Новости систематики высших растений
Novitates Systematicae Plantarum Vascularium
2019
50: 120–131
ISSN 0568-5443

Ревизия секции *Helmia* рода *Astragalus* (*Fabaceae*)

Review of the genus *Astragalus* section *Helmia* (*Fabaceae*)

М. С. Князев

Ботанический сад Уральского отделения РАН
Лаборатория экспериментальной экологии и акклиматизации растений
ул. 8 Марта, 202б, Екатеринбург, 620144, Россия
knyasev_botgard@mail.ru

M. S. Knyazev

Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Laboratory of Experimental Ecology and Acclimatization of Plants
8 Marta Str., 202B, Yekaterinburg, 620144, Russia
knyasev_botgard@mail.ru

https://doi.org/10.31111/novitates/2019.50.120

Аннотация. Проведена ревизия секции *Helmia* Bunge рода *Astragalus* L. Обосновано выделение секции *Helmia* в узком объеме. Ранг *A. helmii* Fisch. ex DC. var. *tergeminus* Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov повышен до видового — *A. tergeminus* (Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov) Knjaz. Показано, что *A. gregorii* B. Fedtsch. et Basil. является приоритетным названием для *A. tuvinicus* Timokhina. Обозначен эпитип *A. permiensis* C. A. Mey. ex Rupr. Приводится оригинальная карта распространения и ключ для определения видов и подвидов *Astragalus* секции *Helmia*.

Ключевые слова: *Astragalus*, секция *Helmia*, Северная Евразия, систематика, распространение.

Abstract. A taxonomic review of species and intraspecific taxa of the *Astragalus* L. section *Helmia* Bunge is presented. We treat the section *Helmia* in a traditional, narrow scope, including only 9 species and subspecies: *A. helmii* Fisch. ex DC., *A. tergeminus* (Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov) Knjaz., *A. permiensis* C. A. Mey. ex Rupr., *A. depauperatus* Ledeb. (= *A. chakassiensis* Polozhij), *A. kasachstanicus* Golosk. subsp. *kasachstanicus*, *A. kasachstanicus* subsp. *coloratus* Knjaz., *A. gregorii* B. Fedtsch. et Basil. (= *A. tuvinicus* Timokhina), *A. heptapotamicus* Sumnev., *A. ionae* Palib. ex Gontsch. et Popov. With regard to the other 16 species of sect. *Helmia* in its widest sense, as accepted in the monograph by D. Podlech and Sh. Zarre (2013), we believe it more correct to attribute them to other sections. The rank of *A. helmii* var. *tergeminus* Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov is raised to the species, *A. tergeminus* (Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov) Knjaz. It is shown that *A. gregorii* is a priority name of *A. tuvinicus*. The epitype of *A. permiensis* is designated. An identification key and a map of distribution for all species and subspecies of *Astragalus* sect. *Helmia* are presented.

Keywords: *Astragalus*, section *Helmia*, North Eurasia, systematics, distribution.

Настоящая статья завершает цикл публикаций (Knyazev et al., 2006; Knyazev, 2017), посвященных таксономии секции *Helmia* Bunge рода *Astragalus* L.

Материалы и методы

Хорологические, таксономические, кариологические исследования представителей секции *Helmia* проводились нами более 20 лет (Knyazev, Kulikov, 2003; Knyazev et al., 2006, 2017; Knyazev, 2014). Собранный за этот период гербарный материал хранится в Гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), некоторые дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). При подготовке ревизии проведено критическое исследование всех представителей секции *Helmia* в гербарных коллекциях LE, MW, MHA, TK, NS, NSK, SVER, PVB, PERM, ORIS. В 2014–2019 гг. изучены в природе экологические особенности и внутривидовая изменчивость следующих таксонов: *A. depauperatus* Ledeb. (6 популяций в Южном Зауралье и в приенисейских степях), *A. helmii* Fisch. ex DC. subsp. *helmii* (5 популяций в Заволжье, Предуралье, на Южном Урале), *A. tergeminus* (Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov) Knjaz. (3 популяции в Губерлинских горах на Южном Урале), *A. permiensis* C. A. Mey. ex Rupr. (5 популяций, в том числе на шихане Тратау в Башкортостане), *A. kasachstanicus* Golosk. subsp. *kasachstanicus* (1 популяция на р. Нура в Акмолинской обл. Казахстана), *A. kasachstanicus* subsp. *coloratus* Knjaz. (4 популяции в Карагандинской обл. Казахстана), *A. ionae* Palib. ex Gontsch. et Popov (3 популяции в Хакасии и близ Красноярска), *A. heptapotamicus* Sumnev. (1 популяция на горном массиве Бугулы в Карагандинской обл. Казахстана). В 2016–2019 гг. по программе гранта РФФИ № 16-04-00895-а для большей части таксонов секции *Helmia* s. str. выполнены исследования полиморфизма интрона

Поступила в редакцию | Submitted: 04.04.2019
Принята к публикации | Accepted: 27.11.2019

*trn*L UAA и региона *trn*F–*trn*V хлоропластной ДНК. Предварительные данные по рестриктному анализу опубликованы в кратком сообщении (Knyazev, Philippov, 2019). Общие данные об особенности полиморфизма полных последовательностей этих участков хп-ДНК приведены в итоговом отчете гранта РФФИ № 16-04-00895-а; соответствующая публикация участников проекта (М. С. Князев, Д. А. Кривенко, Е. Г. Филиппов) находится на стадии подготовки. Конкретные результаты этого исследования являются коллективной интеллектуальной собственностью и до публикации в совместных статьях не могут быть приведены в данной работе, однако они учтены в ревизии секции *Helmia*.

Распространение видов на территории бывшего СССР указывается по районам «Флоры СССР», для обозначения которых использованы сокращения, общепринятые в отечественной таксономической литературе.

Результаты и обсуждение

С широкой трактовкой секции *Helmia* s. l., как она рассматривается в монографии D. Podlech, Sh. Zarre (2013), нельзя согласиться; в таком объеме ее границы размыты, отграничение от секций *Laguropsis* Bunge, *Cytisodes* Bunge, *Trachycercis* Bunge, *Craccina* (Steven) Bunge и др. становится проблематичным; различия между отдельными видами и их агрегатами оказываются очень резкими, зачастую явно межсекционного уровня. Включение в секцию *Helmia* многих вновь описанных или перенесение из других секций ряда ранее принятых видов не вполне четко аргументировано, а в ряде случаев ошибочно.

Так, *A. cupulicalycinus* S. B. Ho et Y. C. Ho, судя по описанию и превосходному рисунку (Ho, 1993: tab. 70, fig. 8–15), весьма близок к *A. kazymbeticus* Saposhn. ex Sumnev. (секция *Laguropsis*) и, возможно, является его поздним синонимом. Поскольку Podlech, Zarre (2013) не объединяют секции *Helmia* и *Laguropsis*, то *A. cupulicalycinus* следует отнести к последней.

A. nikitinae B. Fedtsch. ex Gontsch. et Popov авторами вида (Gontscharov, Popov, 1946) был отнесен к секции *Cytisodes*. В секции *Helmia* этот вид смотрится вполне чужеродным, резко отличаясь весьма длинными, 7–10 мм дл., прицветниками (у остальных представителей секции 1–5 мм дл.), 9–15-цветковыми соцветиями (а не 2–9-, очень редко 10-цветковыми), полуоттопыренным опушением цветоносов и листочков (у остальных представителей секции опушение прижатое), слегка вздувающимися чашечками. Представляется, что авторы вида более корректно определили его таксономическое положение. В равной степени не выглядит естественным перенесение *A. macropetalus* Schrenk и *A. pendulipetalus* S. B. Ho et Z. H. Wu из секции *Cytisodes* в секцию *Helmia*: для них характерны желтые цветки с «бандуровидным» флагом (на верхушке б. м. оттянутым, в нижней части пластинки с заметным перехватом). В секции *Cytisodes* эти два вида выглядят типично; в секции *Helmia* s. str. видов с такой окраской цветков и подобным строением флага нет.

Таксономическое положение *A. persimilis* Podlech et L. R. Xu дискуссионно, но совершенно непонятно, почему он был отнесен к секции *Helmia*, поскольку важнейший для этой группы признак у него не выражен: прилистники не срастающиеся в раструб, а лишь едва сросшиеся при основании с черешком. Линейные серповидные поникающие бобы и весьма мелкие (до 1 мм дл.) прицветники *A. persimilis* также резко отличают этот вид от всех остальных представителей секции *Helmia* (даже в ее широком объеме) и сближают с некоторыми видами секции *Craccina*.

A. efoliolatus Hand.-Mazz. также имеет неясное таксономическое положение; он обладает уникальным комплексом признаков, не свойственным типичным представителям секции *Helmia*: линейными однолисточковыми листьями, (почти) сидячими соцветиями (у всех остальных видов секции *Helmia*, даже в ее широком объеме, ножки соцветий хорошо развиты), мелкими (до 8 мм) фиолетовыми цветками, продолговатыми, слегка изогнутыми, прижато опушенными, позднее почти голыми бобами. На наш взгляд, этот вид заслуживает выделения в особую монотипную секцию.

Объединение олиготипной секции *Chomutoviana* B. Fedtsch. с секцией *Helmia* представляется неудачным. Характерные для представителей секции *Chomutoviana* полудвугнездные или (почти) одногнездные бобы, короче чашечки или равные ей (около 10 мм дл.), отличают их на межсекционном уровне от типичных представителей секции *Helmia* s. str. (бобы вдвое превышают чашечку, двугнездные). Секцию *Chomutoviana* следует сохранить, но, конечно же, в измененном составе относительно принятого у S. B. Ho (1993). В нее естественно перенести еще два вида из секции *Helmia* s. l.: *A. burtschumensis* Saposhn. ex Sumnev. и *A. eerqisiensis* Z. Y. Chang, L. R. Xu et Podlech — цветки у них фиолетовые, как и у *A. chomutowii* B. Fedtsch., а бобы, по крайней мере у *A. burtschumensis*, также одногнездные (у *A. eerqisiensis* бобы неизвестны). С другой стороны, *A. wensuensis* S. B. Ho, по всей видимости (Podlech, Zarre, 2013), очень близок или идентичен *A. heptapotamicus* (типичному представителю секции *Helmia* s. str.), тогда как *A. arnoldii* Hemsl. et H. Pearson (= *A. monti-*

cola P. C. Li et C. C. Ni) скорее должен быть отнесен к секции *Craccina*. В измененном составе: *A. chomutowii*, *A. tekessicus* Bajtenov, *A. burtschumensis*, *A. eerqisiensis* — секция *Chomutoviana* представляет вполне естественный таксон ранга секции; примечательно, что ее ареал в таком составе компактный, охватывающий горные районы северо-западного Китая и Киргизию. Отмечаемое некоторое сходство составляющих ее видов с типичными представителями секции *Helmia* s. str. может быть конвергентным.

A. terektensis Fisjun по совокупности признаков: продолговатые, голые или скудно прижато опушенные, глубокобороздчатые на брюшке бобы, длинные, рыхлые кисти цветков, линейные листочки — вполне естественно включается в секцию *Craccina*. Также, на наш взгляд, еще 5 видов *Helmia* s. l.: *A. vladimirii-komarovii* B. Fedtsch., *A. dshangartensis* Sumnev., *A. arnoldii*, *A. choshanbaoensis* Podlech et L. R. Xu, *A. saichanensis* Sanchir — проявляют более выраженное сходство с представителями секции *Craccina*. Характерные для них продолговатые, рыхлеющие при плодах соцветия, относительно мелкие цветки (10–15 мм дл.), продолговатые, б. ч. полудвугнездные или почти одногнездные бобы, сросшиеся в раструб прилистники типичны для многих представителей секции *Craccina*, а такие ее представители, как *A. filiformis* (DC.) Poir. и *A. scopaeformis* Ledeb., также почти «бесстебельные» и имеют густое опушение бобов. Во всяком случае, объединение перечисленных видов с типичными представителями секции *Helmia* выглядит более искусственным, чем включение в секцию *Craccina*, возможно, в ранге подсекции.

Более обоснованным выглядит включение в секцию *Helmia* s. l. видов *A. lachnolobus* Kovalevsk. et Vved. и *A. involutivus* Sumnev. Морфологические особенности этих видов можно оценить как промежуточные между секциями *Trachycercis* и *Helmia*: ножки соцветий равны листьям или их превышают (у типичных представителей секции *Trachycercis* значительно короче листьев); с другой стороны, листочки у них сверху скудно, снизу рассеянно опушенные (у типичных представителей секции *Helmia* опушение листьев равномерное и весьма густое); у *A. involutivus* чашечка в конце цветения слегка вздувается, а опушение бобов со значительной примесью черных волосков; у *A. lachnolobus* соцветие рыхловатое — эти признаки сближают их с некоторыми видами секции *Trachycercis*. Кроме того, у всех типичных представителей секции *Helmia* s. str. волоски на бобах отходят от верхушек мелких бугорков (если удалить волоски, проявляется мелкобугорчатая фактура поверхности боба). Podlech, Zarre (2013) отметили эту особенность у *A. kasachstanicus*, однако она б. м. выражена и у остальных представителей секции в ее узком объеме. У *A. lachnolobus* и *A. involutivus* такой особенности нет. Таким образом, перенесение *A. lachnolobus* и *A. involutivus* в секцию *Helmia* допустимо, но основания для сохранения их в секции *Trachycercis* также существенны.

Предложение Podlech, Zarre (2013) о включении *A. ionae* в секцию *Helmia* представляется нам вполне обоснованным: этот вид действительно весьма близок к типичным представителям этой группы, морфологически не всегда надежно, особенно во время цветения, может быть отделен от *A. depauperatus*.

Несомненно, к секции *Helmia* s. str. следует отнести *A. gregorii* B. Fedtsch. et Basil. Сами авторы вида (Fedtschenko, Basilevskaya, 1930), как и последующие авторы флористических и таксономических обзоров (Yakovlev et al., 1996; Ulziykhutag, 2003; Podlech, Zarre, 2013), относили этот вид к секции *Trachycercis*. Однако характерный комплекс признаков лектотипа и синтипа (LE!), а также описание соответствуют типичным представителям секции *Helmia* s. str.: растение почти бесстебельное, прижатое к субстрату; прилистники на треть сросшиеся между собой и до половины длины с черешком (в протологе ошибочно указано, что они свободные); листья собраны в розетки, листочки в числе 1–2 пар, с двух сторон густо опушенные прижатыми двуконечными волосками; ножки соцветий немного превышают листья, соцветие 2–3-цветковое, почти зонтиковидное; цветки белые, с пурпурным пятном на верхушке лодочки; бобы вдвое превышают чашечку, продолговатые, около 2 см дл., 3.5 мм шир., густо оттопыренно опушенные. У типичных представителей секции *Trachycercis* ножки соцветий значительно короче листьев, бобы примерно равны чашечке, прилистники не срастаются между собой и с черешком с формированием раструба, охватывающего побег.

Вероятно, объективные доказательства, подтверждающие тот или иной объем секции *Helmia*, могут быть получены при ДНК-анализе, например некоторых регионов хп-ДНК и ITS. Однако в настоящее время проведение достаточно полного скрининга полиморфизма ДНК упомянутых выше видов вряд ли осуществимо. До подтверждения генетическими методами обратного, консервативный подход с сохранением узкого объема секции *Helmia* представляется более объективным.

Обзор секции *Helmia* Bunge s. str.

Astragalus L. 1753, Sp. Pl.: 755.

Subgen. ***Cercidothrix*** Bunge, 1868, Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., sér. 7, 11, 16: 94 (Gen. Astragali Geront. 1).

Sect. ***Helmia*** Bunge, 1868, Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb., sér. 7, 11, 16: 111 (Gen. Astragali Geront. 1); Гонч. и Попов, 1946, Фл. СССР, 12: 545; Абдулл. 1981, Опред. раст. Ср. Азии, 6: 229; Л. И. Васильева, 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 70; Выдрина, 1994, Фл. Сиб. 9: 59; Yakovlev et al. 1996, Legum. North. Euras.: 154, p. max. p., excl. *A. kraschenninikovii*; Podlech, Zarre, 2013, Taxon. Rev. Gen. Astragalus: 2025, p. min. p.

Typus: *Astragalus helmii* Fisch. ex DC.

Включаемые виды: *A. helmii* Fisch. ex DC., *A. tergeminus* (Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov) Knjaz., *A. permiensis* C. A. Mey. ex Rupr., *A. depauperatus* Ledeb. (incl. *A. chakassiensis* Polozhij), *A. kasachstanicus* Golosk., *A. gregorii* B. Fedtsch. et Basil. (incl. *A. tuvinicus* Timokhina), *A. heptapotamicus* Sumnev. (incl. *A. polakovii* Popov, incl. *A. wensuensis* S. B. Ho), *A. ionae* Palib. ex Gontsch. et Popov.

1. ***A. depauperatus*** Ledeb. 1831, Fl. Alt. 3: 314; Крылов, 1933, Фл. Зап. Сиб. 7: 1681; Гонч. и Попов, 1946, Фл. СССР, 12: 546; Гамаюн. и Фисюн, 1961, Фл. Казахст. 5: 216; Выдрина, 1994, Фл. Сиб. 9: 59; Yakovlev et al. 1996, Legum. North. Euras.: 154; А. Л. Эбель, 2012, Консп. фл. сев.-зап. части Алтае-Саян. пров.: 273, p. p.; Podlech, Zarre, 2013, Taxon. Rev. Gen. Astragalus: 2031; Княз. 2017, Новости сист. высш. раст. 48: 96, рис. 2, *6*. — Lectotypus (Podlech, Sytin, 1996: 156): «Loktewsk, Bunge, Hb. Meyer» (LE: LE 01055626!; isolectotypi — P, ?MSB, ?W).

= *A. eriolobus* Bunge, 1835, Mém. Prés. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb. 2: 591. — Lectotypus (Podlech, Sytin, 1996: 156): «[Altai orientalis] prope Metallofodinam Loktewsk, 1832, A. von Bunge» (LE!).

= *A. chakassiensis* Polozhij, 1954 [publ. 1955], Сист. зам. Герб. Томск. унив. 77–78: 1; Положий, 1960, Фл. Краснояр. края, 6: 37, p. p. — Typus: «Красноярский край, Хакасия, северная оконечность гор Сак-сары между рр. Ниней и Камыштой; гора Сын, южный склон, с цв., 27 V 1927, В. В. Ревердатто» (holotypus — TK!).

— *A. helmii* auct. non Fisch. ex DC.: Гонч. и Попов, 1946, цит. соч.: 548, p. p., quoad pl. ex Kasachstania; Гамаюн. и Фисюн, 1961, цит. соч.: 218, p. p., quoad pl. ex prov. Koktschetau et fl. Irtysch; Выдрина, 1994, цит. соч.: 211.

Распространение и экология. Верх.-Тоб. (Россия: Республика Башкортостан — юго-восток, Челябинская обл. — юг, Оренбургская обл. — юго-восток, Курганская обл. — с. Усть-Уйское; Казахстан: Костанайская обл. — по р. Тобол), Ирт. (Казахстан: Акмолинская обл. — Кокшетауский мелкосопочник; Восточно-Казахстанская обл. — юго-восток), Алт. (Россия: Алтайский край — юго-запад, Республика Алтай — Чуйская степь и по р. Аргут; Казахстан: Восточно-Казахстанская обл. — восток), Анг.-Саян. (Россия: республики Хакасия и Тыва, Красноярский край — юг приенисейских степей). — Рис.: *1*. — В петрофитных степях, в разреженных растительных сообществах, на различных подстилающих горных породах, в том числе на известняках, доломитах, мергелях. Цв. V–VI(VIII).

Изученные образцы: Приложение 1 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

2n = 32: Челябинская обл., Кизильский р-н, гора Острая (Knyazev et al., 2006).

Указания на более широкое распространение на юге Красноярского края (Polozhij, 1960; Cherepnin, 1963; Yakovlev et al., 1996) нуждаются в уточнении: многие изученные нами образцы (LE, NS, NSK, TK), ранее определенные как *A. depauperatus*, в действительности относятся к *A. ionae*. По результатам наших исследований, б. м. типичный *A. depauperatus* распространен в южной части приенисейских степей, тогда как севернее линии с. Ефремкино — пос. Июс — пос. Первомайское замещается на *A. ionae*. Указания на более широкое распространение *A. depauperatus* в Северном Казахстане (Knyazev et al., 2006; Knyazev, 2017) необходимо скорректировать: ряд повторно изученных образцов был переопределен как *A. kasachstanicus* и *A. heptapotamicus*. Тем не менее, в Кокшетауском мелкосопочнике *A. depauperatus* — единственный вид секции *Helmia*; также он спорадически встречается в Восточно-Казахстанской обл. Казахстана. Все указания на распространение в Западной Монголии (Yakovlev et al., 1996; Ulziykhutag, 2003) относятся к *A. gregorii* (= *A. tuvinicus*).

A. depauperatus из Хакасии с более крупными цветками и более узкими листочками А. В. Положий (Polozhij, 1954) описала как *A. chakassiensis*. Однако, как отмечали другие исследователи, например Л. М. Черепнин (Cherepnin, 1963), предложенные Положий отличительные признаки «не работают». По нашей оценке, хакасские образцы *A. depauperatus* s. l. в среднем отличаются более узкими листочками и их бóльшим числом: у некоторых особей в числе 5–6 пар; однако подобные особенности, пусть как редкое исключение, отмечались нами и в других частях ареала, например в Зауралье. Возможно, *A. chakassiensis* представляет одну из форм «гибридного роя», возникшего в процессе гибридизации *A. depauperatus* × *A. ionae*. Однако, поскольку *A. ionae*, в свою очередь, может быть гибридогенным таксоном (*A. depauperatus* × ?*A. angarensis*) (Popov, 1949), представляется излишним придавать ка-

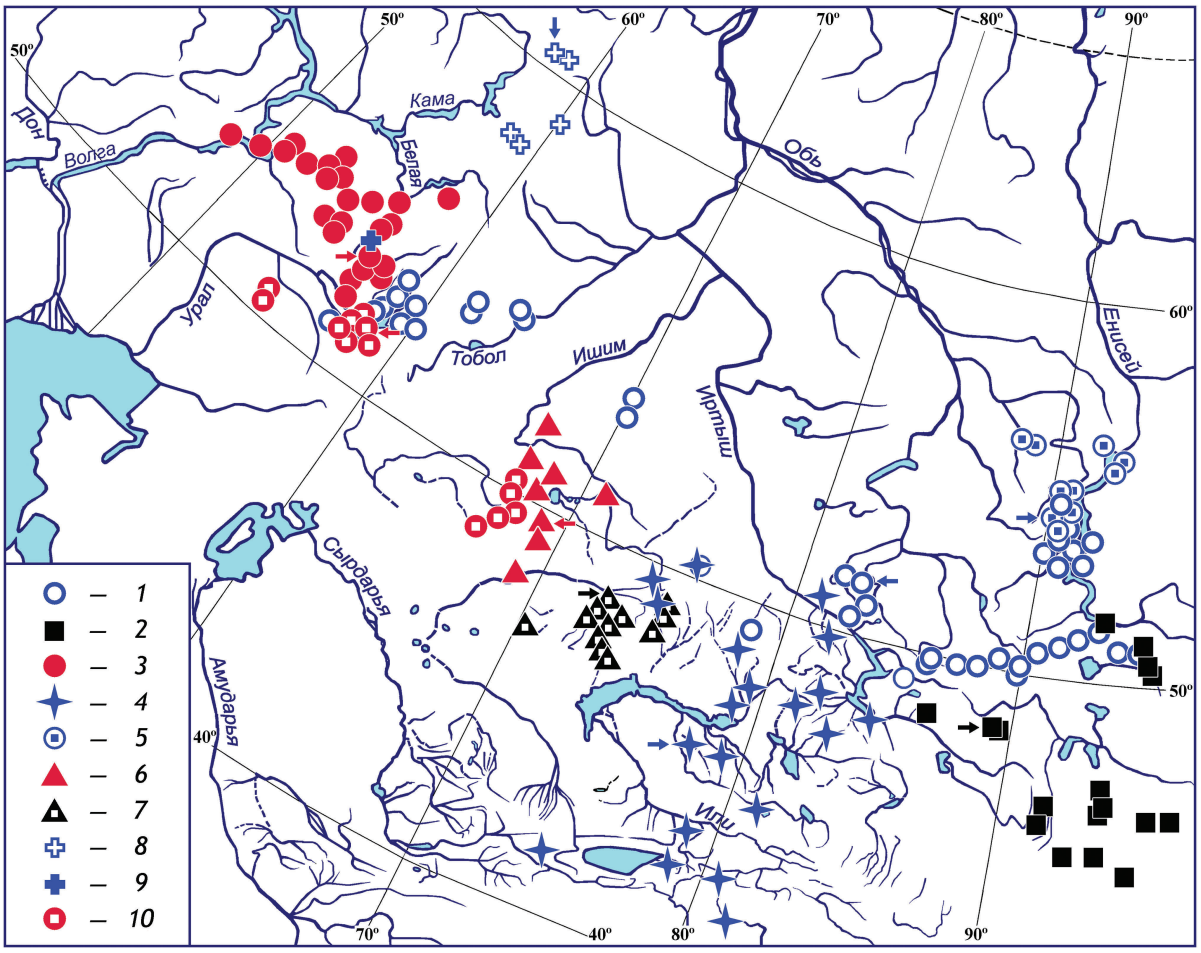


Рис. Распространение представителей секции *Helmia* рода *Astragalus*.
1 — *A. depauperatus*; *2* — *A. gregorii*; *3* — *A. helmii*; *4* — *A. heptapotamicus*; *5* — *A. ionae* (исключая находку на р. Ангара); *6* — *A. kasachstanicus* subsp. *kasachstanicus*; *7* — *A. kasachstanicus* subsp. *coloratus*; *8* — *A. permiensis* var. *permiensis*; *9* — *A. permiensis* var. *sacrimontis*; *10* — *A. tergeminus*. «Классические местонахождения» таксонов показаны стрелками.
Fig. Distribution of *Astragalus* sect. *Helmia*.
1 — *A. depauperatus*; *2* — *A. gregorii*; *3* — *A. helmii*; *4* — *A. heptapotamicus*; *5* — *A. ionae* (excluding the finding at the Angara River); *6* — *A. kasachstanicus* subsp. *kasachstanicus*; *7* — *A. kasachstanicus* subsp. *coloratus*; *8* — *A. permiensis* var. *permiensis*; *9* — *A. permiensis* var. *sacrimontis*; *10* — *A. tergeminus*. «Loci classici» of the taxa are indicated by arrows.

кой-либо самостоятельный таксономический статус одному из вариантов вторичной гибридизации.

2. ***A. gregorii*** B. Fedtsch. et Basil. 1930, в Грум-Гржим., Зап. Монголия и Урянх. край, 3, 2: 815; Грубов, 1955, Консп. фл. МНР: 184; Санчир, 1982, в Грубов, Опред. раст. Монг.: 162; Н. Улзийх. 1982, Тр. Инст. бот. АН МНР, 8: 34; Грубов, 1984, Новости. сист. высш. раст. 21: 207; Yakovlev et al. 1996, Legum. North. Euras.: 242. ≡ *A. brevifolius* subsp. *gregorii* (B. Fedtsch. et Basil.) N. Ulziykh. 2003, Бобовые Монголии: 195. — Lectotypus (Podlech, Sytin, 1996: 157): «Plantae a G. E. Grum-Grjimailo collectae. Mongolia occidentalis. Склоны Китайского Алтая, оз. Даин-гол, 28 VI 1903» (LE: LE 01018340!).

= *A. tuvinicus* Timochina, 1978, Сист. геогр. раст. Сибири: 8; Выдрина, 1994, Фл. Сиб. 9: 61; Podlech, Zarre, 2013, Taxon. Rev. Gen. Astragalus: 2043. — Typus: «Тувинская АССР, Эрзинский р-н, окр. оз. Эрзин, 17 VII 1972, С. Тимохина, М. Сакович», цв., пл. (holotypus — NS: NS0000460!).

— *A. depauperatus* auct. non Ledeb.: Санчир, 1982, в Грубов, Опред. раст. Монг.: 163; C. Y. Yang, 1985, Claves pl. Xinjiang, 3: 157; Н. Улзийх. и Губанов, 1987, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 92, 5: 116; Yakovlev et al. 1996, Legum. North. Euras.: 154, p.

min. p., quoad pl. ex Mongolia; H. Улзийх. 2000, Раст. Центр. Азии, 8в: 116, p. p., quoad pl. ex Mongolia; он же, 2003, Бобовые Монголии: 188.

— *A. kasachstanicus* auct. non Golosk.: H. Улзийх. и Губанов, 1987, Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол. 92, 5: 113; Yakovlev et al. 1996, Legum. North. Euras.: 155, p. min. p., quoad pl. ex Mongolia; H. Улзийх. 2000, Раст. Центр. Азии, 8в: 117, p. p., quoad pl. ex Mongolia; он же, 2003, Бобовые Монголии: 189.

Распространение и экология. Анг.-Саян. (Россия: Республика Тыва), Монг. (Монголия: Котловина Больших Озер, хр. Хангай, Джунгарская Гоби), Дж.-Кашг. (Монголия: Монгольский Алтай; Китай: Джунгарский Алтай — «Toli»). — Рис.: *2*. — В горных щебнистых степях, в разреженных растительных сообществах, на различных горных породах, на высоте 500–2500 м над ур. м.

Изученные образцы: Приложение 2 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

Нам не удалось найти четких различий между *A. gregorii* и *A. tuvinicus* — отмечаются лишь количественные. Лектотип и синтип *A. gregorii* (LE!) представляют собой более мелкие растения с меньшим числом пар листочков, чем голотип, изотип и паратип *A. tuvinicus* (NS!, NSK!). Однако эти различия могут быть объяснены менее благоприятными условиями обитания в locus classicus *A. gregorii* (типовой материал которого собран на высоте 2300–2400 м над ур. м.), чем в locus classicus *A. tuvinicus* (близ оз. Эрзин на высоте около 1000 м над ур. м.). Среди исследованных образцов представлен весь спектр перехода от угнетенных, мелких растений, идентичных или весьма близких по облику к типу *A. gregorii*, до более развитых и мезофильных — соответствующих типу *A. tuvinicus*. На основании проведенного исследования следует рассматривать *A. tuvinicus* как поздний синоним *A. gregorii*.

Все изученные нами образцы из Монголии (LE), ранее определенные как *A. kasachstanicus*, *A. depauperatus* и *A. tuvinicus*, следует отнести к *A. gregorii*.

3. ***A. helmii*** Fisch. ex DC. 1825, Prodr. 2: 301; Гонч. и Попов, 1946, Фл. СССР, 12: 548, p. max. p.; Yakovlev et al. 1996, Legum. North. Euras.: 154, p. max. p.; Княз. и др. 2006, Бот. журн. 91, 2: 283; Рябинина и Княз. 2009, Опред. сосуд. раст. Оренб. обл.: 385, p. p., excl. var. *tergeminus* Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov; Podlech, Zarre, 2013, Taxon. Rev. Gen. Astragalus: 2034, p. p.; Княз. 2017, Новости сист. высш. раст. 48: 92, рис. 2, *3*. — Typus: «Ural Australis, ad metallifodinas Woskressenskoi, Helm» (holotypus — G-DC; isotypi — LE: LE 01036384!, H).

Распространение и экология. Волж.-Дон. (Россия: Ульяновская обл. — с. Паньшино Радищевского р-на и урочище Форфос; Самарская обл. — Жигулёвские горы), Заволж. (Россия: Самарская обл. — север; Оренбургская обл. — северо-запад; Республика Башкортостан — лесостепная и степная зоны к югу от 54°40′ с. ш.; Республика Татарстан — юго-восток), Волж.-Кам. (Россия: Республика Башкортостан — гора Гладкая между селами Сальевка и Ярославка Дуванского р-на; по р. Белая в Бурзянском р-не). — Рис.: *3*. — На скалах, по степным щебнистым склонам, обычно на известняках, доломитах, мергелях, реже на гипсах.

Изученные образцы: Приложение 3 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

2n = 16: Южный Урал, шихан Куштау северо-западнее г. Стерлитамак (Gorchakovsky, Zueva, 1982); шихан между селами Ярославка и Сальевка (Knyazev et al., 2006).

Указания для Челябинской обл. и Западной Сибири (Yakovlev et al., 1996; Knyazev et al., 2006) относятся к *A. depauperatus*, для Среднего и Северного Урала (Yakovlev et al., 1996) — к *A. permiensis*, для Казахстана (Gamajunova, Fisjun, 1961; Abdullaeva, 1981; Yakovlev et al., 1996) — к *A. tergeminus* и *A. depauperatus*.

Генетические исследования этого вида по участкам *trn*L–F и *trn*F–*trn*V хлоропластной ДНК (Knyazev, Philippov, 2019) показали обособленность *A. helmii* от остальных изученных представителей секции *Helmia*. Учитывая диплоидный кариотип (2n = 16), а следовательно, вероятную близость к предковому виду секции, можно предположить, что *A. helmii* представляет независимую (сестринскую) линию эволюционного развития секции. По морфологическим особенностям *A. helmii* также обособлен от остальных родственных видов: в частности, бобы у него самые мелкие среди близких видов (10–15 мм дл., 2.5–3 мм шир.).

4. ***A. heptapotamicus*** Sumnev. 1933, Сист. зам. Герб. Томск. унив. 5–6: 7; Гонч. и Попов, 1946, Фл. СССР, 12: 547; Гамаюн. и Фисюн, 1961, Фл. Казахст. 5: 217; Абдулл. 1981, Опред. раст. Ср. Азии, 6: 230; S. B. Ho, 1993, Fl. Reip. Pop. Sinicae, 42, 1: 281; Podlech, Zarre, 2013, Taxon. Rev. Gen. Astragalus: 2035. — Lectotypus (Podlech, Sytin, 1996: 158): «Kazakhstan, Dshungarsky Alatau, distr. Kopal, Sujun Tube, 17 VI 1909, Lipsky» (LE: LE 00050767!; isolectotypi — LE 00050768–LE 00050771!).

= *A. polakovii* Popov, 1947, Бот. мат. герб. Бот. инст. АН СССР, 10: 6; Гонч. и Попов, 1946, Фл. СССР, 12: 547, descr. ross.; Гамаюн. и Фисюн, 1961,

Фл. Казахст. 5: 217, excl. tab. — Typus: «Джунгарское Алатау, на р. Сархан, каменистые участки на горе Суок-тау, 23 VII 1934, П. П. Поляков и Л. А. Куприянова» (holotypus — LE: LE 00050765!).

= ?*A. wensuensis* S. B. Ho, 1983, Bull. Bot. Res., Harbin, 3 (1): 60. — Typus: «Xinjiang, Wensu Xian, Po Cheng Zi, Kuleikidali, 2100 m, 13 V 1978, Chen-Shao Yu» (holotypus — BJM 78-0412; isotypus — KUN).

Распространение и экология. Прибалх. (Казахстан: Карагандинская обл. — юго-восток; Восточно-Казахстанская обл.), Дж.-Тарб. (Казахстан: Восточно-Казахстанская и Алматинская обл.), Тянь-Шан. (Киргизия: котловины озер Иссык-куль, Сон-кёль), Дж.-Кашг. (Китай: Кашгария, Вост. Тянь-Шань, Джунгария). — Рис.: *4*. — На высотах 2000–2500 м над ур. м. в разреженных петрофитных горных сообществах; 500–1000 м над ур. м. — в горных степях. Цв. IV–V.

Изученные образцы: Приложение 4 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

A. heptapotamicus, особенно его крупнолистные образцы (= *A. polakovii* Popov), не вполне четко отделяется от *A. gregorii* — большей частью габитуально, представляя собой подушковидный кустарничек, а не распростертый полукустарничек; кроме того, отличается более короткими яйцевидными (а не ланцетными) прицветниками и в среднем более короткими цветоножками. Некоторые изученные нами образцы было невозможно однозначно отнести к какому-либо из этих двух видов. Казалось бы, правильнее было бы отнести *A. polakovii* к синонимам *A. gregorii*, однако locus classicus *A. polakovii* находится практически в центре ареала *A. heptapotamicus* — сомнительно совместное обитание в Джунгарском Алатау двух весьма близких видов; скорее следует предположить случайное появление отдельных «особей-двойников» на фоне генетического сходства родственных видов и общей значительной морфологической изменчивости.

5. ***A. ionae*** Palib. ex Gontsch. et Popov, 1946, Фл. СССР, 12: 887; Попов, 1957, Фл. Ср. Сиб. 1: 334; Положий, 1960, Фл. Краснояр. края, 6: 38; Черепнин, 1963, Флора южн. части Краснояр. края, 4: 128; Выдрина, 1994, Фл. Сиб. 9: 68; Podlech, Zarre, 2013, Taxon. Rev. Gen. Astragalus: 2037. — Typus: «Экспедиция в Красноярский и Ачинский уезды Енисейской губ., обрывы на берегу Божьего озера, 17 VII 1912, И. В. Кузнецов» (holotypus — LE: LE 01051432!; isotypi — LE 01051433!, LE 01051434!).

— *A. chakassiensis* auct. non Polozhij, 1954: Положий, 1960, Фл. Краснояр. края, 6: 37, p. p.

— *A. depauperatus* auct. non Ledeb.: Положий, 1960, Фл. Краснояр. края, 6: 37, p. p.; Черепнин, 1963, Флора южн. части Краснояр. края, 4: 124, p. p.; А. Л. Эбель, 2012, Консп. фл. сев.-зап. части Алтае-Саян. пров.: 273, p. p., quoad pl. ex Khakassia.

Распространение и экология. Обск. (Россия: Кемеровская обл. — на рр. Колба и Кия), Анг.-Саян. (Россия: Республика Хакасия; Красноярский край — север приенисейских степей; Иркутская обл. — правобережье Ангары близ устья р. Оса). — Рис.: *5*. — По аллювию на склонах речных и озерных террас, реже по степным склонам увалов, на глинисто-щебнистых субстратах в разреженных растительных сообществах. Цв. V–VI(VII).

Изученные образцы: Приложение 5 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

2n = ?110–120. По нашему мнению, уникальное число хромосом 2n = 110–120, установленное для «*A. depauperatus*» из окрестностей оз. Иткуль в Хакасии (Numeri..., 1990), в действительности относится к *A. ionae* как вероятному стабилизировавшемуся гибриду (амфиплоиду) *A. depauperatus* × *A. angarensis* s. l. (Popov, 1949). Ваучерных образцов, для которых определено 2n = 110–120, мы не видели, но оз. Иткуль относится к району, где *A. depauperatus*, типичный для южной Хакасии, в значительной степени замещен *A. ionae* (далее к северу встречается только последний).

По особенностям регионов *trn*L–F и *trn*F–*trn*V хлоропластной ДНК *A. ionae* (образцы из окрестностей Красноярска) проявляет значительное своеобразие, но укладывается в общую систему секции *Helmia*, образуя общую кладу с *A. permiensis* и *A. heptapotamicus* (ориг., неопубл.).

6. ***A. kasachstanicus*** Golosk. 1957, Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, 18: 111; Гамаюн. и Фисюн, 1961, Фл. Казахст. 5: 219, tab. 29, fig. 3, p. max. p., excl. pl. ex Ulutau; Абдулл. 1981, Опред. раст. Ср. Азии, 6: 230, p. p.; Yakovlev et al. 1996, Legum. North. Euras.: 155, p. p., excl. pl. ex Dzhezkazgan et Mongolia; Княз. и др. 2006, Бот. журн. 91, 2: 284, рис. 2, *3*; Podlech, Zarre, 2013, Taxon. Rev. Gen. Astragalus: 2038; Княз. 2017, Новости сист. высш. раст. 48: 89. — Typus: «Центральный Казахстан, бассейн р. Кон, р. Жаксы-Шад, мергелистые сопки Кзыл-Жар, по каменистым обнажениям, 18 VI 1949, В. Голоскоков», пл. (holotypus — LE: LE 00050988!; isotypi — LE 00050989!, AA).

— *A. heptapotamicus* auct. non Sumnev.: Павлов, 1935, Фл. Центр. Казахст. 2: 394.

6a. ***A. kasachstanicus*** subsp. ***kasachstanicus*.**

Распространение и экология. Ирт. (Казахстан: Костонайская обл. — юго-восток, Кара-

гандинская обл., Акмолинская обл. — юго-запад). — Рис.: *6*. — На основных породах различного состава, в разреженных петрофитных сообществах.

Изученные образцы: Приложение 6 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

Указания для Восточно-Казахстанской области Казахстана (Yakovlev et al., 1996) относятся к *A. heptapotamicus* и *A. depauperatus*, для Монголии (Yakovlev et al., 1996; Ulziykhutag, 2003) — к *A. gregorii* (incl. *A. tuvinicus*).

6b. ***A. kasachstanicus*** subsp. ***coloratus*** Knjaz. 2017, Новости сист. высш. раст. 48: 91, рис. 2, *1*. — Typus: «Казахская ССР, Карагандинская обл., в 30 км к юго-юго-востоку от ст. Жана-Арка, мелкосопочник гор Кинеллы, 12 V 1958, А. Пономарёва», цв. (holotypus — LE: LE 00050992!).

Распространение и экология. Прибалх. (Казахстан: Карагандинская обл. — между верхним течением рек Сарысу и Нура и северным побережьем оз. Балхаш). — Рис.: *7*. — По щебнистым участкам на высотах 300–1000 м над ур. м., изредка на известняках, чаще на основных метаморфических и изверженных подстилающих горных породах, в весьма разреженных петрофитных сообществах. Цв. V–VI.

Изученные образцы: Приложение 6 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

В мае 2019 г. мы провели исследование этого астрагала in situ во время цветения и в начале плодоношения в южной части ареала по трансекте 60 км между ж.-д. ст. Киик и Басага. Исследования в природе на массовом материале показали, что по размерам цветков и бобов *A. kasachstanicus* subsp. *coloratus* не отличается от типового подвида. С другой стороны, отмечена весьма постоянная пурпурно-фиолетовая окраска цветков — небольшая изменчивость заключалась лишь в более или менее выраженном фиолетовом оттенке. Такая окраска цветков не свойственна другим видам секции, в частности, у *A. kasachstanicus* subsp. *kasachstanicus* цветки белые, розовые, редко светло-пурпурные, но без фиолетового оттенка. Если дальнейшие исследования покажут, что пурпурно-фиолетовая окраска цветков постоянна в других частях ареала *A. kasachstanicus* subsp. *coloratus*, это может быть основанием для рассмотрения его как самостоятельного викарирующего вида.

7. ***A. permiensis*** C. A. Mey. ex Rupr. 27 IV 1850, Bull. Cl. Phys.-Math. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb. 8, 18–19: 275; id. VIII 1850, Beitr. Pflanzenk. Russ. Reiches, 7: 5, 55 (n° 63), descr. ampl.; id. 1854, Fl. Bor.-Ural.: 4, 32, tab. 2; Рупр. 1854, Фл. Сев. Урала: 4, 34, табл. 2; Княз. 1994, Опред. сосуд. раст. Ср. Урала: 281; он же, 2017, Новости сист. высш. раст. 48: 94; С. Овёснов, 1997, Консп. фл. Перм. обл.: 153; Княз. и др. 2006, Бот. журн. 91, 2: 287, рис. 1, *1*; Камелин и С. Овёснов, 2007, Илл. опред. раст. Перм. края: 498; Podlech, Zarre, 2013, Taxon. Rev. Gen. Astragalus: 2041. ≡ *A. helmii* Fisch. ex DC. var. *permiensis* (C. A. Mey. ex Rupr.) Korsh. 1898, Зап. Акад. наук, физ.-мат. отд., сер. 8, 7, 1 (Tent. Fl. Ross. Or.): 115; Сюзев, 1912, Консп. фл. Урала: 181; Крылов, 1933, Фл. Зап. Сиб. 7: 1682; Говор. 1937, Фл. Урала: 354. — Lectotypus (Podlech, Sytin, 1996): «Exped. Uralensis, ad fl. Wischera (61° N), 4 VI 1847, Branth» (LE: LE 01063105!; isolectotypi — LE 01063102–01063104!, LE 01063106!, LE 01063107!); epitypus (hic designatus): LE: LE 01063102!

— *A. helmii* auct. non Fisch. ex DC.: Гонч. и Попов, 1946, Фл. СССР, 12: 548, p. p.; Пономарёв, 1951, Изв. естеств.-науч. инст. Перм. гос. унив. 13, 23: 244; Л. И. Васильева, 1987, Фл. европ. части СССР, 6: 70, p. min. p.; Yakovlev et al. 1996, Legum. North. Euras.: 154, p. min. p.

Название *A. permiensis* было обнародовано в 1850 г. в двух публикациях с одинаковым названием: «Ueber die Verbreitung der Pflanzen im nördlischen Ural» (Ruprecht, 1850a, b). По всей видимости, первой вышла короткая статья в журнале «Bulletin de la classe physico-mathématique de l'Academie Impériale des sciences de St.-Pétersbourg» (в конце сдвоенного выпуска 18–19 есть дата 27 апреля 1850 г.). Сведений об *A. permiensis* в ней немного, однако достаточно, чтобы считать его обнародование действительным: название, краткое сравнение с наиболее близким *A. helmii* Fisch. ex DC. на немецком языке, а также место и две даты сбора (река Вишера, 4 и 7 VI 1847). Вторая публикация — в серии «Beiträge zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches» — вышла, по всей вероятности, позднее — в августе того же года (см. Stafleu, Cowan, 1983: 995); в ней воспроизведен весь текст вышеупомянутой статьи, добавлены подробные описания маршрутов экспедиции Гофмана и полный конспект видов; здесь дано весьма подробное описание *A. permiensis* на латыни и немецком, выполненное К. А. Мейером (C. A. Meyer). Полная версия работы с небольшими дополнениями (3 таблицы иллюстраций) была вновь опубликована в 1854 г. (Puprecht, 1854a) одновременно с ее переводом на русский язык (Puprecht, 1854b); в этих публикациях помещен хороший, узнаваемый рисунок *A. permiensis*.

А. К. Сытин и D. Podlech (Podlech, Sytin, 1996) обозначили в качестве лектотипа *A. permiensis* сбор Бранта от 4 VI 1847. Конкретный лист указан следующим образом: «sheet marked as lectotypus».

Очевидно, авторы имели в виду лист с пометкой Р. В. Камелина «Lectotypus» (LE 01063105). На этом экземпляре нет ни цветков, ни плодов, которые совершенно необходимы для точного определения астрагалов, поэтому мы обозначаем один из изотипов — гербарный образец из той же серии сборов с сохранившимися цветками и незрелыми бобами (LE 01063102) — в качестве эпитипа *A. permiensis*.

7a. ***A. permiensis*** var. ***permiensis*.**

Распространение и экология. Волж.-Кам. (Россия: Пермский край — реки Вишера и Чусовая; Свердловская обл. — р. Чусовая), Обск. (Свердловская обл. — р. Тура). — Рис.: *8*. — На уступах и в расщелинах известняковых скал, редко на осыпях у их подножья.

2n = 64: Северный и Средний Урал (Gorchakovsky, Zueva, 1982; Knyazev et al., 2006).

Изученные образцы: Приложение 7 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

7b. ***A. permiensis*** var. ***sacrimontis*** Knjaz. 2017, Новости сист. высш. раст. 48: 95, рис. 2, *5*. — Typus: «Башкирская АССР, Стерлитамакский район, г. Шихан 6 км к юго-востоку от г. Стерлитамак, на известняковых обнажениях, 16 VI 1960, П. Л. Горчаковский», цв., незрелые бобы (holotypus — SVER!; isotypus — LE: LE 01039413!).

От типовой разновидности отличается опушением бобов извилистыми, спутанными в прядки волосками (а не почти прямыми, не спутанными), а также зубцами чашечек, не удлиняющимися при плодах.

Распространение и экология. Заволж. (Россия: Республика Башкортостан — шихан Тратау к юго-востоку от г. Стерлитамак). — Рис.: *9*. — По склонам в петрофитной степи, реже по уступам и расщелинам известняковых обнажений. Примечательно, что в пределах шихана Тратау из представителей секции распространен только *A. permiensis* var. *sacrimontis*; здесь не встречается не только типовая разновидность *A. permiensis*, но и родственный *A. helmii*, хотя последний очень характерен в тех же сообществах на более северных шиханах Юрактау и Куштау.

Изученные образцы: Приложение 7 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

Мы предполагали (Knyazev, 2017; Knyazev et al., 2017) гибридное происхождение *A. permiensis* (*A. helmii* × *A. depauperatus*?); однако по особенностям участков *trn*L–F и *trn*F–*trn*V хлоропластной ДНК (Knyazev, Philippov, 2019) *A. permiensis* четко отличается от всех видов секции и несколько ближе к *A. heptapotamicus*. Таким образом, если *A. permiensis* s. l. и гибрид, то материнский или оба его родительских вида, возможно, уже вымерли. Резко дизъюнктивный ареал *A. permiensis*, и особенно анклав его ареала на горе Тратау, окруженный местонахождениями *A. helmii*, позволяет предполагать, что *A. permiensis* s. l. представляет более древний элемент флоры Урала, в настоящее время практически вытесненный более активными родственными видами.

8. **Astragalus tergeminus** (Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov) Knjaz., comb. et stat. nov.

≡ *A. helmii* Fisch. ex DC. var. *tergeminus* Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov, 2006, Бот. журн. 91, 2: 283, рис. 2, *2*; Рябинина и Княз. 2009, Опред. сосуд. раст. Оренб. обл.: 385, tab. 76, fig. 2; Podlech, Zarre, 2013, Taxon. Rev. Gen. Astragalus: 2035. ≡ *A. helmii* subsp. *tergeminus* (Knjaz., Kulikov et E. G. Philippov) Knjaz. 2017, Новости сист. высш. раст. 48: 93. — Typus: «Оренбургская обл., Гайский р-н, Губерлинские горы, на южном склоне сопки “Змеиные горы”, 9 VI 1978, Н. П. Салмина, В. Н. Зуева», пл. (holotypus — LE: LE 01036382!; isotypus — SVER!).

— *A. helmii* auct. non Fisch. ex DC.: Гонч. и Попов, 1946, Фл. СССР, 12: 548, p. p., quoad pl. ex Kasachstania; Гамаюн. и Фисюн, 1961, Фл. Казахст. 5: 218, p. p., quoad pl. ex Aktobe prov. et mont. Ulutau; Абдулл. 1981, Опред. раст. Ср. Азии, 6: 229; Yakovlev et al. 1996, Legum. North. Euras.: 154, p. p., quoad pl. ex Dzhezkazgan prov.

— *A. kasachstanicus* auct. non Golosk.: Гамаюн. и Фисюн, 1961, цит. соч.: 219, p. min. p., quoad pl. ex mont. Ulutau.

Распространение и экология. Верх.-Тоб. (Россия: Оренбургская обл.: юго-восток; Казахстан: Актобинская обл. — север), Арало-Касп. (Казахстан: Карагандинская обл., горы Улутау). — Рис.: *10*. — По петрофитным степям на различных подстилающих породах, но избегает известняков и доломитов. Цв. V–VI.

Изученные образцы: Приложение 8 (см. сайт издания: www.binran.ru/journals/novitates/).

2n = 16: Южный Урал, Оренбургская обл., Губерлинские горы (Gorchakovsky, Zueva, 1982; Knyazev et al., 2006).

По морфологическим признакам *A. tergeminus* занимает промежуточное положение между *A. helmii* и *A. kasachstanicus*, но по особенностям регионов *trn*L–F и *trn*F–*trn*V хлоропластной ДНК резко отличается от первого (Knyazev, Philippov, 2019) и близок к последнему. Поскольку хлоропластная ДНК наследуется у цветковых растений по материнской линии, можно было бы предположить, что *A. tergeminus* представляет стабилизировавшийся гибрид *A. helmii* × *A. ka-*

sachstanicus, где материнским видом был последний. Однако для подобного гибрида следовало бы ожидать полиплоидный кариотип, тогда как *A. tergeminus* — диплоид (Knyazev et al., 2006). Поэтому более вероятно, что *A. tergeminus* произошел непосредственно от *A. kasachstanicus*, а его сходство с *A. helmii* конвергентно.

Сравнение видов и подвидов *Astragalus* секции *Helmia* приведено ниже в ключе — это переработанная версия ранее опубликованного варианта (Knyazev et al., 2017).

Ключ для определения видов и подвидов *Astragalus* sect. *Helmia*

1. Ось соцветия с 5–10 прицветниками (поскольку 1–3 верхних цветка обычно не развиваются, фактически соцветие 5–7-цветковое) ..... 2.
+ Ось соцветия с 1–4 прицветниками (соцветие 1–4-цветковое) ..... 4.
2. Наиболее развитые листья с 3–4(5) парами листочков; конечный листочек, хотя бы у некоторых листьев, на ¼ длиннее и шире наиболее развитых боковых листочков. Цветки белые или розоватые. Бобы ромбически-эллиптические, 4–6 мм шир. ..... 8. *A. tergeminus*.
+ Наиболее развитые листья с 5–7 (редко с 8–10) парами листочков; конечный листочек примерно равен или несколько меньше боковых. Цветки молочно-белые, кремовые. Бобы продолговатые или эллиптические, 2.5–3 мм шир. ..... 3.
3. Бобы продолговатые, 15–25 мм дл., 2.5–3 мм шир., опушены оттопыренными, полуоттопыренными белыми волосками около 1 мм дл. с примесью прижатых белых или черных волосков. Листочки сверху зеленые, рассеянно прижато опушенные двуконечными волосками, ориентированными параллельно оси листочка, так что волоски отстоят друг от друга на 2–3 и более своей ширины ..... 5. *A. ionae*.
+ Бобы эллиптические, 10–15 мм дл., 2.5–3 мм шир., опушены более длинными, 1–2 мм дл., оттопыренными белыми волосками, отчасти отогнутыми верхушками к основанию боба, спутанными в прядки. Обычно (исключая теневые формы растений) листочки очень густо опушенные (серебристые), так что волоски расположены без промежутков или лишь немного (на 1–1.5 своей ширины) отстоят друг от друга ..... 3. *A. helmii*.
++ Иное сочетание признаков: бобы 3–4(4.5) мм шир., продолговатые, ланцетные, но опушены длинными (1–2 мм дл.) волосками ..... 7.
4. Бобы 5–8 мм шир., ромбически-эллиптические, весьма густо опушены оттопыренными, отчасти отогнутыми назад (к основанию боба), извилистыми и спутанными в прядки волосками до 2 мм дл. Соцветия зонтиковидные, 1–3-цветковые. Листья 1–3-парные; хотя бы у некоторых листьев верхний листочек на ¼ длиннее и шире наиболее развитых боковых листочков ..... 5.
+ Бобы 3–4 мм шир., продолговатые, ланцетные, обычно менее густо опушены оттопыренными и полуоттопыренными волосками. Соцветия чаще 4-цветковые. Листья чаще 4-парные; конечный листочек примерно равен или несколько мельче наиболее развитых боковых ..... 6.
5. Цветки белые, розовые, редко светло-пурпурные. Опушение бобов белое ..... 6a. *A. kasachstanicus* subsp. *kasachstanicus*.
+ Цветки пурпурно-фиолетовые. Опушение бобов первоначально белое, затем зеленоватое или желтоватое ..... 6b. *A. kasachstanicus* subsp. *coloratus*.
6. Подушковидное растение (многолетние побеги б. м. прижаты друг к другу, веерообразно расходятся вверх и косо в стороны, оканчиваясь на верхушках тесно сближенными розетками). Наиболее развитые листья с 4 парами эллиптических, обратнояйцевидных, обычно очень мелких листочков. Соцветие почти зонтиковидное; ось соцветия 1–4 мм дл., несет 1–4(5) яйцевидных прицветников; цветки белые или розоватые, с пурпурным (в гербарии синим) пятном на верхушке лодочки. Бобы ланцетные, 15–20 мм дл., 3–3.5 мм шир., обычно слегка серповидно изогнутые ..... 4. *A. heptapotamicus*.
+ Растения б. м. дернистые, но не подушковидные: многолетние побеги рыхло расположены и распростерты по субстрату. Наиболее развитые листья с 4–5(7) парами листочков. Сочетание других признаков иное ..... 7.
7. Бобы 20–27 мм дл., прямые, опушены косо вверх (к верхушке боба) направленными, рыхло прижатыми или полуоттопыренными волосками. Нижний прицветник 3–7 мм дл. Зубцы чашечки 2.5–3 мм дл., при плодах 3–7.5 мм дл. Цветки 22–30 мм дл., белые; лодочка чисто-белая или с небольшим бледно-розовым (в гербарии синеватым) пятном на верхушке ..... 7. *A. permiensis*.
+ Бобы 15–25 мм дл., иначе опушены, обычно со значительной примесью оттопыренных волосков. Прицветники и зубцы чашечки более короткие. Цветки мельче и (или) иначе окрашены, обычно с более выраженным пятном на верхушке лодочки ..... 8.
8. Цветки белые; лодочка с крупным, охватывающим верхнюю треть — половину ее пластинки, пурпурным (в гербарии синим) пятном. Бобы опушены оттопыренными волосками. Наиболее развитые листья с 2–4(5) парами листочков ..... 2. *A. gregorii*.
+ Цветки кремовые, иногда розоватые; лодочка на верхушке без пятна или с небольшим пятном, охватывающим не более ¼ ее пластинки. Бобы опушены оттопыренными и полуоттопыренными волосками, обычно со значительной примесью волосков, косо отклоненных к верхушке боба. Наиболее развитые листья с 4–5 (иногда с 6–7) парами листочков ..... 9.
9. Бобы ланцетные, 15–20 мм дл., 3.5–4 мм шир., обычно слегка изогнутые, опушены длинными (1–2 мм дл.), полуоттопыренными и оттопыренными белыми волосками (у некоторых волосков верхушки б. м. отклонены к основанию боба). Листочки серебристые от очень густого опушения ..... 1. *A. depauperatus*.
+ Бобы продолговатые, 15–25 мм дл., 2.5–3 мм шир., прямые, реже слегка изогнутые, опушены оттопыренными, полуоттопыренными белыми волосками около 1 мм дл., с примесью (особенно вдоль швов) прижатых

белых или черных волосков. Листочки зеленые (их опушение более редкое) ..... 5. *A. ionae*.

Благодарности

Исследования проведены по теме НИР АААА-А17-117072810011-1 «Исследование и охрана фенотипического и генотипического разнообразия флоры и растительности России», отчасти при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-04-00895. Приношу свою искреннюю благодарность за сотрудничество по программе проекта № 16-04-00895, а также за ценные консультации при подготовке данной публикации Д. А. Кривенко (Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН) и Е. Г. Филиппову (Ботанический сад УрО РАН).

Дополнительные материалы (Приложения 1–8) к статье размещены на сайте издания (www.binran.ru/journals/novitates/).

Литература | References

Abdullaeva M. N. 1981. Rod *Astragalus* L. — Astragal... Sektsiya *Helmia* Bge. [Genus *Astragalus* L. — Milkwetch... Section *Helmia* Bge.] // Conspectus Florae Asiae Mediae. T. 6 / R. V. Kamelin, S. S. Kovalevskaja, M. M. Nabijev (eds.). Taschkent: Acad. Sci. UzSSR. P. 229–230. [In Russian] (Абдуллаева М. Н. 1981. Род *Astragalus* L. — Астрагал... Секция *Helmia* Bge. // Определитель растений Средней Азии. Т. 6 / ред. Р. В. Камелин, С. С. Ковалевская, М. М. Набиев. Ташкент: ФАН Узб. ССР. С. 229–230).

Cherepnin L. M. 1963. Flora yuzhnoi chasti Krasnoyarskogo kraya. Vypusk 4 [Flora of the southern part of Krasnoyarsk Region. Part 4] // Uchen. Zap. Krasnoyarsk. Gosud. Pedagog. Inst. Vol. 24, iss. 4. P. 3–270. [In Russian] (Черепнин Л. М. 1963. Флора южной части Красноярского края. Выпуск 4 // Учен. зап. Красноярск. госуд. педагог. инст. Т. 24, вып. 4. С. 3–270).

Fedtschenko B. A., Palibin I. V., Basilevskaja N. A. et al. 1930. Rasteniya, sobrannyye G. E. Grumm-Grzhimailo v Zapadnoi Mongolii v 1903 godu [Plants collected by G. E. Grumm-Grshimailo in Western Mongolia in 1903] // G. Grumm-Grshimailo. Western Mongolia and the Uriankhai Country. Vol. 3, pt. 2. Leningrad: Press of Russ. Geogr. Soc. P. 806–826. [In Russian] (Федченко Б. А., Палибин И. В., Базилевская Н. А. и др. 1930. Растения, собранные Г. Е. Грумм-Гржимайло в Западной Монголии в 1903 году // Г. Е. Грумм-Гржимайло (сост.). Западная Монголия и Урянхайский край. Т. 3, вып. 2. Л.: Гос. Рус. геогр. о-во. С. 806–826).

Gamajunova A. P., Fisjun V. V. 1961. Rod Astragal — *Astragalus* L. ... Podrod *Cercidotrix* Bge. [Genus Milkwetch — *Astragalus* L. ... Subgenus *Cercidotrix* Bge.] // Flora Kazakhstana [Flora of Kazakhstan] / N. V. Pavlov (ed.-in-chief). Vol. 5. Alma-Ata: Acad. Sci. Kazakh. SSR. P. 184–299. [In Russian] (Гамаюнова А. П., Фисюн В. В. 1961. Род *Astragalus* L. ... Подрод *Cercidotrix* Bge. // Флора Казахстана / гл. ред. Н. В. Павлов. Т. 5. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. С. 184–299).

Gontscharov N. F., Popov M. G. 1946. Rod *Astragalus* L. — Astragal... Sektsiya *Helmia* Bge. [Genus *Astragalus* L. — Milkwetch... Section *Helmia* Bge.] // Flora URSS. T. 12. Mosqua; Leningrad: Ed. Acad. Sci. URSS. P. 545–549. [In Russian] (Гончаров Н. Ф., Попов М. Г. 1946. Род *Astragalus* L. — Астрагал... Секция *Helmia* Bge. // Флора СССР. Т. 12. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 545–549).

Gorchakovsky P. L., Zueva V. N. 1982. Inter- and intrapopulation variability of Ural endemic *Astragalus* sp. // Soviet J. Ecolog. Vol. 13, № 4. P. 231–236. [Transl. from Russian] (Горчаковский П. Л., Зуева В. Н. 1982. Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость уральских эндемичных астрагалов // Экология. Т. 13, № 4. С. 20–27).

Ho S. B. 1993. *Astragalus* Linn. ... subgen. *Cercidotrix* Bunge // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. T. 42 (1). Peking: Science Press. P. 252–326 [In Chinese].

Knyazev M. S. 2017. Materials to the review of genus *Astragalus* section *Helmia* (*Fabaceae*) // Novosti Sist. Vyssh. Rast. Vol. 48. P. 89–97. [In Russian with English abstract] (Князев М. С. 2017. Материалы к ревизии секции *Helmia* рода *Astragalus* (*Fabaceae*) // Новости сист. высш. раст. Т. 48. С. 89–97).

Knyazev M. S., Filippov [Philippov] E. G., Dymshakova O. S., Belyaev A. Yu., Kutlunina N. A. 2017. Preliminary results of population genetic studies (isozyme analysis) of species and races of *Astragalus* sect. *Helmia* (*Fabaceae*) in the Urals // Taxonomy and evolutionary morphology of plants: Materials of the Conference dedicated to 85 anniversary of V. N. Tichomirov (January 31 — February 3, 2017, Moscow) / D. D. Sokoloff et al. (eds.). Moscow: MAKS Press. P. 201–204. [In Russian] (Князев М. С., Филиппов Е. Г., Дымшакова О. С., Беляев А. Ю., Кутлунина Н. А. 2017. Предварительные результаты популяционно-генетического исследования (изоэнзимный анализ) видов и рас *Astragalus* sect. *Helmia* (*Fabaceae*) на Урале // Систематика и эволюционная морфология растений: Материалы конф., посвящ. 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова (31 января — 3 февраля 2017 г., Москва) / ред. колл. Д. Д. Соколов и др. М.: МАКС Пресс. С. 201–204).

[Knyazev] Knyasev M. S., Kulikov P. V., Philippov E. G. 2006. Section *Helmia* of the genus *Astragalus* (*Fabaceae*) in the flora of the Urals // Bot. Zhurn. Vol. 91, № 2. P. 278–290. [In Russian with English abstract] (Князев М. С., Куликов П. В., Филиппов Е. Г. 2006. Секция *Helmia* рода *Astragalus* (*Fabaceae*) во флоре Урала // Бот. журн. Т. 91, № 2. С. 278–290).

[Knyazev] Knyasev M. S., Philippov E. G. 2019. Investigation of chloroplast DNA variability of some representatives of section *Helmia* of the genus *Astragalus* (*Fabaceae*) // AIP Conference Proceedings. Vol. 2063: Modern synthesis methodologies for creating drugs and functional materials (MOSM 2018). Proc. of the II Int. Conf. 15–17 Nov 2018, Yekaterinburg, Russia. https://doi.org/10.1063/1.5087359

Numeri chromosomatum Magnoliophytorum florae URSS: *Aceraceae — Menyanthaceae*. 1990 / A. Takhtajan (red.).

Leninopoli: Nauka. 509 p. [In Russian] (Числа хромосом цветковых растений СССР: *Aceraceae — Menyanthaceae*. 1990 / ред. А. Л. Тахтаджян. Л.: Наука. 509 с.).

Polozhij A. V. 1954. Species novae generis *Astragali* L. e Sibiria media // Animadvers. Syst. Herb. Univ. Tomsk. = Sist. Zametki Mater. Gerb. Krylova Tomsk. Gosud. Univ. № 77–78. P. 1–5. [In Russian and Latin] (Положий А. В. 1954. Новые виды рода *Astragalus* L. из Средней Сибири // Сист. заметки матер. Герб. им. П. Н. Крылова Томск. госуд. унив. № 77–78. С. 1–5).

Polozhij A. V. 1960. Bobovyye — *Papilionaceae* [Legumes — *Papilionaceae*] // Flora Krasnoyarskogo kraya [Flora of Krasnoyarsk Region]. Vol. 6. Tomsk: State Univ. Press. P. 3–94. [In Russian] (Положий А. В. 1960. Бобовые — *Papilionaceae* // Флора Красноярского края. Вып. 6. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С. 3–94).

Podlech D., Sytin A. K. 1996. Typification of Russian and some other species of *Astragalus*. I // Sendtnera. Vol. 3. P. 149–176.

Podlech D., Zarre Sh. 2013. A taxonomic revision of the genus *Astragalus* L. (*Leguminosae*) in the Old World. Vols. 1–3. Wien: Naturhistorisches Museum. 2439 p.

Popov M. G. 1949. 3316. *Astragalus Jonae* Palib. // Spisok Rast. Gerb. Fl. S. S. S. R. Vol. 11, iss. 67. P. 62–63. [In Russian] (Попов М. Г. 1949. 3316. *Astragalus Jonae* Palib.) // Список раст. герб. Фл. СССР. Т. 11, вып. 67. С. 62–63).

Ruprecht F. J. 1850a. Ueber die Verbreitung der Pflanzen im nördlischen Ural // Bull. Cl. Phys.-Math. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb. T. 8, № 18–19. S. 273–297.

Ruprecht F. J. 1850b. Ueber die Verbreitung der Pflanzen im nördlischen Ural. St. Petersburg: Kaiserl. Akad. Wiss. 84 S. (Beiträge zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches. Lief. 7. = Материалы к ближайшему познанию прозябаемости Российской империи. Кн. 7).

Ruprecht F. J. 1854a. Flora boreali-uralensis: Ueber die Verbreitung der Pflanzen im nördlichen Ural. St. Petersburg: Kaiserl. Akad. Wiss. 49 S.; 3 Taf.

Ruprecht F. J. 1854b. Flora Severnogo Urala: O rasprostranenii rastenii na Severnom Urale... [Flora of Northern Urals: On distribution of plants on the Northern Urals...]. St. Petersburg: Imp. Acad. Sci. 51 p.; 3 pl. [In Russian and Latin] (Рупрехт Ф. И. 1854b. Флора Северного Урала: О распространении растений на Северном Урале по результатам Географической экспедиции 1847 и 1848 годов. СПб.: Имп. Акад. наук. 51 с.; 3 табл. рис.).

Stafleu F. A., Cowan R. S. 1983. Taxonomic literature. 2nd ed. Vol. 4: P–Sak. Utrecht; Antwerpen: Bohn, Scheltema & Holkema; etc. 1214 p.

Ulziykhutag N. 2003. Bobovyye Mongolii (taxonomiya, ekologiya, geografiya, filogeniya i khozyaistvennoye znacheniye) [Legumes of Mongolia (taxonomy, ecology, geography, phylogeny and economic importance)]. Ulaanbaatar: Mong. Akad. Nauk. 588 p. [In Russian] (Улзийхутаг Н. 2003. Бобовые Монголии (таксономия, экология, география, филогения и хозяйственное значение). Улаанбаатар: Монг. акад. наук. 588 с.).

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia: A checklist. Kew, 1996. 724 p.