3–7 мм шир., узко-яйцевидные, с внешней стороны прижато-опушенные, внутри голые. Наружные стерильные тычинки короткие, 2–3 мм дл., пыльники недоразвитые. Фертильные тычинки удлинненные – 4–5 мм дл., пыльники сине-фиолетовые. Плод – многоорешек. Орешки шелковисто-опушенные с длинным белым пушистым носиком.

Вид растет по щебнистым и каменистым склонам, на скалах, по песчаным каменистым берегам сухих русел рек, по осыпям. Эндемик Монголии (Pobedimova, 1935).

Заключение

Исследование сложной группы прострелов серии *Bungeanae* позволило выявить целую серию хорошо отличимых межвидовых признаков. Основываясь на молекулярно-генетических и морфологических данных, необходимо признать, что объединение растений с желтыми и фиолетовыми пыльниками в вид *P. bungeana* является необоснованным. *Pulsatilla bungeana*, прежде всего, характеризуется фиолетовым цветом пыльников. *Pulsatilla bungeana* и *P. astragalifolia* являются, хотя и близкими, но все же самостоятельными видами.

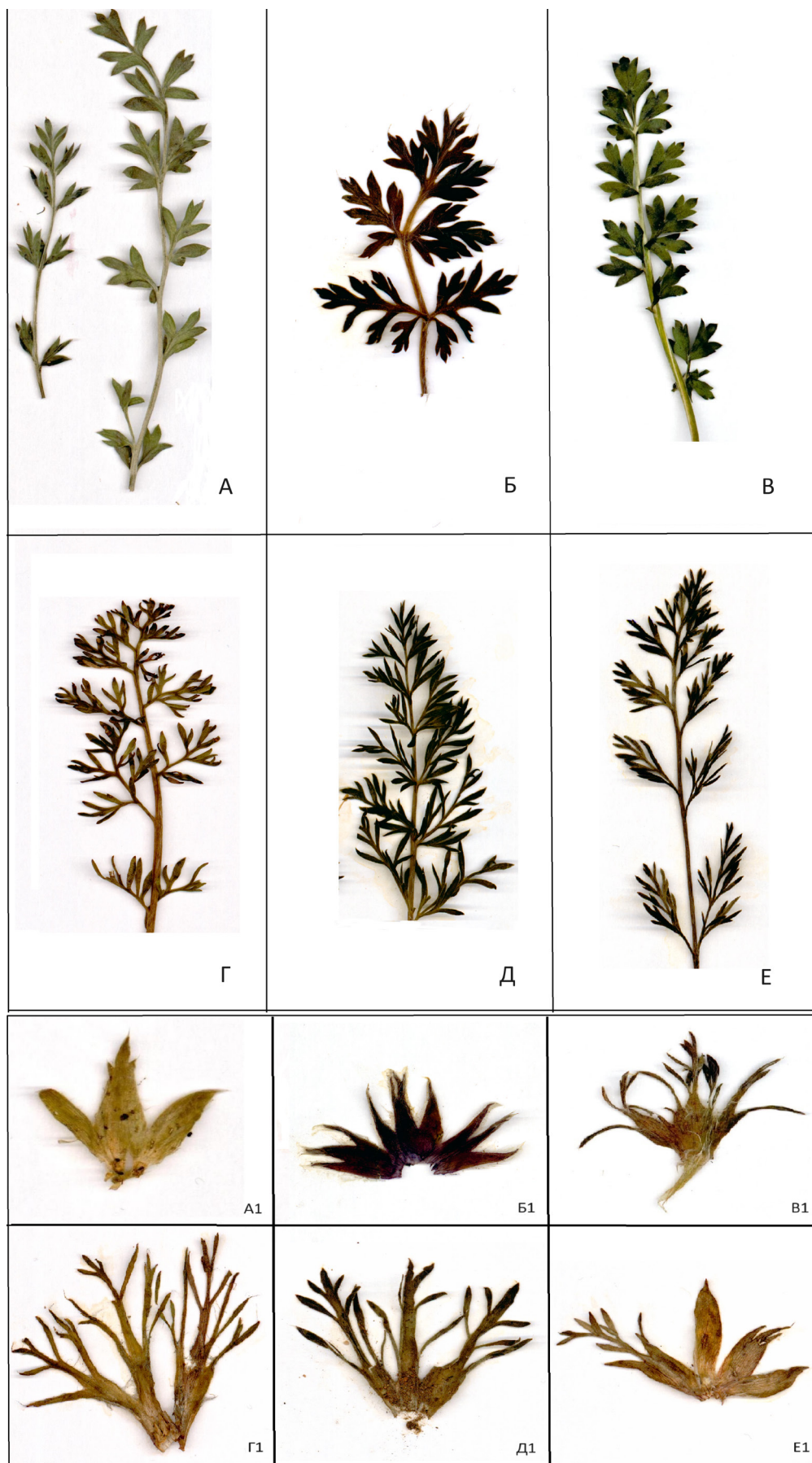


Рис. 5. Форма пластинки прикорневых листьев (А–Е) и оберток (А1–Е1) видов *Pulsatilla*: А, А1 – *P. astragalifolia*; Б, Б1 – *P. neobungeana*; В, В1 – *P. herbertii*; Г, Г1 – *P. sukaczewii*; Д, Д1 – *P. tenuiloba*; Е, Е1 – *P. bungeana*.



Рис. 6. Лектотип *Pulsatilla astragalifolia*.

Таблица 3

Признаки	<i>P. astragalifolia</i>	<i>P. bungeana</i>	<i>P. neobungeana</i>	<i>P. tenuiloba</i>	<i>P. sukaczewii</i>	<i>P. herbertii</i>
Прикорневые листья	Непарноперисторассеченные с широкими долями	Дваждыперисторассеченные с узкими линейными долями	Дваждыперисторассеченные с узкими линейными долями	Дваждыперисторассеченные с узкими линейными долями	Дваждыперисторассеченные с очень узкими линейными долями	Непарноперисторассеченные с широкими долями
Обертка	Трехрассеченная, каждый сегмент широкий, цельный или на вершине слабозубчатый	Трех-четырехрассеченная, каждый сегмент широкий, цельный или на вершине слабозубчатый	Трехрассеченная, каждый сегмент рассечен на линейные доли	Трехрассеченная, каждый сегмент снабжен перистыми долями	Трехрассеченная, каждый сегмент снабжен перистыми долями	Трехрассеченная, каждый сегмент до середины цельный, выше рассечен на узкие доли.
Цветки	Фиолетовые, доли околоцветника 12–15 мм дл. и 3–7 мм шир.	Фиолетовые, доли околоцветника 10–15 мм дл., 5–10 мм шир.	Фиолетовые, доли околоцветника 23–28 мм дл. и 6–10 мм шир.	Фиолетовые, доли околоцветника 20–30 мм дл., 6–10 см шир.	Бледно-желтые, снаружи с фиолетовым оттенком, доли околоцветника 14–20 мм дл., 6–12 мм шир.	Фиолетовые, доли околоцветника 15–20 мм дл., 7–10 мм шир.
Пыльники	Фиолетовые	Фиолетовые	Желтые	Желтые	Желтые	Желтые

Изучение второй пары близких видов: *P. sukaczewii* и *P. tenuiloba* – дало основание рассматривать их в качестве самостоятельных, имеющих надежные отличительные признаки цветка и дерновины. Кроме того, результаты молекулярно-генетического анализа показывают их обособленное положение.

Детальный анализ гербарного и полевого материала и первоописаний близких видов серии *Bungeanae* позволил провести лектотипификацию вида *P. astragalifolia*, а также выявить обособленные группы, которые предложено рассматривать в качестве самостоятельных видов: *P. neobungeana* и *P. herbertii*.

Благодарности. Исследования проведены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации: В. Ф. Зайков, А. А. Кечайкин, М. В. Скапцов, С. В. Смирнов, А. В. Анисимов, А. А. Баткин, Панкратов С. Ю., А. И. Шмаков (Алтайский государственный университет) – проект № FZMW-2023-0008; и при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ: В. И. Дорофеев (Ботанический институт им. В. Л. Комарова) – Соглашения с Минобрнауки РФ № 075-15-2021-1056 и № 075-02-2023-1415.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Akeroyd J. R.** 1993. *Pulsatilla* Miller. In: T. G. Tutin, N. A. Burges, A. O. Chater et al. (eds.). *Flora Europaea*. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press. Pp. 264–266.
- Bakin O. V.** 2005. About the genus *Pulsatilla* Mill. (Ranunculaceae) in the flora of Tatarstan. *Trudy Volzhsko-Kamskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika [Proceedings of Volzhsko-Kamsky National Nature Biosphere Reserve]* 6: 193–198. [In Russian] (**Бакин О. В.** О роде *Pulsatilla* Mill. (Ranunculaceae) во флоре Татарстана // Труды Волжско-Камского государственного природного заповедника, 2005. Т. 6. С. 193–198).
- Borodina-Grabovskaya A. E.** 2000. Fam. Ranunculaceae. In: V. I. Grubov (ed.). Catalogue of the type specimens of Central Asian vascular plants in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). St. Petersburg: Publishing house of St. Petersburg State University. Pp. 189–200. [In Russian] (**Бородина-Грабовская А. Е.** Сем. Ranunculaceae в «Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института имени В. Л. Комарова (LE)». Под ред. В. И. Грубова. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2000. С. 189–200).
- Darriba D., Taboada G., Doallo R., Posada D.** 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat. Methods* 9: 772.
- Edgar R. C.** 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 32(5):1792. DOI: 10.1093/nar/gkh340. PMID: 15034147; PMCID: PMC390337
- Elder D., Klein J., Antonelli A., Silvestro D.** 2020. raxmlGUI 2.0: A graphical interface and toolkit for phylogenetic analyses using RAxML. *Methods in Ecology and Evolution* 12(2): 373–377. DOI: 10.1111/2041-210X.13512
- Grey-Wilson C.** 2014. Pasque-Flowers. The genus *Pulsatilla*. Norfolk: “Barnwell Print”. 216 p.
- Grubov V. I.** 1982. *Opredelitel sosudistykh rasteniy Mongolii (s atlasom)* [Key to the vascular plants of Mongolia (with an atlas)]. Leningrad: “Nauka”. 441 pp. [In Russian] (**Грубов В. И.** Определитель сосудистых растений Монголии (с атласом). Л.: «Наука», 1982. 441 с.).
- Gubanov I. A.** 1996. *Konspekt flory Vneshney Mongolii (sosudistyye rasteniya)* [Conspectus of flora of Outer Mongolia (vascular plants)]. Moscow: “Valang”. 136 pp. [In Russian] (**Губанов И. А.** Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). Под ред. Р. В. Камелина. М.: «Валанг», 1996. 136 с.).
- Jinmiao Z., Lihua T., Meiwang C., Chengwei H.** 2022. Pharmacological activities and molecular mechanisms of *Pulsatilla* saponins. *Chinese Medicine* 17 (59): 1–12. DOI: 10.1186/s13020-022-00613-8
- Juzepczuk S.** 1937. Genus *Pulsatilla*. In: *Flora SSSR [Flora of the USSR]*. Vol. 7. Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR. Pp. 285–307. [In Russian] (**Юзепчук С.** Род *Pulsatilla* // Флора СССР. Т. 7. Л.: изд-во АН СССР, 1937. С. 285–307).
- Krvavych A., Reviakina N., Zhurakhivska L., Hubytska I., Konechna R.** 2021. *Pulsatilla alba*: Analytical review of spread, chemical composition, biological activity and medical application. *Scientific Journal “ScienceRise: Biological Science”* 4(29): 10–14. DOI: 10.15587/2519-8025.2021.249850
- Kutsev M. G., Uvarova O. V., Sinitsyna T. A.** 2014. Set of synthetic oligonucleotides for amplification and sequencing its1-5,8s-its2 of vascular plant. Russian patent № RU 258063 C1. Bul. № 25. [In Russian] (**Куцев М. Г., Уварова О. В., Синицына Т. А.** Набор синтетических олигонуклеотидов для амплификации и секвенирования ITS1-5,8s-ITS2 сосудистых растений // Патент № RU 258063 C1. Бюл. № 25).
- Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K.** 2018. MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution* 35(6): 1547–1549. DOI: 10.1093/molbev/msy096

- Ledebour C. F.** 1829. *Flora Altaica*. Tomus 1. Berolini. 464 pp.
- Li Q.-J., Wang X., Wang J.-R., Su N., Zhang L., Ma Y.-P., Chang Z.-Y., Zhao L., Potter D.** 2019. Efficient identification of *Pulsatilla* (Ranunculaceae) using DNA barcodes and micro-morphological characters. *Front. Plant Sci.* 10:1–12 e1196. DOI: 10.3389/fpls.2019.01196
- Liu H., Hu Y., Qi B., Yan C., Wang L., Zhang Y., Chen L.** 2022. Network pharmacology and molecular docking to elucidate the mechanism of *Pulsatilla* decoction in the treatment of colon cancer. *Front. Pharmacol.* 300: 1–16. DOI: 10.3389/fphar.2022.940508
- Oldenburg S.** 1917. Expedition of D. A. Clements to Turpan in 1898. In: *Izv. Vost.-Sibirsk. Otd. Imp. Russk. Geogr. Obshch.* Vol. 45. Irkutsk: tipografiya Irkutskogo tovarishchestva pechatnogo dela. Pp. 219–231. [In Russian] (**Ольденбург С.** Экспедиция Д. А. Клеменца в Турфан в 1898 году // Известия Восточно-Сибирского отдела Императорского Русского Географического общества. Т. 45. Иркутск: типография Иркутского тов-ва печатного дела, 1917. С. 219–231).
- Pobedimova E. G.** 1935. Vegetation of the central part of the Mongolian Altai. In: *Trudy Mongolskoy komissii [Proceedings of the Mongolian Academy of Sciences]*. No. 19. Moscow; Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR. 77 pp. [In Russian] (**Победимова Е. Г.** Растительность центральной части Монгольского Алтая // Труды Монгольской комиссии. № 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. 77 с.).
- Popov M. G.** 1955. Genus *Pulsatilla*. In: *Spisok rasteniy gerbariya flory SSSR, izdavayemogo Botanicheskim institutom im. V. L. Komarova Akademii Nauk SSSR [List of plants in the herbarium of the flora of the USSR]*. No. 3801–4000. Moscow; Leningrad: Publishers of Academy of Sciences of USSR. Pp. 12–16. [In Russian] (**Попов М. Г.** Род *Pulsatilla* // Список растений гербария флоры СССР, издаваемого Ботаническим институтом им В. Л. Комарова Академии Наук СССР. Вып. 3801–4000. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 12–16).
- Popov M. G., Bussik V. V.** 1966. *Conspectus florum litorum lacu Baical.* Moscow; Leningrad: Publishing house «Science». 215 pp. [In Russian] (**Попов М. Г., Бусик В. В.** Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л.: Изд-во «Наука», 1966. 215 с.).
- Rambaut A.** 2012. FigTree v.1. 4.0. Oxford: University of Oxford. URL: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>
- Ronquist F., John P.** 2003. Huelsenbeck. “MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models”. *Bioinformatics* 19(12): 1572–1574.
- Sramko G., Laczko L., Volkova P. A., Bateman R. M., Mlinarec J.** 2019. Evolutionary history of the Pasque-flowers (*Pulsatilla*, Ranunculaceae): Molecular phylogenetics, systematics and rDNA evolution. *Mol. Phylogenet. Evol.* 135: 45–61. DOI: 10.1016/j.ympev.2019.02.015
- Stepanov N. V.** 2014. Notes about some species of *Pulsatilla* L. (Ranunculaceae) from the Near-Yenisei Sayan Mountains. *Sist. Zametki Mater. Gerb. Krylova Tomsk. Gosud. Univ.* 109: 6–19. [In Russian] (**Степанов Н. В.** Заметки о некоторых видах *Pulsatilla* L. (Ranunculaceae) из приенисейских Саян // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 2014. Т. 109. С. 6–19).
- Swofford D. L.** 2000. PAUP*, phylogenetic analyses using parsimony (* and other methods), version 4.01b10. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. URL: <https://phylosolutions.com/paup-test/> (Accessed 26 January 2024).
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J.** 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol Biol.* 17:1105–1109. DOI:10.1007/bf00037152
- Turczaninow N. S.** 1842. *Flora Baicalensi-Dahurica*. Mosquae. 544 pp.
- Valuyskikh O. E., Teteryuk L. V., Pylina Y. I., Sushentsov O. E., Martynenko N. A., Shadrin D. M.** 2020. Phylogenetic relationships and status of taxa of *Pulsatilla uralensis* and *P. patens* s. str. (Ranunculaceae) in north-eastern European Russia. *PhytoKeys* 162: 113–130. DOI: 10.3897/phytokeys.162.53361