

Сообщения

ДИАГНОСТИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫЕ ПРИЗНАКИ *TROLLIUS ASIATICUS*
И *T. ALTAICUS* (RANUNCULACEAE) И ИХ ОЦЕНКА© 2019 г. Л. В. Буглова^{1,*}, О. С. Жирова¹¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
“Центральный Сибирский Ботанический сад СО РАН”
ул. Золотодолинская, 101, г. Новосибирск, 630090, Россия

*E-mail: astro11@rambler.ru

**E-mail: delectus.n-sk@mail.ru

Поступила в редакцию 17.07.2018 г.

После доработки 08.12.2018 г.

Принята к публикации 11.12.2018 г.

Выполнена ревизия признаков, используемых для разграничения *Trollius asiaticus* L. s. l. и *T. altaicus* С. А. Меу. Вариабельные признаки длины и формы носиков, а также размеров листовой пластинки не подходят для дифференциации этих видов. Предложен дополнительный признак: соотношение количества чашелистиков к количеству лепестков, его диагностическая значимость подтверждена статистически. Эволюционные преобразования *T. altaicus* направлены на уменьшение размеров и количества лепестков.

Ключевые слова: *Trollius asiaticus*, *T. altaicus*, интрогрессия, признаки, чашелистики, лепестки, стилодий, носик

DOI: 10.1134/S0006813619010046

В Западной Сибири произрастают 5 видов рода *Trollius*, из них 3 на территории Горного Алтая и Алтайского края: *T. asiaticus* L., *T. altaicus* С. А. Меу., *T. lilacinus* Bunge (Friesen, 1993). Все они отнесены к разным секциям: *Longipetala* Drosz., *Trollius* Drosz., *Acaulitrollius* Drosz.

Дифференциация эндемичного *T. lilacinus*, в отличие от других видов, произрастающих на территории Алтайской горной страны, не вызывает проблем.

Первая крупная работа по комплексной оценке диагностической значимости признаков у видов *Trollius* выполнена Н.В. Шипчинским (Shipchinskii, 1924). Он выделил наиболее стабильные признаки, однако отметил, что “... не в каждом случае признак является вполне характерным как таковой и принимать его приходится за неимением другого” (Shipchinskii, 1924: 60). Спустя полвека А. Doroszewska (1974) провела ревизию морфологических признаков видов *Trollius* с оценкой степени их варьирования. Она признала в составе рода 31 вид и описала 7 секций.

Весьма своеобразной является работа американского автора О. Pellmyr (1992). Он постулировал необходимость отказа от признаков, проявляющих гомоплазию. Автор вводит свой диагностический комплекс, по его утверждению, не варьирующий и не конвергентный: форма нектарников, наличие влагалищ у стеблевых листьев, наличие мембраны у стилодия, период цветения, форма цветов, наличие цветочного аромата, состояние чашелистиков после цветения, тип лепестков, отношение длины лепестков к длине тычинок. На этом основании он укрупняет виды и уменьшает их количество в роде.

Современная ревизия японских видов *Trollius* проводилась на основании природных наблюдений с добавлением экологических условий и признаков, которые не фиксируются на гербарном материале: открытость цветка, глубина и выраженность нектарной ямки, производство нектара, толщина лепестков – “somewhat fleshy” (Kadota, 2016). На основании обновленного диагностического комплекса описаны новая секция *Yezoinsulicola* Kadota включающая виды *Trollius soyaensis* Kadota и *T. teshioensis* Kadota, а также вид *T. rebunensis* Kadota, отнесенный в секцию *Insulaetrollius* Drosz.

Бореальный *T. asiaticus* s. l. распространен от островов Енисейской губы, включая плато Путорана и Обскую губу, до гор западной Монголии в меридиональном направлении; от Урала до западных регионов Колымы в широтном направлении (Krylov, 1931; Siplivinskii, 1972; Doroszevska, 1974). Ареал *T. altaicus* приурочен к Алтайской горной стране, включая Монгольский и Рудный Алтай (Friezen, 1993), где он распространен от горно-лесного до горно-тундрового пояса включительно.

Растения и того и другого вида произрастают в редколесьях, по лесным опушкам и берегам рек. В высокогорных тундрах они встречаются в наиболее увлажненных участках, где могут выступать основным компонентом тундровых лугов и около тающего снега (Malyshev, 1965; Revushkin, 1988).

На территории Алтайских гор в местах совместного произрастания видов происходит интрогрессия (Malyshev, 1965; Siplivinskii, 1972; Buglova, 2018; Buglova, Nuzhdina, 2018). Следует отметить, что гибридизация в местах пересечения ареалов весьма распространена и среди других представителей рода *Trollius* (Krylov, 1931; Shipchinskii, 1937; Malyshev, 1965; Doroszevska, 1974).

Мнения различных авторов о филогенетической близости изучаемых видов весьма различны. Н.В. Шипчинский (Shipchinskii, 1924) сообщал о морфологической близости *T. asiaticus* и *T. altaicus*, однако А. Doroszevska (1974) считала их достаточно далеко отстоящими друг от друга и даже поместила в разные секции. В основу ее деления на секции положен признак “длина лепестков”, а он существенно различается у обоих видов.

Цель данной работы – изучение изменчивости таксономически значимых морфологических признаков *T. asiaticus*, *T. altaicus* и их гибридов, оценка внутривидового и внутривидового полиморфизма в пределах Алтайской горной страны и сопредельных территорий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено на материале, собранном во время экспедиционных работ 2005–2017 гг. в Новосибирской, Томской, Кемеровской областях, Алтайском крае, Республиках Алтай, Тыва и Хакасия (табл. 1). Просмотрены материалы гербариев БИН РАН, НИТГУ, ЦСБС СО РАН (LE; NS; NSK; TK). Образцы для изучения морфологии плодolistиков получены из биоресурсной научной коллекции ЦСБС – USU № 440534.

Материал для изучения собран в 80 пунктах, из них популяционный учет показателей листовой пластинки выполнен в 44 пунктах сбора, признаков цветка – в 59 пунктах, наиболее информативные признаки представлены в табл. 1. Рандомная популяционная выборка составляла 13–20 экземпляров.

Видовая принадлежность ценопопуляции признавалась только при отсутствии внутривидовой изменчивости диагностических признаков. Ценопопуляции растений, имеющих промежуточные значения, например, бледнофиолетовую окраску столбиков, промежуточную длину лепестков и сочетание признаков, характеризующих разные виды, относили к гибридным (Buglova, 2018).

Ширину листовой пластинки учитывали как расстояние между максимально удаленными кончиками лопастей. Описание признаков плодов и пестиков выполнено по Л.И. Лотовой (Lotova, 2001). Учет окраски стилодиев проводился в баллах: 0 – светлая окраска, 1 – темная окраска.

Таблица 1. Значения основных диагностических признаков *Trollius* в юго-западных регионах Сибири и сопредельных территориях. **Table 1.** Values of *Trollius* main diagnostic characters in Siberia southwestern regions and adjacent territories

№	Местоположение, координаты, высота над ур. м. Location, coordinates, altitude, m	Фитоценоз	Диаметр листьев, см Leaf diameter, sm	Относительная длина лепестков, ранг Relative petal length, rank	Окраска носика, балл Beak color, ball	Длина носика, мм Beak length, mm	Количество чашелистиков (S), шт Number of sepals (S), pcs	Кол-во лепестков, (P), шт Number of petals (P), pcs
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Новосибирская обл., Искитимский р-н; 54.90° N; 83.13° E; h – 120 Novosibirsk reg., Iskitim distr.	Травяной березово-сосновый лес	—	5	0	1	12.23 ± 0.33	20.82 ± 0.77
2	Новосибирская обл., Искитимский р-н; 54.52° N; 83.63° E; h – 140 Novosibirsk reg., Iskitim distr.	Травяной березовый лес	12.44 ± 0.92	5	0	1	13.20 ± 0.71	20.21 ± 1.06
3	Новосибирская обл., Искитимский р-н, окр. Старососедово; 54.60° N; 83.91° E; h – 150 Novosibirsk reg., Iskitim distr. near Starosedovo	Лесной луг	18.33 ± 0.94	5	0	1	17.00 ± 1.36	28.00 ± 0.99
4	Новосибирская обл., Маслянинский р-н, берег р. Суенга; 54.43° N; 84.54 м E; h – 190 Novosibirsk reg., Maslyanino district, Suenga river bank	Травяной березово-сосновый лес	15.60 ± 0.41	5	0	1	16.11 ± 0.62	22.33 ± 1.35
5	Новосибирская обл., Сузунский р-н; 54.17° N; 82.27° E; h – 175 Novosibirsk reg., Suzun distr.	Травяной березовый лес	—	5	0	1	13.78 ± 0.54	19.89 ± 0.92
6	Кемеровская обл., п. Шерегеш; 52.94° N; 88.00° E; h – 600 Kemerovo reg., near Sheregesh	Лесной луг	11.01 ± 0.63	—	0	—	14.39 ± 0.37	17.68 ± 0.31
7	Алтайский край, г. Синюха; 51.24° N; 82.61° E; h – 1100 Altai Territory, Sinyukha Mt.	Лесной луг	11.38 ± 1.02	1	1	3	17.47 ± 0.49	8.73 ± 0.67
8	Хакасия, Араданский р-н, берег оз. Араданское; 52.65° N; 93.16° E; h – 1790 Khakassia, Aradan distr., Aradan lake shore	Каменистый альпийский луг	4.61 ± 0.37	—	0	—	—	—
9	Хакасия, Ермаковский р-н; 52.84° N; 93.33° E; h – 1420 Khakassia, Ermakovo distr.	Субальпийский луг	10.90 ± 0.54	3–4	0	3	11.00 ± 0.48	14.13 ± 1.11

Таблица 1. Продолжение

№	Местоположение, координаты, высота над ур. м. Location, coordinates, altitude, m	Фитоценоз	Диаметр листьев, см Leaf diameter, sm	Относительная длина лепестков, ранг Relative petal length, rank	Окраска носика, балл Beak color, ball	Длина носика, мм Beak length, mm	Количество чашелистиков (S), шт Number of sepals (S), pcs	Кол-во лепестков, (P), шт Number of petals (P), pcs
1	2	3	4	5	6	7	8	9
10	Тыва, хр. Обручева; 52.02° N; 95.53° E; h – 2320 Tyva, Obrucheva Mts.	Альпийский луг	6.36 ± 0.26	–	0	–	15.00 ± 0.33	14.5 ± 0.87
11	Тыва, Тоджинский р-н; 51.99° N; 95.57° E; h – 1840 Tyva, Todzhinsky distr.	Альпийский луг	6.71 ± 0.33	3–5	0	–	–	–
12	Тыва, Танну-Ола, берег р. Хорумнуг-Ой; 50.60° N; 91.50° E; h – 1800 Tyva, Tannu-Ola Mts., Horumnug-Oi river bank	Кедрово-лиственный редколесье	7.15 ± 0.45	–	0	–	17.38 ± 0.68	17.23 ± 0.90
13	Горный Алтай, Усть-Канский р-н, берег р. Ануй; 51.39° N; 84.68° E; h – 680 Altai Republic, Ust-Kan distr., Anuy river bank	Лесной луг	–	4	0	3	15.67 ± 0.91	20.83 ± 2.17
14	Горный Алтай, Усть-Канский р-н, берег р. Ануй; 51.12° N; 85.01° E; h – 1190 Altai Republic, Ust-Kan distr., Anuy river bank	Лесной луг	–	3–5	0 (1 у 10%)	3–4	14.89 ± 0.71	16.33 ± 0.72
15	Горный Алтай, Усть-Канский р-н, берег р. Имегень; 51.09° N; 85.03° E; h – 1405 Altai Republic, Ust-Kan distr. Imegen river bank	Закустаренный луг	6.50 ± 0.28	1–2	1	3–4	16.83 ± 0.87	7.67 ± 0.92
16	Горный Алтай, Усть-Канский р-н, пер. Кейский; 51.13° N; 84.76° E; h – 1300 Altai Republic, Ust-Kansky distr., Kaleysky pass	Лесной луг	5.04 ± 0.32	3–4	0	2–3	14.67 ± 0.79	15.33 ± 1.35
17	Горный Алтай, Усть-Канский р-н, п. Ябоганский; 50.52° N; 85.14° E; h – 1480 Altai Republic, Ust-Kan distr., Yabogansky pass	Травяной лиственный лес	7.22 ± 0.25	1–2 (3 у 5% раст.)	0–1	–	16.27 ± 0.59	9.55 ± 0.53

Таблица 1. Продолжение

№	Местоположение, координаты, высота над ур. м. Location, coordinates, altitude, m	Фитоценоз	Диаметр листьев, см Leaf diameter, sm	Относительная длина лепестков, ранг Relative petal length, rank	Окраска носика, балл Beak color, ball	Длина носика, мм Beak length, mm	Количество чашелистиков (S), шт Number of sepals (S), pcs	Кол-во лепестков, (P), шт Number of petals (P), pcs
1	2	3	4	5	6	7	8	9
18	Горный Алтай, Усть-Канский р-н, берег р. Угар; 50.83° N; 85.25° E; h – 1300 Altai Republic Ust-Kan distr., Ugar river bank	Остепененный закустаренный лесной луг	4.90 ± 0.17	2(3 у 1 экз.)	1	1	—	—
19	Горный Алтай, Усть-Канский р-н, окр. д. Владимировка; 51.04° N; 84.20° E; h – 790 Altai Republic Ust-Kan distr., near Vladimirovka	Высокотравный лесной луг	—	3–4	0	35	13.13 ± 0.51	18.63 ± 0.55
20	Горный Алтай, Усть-Канский р-н, окр. д. Мендур-Соккон; 50.79° N; 84.81° E; h – 1220 Altai Republic, Ust-Kan distr., Near Mendur-Sokkon	Лесной луг	—	4	0	3	16.73 ± 0.57	21.27 ± 1.11
21	Горный Алтай, Усть-Канский р-н, 50.40° N; 84.47° E; h – 1370 Altai Republic, Ust-Kan distr.	Разреженный пихтовый лес	8.1 ± 0.78	1	1(0.5 у 1 экз.)	3.5–4	—	—
22	Горный Алтай, Усть-Канский р-н; 51.44° N; 85.22° E; h – 1250 Altai Republic, Ust-Kan distr.	Закустаренный луг	—	5	0	4–5	15.08 ± 0.63	20.85 ± 0.59
23	Горный Алтай, Чемальский р-н, окр. д. Усть-Сема; 51.64° N; 85.76° E; h – 400 Altai Republic, Chermal distr., near Ust-Sema	Сосновый лес	—	4	0	2.5–5	14.88 ± 0.89	19.88 ± 1.16
24	Горный Алтай, Чемальский р-н, берег р. Куйба; 51.39° N; 86.17° E; h – 700 Altai Republic, Chermal distr., Kuiba river bank	Сосновый лес	11.92 ± 1.17	4–5	0	4	15.38 ± 0.81	20.54 ± 0.58
25	Горный Алтай, Онгудайский р-н; 51.05° N; 85.62° E; h – 1780 Altai Republic, Onguday distr.	Субальпийский луг	7.57 ± 0.41	2–4	0–1	1	16.73 ± 0.49	9.67 ± 0.87

Таблица 1. Продолжение

№	Местоположение, координаты, высота над ур. м. Location, coordinates, altitude, m	Фитоценоз	Диаметр листьев, см Leaf diameter, sm	Относительная длина лепестков, ранг Relative petal length, rank	Окраска носика, балл Beak color, ball	Длина носика, мм Beak length, mm	Количество чашелистиков (S), шт Number of sepals (S), pcs	Кол-во лепестков, (P), шт Number of petals (P), pcs
1	2	3	4	5	6	7	8	9
26	Горный Алтай, Онгудайский р-н, 51.02° N; 85.62° E; h – 1580 Altai Republic, Onguday distr.	Кедровое редколесье	6.24 ± 0.27	3–4	0 (1 – у 20%)	1–2	16.10 ± 0.92	17.40 ± 0.89
27	Горный Алтай, Онгудайский р-н, 50.62° N; 85.77° E; h – 1425 Altai Republic, Onguday distr.	Травяной лес	5.30 ± 0.31	–	0–1	–	14.67 ± 0.43	11.00 ± 0.54
28	Горный Алтай, Онгудайский р-н; 50.65° N; 85.79° E; h – 1400 Altai Republic, Onguday distr.	Лесной луг	7.39 ± 0.57	–	0–1	–	16.83 ± 0.86	11.33 ± 0.71
29	Горный Алтай, Онгудайский р-н, г. Талды-Куш; 50.66° N; 85.70° E; h – 1950, Altai Republic, Onguday distr., Tady-Kuch Mt.	Ерниковая тундра	5.77 ± 0.18	1	0	1.5–2	12.50 ± 1.27	6.25 ± 0.47
30	Горный Алтай, Улаганский р-н; 50.32° N; 87.74° E; h – 2280 Altai Republic, Ulagan distr.	Альпийский луг	–	2 (3 у 10%)	1	–	18.78 ± 0.66	7.44 ± 0.67
31	Горный Алтай, Улаганский р-н; 50.33° N; 87.73° E; h – 2480 Altai Republic, Ulagan distr.	Нивальная тундра	2.90 ± 0.15	2	1	–	20.64 ± 0.44	7.67 ± 0.53
32	Горный Алтай, Улаганский р-н; 50.33° N; 87.74° E; h – 2590 Altai Republic, Ulagan distr.	Каменистая нивальная тундра	2.90 ± 0.37	1	1	–	23.25 ± 0.93	6.75 ± 0.67
33	Горный Алтай, Улаганский р-н; 50.37° N; 87.63° E; h – 1760 Altai Republic, Ulagan distr.	Лесной луг	6.50 ± 0.36	2 (3 у 10%)	1 (0 у 10%)	1	14.36 ± 0.57	7.91 ± 0.39
34	Горный Алтай, Улаганский р-н, берег оз. Чейбеккель; 50.39° N; 87.62° E; h – 1810 Altai Republic, Ulagan distr., Cheybekkel lake shore	Ерниковая тундра	5.20 ± 0.34	2 (4 у 1 экз.)	1	1	14.67 ± 0.83	8.33 ± 1.62
35	Улаганский р-н, берег оз. Узункель; 50.49° N; 87.64° E; h – 2030 Altai Republic, Ulagansky distr. Uzunkel lake shore	Лишайниковая тундра	7.14 ± 0.32	2 (3 у 5%)	1	1	19.17 ± 0.66	9.83 ± 0.63

Таблица 1. Продолжение

№	Местоположение, координаты, высота над ур. м. Location, coordinates, altitude, m	Фитоценоз	Диаметр листьев, см Leaf diameter, sm	Относительная длина лепестков, ранг Relative petal length, rank	Окраска носика, балл Beak color, ball	Длина носика, мм Beak length, mm	Количество чашелистиков (S), шт Number of sepals (S), pcs	Кол-во лепестков, (P), шт Number of petals (P), pcs
1	2	3	4	5	6	7	8	9
36	Горный Алтай, Улаганский р-н, д. Балыкту-юль; 50.88° N; 88.20° E; h – 1500 Altai Republic, Ulagan distr., near Balyktuyul	Заболоченный лесной луг	—	2 (3 у 10%)	0–1	1	17.24 ± 0.54	17.14 ± 1.02
37	Горный Алтай, Улаганский р-н; 50.78° N; 88.18° E; h – 1380 Altai Republic, Ulagan distr.	Лесной луг	8.55 ± 0.53	3–4	0–1	2–3	—	—
38	Горный Алтай, Усть-Коксинский р-н, пер. Кырлыкский; 50.66° N; 84.98° E; h – 1465 Altai Republic, Ust-Koksa distr., Kyrylsky pass	Заболоченный луг	7.05 ± 0.46	1	1	1.5	18.00 ± 0.65	9.69 ± 0.66
39	Горный Алтай, Усть-Коксинский р-н; 50.60° N; 84.94° E; h – 1200 Altai Republic, Ust-Koksa distr.	Закустаренный луг	6.53 ± 0.46	1–3	0–1	1.5–2	15.67 ± 0.58	15.44 ± 1.15
40	Горный Алтай, Усть-Коксинский р-н, окр. д. Маральник 1; 50.09° N; 85.90° E; h – 1310 Altai Republic, Ust-Koksa distr., near Maralnik 1	Лесной луг	6.07 ± 0.72	5	0	3.5–4	15.8 ± 0.43	22.00 ± 1.03
41	Горный Алтай, Усть-Коксинский р-н, г. Красная; N 50.05° N; E 85.13° E; h – 1480 Altai Republic, Ust-Koksa distr., Krasnaya Mt.	Лесной луг	—	1	1	—	19.14 ± 0.57	7.71 ± 0.68
42	Горный Алтай, Усть-Коксинский р-н, г. Красная; 50.18° N; 85.27° E; h – 1460 Altai Republic, Ust-Koksa distr., Krasnaya Mt.	Субальпийский луг	9.09 ± 0.49	1	1	3–3.5	18.64 ± 0.61	7.50 ± 0.65
43	Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, берег р. Аралжан; 59.16° N; 88.08° E; h – 1710 Altai Republic, Kosh-Agach distr., Arajan river bank	Лесной луг	—	—	1	—	19.07 ± 0.57	16.73 ± 1.18

Таблица 1. Окончание

№	Местоположение, координаты, высота над ур. м. Location, coordinates, altitude, m	Фитоценоз	Диаметр листьев, см Leaf diameter, sm	Относительная длина лепестков, ранг Relative petal length, rank	Окраска носика, балл Beak color, ball	Длина носика, мм Beak length, mm	Количество чашелистиков (S), шт Number of sepals (S), pcs	Кол-во лепестков, (P), шт Number of petals (P), pcs
1	2	3	4	5	6	7	8	9
44	Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, р. Араджан; 50.14° N, 88.15° E; h – 2370 Altai Republic, Kosh-Agach distr., Arajan river bank	Ерниковая тундра	—	—	1	—	20.56 ± 0.69	8.94 ± 0.73
45	Кош-Агачский р-н, г. Малый Ак-Тру; 50.07° N; 87.77° E; h – 2240 Altai Republic, Kosh-Agach distr., Maly Aktru Mt.	Каменистая низовальная тундра	3.59 ± 0.29	1–3	1(0 у 1 экз.)	—	16.93 ± 0.42	7.79 ± 0.76
46	Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. д. Беяши; 49.67° N; 87.59° E; h – 1690 Altai Republic, Kosh-Agach distr., near Be-liashy	Лесной луг	—	1	1	—	18.90 ± 0.62	7.00 ± 0.49
47	Горный Алтай, Кош-Агачский р-н; 49.64° N; 87.83° E; h – 1790 Altai Republic, Kosh-Agach distr.	Субальпийский луг	6.20 ± 0.77	1	1	3	16.71 ± 0.86	9.86 ± 0.72
48	Горный Алтай, Кош-Агачский р-н; 49.67° N; 88.02° E; h – 2050 Altai Republic, Kosh-Agach distr.	Высокогорная тундра	4.35 ± 0.45	1	1	2.5	17.6 ± 0.38	7.87 ± 0.42
49	Горный Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева; 50.08° N; 89.42° E; h – 2450 Altai Republic Kosh-Agach distr., Chikhachev Mt.	Ерниковая тундра	4.17 ± 0.35	4–5	0	1.5	16.80 ± 0.48	19.75 ± 0.83

Для обработки результатов (табл. 1) учитывали длину лепестков относительно длины тычинок или чашелистиков (далее — относительная длина лепестков) в ранговых значениях согласно их определению в литературе (Shipchinskii, 1924; Krylov, 1931; Shipchinskii, 1937; Doroszewska, 1974; Friezen, 1993; Liangqian, Tamura, 2001):

1) лепестки короче тычинок;

2) лепестки равны тычинкам или длиннее, но не более, чем на длину пыльника (длина пыльника у изучаемых видов около 2.5 мм) (табл. 2);

Таблица 2. Длина стилодиев, пыльников и плодов в отдельных ценопопуляциях *Trollius asiaticus* и *T. altaicus*. **Table 2.** The length of styles, anthers and fruits in two cenopopulations: *Trollius T. asiaticus* and *T. altaicus*

Показатели Characters Виды, цено- популяция Species, cenopopula- tion	Растений в выбор- ке/повтор- ности Number of plants/repeti- tiveness	Длина стилодия в период цветения, мм Style length during flower- ing, mm		Длина носи- ка у зрелых плодов, мм Beak length of mature fruits, mm	Длина пыльника во время цветения, мм Anther length during flower- ing, mm	
		Начало Start	Окончание End		Начало Start	Окончание End
<i>T. altaicus</i> , № 7	25/3	1.35 ± 0.08	1.9 ± 0.11	2.98 ± 0.09	2.40 ± 0.12	2.91 ± 0.15
<i>T. asiaticus</i> , № 1	20/10	1.10 ± 0.02	1.2 ± 0.04	1.47 ± 0.05	3.80 ± 0.08	3.85 ± 0.11

3) лепестки длиннее тычинок более чем на длину пыльника, но короче чашелисти-
ков более чем на 5 мм;

4) лепестки короче чашелистиков, но не более чем на 5 мм;

5) лепестки равны чашелистикам.

Если цветков на растении несколько, учет проводили у верхушечного цветка.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Форма и размеры листовой пластинки. Данные характеристики включают следующие признаки: форма (очертание) листовой пластинки, степень рассеченности лопастей и ширину листовой пластинки. Форму листовой пластинки обычно отмечают при описании видов, но для дифференциации *T. asiaticus* и *T. altaicus* не используют. Рассеченность листовой пластинки для дифференциации изучаемых видов так же не используется, однако выступает как диагностический признак, чтобы отделить *T. altaicus* от *T. dschungaricus* (Liangqian, Tamura, 2001), *T. altissimus* от *T. europaeus* (Chrtek, Chrtkov, 1979).

На основании гербарных сборов и экспедиционных наблюдений выявлено, что в наиболее благоприятных регионах — гумидных с незначительной рекреационной нагрузкой (умеренный выпас скота) — увеличивается изменчивость всех параметров листовой пластинки. В холодных, засушливых для мезофитных видов высокогорьях листья более однотипные.

У *T. asiaticus* наблюдается высокая внутривидовая и внутривидовая изменчивость форм листовой пластинки (рис. 1, 2). Встречаются растения с пятиконечными, почковидными, ромбическими листьями. Выявлена незначительная тенденция к более рассеченным листовым пластинкам в республике Тыва по сравнению с Новосибирской областью, однако из-за высокого внутривидового полиморфизма признаки формы и рассеченности листьев, по нашему мнению, являются бесперспективными для дифференциации изучаемых видов. По нашим данным самые крупные по ширине листовые пластинки в Новосибирской области до 23 см, а самые мелкие — в высокогорьях Хакасии (3.8 см).

Размеры листьев *T. altaicus* варьируют от 2.5 см (южные склоны Северо-Чуйского хребта) до 12.5 см (низкогорья Катунских белков). Растения из высокогорных ценопопуляций №№ 29, 32, 34, 45 имеют более стабильную форму и ширину листовых пластинок. Однако внутривидовой полиморфизм довольно высок. Волнистость листовой пластинки проявляет сильное межпопуляционное варьирование и зависит от условий произрастания. Например, растения *T. altaicus* на низких для этого вида высотах 1300—1500 м обычно имеют крупные и волнистые листовые пластинки, но некоторые ценопопуляции (№ 18 под Ябоганским перевалом), имеют плоские листья, что является реакцией на предельно сухие для этого вида условия произрастания. Самые крупные волнистые листья с повышенной внутривидовой изменчивостью размеров

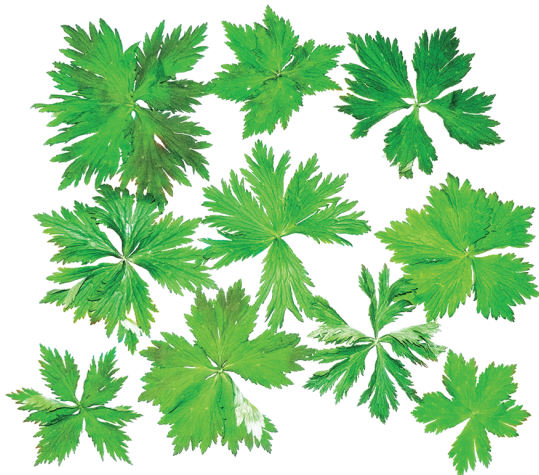


Рис. 1. Формы листовой пластинки в популяции № 2. Масштабная линейка: 1 см.

Fig. 1. Leaf blade shapes in population № 2. Scale bar: 1 cm.

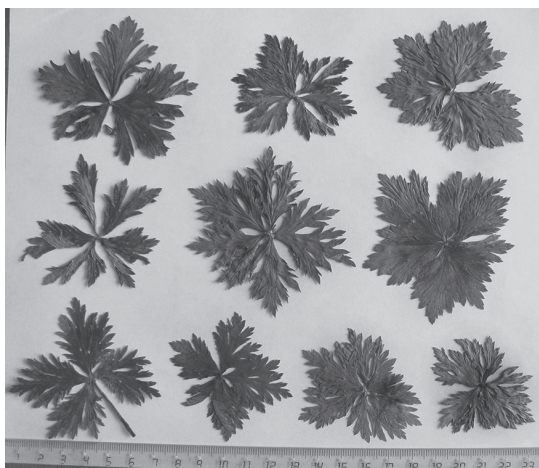


Рис. 2. Формы листовой пластинки в популяции № 10. Масштабная линейка: 1 см.

Fig. 2. Leaf blade shapes in population № 10. Scale bar: 1 cm.

найлены у растений на увлажненных горных лугах с умеренным выпасом. В высокогорных тундрах листовые пластинки мельчают и становятся плоскими.

Таким образом, у обоих видов проявляется схожая тенденция к уменьшению размеров листовой пластинки при изменении гидротермического режима к более сухому и холодному. Признаки листа проявили сильнейшую внутривидовую, а у *T. asiaticus* и внутрипопуляционную вариабельность, перекрывающую межвидовую.

Форма чашелистиков. Форма, размеры и количество чашелистиков определяют размеры и внешний вид цветка. Видовые закономерности по форме чашелистиков были выявлены для некоторых видов *Trollius*, однако для дифференциации *T. altaicus* и *T. asiaticus* такой признак не используется.

Окраска чашелистиков. Признак весьма стабилен в пределах ценопопуляций. К его недостаткам относится изменение окраски цветков при сушке, изучение на гербарном

материале практически невозможно. О. Pellmуг (1992) относит окраску цветка к важным диагностическим признакам.

В литературе для чашелистиков *T. asiaticus* указана оранжевая или красно-оранжевая окраска всеми исследователями, что совпадает и с нашими данными. Единичные экземпляры с желтой окраской скорее имеют природу близкую к альбинизму. Красно-бурый цвет нижней стороны внешнего ряда чашелистиков встречается у отдельных особей этих двух видов.

Чашелистики *T. altaicus* описаны как оранжевые или желто-оранжевые. Полевые наблюдения показали, что окраска цветков меняется во время цветения от желтой в начале до оранжевой в конце цветения, а также можно встретить растения с оранжевыми внешними чашелистиками и желтыми к центру цветка. Последние составляют основу ценопопуляций №№ 21, 38, 41–48. Ценопопуляции растений с оранжевыми цветками распространены севернее и восточнее: №№ 7, 15, 17, 18, 27–37. Уникальной является ценопопуляция Семинского перевала (№ 25), где, кроме желто-оранжевых и оранжевых цветов, устойчиво выщепляются чисто желтые экземпляры.

Хотя окраска чашелистиков и имеет незначительные отличия у изучаемых видов, однако разница полностью пропадает при высушивании, такой признак можно использовать для выявления гибридных популяций в природе.

Форма и длина лепестков (нектарников). По мнению всех монографов рода, длина лепестков и форма их верхней части являются важнейшими диагностическими признаками. Большой вклад в изучение показателей лепестков внесла А. Doroszevska (1974). Она описала все типы изменчивости, подробно рассматривала варианты ширины лепестков с указанием мест, откуда взяты образцы. Признак длины лепестков относительно длины чашелистиков, который активно используется в русскоязычных определителях, А. Doroszevska не рассматривает. В ее монографии длина лепестков для вида приведена только относительно длины тычинок. Она указывает для *T. altaicus* пределы варьирования ширины лепестков 1.0–2.3 мм, а длины 6–11 мм. Для тычинок указана длина 8–14 мм, однако здесь имеется неточность: по такому описанию длина лепестков не должна превышать длины тычинок, но по рисунку на стр. 90 растения с лепестками длиннее тычинок на длину пыльника включены в состав вида. О. Pellmуг (1992) оставил диагностическую значимость только для соотношения длины лепестков и тычинок для всех видов рода.

По нашим данным у *T. asiaticus* s. l. форма лепестков варьирует от широкозакругленных на верхушке до узколинейных с острым кончиком, за исключением №№ 9, 14, 16–19, 25, 26, 34, 35. Здесь произрастают растения с узколинейными лепестками и закругленным кончиком. Наши исследования выявили у *T. asiaticus* еще одну форму вершины лепестков, не указанную в работе А. Doroszevska (1974): расширенно-заостренную в ценопопуляции № 11 (рис. 3). Относительная длина лепестков у растений со светлыми стилодиями варьирует в пределах 3–5 ранга (от чуть длиннее тычинок до равных чашелистикам). Однако, поскольку в изученных ценопопуляциях 3-й ранг встречается у растений, как с темноокрашенными, так и светлоокрашенными стилодиями, мы считаем, что он характеризует гибридные экземпляры. У растений, однозначно определяемых как *T. asiaticus*, относительная длина лепестков варьирует от чуть короче чашелистиков до равных чашелистикам (4–5 ранг). Внутрипопуляционная изменчивость относительной длины лепестков отсутствует в большинстве ценопопуляций высокогорных субальпийских, альпийских поясов и частично (от Центральной части Новосибирской области до Томской включительно) в лесостепном поясе, на равнинах. Однако в предгорных районах проявляется выраженный внутрипопуляционный полиморфизм по длине и ширине лепестков в №№ 5, 6, 13, 14, 16, 19, 20, 23, 24. В Хакасии (№ 9) изменчивость кончиков лепестков возрастает: встречаются растения с широкими округлыми и узколинейными лепестками, а в Тыве (№ 11) обнаружена уникальная ценопопуляция с исключительной вариабельностью форм лепестков: от 15 до 25 мм длиной и от 2 до 5 мм длиной с округлыми или острыми кончиками (рис. 3).



Рис. 3. Внутрипопуляционная изменчивость формы и длины лепестков в популяции № 11. Масштабная линейка: 1 см.

Fig. 3. Variation of the petal shape and length within population № 11. Scale bar: 1 cm.

У *T. altaicus* в пределах Горного Алтая и Алтайского края лепестки узкие по всей длине с округлым кончиком и короче тычинок или незначительно расширенные, но тогда с острым кончиком. Растения с лепестками короче тычинок и расширенным кончиком, описанные А. Doroszevska (1974), на Алтае нами не обнаружены. Длина лепестков у этого вида равна тычинкам или короче, если длиннее, то не более чем на 2.5 мм (1–2 ранг).

Таким образом, подтверждается диагностическая значимость соотношения длины лепестков к тычинкам для *T. altaicus* (1–2 ранг) и соотношения длины лепестков к чашелистикам для *T. asiaticus* (4–5 ранг). Ранг 3 в числе прочих признаков характеризует гибридные популяции.

Длина тычинок и пыльников. Длина тычинок до вылета пыльцы составляет 4–5.5 мм и увеличивается до 8–11 мм ко времени вылета пыльцы. Расчет размеров пыльников проводился только в 1 ценопопуляции каждого вида (табл. 2). Зрелые (желтоватые) пыльники у *T. asiaticus* около 3 мм, почти не меняются во время цветения (рис. 4). У *T. altaicus* размеры пыльника меняются — около 2.4 мм в начале и около 2.9 мм в конце цветения (рис. 5). Длина тычинок не является диагностической характеристикой для обоих видов. Если возникает необходимость перевести относительные значения в метрические, то выражение: “длина лепестков превышает длину тычинок на длину пыльника” означает прибавку около 2.5–3 мм.

Признаки пестика и плода. У купальниц примитивный апокарпный гинецей с многочисленными плодолистиками. Низбегающее рыльце располагается на вытянутом стилодии (рис. 5–6). Верхняя часть стилодия может незначительно (доли мм) расширяться в период цветения. Переход фертильной части пестика (завязи) в стерильную (стилодий) плавный в начале цветения. Верхние 1–2 семязпочки иногда недоразвиты и не образуют зародышевый мешок. К концу цветения стилодий более резко обособляется от завязи, по мере созревания семян одревесневает и у всех представителей рода называется носиком (рис. 4).

Темная окраска стилодия, по мнению всех авторов, является важнейшим диагностическим признаком для дифференциации *T. altaicus* от других видов рода (Doroszevska, 1974). Этот признак стабилен в большинстве ценопопуляций, за исключением гибридогенных №№ 14, 17, 25–28, 33, 36, 37, 39.

Для *T. asiaticus* в литературе указаны очень короткие носики 0.5–1 мм (Shipchinskii, 1937; Friezen, 1993). Наши исследования показали, что длина носика слабо варьирует в



Рис. 4. Внутрипопуляционная изменчивость длины и формы носиков в популяции № 14. Масштабная линейка: 1 см.

Fig. 4. Variation of the persistent style length and shape within population № 14. Scale bar: 1 cm.



Рис. 5. Изменение органов цветка в период цветения у *T. asiaticus* в популяции № 1. Масштабная линейка: 1 мм.

Fig. 5. Modification of flower organs during flowering in *T. asiaticus* population № 1. Scale bar: 1 mm.

пределах ценопопуляций *T. asiaticus*, за исключением №№ 14–16, 19, 23, где значения признака составляют 2–5 мм. Только в равнинных ценопопуляциях Новосибирской, Томской областей длина носика стабильна – около 1 мм (табл. 1).

По мере развития со стилидием происходят существенные морфологические изменения, которые могут выражаться в изменении длины и угла наклона к оси листовки. За время цветения и последующего созревания семян длина стилидия у растений *T. asiaticus*, для которых характерен короткий носик, почти не увеличивается (табл. 2). Угол наклона стилидия в ценопопуляции с таким признаком (№ 1) переходит от слегка изогнутого внутрь до резко отогнутого наружу (рис. 5). Граница между завязью и стилидием к концу цветения резко обозначается. При плодах носик всегда прямой. Обнаружена единственная ценопопуляция (№ 49), однозначно принадлежащая к *T. asiaticus* (светлоокрашенные стилидии, длинные лепестки), со стилидиями, загну-



Рис. 6. Изменение органов цветка в период цветения у *T. altaicus* в популяции № 7. I — начало цветения, II — середина цветения, III — окончание цветения. Масштабная линейка: 1 мм.

Fig. 6. Modification of flower organs during flowering in *T. altaicus* population № 7. I — the beginning of flowering, II — the middle of flowering, III — the end of flowering. Scale bar: 1 mm.

тыми внутрь. Для растений с длинным носиком характерно увеличение длины стилодия во время цветения и созревания семян. Длина носика в пределах вида *T. asiaticus* со всеми его морфологическими формами колеблется от 1 до 5 мм (табл. 1).

По литературным источникам длина носика *T. altaicus* около 3 мм (Shipchinsky, 1937; Friezen, 1993). Искривленная форма носика используется как диагностический признак вида (Krylov, 1931; Siplivinsky, 1972; Friezen, 1993). Наши исследования показали, что длина стилодия стабильна в пределах ценопопуляций, но в пределах вида колеблется от 1 до 4 мм. Граница между завязью и стилодием обозначается четче, чем у *T. asiaticus* даже в начале цветения (рис. 5, 6). Кривизна стилодия заметно меняется в течение цветения: к моменту плодоношения носик распрямляется. Хотя, действительно, в середине цветения (на 2–4 день) кончик стилодия у всех исследованных особей этого вида, за исключением совсем короткостилодиевых, загнут внутрь. Наиболее вероятно, что растения с короткими стилодиями, но остальными признаками, характеризующими их как *T. altaicus*, могли появиться в результате естественных возвратно-гибридных скрещиваний, т.е. от переопыления форм из гибридной полосы и б.м. чистых (имеющих весь комплекс диагностических признаков) экземпляров *T. altaicus*.

Таким образом, длину носиков нельзя считать признаком, дифференцирующим изучаемые виды. Скорее всего, он будет полезен для выделения внутривидовых форм. В Улаганском районе Республики Алтай встречаются ценопопуляции со средней длиной носика у *T. altaicus* около 1 мм, а у *T. asiaticus* — 3 мм, что не совпадает с характеристиками видов (Friezen, 1993 и др.).

Количество лепестков и чашелистиков. В литературе для обоих видов указано 5–20 (Krylov, 1931; Shipchinskii, 1937) или 10–20 чашелистиков (Siplivinskii, 1972; Friezen, 1993). Только L. Liangqian и M. Tamura (2001) указывают разное количество чашелистиков: 10–15(20) для *T. asiaticus* и 15–18(10) для *T. altaicus*. Информация о количестве лепестков для *T. altaicus* и *T. asiaticus* в литературе отсутствует.

Чтобы выявить значения S/P, характеризующие каждый вид, мы удалили из расчетов явно гибридные популяции: №№ 14, 16, 17, 25–28, 34, 36.

Итак, к *T. asiaticus* в его широкой интерпретации мы отнесли ценопопуляции, состоящие из растений с лепестками, равными или чуть короче чашелистиков (4–5 ранг), расширенными на кончике, со стилодиями стабильно светлой окраски и носиками 1–5 мм длиной (табл. 1). К *T. altaicus* следует относить растения с интенсивно

Таблица 3. Количество лепестков и чашелистиков у *Trollius altaicus* и *T. asiaticus*. **Table 3.** The number of petals and sepals at the *T. altaicus* and *T. asiaticus*

Показатели Characters Виды Species	Кол-во, n	Количество чашелистиков (S), шт. Sepals number (S), pcs			Количество лепестков (P), шт. Petals number (P), pcs			S/P
		Среднее average	макс. max.	мин. min.	среднее	макс. max.	мин. min.	
<i>T. altaicus</i>	293	18.45 ± 0.19	29	9	8.92 ± 0.20	24	3	2.07 ± 0.73
<i>T. asiaticus</i>	283	14.62 ± 0.16	23	8	20.96 ± 0.26	34	11	0.70 ± 0.62

темноокрашенными стилодиями, лепестками короче или равными, или чуть длиннее (не более чем на 2.5 мм) тычинок, но с длиной носиков 2–5 мм.

У *T. asiaticus* среднее количество чашелистиков (S) 14–15, а лепестков (P) около 21; у *T. altaicus* 18–19 и около 9 соответственно (табл. 3).

Несмотря на высокую вариабельность значений количества лепестков и чашелистиков, относительное значение S/P весьма стабильно: меньше единицы для *T. asiaticus* и в 2 раза больше единицы для *T. altaicus* (табл. 1, 3). Ценопопуляции, где отношение средних значений S/P близко или чуть больше единицы являются гибридными (за исключением регионов произрастания *T. dschungaricus* Regel).

Мы предлагаем считать отношение средних значений S/P в ценопопуляции дополнительным надежным диагностическим признаком для дифференциации видов *T. asiaticus* и *T. altaicus*. Однако, в связи с высокой вариабельностью абсолютных значений, он слабо подходит для индивидуального анализа: в ценопопуляциях с естественной спонтанной гибридизацией регулярно выплывает незначительная доля особей с промежуточными значениями показателей.

Таким образом, виды *T. altaicus* и *T. asiaticus*, несмотря на географическую близость, имеют противоположно направленную эволюцию симметрии долей околоцветника. При этом количество чашелистиков различается незначительно, а эволюционным преобразованиям подвергается количество лепестков в сторону их редукции у *T. altaicus*. Отношение количества чашелистиков к количеству лепестков является диагностически значимым для дифференциации видов *T. altaicus* и *T. asiaticus*, однако для точной оценки желательно проводить измерение не менее 10 экземпляров. Кроме того, учет распределения признаков в пределах популяции позволяет, до некоторой степени, определить ее гибридное состояние. Соотношение длины лепестков к длине чашелистиков можно рассчитать и при работе с гербарными материалами.

Большая часть растений центральной части Алтайского края и Горного Алтая западнее Чулышмана, определяемых по комплексу признаков как *T. asiaticus*, имеют варьирующую не типичную длину носиков 2–5 мм и узкие лепестки. Они нуждаются в таксономическом переосмыслении — или выделении в отдельный внутривидовой таксон, или расширении признаков вида. В.В. Ревердатто, описывая *T. asiaticus* var. *orientalis*, указал для данной разновидности узкие лепестки, но не указал длину носиков (Reverdatto, 1943). Возможно, изученные объекты с длинными носиками и узкими лепестками являются искомой разновидностью.

Наличие мелких, не обособившихся форм с малыми отклонениями от типа свидетельствует о микроэволюционных процессах у обоих видов. В пределах *T. asiaticus* происходит формообразование в высокогорных регионах. Эволюционная тенденция *T. altaicus* направлена на уменьшение количества лепестков, что обусловлено переходом к привлечению насекомых темноокрашенными стилодиями: длинные лепестки не только не нужны в качестве цветковых аттрактантов, но даже служат помехой, так как закрывают стилодии. В результате большей привлекательностью стали обладать растения с незаметными мелкими лепестками, с малым их количеством и с макси-

мальной контрастностью между окраской чашелистиков и стилодиев. В связи с чем, мы предполагаем, что *T. altaicus* происходит от *T. asiaticus* в процессе мутационного приобретения темной окраски стилодиев, редукции лепестков, сдвигом оранжевой окраски внутренних чашелистиков к желтому спектру.

БЛАГОДАРНОСТИ

С 2005 по 2014 гг. исследования были поддержаны экспедиционными грантами Сибирского Отделения РАН. В 2013–2016 гг. исследование выполнялось по государственному проекту VI.52.1.7. “Изучение адаптивного потенциала полезных растений *ex situ*: биоморфология, онтоморфогенез, репродуктивная биология”, ИСГЗ ФАНО № 0312-2014-0007. С 2017 г. по настоящее время по проекту VI.52.1.3 “Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях” № АААА-А17-117012610053-9.

Мы глубоко признательны коллегам, которые помогали собирать материал для исследования: О.Ю. Васильевой, И.А. Горбуновой, Е.В. Жмудь, Д.А. Саковичу, И.В. Хан, а так же Е.Ю. Блиндер, Н.И. Макуниной за ценные рекомендации по мере написания статьи, А.С. Шеболтасовой за помощь в статистической обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Buglova] Буглова Л.В. 2018. Естественные гибриды *Trollius asiaticus* × *T. altaicus*: признаки и распространение. — В сб.: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Барнаул. С. 180–183.
- [Buglova, Nuzhdina] Буглова Л.В., Нужи́дина Н.С. 2018. Изучение генетического разнообразия представителей рода *Trollius* (*Ranunculaceae*) с помощью ISSR-маркеров. — Растительный мир Азиатской России. 2 (30): 66–75. (66–75). DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2018-2
- Chrtek J., Chrtkov A. A. 1979. Taxonomische Bemerkungen zur Art *Trollius europaeus* L. in der Tschechoslowakei. — Preslia. 51: 97–106.
- Doroszevska A. 1974. The genus *Trollius* L. A taxonomical study. — Monogr. bot. 41: 1–184.
- [Friesen] Фризен Н.В. 1993. *Trollius* L. — жарок, или купальница. — В кн.: Флора Сибири. Т. 6. Новосибирск. С. 103–108.
- Kadota Y. 2016. A Revision of the Genus *Trollius* (*Ranunculaceae*) in Japan. — J. Jpn. Bot. 91 (Suppl.): 178–200.
- [Krylov] Крылов П.Н. 1931. *Trollius* L. — В кн.: Флора Западной Сибири. Т. 5. Томск. С. 1120–1124.
- Liangqian L., Tamura M. 2001. *Trollius*. — In: Flora of China. V. 6. Beijing. P. 137–142.
- [Lotova] Лотова Л.И. 2001. Анатомия и морфология высших растений. М. 526 с.
- [Malyshev] Малышев Л.И. 1965. Высокогорная флора Восточного Саяна. Обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. М.—Л. 368 с.
- Pellmyr O. 1992. The phylogeny of a mutualism: evolution and coadaptation between *Trollius* and its seed-parasitic pollinators. — Biol. J. Linn. Soc. 47: 337–365. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00674.x>
- [Reverdatto] Ревердатто В.В. 1943. Заметки о *Trollius* L. из Красноярского края — Сист. зам. по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского гос. ун-та. 1: 1–2.
- [Revushkin] Ревушкин А.С. 1988. Высокогорная флора Алтая. Томск. 320 с.
- [Siplivinskii] Сипливинский В.Н. 1972. Род *Trollius* L. на севере и востоке Азии. — Новости сист. высш. раст. 9: 163–182.
- [Shipchinskii] Шипчинский Н.В. 1924. О географическом распространении видов рода *Trollius* и о генетической их связи. — Изв. ГБС РСФСР. 23: 55–74.
- [Shipchinskii] Шипчинский Н.В. 1937. Купальница — *Trollius* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 7. М.—Л. С. 42–53.

VARIABILITY OF DIAGNOSTIC CHARACTERS OF *TROLLIUS ASIATICUS* AND *T. ALTAICUS* (RANUNCULACEAE) AND THEIR EVALUATION

L. V. Buglova^{a,*} and O. S. Zhirova^{a,**}

^a FSIS “Central Siberian botanical garden SB RAS”
Zolotodolonskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia

*E-mail: astro11@rambler.ru

**E-mail: delectus.n-sk@mail.ru

A revision of taxonomic characters used to differentiate species *Trollius asiaticus* L. s. l. and *T. altaicus* C. A. Mey. was accomplished. The length and shape of persistent style are not suitable for differentiating the species under study due to their variability. In the paper, the number of sepals / the number of petals ratio is proposed as an additional diagnostic character, its significance being confirmed statistically. The evolution of *T. altaicus* follows towards reduction of the size and the number of petals.

Keywords: *Trollius asiaticus*, *T. altaicus*, Altai, introgression, characters, sepals, petals, style, beak (persistent style)

ACKNOWLEDGEMENTS

In 2005–2014, the research was supported by expedition grants from the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences. In 2013–2016, the research was carried out according to the state project VI.52.1.7. “Study of the adaptive potential of useful plants ex situ: biomorphology, ontomorphogenesis, reproductive biology”, № 0312-2014-0007. From 2017 to the present days, it is included in the project VI.52.1.3. “Identification of plant adaptation to contrasting habitat conditions at population and organism levels”, № AAAA-A17-117012610053-9.

We are deeply grateful to the collectors of the research material: O.Yu. Vasilyeva, I.A. Gorbunova, E.V. Zhmud, D.A. Sakovich, I.V. Khan, as well as to E.Yu. Blinder for valuable recommendations, A.S. Sheboltasova for help in the statistical processing.

REFERENCES

- Buglova L.V. 2018. Natural hybrids *Trollius asiaticus* x *T. altaicus*: the characteristics and distribution. — In: Problems of Botany of South Siberia and Mongolia. Barnaul. P. 180–183 (In Russ.).
- Buglova L.V., Nuzhdina N.S. 2018. Evaluation of ISSR analysis for studying of the genus *Trollius* (Ranunculaceae) diversity. — Rastitel'nyi Mir Aziatskoi Rossii (Plant Life of Asian Russia) 2 (30): 66–75 (In Russ.). DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2018-2 (66-75)
- Chrtok J., Chrtkov A.A. 1979. Taxonomische Bemerkungen zur Art *Trollius europaeus* L. in der Tschechoslowakei. — Preslia. 51: 97–106 (In Germ.).
- Doroszewska A. 1974. The genus *Trollius* L. A taxonomical study. — Monogr. bot. 41: 1–184.
- Friezen N.V. 1993. *Trollius* L. — globeflower. — In: Flora of Siberia. T. 6. Novosibirsk. P. 103–108 (In Russ.).
- Kadota Y. 2016. A Revision of the Genus *Trollius* (Ranunculaceae) in Japan. — J. Jpn. Bot. 91 (Suppl.): 178–200.
- Krylov P.N. 1931. *Trollius* L. — In: Flora Sibiriae occidentalis. Tomsk. T. 5. P. 1120–1124 (In Russ.).
- Liangqian L., Tamura M. 2001. *Trollius*. — In: Flora of China. V. 6. Beijing. P. 137–142.
- Lotova L.I. 2001. Anatomy and morphology of vascular plants. M. 526 p. (In Russ.).
- Malyshev L.I. 1965. Flora alpina montium Sajanensium orientalis. Moscow; Leningrad. 368 p. (In Russ.).
- Pellmyr O. 1992. The phylogeny of a mutualism: evolution and coadaptation between *Trollius* and its seed-parasitic pollinators. — Biol. J. Linn. Soc. 47: 337–365. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00674.x>
- Reverdatto V.V. 1943. Zametki o *Trollius* L. iz Krasnoyarskogo kraja. Sistematicheskie zametki po materialam gerbariya P.N. Krylova TGU. (1): 1–2 (In Russ.).
- Revushkin A.S. 1988. Visokogornaya flora Altaya. Tomsk. 320 p. (In Russ.).
- Siplivinskii V.N. 1972. Genus *Trollius* L. in the north and East Asia. — Nov. Sist. Vissh. Rast. 9: 163–182 (In Russ.).
- Shipchinskii N.V. 1924. Ueber die geographische Verreitung und den genetische Zusammenhang der Arten der Gattung *Trollius*. — Izv. Glav. Bot. Sada. 23: 55–74 (In Russ.).
- Shipchinskii N.V. 1937. Kupalnitsa — *Trollius* L. — In: Flora of the USSR. T. 7. Moscow; Leningrad. p. 42–53 (In Russ.).