

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ  
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«САРАТОВСКИЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
ИМЕНИ Н. Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО»

На правах рукописи



Крицкая Татьяна Алексеевна

ФИЛОГЕОГРАФИЯ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ КАК ОТРАЖЕНИЕ  
ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПРИКАСПИЯ

1.5.9. Ботаника

Диссертация на соискание учёной степени  
доктора биологических наук

Научный консультант:  
доктор биологических наук, профессор  
Кашин Александр Степанович

Саратов – 2023

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ .....	6
ГЛАВА 1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ, ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПОНТО-КАСПИЯ В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ .....	17
1.1 Обзор физико-географических условий района исследования .....	17
1.1.1 Нижнее Поволжье .....	17
1.1.2 Предкавказье и Северный Кавказ .....	20
1.1.3 Крым (Крымский полуостров) .....	23
1.2. Палеогеография бассейнов Понто-Каспия и ледниково-межледниковая ритмика на Восточно-Европейской равнине .....	25
1.2.1 Тетис и Паратетис .....	25
1.2.2 Бассейны Каспия .....	26
1.2.3 Бассейны Понта .....	31
1.2.4 Сравнительный анализ развития Каспия и Понта в условиях ледниково-межледниковой ритмики Восточно-Европейской равнины .....	34
1.3 История развития растительного покрова Прикаспия и происхождение степей .....	38
ГЛАВА 2. ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ЕВРОПЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ВЫБРАННЫМ ОБЪЕКТАМ .....	47
2.1 Тюльпан душистый ( <i>Tulipa suaveolens</i> и <i>T. × gesneriana</i> ) .....	57
2.2 Рябчики ( <i>Fritillaria meleagroides</i> и <i>F. ruthenica</i> ) .....	66
2.3 Брандушка разноцветная ( <i>Colchicum bulbocodium</i> subsp. <i>versicolor</i> ) .....	69
2.4 Живокости юго-востока России ( <i>Delphinium</i> sp.) .....	76
2.5 Шаровница биснагарская ( <i>Globularia bisnagarica</i> ) .....	79
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ .....	85
3.1 Материал исследования .....	85
3.1.1 <i>Tulipa suaveolens</i> и <i>T. × gesneriana</i> .....	85
3.1.2 <i>Fritillaria meleagroides</i> .....	71

3.1.3 <i>F. ruthenica</i> .....	74
3.1.4 <i>Colchicum bulbocodium</i> subsp. <i>versicolor</i> .....	77
3.1.5 <i>Delphinium</i> spp. ....	78
3.1.6 <i>Globularia bisnagarica</i> .....	83
3.2 Методы исследования .....	86
3.2.1 Выделение ДНК из растительной ткани .....	86
3.2.2 Анализ ISSR .....	86
3.2.3 Амплификация, очистка и таргетное секвенирование ДНК .....	87
3.2.4 Статистическая обработка результатов ISSR-анализа .....	89
3.2.5 Статистическая обработка результатов секвенирования .....	91
3.2.6 Оценка времени дивергенции .....	93
3.2.7 Методы изучения морфологической изменчивости видов .....	94
3.2.8 Определение цвета листочков околоцветника <i>T. suaveolens</i> .....	95
3.2.9 Методы биотехнологии растений .....	99
ГЛАВА 4. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ <i>TULIPA SUAVEOLENS</i> В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА .....	102
4.1 Молекулярно-генетический полиморфизм популяций <i>T. suaveolens</i> в европейской части ареала по данным ISSR маркирования .....	102
4.1.1 Генетическая дифференциация <i>T. suaveolens</i> в Саратовской области .....	102
4.1.2 Оценка генетического разнообразия популяций <i>T. suaveolens</i> в Волгоградской области .....	117
4.1.3 Генетическое разнообразие <i>T. suaveolens</i> в Крыму .....	123
4.1.4 ISSR-анализ популяций <i>T. suaveolens</i> европейской части ареала	131
4.2 Генетическое разнообразие <i>T. suaveolens</i> по результатам таргетного секвенирования и эволюционная связь вида с ранними сортами <i>T. gesneriana</i> .....	145
4.3 Закономерности географического распределения морфологического полиморфизма <i>T. suaveolens</i> в европейской части ареала .....	174

4.4 Географические особенности распределения растений <i>T. suaveolens</i> по окраске цветка .....	179
4.5 Заключение .....	192
ГЛАВА 5. БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ <i>FRITILLARIA</i> ЮГА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ .....	195
5.1 Филогеографический анализ <i>Fritillaria meleagroides</i> и связь с эндемичными видами <i>Fritillaria</i> Северного Кавказа .....	195
5.1.1 Вариабельность хлоропластной ДНК .....	195
5.1.2 Вариабельность ядерной ДНК (ITS) .....	198
5.1.3 ISSR-анализ популяций <i>F. meleagroides</i> европейской части ареала .....	201
5.1.4 Структура морфологической изменчивости в популяциях <i>F. meleagroides</i> .....	206
5.1.5 Заключение .....	209
5.2 Оценка генетического и морфологического разнообразия популяций <i>F. ruthenica</i> юго-востока России .....	212
5.2.1 Географические особенности распределения генетического полиморфизма <i>F. ruthenica</i> .....	212
5.2.2 Морфологическая изменчивость в популяциях <i>F. ruthenica</i> юго-востока России .....	216
5.2.3 Заключение .....	219
ГЛАВА 6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ <i>COLCHICUM BULBOCODIUM</i> SUBSP. <i>VERSICOLOR</i> ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ .....	221
6.1 Полиморфизм хлоропластной ДНК .....	221
6.2 Генеалогический анализ риботипов ITS1 .....	229
6.3 Структура морфологической изменчивости <i>C. bulbocodium</i> subsp. <i>versicolor</i> .....	239
6.4 Заключение .....	242

ГЛАВА 7. ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОВ РОДА <i>DELPHINIUM</i> ЮГО-ВОСТОКА РОССИИ .....	245
7.1 Полиморфизм хлоропластной ДНК и риботипов ITS2 .....	246
7.2 Морфологическая изменчивость таксонов <i>Delphinium</i> европейской части России .....	275
7.3 Заключение .....	281
ГЛАВА 8. ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО И МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ <i>GLOBULARIA BISNAGARICA</i> ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО ФРАГМЕНТА АРЕАЛА .....	285
7.1 Генетический полиморфизм в популяциях <i>G. bisnagarica</i> .....	285
7.2 Морфологическая изменчивость в популяциях <i>G. bisnagarica</i> восточно-европейского фрагмента ареала .....	290
7.3 Заключение .....	293
ГЛАВА 9. ОТРАЖЕНИЕ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПРИКАСПИЯ В ФИЛОГЕОГРАФИИ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ .....	294
ГЛАВА 10. ВОПРОСЫ ОХРАНЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ <i>IN SITU</i> , <i>EX SITU</i> , <i>IN VITRO</i> .....	302
10.1 Рекомендации по расширению сети ООПТ .....	306
10.2 Сохранение редких генотипов <i>T. suaveolens in vitro</i> .....	310
ВЫВОДЫ .....	315
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ .....	317
ПРИЛОЖЕНИЯ .....	385

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность и разработанность темы исследования.** Понто-Каспий (Черное, Азовское и Каспийское моря) – это система отличающихся друг от друга природными особенностями и историей палеогеографического развития внутриконтинентальных водоемов – реликтов бассейна Восточного Паратетиса (Янина, 2009). Согласно палинологическим данным, растительный покров прилегающих к Каспию территорий претерпевал многократные смены в течение плиоцен-четвертичного времени, которые происходили синхронно и были связаны с общими климатическими изменениями в пределах всего бассейна (Абрамова, 1977). Наиболее серьезные перестройки фитоценозов, сопровождавшиеся миграциями отдельных флористических элементов, имеющих различные экологические амплитуды, датируются возрастом 24–17 тыс. лет назад (Чеботарева, Макарычева, 1982; Гричук, 1989; Эволюция..., 2008), что соответствует эпохе максимального похолодания последнего оледенения (LGM – Last Glacial Maximum) и Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря. В это время формировались своеобразные структурные единицы растительного покрова, не имеющие аналогов в современной растительности (Гричук, 1969, 1982, 1989; Артющенко, 1970; Спиридонова, 1991; Болиховская, 1995; Болиховская и др., 2001; Маркова и др., 2002; Симакова, Пузаченко, 2005).

Однако пространственные границы этих перестроек и участие тех или иных элементов в формировании растительного покрова остаются предметом дискуссий.

Моделирование современных типов растительности на основе данных споро-пыльцевого анализа позволило выявить умеренный уровень ошибки при сопоставлении потенциальных (реконструированных на основе полученных данных) и фактических фитоценозов (Binney et al., 2017). С одной стороны, эту погрешность создают древесные таксоны, которые производят большое количество пыльцы, и накладываются на нелесные типы

растительности, такие как тундра и степь. С другой стороны, её обуславливает перекрываемость палинологических спектров по многим элементам растительности степи, пустыни и сухой тундры, так как эти формации имеют целый ряд общих таксонов и зачастую оказываются за пределами разрешения метода споро-пыльцевого анализа. Реконструкции типов растительности позднего плейстоцена и голоцена дают сходные погрешности. В результате оказывается невозможным, во-первых, достоверно различить степь и сухую тундру, а во-вторых, – выявить границы распространения лесных и, тем более, лесостепных фитоценозов (Binney et al., 2017).

Для прояснения этих вопросов необходимы филогеографические исследования таксонов, представляющих разные типы растительности, на уровне видов и популяций с датировкой филогении, реконструкцией их предковых ареалов, а также выявлением корреляции их генезиса с историей ландшафта и климата (Hurka et al. 2019). Кроме того, данные о происхождении таксономически сложных групп могут позволить прояснить их систематику и грамотно спланировать природоохранные мероприятия.

Известно, что одной из основных глобальных проблем современности является сохранение биоразнообразия на популяционном, видовом, экосистемном, биосферном уровнях. Сокращение видового и генетического разнообразия представляет реальную угрозу для биосферы, поскольку устойчивость воспроизводства природных экосистем непосредственно связана с их генетически обусловленным потенциалом адаптации к меняющимся условиям окружающей среды, а сам этот потенциал определяется исключительно совокупностью генофондов всех живых компонентов экосистемы. Потеря любой части из них является невозможной и непредсказуемой по последствиям утратой для экосистемы. В современных условиях уязвимости экосистем и отдельных их составляющих единственным выходом является мониторинг биоразнообразия (генетического, видового, биоценотического) для

планомерной и целенаправленной организации его эксплуатации, охраны и возобновления, оптимизация структуры всех его основных уровней, разработка мер по увеличению численности популяций исчезающих видов.

Наиболее рациональные подходы к сохранению редких и исчезающих видов растений могут быть найдены, если специалисты по охране природы будут владеть информацией о генетической структуре, полиморфизме, генезисе и других характеристиках популяций, поскольку морфологическая изменчивость может не коррелировать с ней (Allendorf, 2017; Hohenlohe et al., 2021; Sramkó, 2023). Например, у многих степных видов или комплексов видов, как животных, так и растений, Восточной и Центральной Европы выявлена высокая генетическая разнородность популяций из разных регионов исследования без проявления этой разнородности на морфологическом уровне (Ferchaud et al., 2012; Gvozdik et al., 2012; Kajtoch et al., 2013, 2014, 2016; Sramkó, 2019; Kropf et al., 2020). Наличие отдельных филогенетических линий и/или генетических кластеров у таких объектов интерпретируется как наличие различных «эволюционно значимых единиц» и/или «единиц регулирования» (Moritz 1994; Vogler, DeSalle 1994; Sramkó, 2023), которые необходимо учитывать при проведении природоохранных мероприятий. Отдельные эволюционные единицы часто имеют разные экологические требования, поэтому смешивание особей из разных генетических линий (например, при интродукции) может иметь негативные последствия для адаптивного потенциала генофонда (Frankham et al., 2002). К тому же, эти эволюционные единицы могут представлять таксономическую ценность, например, для идентификации систематического положения, как у *Sicista subtilis* (Cserkés et al. 2015a, b), или «близких к исчезновению» таксонов супервида *Nannospalax leucodon* (Németh et al. 2013), или видов внутри комплекса *Vipera ursinii* (Ferchaud et al., 2012; Gvozdik et al., 2012; Zinenko et al., 2015), или предполагаемых подвидов, таких как *Cheilotoma musciformis* и *Coraebus elatus* (Kajtoch et al., 2013, 2014).

Очевидно, что невозможно сохранить все популяции всех видов, обладающих существенной генетической самобытностью (даже невозможно было бы исследовать все эти популяции!). Приоритетом в сохранении должна быть защита тех территорий, которые характеризуются наибольшим биоразнообразием, и одновременное сохранение отдельных генетических единиц некоторых ключевых видов.

**Цель исследования** состояла в выявлении генетического и морфологического полиморфизма популяций редких видов растений Понтийско-Каспийской степи и последующей реконструкции филогеографии этих видов в связи с динамикой климата и ландшафта бассейнов Понто-Каспия в плиоцен-четвертичное время.

Для достижения цели были поставлены **следующие задачи**:

1. Изучить генетическую структуру популяций редких видов из разных типов растительности (степь: *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, *Tulipa suaveolens* и *Delphinium puniceum*; лесостепь: *Fritillaria ruthenica* и таксоны *Delphinium* юго-востока России; экстразональная растительность: *F. meleagroides* (заливные луга) и *Globularia bisnagarica* (местообитания на выходах кальций-содержащих материнских горных пород)), ареал которых охватывает территорию Понтийско-Каспийской степи;
2. Определить закономерности пространственного распределения генетического полиморфизма исследованных видов и провести филогеографический анализ с привлечением данных молекулярного датирования;
3. Оценить корреляции филогеографических реконструкций истории формирования современных ареалов изученных видов с существующими палеогеографическими реконструкциями;
4. Выявить основные закономерности морфологической изменчивости в популяциях исследованных видов в пределах бассейнов Понто-Каспия и оценить их связь с генетической структурой;

5. Обосновать пути охраны уникальных эволюционных единиц на основе выявленных закономерностей пространственного размещения генетического полиморфизма и истории популяций.

**Научная новизна.** Впервые проведено комплексное популяционно-генетическое исследование ряда редких видов растений (*T. suaveolens*, *F. meleagroides*, *F. ruthenica*, *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, *G. bisnagarica*, 23 таксона *Delphinium* юго-востока России) на обширной части их ареалов в пределах европейской части России. Впервые выявлены биогеографические закономерности распределения их генетического полиморфизма и проведены филогеографические реконструкции в связи с историей ландшафта и климата на уровне видов и популяций. Для *T. suaveolens* и 16 таксонов *Delphinium* впервые проведен анализ молекулярного датирования. Впервые выявлены основные закономерности морфологической изменчивости в популяциях *T. suaveolens*, *F. meleagroides*, *F. ruthenica* и *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* на обширной части их ареалов в пределах европейской части России и установлена их связь с биоклиматическими, топографическими и генетическими факторами. Впервые секвенированы последовательности ДНК 16 видов *Delphinium*, включая *D. puniceum*.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследований позволяют расширить представления о богатстве и уязвимости генофондов редких видов растений, биогеографических закономерностях их пространственного распределения и взаимосвязи генетической и морфологической изменчивости популяций. Молекулярно-филогеографические реконструкции степных и луговых травянистых растений, включающие корреляции с историей климата и ландшафта, вносят вклад в понимание эволюции степных местообитаний, направлений их колонизации представителями из разных прапопуляций, районы происхождения полиморфизма и маршруты миграции цветковых растений.

Полученные данные позволяют оценить влияние происходящих изменений климата и ландшафта на генетическую изменчивость отдельных видов и биоразнообразие в целом. Показана применимость филогеографических методов для уточнения спорных палеогеографических реконструкций.

Зарегистрировано более 700 последовательностей ДНК охраняемых видов растений в международной базе данных GenBank (NCBI), которые могут использоваться для идентификации растительных образцов и определения их регионального происхождения в судебной экспертизе (Рябухина, Крутовский, 2023). С 2013 года в учебно-научном центре «Ботанический сад» Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского ведутся работы по сохранению редких и исчезающих видов растений Саратовской области в генетическом банке *in vitro* (Блюднева и др., 2014; Крицкая, Кашин, 2016; Крицкая, 2017). Апробированы протоколы клонального микроразмножения *T. suaveolens*, *F. meleagroides* и *F. ruthenica in vitro* и получены жизнеспособные растения-регенеранты. Описан морфогенез *T. suaveolens* в культуре *in vitro*. Вынесены практические рекомендации по сохранению редких генотипов *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Материалы диссертации использованы при составлении третьего издания Красной книги Саратовской области (2021).

**Методология и методы исследования.** Для исследований, представленных в диссертации, были выбраны адекватные методы и подходы молекулярно-филогенетического и филогеографического анализа. Основными объектами исследования служили популяции редких видов из разных типов растительности (степь: *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, *Tulipa suaveolens* и *Delphinium puniceum*; лесостепь: *Fritillaria ruthenica* и таксоны *Delphinium* юго-востока России; экстразональная растительность: *F. meleagroides* (заливные луга) и *Globularia bisnagarica* (местообитания на выходах кальций-содержащих материнских горных пород)), ареал которых охватывает территорию Понтийско-Каспийской степи. Выбор объектов

обусловлен имеющимися в литературе данными об их редкости и предполагаемом времени дивергенции и расселения. Предметом исследования являлись молекулярно-генетические, геномные различия. Исследования проводились на кафедре генетики биологического факультета и на базе лаборатории молекулярной биологии и цитогенетики Учебно-научного центра «Ботанический сад» Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского»

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Пространственная структура генетического полиморфизма степных эфемероидов коррелирует с границами Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря и отражает динамику растительности Прикаспия в позднем плейстоцене.

2. Степные участки, расположенные на территории Калачской и Ергенинской возвышенностей, восточных склонах Приволжской возвышенности, Общего и Каменного Сыртов, Медведицких Яров, Донецкого кряжа и холма Большое Богдо, сохранялись на протяжении всего позднего плейстоцена и голоцена и представляют собой степные рефугиумы ледниковых и межледниковых стадий.

3. Расселение таксонов рода *Delphinium* на территории юго-востока России происходило в двух направлениях: первое – со стороны Средиземноморья на Кавказ и Предкавказье в конце плиоцена; второе – со стороны Средней или Центральной Азии (горы Памир и Тянь-Шань, Тибетское нагорье) на Восточно-Европейскую равнину в позднем плейстоцене и на Кавказ – в голоцене. Первое связано с миграцией ксерофитных и мезофитных форм в результате аридизации климата, второе – с распространением экотонных лесостепных сообществ в теплые межледниковые эпохи позднего плейстоцена.

**Степень достоверности.** Достоверность полученных результатов и обоснованность выводов обеспечены значительным объёмом экспериментального материала, обработанного с применением современных статистических методов и подходов. Корректность проведенных исследований подтверждена публикацией основных результатов диссертации в международных рецензируемых журналах и изданиях.

**Декларация личного участия.** Весь материал, представленный в диссертации, собран и проанализирован автором в течение 10 лет – с 2013 по 2023 гг. Работа выполнена непосредственно автором, в некоторых случаях работа осуществлялась в рамках совместной деятельности с коллегами. Под руководством или непосредственном участии автора реализованы все этапы работы: им поставлены цель и задачи исследования, составлен план работ, проведены анализ литературных источников по теме исследования, полевые и лабораторные эксперименты, получены, обработаны и интерпретированы экспериментальные данные, сформулированы выводы. Изложенные в диссертации материалы были оформлены автором в виде научных статей, опубликованных в ведущих научных журналах и представленных на тематических конференциях. Все сообщения на научных конференциях и доклады на семинарах по теме настоящей диссертации были сделаны непосредственно самим автором.

**Апробация работы.** Основные положения и результаты работы докладывались и обсуждались на конференциях: VI и VII Региональная научная конференция «Исследования молодых ученых в биологии и экологии» (Саратов, 2014, 2015); VIII Всероссийская научно-практическая конференция «Аграрная наука в XXI веке: проблемы и перспективы» (Саратов, 2014); XXI Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2014» секция «Биология» (Москва, 2014); I Региональная и II Всероссийская научно-практические конференции «Особо охраняемые природные территории Саратовской области: прошлое, настоящее, будущее» (Хвалынский, 2014, 2015); VI Международная научно-

практическая конференция «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты) (Ялта, 2014); II Международная научная конференция «Генетика и биотехнология XXI века: проблемы, достижения, перспективы» (Минск, 2015); III Международная конференция «Генетика, геномика, биоинформатика и биотехнология растений» (Новосибирск, 2015); V Международная школа для молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Санкт-Петербург, 2016); Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные вопросы экологии и природопользования», посвященная памяти Б.М. Миркина (Уфа, 2017); XIV Съезд Русского ботанического общества и конференция «Ботаника в современном мире» (Махачкала, 2018); The VIII International Scientific and Practical Conference «Biotechnology as an Instrument for Plant Biodiversity Conservation (physiological, biochemical, embryological, genetic and legal aspects)» (Ялта, 2018); IV, V и XI Международная научно-практическая конференция «Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее, будущее» (Хвалынский, 2017, 2018, 2019); Международная научно-практическая конференция «Вавиловские чтения» (Саратов, 2014, 2015, 2018, 2019); 9-я конференция памяти проф. А.К. Скворцова «Проблемы микроэволюции, систематики и изучения флоры» (Москва, 2020); III Всероссийская конференция с международным участием «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (Москва, 2023); I и II Всероссийская научная конференция с международным участием «Живые системы: передовые междисциплинарные технологии изучения, управления и сохранения» (Саратов, 2019, 2023).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 53 работы, из них: 11 статей в журналах, индексируемых в международных базах «ISI Web of Science» и/или «Scopus», 8 статей – в журналах рекомендованных ВАК РФ (не ниже K2), 31 статья – в реферируемых журналах и сборниках, а также 2 монографии и учебно-методическое пособие.

**Структура и объём работы.** Диссертация состоит из введения, 10 глав, выводов, списка литературы и приложений. Изложена на 511 страницах, в том числе на 300 страницах основного текста, иллюстрирована 84 рисунками, 40 таблицами и 19 приложениями. Список литературы включает 590 работ, в том числе 347 – на иностранных языках.

**Связь работы с научными программами.** Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-00142 «Исследование состояния и структуры популяций *Tulipa gesneriana* L. на европейской части России» и при частичной поддержке грантов РФФИ 18-34-00061 «Исследование морфологического и генетического разнообразия у представителей рода *Delphinium* L. Поволжья и прилегающих территорий», РФФИ 20-34-90001 «Исследование генетического полиморфизма видов *Delphinium* L. Северного Кавказа и прилегающих территорий» и РНФ № 21-74-00004 «Полиморфизм популяций таксонов *Globularia* L. в европейской России в связи с их генезисом и расселением».

**Благодарности.** Автор выражает искреннюю благодарность научному консультанту д.б.н. А.С. Кашину за помощь в организации полевых исследований и формулировании основной идеи работы, д.б.н. М.А. Березуцкому (Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского, Саратов), д.б.н. И.А. Шанцеру (Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, Москва) и д.б.н. Н. Фризену (Ботанический сад Университета Оснабрюк, Германия) за ценные замечания, позволившие улучшить работу; к.б.н. Р.А. Муртазалиеву (Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского ФИЦ РАН, Махачкала), д.б.н. Н.И. Фёдорову (Уфимский Институт биологии УФИЦ РАН, Уфа), д.б.н. М.М. Ишмуратовой (Башкирский государственный университет, Уфа), к.б.н. Д.М. Анатову (Горный ботанический сад Дагестанского ФИЦ РАН, Махачкала), к.б.н. Ю.В. Пережогину (Костанайский государственный педагогический университет им. У. Султангазина, Казахстан) и д.б.н. Н. Снеговой (Институт зоологии НАН Азербайджана) – за помощь в сборе образцов.

Автор выражает признательность сотрудникам Гербария Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва), в частности А.П. Серегину, сотрудникам Гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина (Москва), в частности Н.Ю. Степановой, сотрудникам Эдинбургского Королевского ботанического сада (Великобритания), в частности С. Куби, за предоставленные гербарные образцы, а также Н.Н. Данилиной (Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, Москва), П.С. Ключниковой (Даремский университет, Великобритания) и сотрудникам питомника «Jacques Amand» (Великобритания) за ценные консультации и любезное предоставление сортообразцов *T. × gesneriana* ранней селекции.

Особую благодарность автор выражает сотрудникам Учебно-научного центра «Ботанический сад» Саратовского национального исследовательского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского (Саратов), принимавшим участие в поиске, сборе и камеральной обработке материала.

# ГЛАВА 1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ, ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПОНТО-КАСПИЯ В ПОЗДНЕМ КАЙНОЗОЕ

## 1.1 Обзор физико-географических условий района исследования

Большинство изученных популяций модельных объектов расположено в Саратовской, Волгоградской, Ростовской областях, в Левобережье Астраханской области и в Республике Калмыкия. Выборки *Tulipa suaveolens* и *Delphinium*, помимо перечисленных областей, включают Краснодарский край, республики Дагестан и Крым. Таким образом, район исследования практически полностью охватывает географический регион Нижнего Поволжья и частично – Предкавказье, предгорья и горы Северного Кавказа и Крым.

### 1.1.1 Нижнее Поволжье

Нижнее Поволжье – это территория, прилегающая к нижнему и среднему течению р. Волги, включает Саратовскую, Волгоградскую, Астраханскую области и Республику Калмыкия (Большая..., 1975). Относительно реки Волги выделяют Правобережье и Левобережье, или Заволжье, отличающиеся климатическими и почвенными условиями. Площадь региона 334.3 тыс. км<sup>2</sup>. Протяженность района исследования с севера на юг около 720 км, с запада на восток – около 565 км. В связи со значительной протяженностью в широтном направлении, территория расположена в нескольких природно-климатических зонах – лесостепной, степной и полупустынной (Природа..., 1956; Растительность..., 1980; Тарасов, 1977).

Территория Нижнего Поволжья включает несколько крупных геоморфологических единиц: Приволжскую возвышенность, Ергени, Окско-Донскую равнину, Донскую гряду, Калачевскую гряду, южную часть

Сыртовой равнины, часть Общего Сырта и Прикаспийскую низменность (Атлас..., 1985; Особо охраняемые ..., 2008). Чередование возвышенностей и низин происходит на общем фоне падения высот к югу. Северо-запад региона находится на Окско-Донской равнине. Для рельефа этой местности характерны водоразделы с абсолютными высотами 150–180 м и широкие террасированные долины рек. Слагают равнину рыхлые песчано-глинистые мезо-кайнозойские осадки (Мильков, Гвоздецкий, 1976). В северной части поверхность равнины слагают ледниковые отложения, в южной – неогеновые пески. Преобладают чернозёмы. Окско-Донская равнина тянется на юг до Калачевской возвышенности, устьев рек Хопер и Медведица (Атлас..., 1985). На востоке граничит с Приволжской возвышенностью. Приволжская возвышенность представляет собой расчлененное эрозией асимметричное плато с пологим западным склоном и обрывистым восточным склоном. Это область накопления меловых, юрских и третичных осадков большой мощности (Мильков, Гвоздецкий, 1976). Абсолютные высоты Приволжской возвышенности составляют 240–370 м над уровнем моря. Приволжская возвышенность густо расчленена оврагами и балками, имеет ступенчатый и многоярусный рельеф. Неоднородна по выходящим на поверхность горным породам (Атлас..., 1985; Особо охраняемые..., 2008). К югу от г. Сызрани начинается лесостепная ландшафтная провинция Приволжской возвышенности. На востоке этой провинции, куда не заходил ледник, по глубоким балкам, сбегаящим к Волге, сохранились в период оледенения неогеновые элементы растительного мира (Мильков, Гвоздецкий, 1976). В южной части Волгоградской области Приволжская возвышенность переходит в возвышенность Ергени. Абсолютная высота возвышенности составляет от 120–160 м до 220 м. Рельеф Ергеней эрозионный, образован сочетанием плоских выровненных пространств и широких пологих балок. Коренные породы Ергеней – известняки, песчаники и глины палеогена и неогена – различные по плотности, их чередование обуславливает террасированность склонов (Мильков, Гвоздецкий, 1976). Восточный склон

Ергеней круто обрывается к Прикаспийской низменности (Штырова, 2011). Прикаспийская низменность окружает северную часть Каспийского моря. Представляет собой ровную поверхность, полого наклоненную к морю, большая часть которой находится ниже уровня моря (до -28 м). Среди равнины поднимаются отдельные возвышенности до 149 м (гора Большое Богдо). Поверхность характеризуется микрорельефом в виде лиманов и западин. В четвертичное время низменность неоднократно заливалась морем. В северной части море оставило глинистые и суглинистые отложения, а в южной – песчаные. Прикаспийская низменность является бассейном осадочных пород морского происхождения. Распространены рыхлые породы третичного и четвертичного периодов (Абрамова, 1977; Зволинский, Ларешин, 1996; Svitoch, 1999).

В Левобережье на севере Прикаспийская низменность переходит в Сыртовую равнину. Средняя высота Сыртовой равнины 90–120 м, на юге – 50–80 м. Название получила по рельефу – из-за наличия плоско-волнистых невысоких холмов – «сыртов». Равнина сложена континентальными верхнеплиоценовыми сыртовыми отложениями. Эта морфоструктура сложилась в неогене (миоцене), на которой в дальнейшем возник современный рисунок рельефа (Тарасов, 1977). Астраханская область в геоморфологическом плане представляет собой аккумулятивную равнину с крупной речной долиной реки Волги (Зволинский, Ларешин, 1996). На всем протяжении долины выражены коренные берега, почти отвесные на севере Астраханской области. Надпойменные террасы в Волго-Ахтубинской долине сохранились весьма плохо. На крайнем востоке Озинского района Саратовской области в Заволжье заходят отроги возвышенности Общий Сырт (Особо охраняемые..., 2008; Макаров, Пичугина, 2013). Возвышенность включает останцовые «горы» (Синяя, Крепанова и др. – от 190 до 228 м). Сложены они преимущественно опоками сызранского яруса, выше них залегают пески и песчаники. Восточные склоны пологие, западные более крутые.

Климат территории Нижнего Поволжья находится в диапазоне от континентального до аридного. На данной территории климатические условия отличаются ходом температур и среднегодовым количеством осадков. Нарастание континентальности климата происходит с северо-запада на юго-восток (Пряхина и др., 2006). В этом же направлении увеличивается годовая амплитуда колебания температуры воздуха и уменьшается количество осадков (Природа ..., 1956; Пряхина, 2011). Это обусловлено увеличением с севера на юг притока тепла к поверхности Земли и, одновременно, уменьшением увлажнения в том же направлении (Пряхина и др., 2006). По климатическому районированию Нижнее Поволжье относится к континентальной восточноевропейской области умеренного пояса.

### **1.1.2 Предкавказье и Северный Кавказ**

Кавказ входит в Крымско-Кавказскую горную страну, лежащую к югу от Русской равнины. В общем виде Кавказ по особенностям своего строения и характеру рельефа подразделяется на Предкавказье, Большой Кавказ (его северный склон – Северный Кавказ) и Закавказье (его южный склон) (Гвоздецкий, 1954, 1963).

Территория Предкавказья простирается от Кумо-Манычской впадины до подножия Большого Кавказа. Основными орографическими единицами являются Кубано-Приазовская низменность (Западное Предкавказье), Ставропольская возвышенность, горы района Кавминвод, Терско-Сунженская возвышенность (Центральное Предкавказье) и Терско-Кумская низменность (Восточное Предкавказье). Северная граница исследуемой территории проходит по Кумо-Манычской впадине от Азова до низовий Кумы, на западе ограничена побережьем Азовского моря, Керченского пролива и северной частью Черного моря, на востоке – побережьем Каспийского моря, на юге – подножьем северного склона Большого Кавказа. Площадь территории, заключенной между этими границами, составляет около 210 тыс. кв. км (Иванов, 1998).

Северный Кавказ расположен между Черным и Азовским морями – на западе и Каспийским – на востоке. Побережья этих морей составляют западную и восточную границы Северного Кавказа (Гвоздецкий, 1954, 1963). Его северная граница в восточной части Предкавказья пролегает по Кумо-Маньчской впадине и в западной части Предкавказья – по линии устья Дона – р. Маныч. Южной границей служит Главный Кавказский, или Водораздельный, хребет, который является климаторазделом между умеренным и субтропическим поясами. Территория Северного Кавказа занимает площадь около 300 тыс. кв. км, протяженность с северо-запада на юго-восток свыше 1000 км, в перпендикулярном направлении – 400 км. Обширность ее территории и своеобразное географическое положение обусловили исключительное разнообразие природных особенностей (Чупахин, 1963).

Предкавказье лежит на Скифской плите, вдоль северной границы которой протягивается (на 700 км) Маньчский прогиб от Азовского моря до Каспия. В рельефе ему соответствует Кумо-Маньчская впадина. Центральную часть Предкавказья занимает Ставропольская возвышенность, наибольшая высота которой на юго-западе, достигает 830 м. В ее основе лежит Ставропольский Свод, в пределах которого глубина залегания фундамента от 0.5 до 2.5 км. К западу от Ставропольской возвышенности расположена Кубано-Приазовская низменность, в основе которой находится Азово-Кубанская депрессия, с глубиной залегания фундамента до 3 км. Восточная часть Предкавказья занята Терско-Кумской низменностью, в основе которой – одноименная депрессия; здесь глубина залегания фундамента более 6 км. Эта низменность, по сути, является юго-западной окраиной Прикаспийской низменности. Южнее Ставропольской возвышенности находится Минераловодческая (Пятигорская) группа островных гор – лакколлитов. К западу и востоку от нее лежат краевые прогибы, переходящие в антиклинальные складки Терского и Сунженского

хребтов, которые являются промежуточными структурами между Предкавказьем и Большим Кавказом (Гвоздецкий, 1954, 1963).

Кавказ расположен в пограничной полосе сфер воздействия влажных воздушных масс Атлантики и Средиземного моря с одной стороны, и сухих континентальных пространств внутренних областей Евразии – с другой. Предкавказье относится к Атлантико-континентальной степной климатической области, причем основная часть Предкавказья входит в западную ее подобласть, а Терско-Кумская низменность – в восточную. От других частей Предкавказья Терско-Кумская низменность отличается особенно резкой континентальностью и засушливостью, определяющими полупустынный характер ее ландшафтов (Иванов, 1998).

Преобладающими типами растительности Предкавказья являются степные и полупустынные формации. В настоящее время степи большей части территории распаханы. Отдельные их участки сохранились в пересеченных возвышенных местностях, по западинам или на склонах, изредка встречаются участки плакорной целины. На восточном склоне Ставропольской возвышенности эти степи переходят в типчаково-ковыльные, далее в типчаковые и, наконец, в типчаково-полынные сухие степи, занимающие наиболее засушливую северо-восточную часть Центрального Предкавказья (Галушко, 1978–1980; Иванов, 1998; Камелин, 2004).

К выщелоченным черноземам лесостепных районов приурочены луговые степи, представляющие собой самый мезофильный вариант степи с пышным, почти сомкнутым травостоем богатого видового состава с большим участием двудольных, которые местами преобладают над злаками. На западных склонах Ставропольского плато встречаются участки ковыльно-типчаковых степей со *Stipa capillata* L. и *S. ucrainica* P.A.Smirn., на щебнистых склонах широко распространены ковыльно-бородачевые степи, а по солонцеватым понижениям и солонцеватые луга.

В лесостепных равнинных участках степь занимает главным образом плакорные пространства, в понижениях и долинах растут широколиственные, преимущественно дубовые леса. Остатки лесных массивов равнинной лесостепи сохранились по надпойменным террасам долины Кубани и на Прикубанской наклонной равнине, где, однако, высокоствольные леса большей частью заменены кустарниковой порослью и мелколесьем (Гвоздецкий, 1963). В лесостепи юго-западной части Ставропольской возвышенности широколиственные леса занимают долины и балки, нередко поднимаясь по крутым склонам до верхнего уровня водораздельных трапецевидных плато (окрестности Ставрополя, Стрижамент). Это дубово-ясенево-грабовые леса с примесью клена, ильма, груши, яблони, кизила. В верховьях балок и на плато имеются реликтовые участки букового леса из *Fagus orientalis* Lipsky (Иванов, 1998).

Широколиственный дубовый лес растет в западной части Сунженского хребта, на его северном склоне. В средней части хребта и на южном склоне небольшие островки леса находятся в балках. По долинам рек тянутся пойменные леса.

### **1.1.3 Крым (Крымский полуостров)**

Крымский полуостров расположен к югу от Русской равнины и омывается Чёрным и Азовским морями. Его площадь составляет 26 тыс. кв. км. Крым соединяется с Русской равниной на севере узким (8 км) Перекопским перешейком. У Крыма два полуострова: на западе – Тарханкутский, на востоке – Керченский, который отделяется от материковой части России одноимённым проливом. На северо-востоке Крым омывается заливом Сиваш, а на северо-западе Каркинитским заливом. Крайняя южная точка Крыма доходит до 44 градусов северной широты (Багрова и др., 2001).

Крым подразделяют на три физико-географические области: Степной Крым, Горный Крым и Керченский полуостров (Атлас..., 2003). Горный

Крым и Керченский полуостров относятся к альпийской складчатости, а Степной Крым принадлежит Скифской плите палеозойской складчатости. Горный Крым в структурном отношении представляет собой антиклинальное поднятие, состоящее из глинистых сланцев, песчаников мезозойского возраста и пермских известняков. Местами присутствуют эффузивные породы. Степной Крым сложен неогеновыми морскими и четвертичными континентальными осадками (Багрова и др., 2001; Атлас..., 2003).

Крымские горы состоят из главной гряды – Яйлы («яйла» переводится как «летнее пастбище») и двух куэстовых гряд, полого понижающихся к северу от главной гряды. На западе Яйла представляет собой гряду с платообразной поверхностью: Ай-Петринская и Ялтинская Яйлы. На востоке Яйла распадается на ряд массивов: Чатырдаг, Долгоруковская Яйла и др. Максимальная высота Крымских гор достигает 1545 м (г. Роман-Кош). Вершины Яйлы, при средней высоте около 1000 м, сильно выровнены, т. к. сложены юрскими известняками, при этом склоны довольно крутые, особенно вдоль Южного берега Крыма. В горах широко распространен карст открытого типа. Местами имеются каровые поля. Плато разрезают каньоны (Атлас..., 2003).

По южному побережью развит эрозионный рельеф, представленный оползнями и хаосами – обвалившимися известковыми глыбами. Для Южного берега Крыма характерны вулканические образования – лакколиты (г. Аюдаг – «Медведь-гора»). Северный склон Яйлы более пологий и имеет высоты 500 – 750 м. Рельеф Керченского полуострова холмистый. Степной Крым представляет собой плоскую равнину, местами с солёными озёрами (Багрова и др., 2001).

Климатические условия Крымского полуострова имеют черты переходного климата от умеренного к субтропическому средиземноморскому. Наиболее выражен субтропический климат на южном побережье и в предгорьях Яйлы. Годовое количество осадков здесь около 600 мм, и большая их часть приходится на зиму, когда господствуют

средиземноморские циклоны. Климат Степного Крыма более соответствует умеренному континентальному, хотя зима очень мягкая, со средней январской температурой около 0° С. Летом характерны засухи. Аналогичные климатические условия сохраняются и на Керченском полуострове (Ведь, 2000; Багров, Боков, 2003).

## **1.2 Палеогеография бассейнов Понто-Каспия и ледниково-межледниковая ритмика на Восточно-Европейской равнине**

Понто-Каспий (Черное, Азовское и Каспийское моря) – это система отличающихся друг от друга природными особенностями и историей палеогеографического развития внутриконтинентальных водоемов – реликтов бассейна Восточного Паратетиса. Эволюция Понто-Каспия отражает глобальные климатические изменения, ледниково-межледниковую ритмику Восточно-Европейской равнины и горных территорий, а также трансгрессивно-регрессивные события в Мировом океане (Янина, 2013).

### **1.2.1 Тетис и Паратетис**

Море Тетис сформировалось в начале мезозойской эры и распалось в конце эоцена (~ 34 млн. лет назад) на средиземноморский и внутриконтинентальный бассейны Паратетиса в результате столкновения тектонических плит. Паратетис простирался от Восточных Альп до современного Казахстана. К середине миоцена с появлением горных систем альпийского складчатого пояса произошло их окончательное разъединение (Rögl, 1998, 1999; Popov et al., 2004; Harzhauser, Piller, 2007), но связи Тетис-Паратетис остались (Popov et al., 2006). В конце миоцена (~ 11.6 млн. лет назад) Восточный Паратетис превратился во внутриконтинентальный солоноватый бассейн с последующим разделением на Дакийско-Эвксинскую систему бассейнов и бассейн Каспийского моря. Основные изменения в восточной части Паратетиса и окружающих его горных хребтов произошли в начале плиоцена. Два бассейна существовали в виде долгоживущих озер-

морей до среднего и позднего (~ 3.4–1.8 млн. лет назад) плиоцена (Акчагыло-Каспийский бассейн) и среднего (~ 300–250 тыс. лет назад) плейстоцена (Карангатско-Эвксинский бассейн) (Porov et al., 2006). В настоящее время остатки Паратетиса находятся в направлении с запада на восток: Черное, Азовское, Каспийское и Аральское моря и озеро Балхаш (Hurka et al., 2019).

Глобальные изменения климатических условий в плейстоцене оказывали решающее влияние как на трансгрессивно-регрессивное состояние бассейнов Понта и Каспия, так и на образование ледников и их деградацию на Восточно-Европейской равнине. В свою очередь, последние также оказывали региональное влияние на развитие бассейнов. Поэтому их мы рассмотрим более подробно.

На основании комплексного анализа палеогеографических данных Тамарой Алексеевной Яниной (2009) предложены схемы сопоставления трансгрессивно-регрессивных событий в Понто-Каспии с ледниково-межледниковой ритмикой на Восточно-Европейской равнине (табл. 1.1 и 1.2) в плейстоцене, на которые диссертант будет опираться в своей работе.

### 1.2.2 Бассейны Каспия

Начало *раннего плейстоцена* в Каспийской котловине характеризовалось существованием регрессивного Тюркянского бассейна (~ 780 тыс. лет назад). Основанием для нижней корреляционной границы служит инверсия палеомагнитных зон Матуяма-Брюнес, зафиксированная внутри тюркянских отложений Каспия (Мамедов, Алескеров, 1988) и в основании гремьячевских (нижнеильинских) или над петропавловскими (Болиховская, Молодьков, 2000) отложениями Восточной Европы. Чередование потеплений и похолоданий начала раннего плейстоцена, безусловно, отражалось на колебаниях уровня Тюркянского бассейна, но, по-видимому, ритмика такого ранга не приводила к значительному повышению уровня, зафиксированному в осадках выше современного уровня моря. Этому не способствовало и очень низкое положение уровня регрессивного

бассейна. Лишь значительное увлажнение региона могло привести к трансгрессии с положительными отметками уровня. Таким событием, очевидно, стало изменение климатических условий, приведшее к обширному Донскому оледенению на Восточно-Европейской равнине. С ним сопоставлено начало «холодной» Бакинской трансгрессии Каспия. Корреляция подтверждается материалами по распространению млекопитающих тираспольского фаунистического комплекса.

Максимальное продвижение к югу ледника, приведшее к образованию его периферической области сухих холодных степей, должно было бы привести к падению уровня Северного Каспия. Значительная меридиональная вытянутость Каспия, с продолжающимся увлажнением его южной области, скорее всего, «сгладила» этот эффект. Увлажненность Восточного Предкавказья в эпоху донского оледенения подтверждается формированием там мощной почвы (Болиховская, 2005). Развитие Бакинской трансгрессии (датировки имеют дискуссионный характер: от ~ 780 до 510 тыс. лет назад) было поддержано стоком вод деградирующего ледника в условиях потепления климата.

Поздняя фаза Бакинской трансгрессии была умеренно тепловодной, развивалась в условиях, близких к межледниковым – им соответствовала обстановка продолжительного, с фазами потепления и похолодания, самого влажного в плейстоцене (Болиховская, Молодьков, 2000) Мучкапского межледниковья, вплоть до похолодания, приведшего к развитию Окского оледенения. Во время Окского оледенения Бакинский бассейн испытал регрессию. В отличие от донского, эпоха окского оледенения была криоксеротической, о чем свидетельствует образование лессов в Восточном Предкавказье (Болиховская, 2005).

Начало *среднего плейстоцена* на Каспии было ознаменовано «малой» Урунджикской трансгрессией – самым тепловодным и соленым трансгрессивным бассейном Каспия (датировки имеют дискуссионный характер).

Таблица 1.1 Схема корреляции трансгрессивно-регрессивных событий плейстоцена Каспия с ледниково-межледниковой ритмикой Восточно-Европейской равнины (по Т.А. Яниной, 2009)

Время	Каспий	Русская равнина
Голоцен	Новокаспийская трансгрессия	Послеледниковье
	Мангышлакская регрессия	
Поздний плейстоцен	Позднехвалынская трансгрессия	Поздневалдайское оледенение
	Енотаевская регрессия	
	Раннехвалынская трансгрессия	
	Ахтубинско-ательская регрессия	Внутривюрмское потепление
	Гирканская трансгрессия	Ранневалдайское похолодание (оледенение?)
	Регрессивная стадия	
	Позднехазарская трансгрессия	Микулинское межледниковье
	Регрессия	
	Средний плейстоцен	Поздняя раннехазарская трансгрессия
Регрессия		Черепетьское (роменское, одинцовское) межледниковье
Средняя раннехазарская трансгрессия		Жиздринское (орчическое) похолодание (днепровское оледенение, стадия?)
Регрессия		Чекалинское (каменское) межледниковье
Ранняя раннехазарская трансгрессия		Калужское (борисоглебское) похолодание
Регрессия		Лихвинское межледниковье
Урунджикская трансгрессия		
Ранний плейстоцен	Бакинская трансгрессия	Окское оледенение
		Мучапское (беловежское) межледниковье
		Донское оледенение
	Тюркянский регрессивный бассейн	Семилукское (позднеильинское) межледниковье
		Девицкое (внутриильинское) похолодание
		Гремячевское (раннеильинское) межледниковье
		Покровское похолодание
		Петропавловское межледниковье

*Примечание:* Серым цветом выделены «теплые трансгрессии» и синхронные им межледниковья.

Т. А. Янина (2009) коррелирует его с самым теплым – Лихвинским межледниковьем Восточно-Европейской равнины (Болиховская, 2005). Такая корреляция исходит из последовательности развития событий, подкрепляется фаунистическими данными (сингильский комплекс млекопитающих).

Трансгрессия была отделена регрессиями как от Бакинской, так и следующей за ней Раннехазарской трансгрессии (~ 300 до 250 тыс. лет назад).

Развитие трех раннехазарских трансгрессий (или трех стадий Раннехазарской трансгрессивной эпохи) сопоставляется автором с эпохами похолоданий, которым на Восточно-Европейской равнине отвечают калужское, жиздринское и днепровское оледенения. Эпохам потеплений, коррелируемым с Чекалинским и Черепетьским межледниковьями Восточно-Европейской равнины, в Каспии отвечали Раннехазарские регрессивные стадии.

В *позднем плейстоцене* эпоха значительного потепления, выразившаяся на Восточно-Европейской равнине Микулинским межледниковьем, в Каспии отозвалась продолжительной регрессивной эпохой. В первую фазу похолодания и увлажнения внутри этой эпохи (первый эндотермал, согласно Н. С. Болиховской, 2007) развилась «малая» Позднехазарская трансгрессия – тепловодный бассейн с отрицательными отметками уровня. Во вторую фазу похолодания и увлажнения (второй эндотермал, согласно Н. С. Болиховской, 2007) в конце Микулинской эпохи развилась вторая стадия Позднехазарской трансгрессии – гирканская, которая продолжила свое развитие в условиях похолодания и увлажнения (датировки имеют дискуссионный характер: от ~ 200 до 76 тыс. лет назад). Такая корреляция подтверждается тепловодностью бассейна, его датировками, соотношением его осадков с карангатскими в Маныче, где отмечался сток гирканских вод в Черноморскую котловину при регрессии Карангатского моря, произошедшей в условиях начавшегося оледенения. Согласно исследованиям Н. С. Болиховской (2005, 2007), в центральных районах Восточной Европы наиболее высокая влагообеспеченность в позднем плейстоцене была свойственна именно этому интервалу.

Существование Ранневалдайского оледенения (или стадии оледенения) является предметом дискуссии. Согласно Н. Г. Судаковой (2000, 2005) в Раннем Валдае развивалось оледенение, и оно было более обширным, чем

Поздневалдайское. По данным А. А. Величко и др. (1981, 2000) оледенение в Валдайскую эпоху было одно – Поздневалдайское, а если Ранневалдайское и существовало, то было очень незначительным. Согласно палеогеографическим реконструкциям Н. С. Болиховской (2005 и др.) Валдайский этап характеризуют десять холодных (стадиальных) интервалов, девять межстадиалов и несколько межфазиалов. В Нижнем Поволжье пик похолодания выражен глубокими ледяными клиньями в основании ахтубинских осадков, а также перигляциальными спорово-пыльцевыми спектрами. Каспийский бассейн отреагировал на эти условия регрессией. Надо отметить, что, в отличие от ранне- и среднелепистоценовых оледенений, Валдайская регрессия началась несколько раньше, была глубокой, слабо отреагировала (или не отреагировала) на сток ледниковых вод (если он существовал). Низкий уровень Каспия (Ательский бассейн) продолжал держаться и в эпоху потепления, которая ознаменовалась на Восточно-Европейской равнине межстадиалом (датировки имеют дискуссионный характер: от ~ 76 до 35 тыс. лет назад).

Эпоха нового этапа похолодания, приведшая к возникновению Поздневалдайского (Осташковская стадия) оледенения, отразилась в Каспии подъемом его уровня – хвалынской трансгрессией. **Раннехвалынская трансгрессивная стадия в свой максимум достигала абсолютных отметок 48–50 м.** Раннехвалынская трансгрессия была самой значительной из всех. По одним данным она происходила 30–9 тыс. лет назад (Свиточ, 1991; Svitoch, 1999; Dolukhanov et al., 2009; Tudryn et al., 2013; Yanina, 2014), по другим – 70–40 тыс. лет назад (Бадюкова, 2007). Ее берега обстоятельно описаны в работах (Леонтьев, 1961, 1968; Леонтьев и др., 1971, 1977; Рычагов, 1977, 1997). Согласно представлениям Т. А. Яниной (2009), первая Раннехвалынская трансгрессивная фаза началась еще во второй половине Средневалдайского потепления – в молододовский или днестровский межстадиал. Ее сменила регрессивная фаза в эпоху сухого и холодного климата максимума Поздневалдайского оледенения. Последовавшее затем

потепление и деградация оледенения привели к новой трансгрессивной фазе. Средний и поздний Дриас позднеледниковья характеризовались крайне засушливыми и очень холодными условиями (Гричук, 1969; Величко, 1991). В Каспии им, по-видимому, соответствовали регрессивные фазы; обе, или одна из них – енотаевская между раннехвалынской и позднехвалынской стадиями трансгрессии. Мангышлакская регрессия, по-видимому, развивалась в раннем бореале. Увлажнение атлантического этапа привело к Новокаспийской трансгрессии (~ 8 тыс. лет назад).

### 1.2.3 Бассейны Понта

*Ранний плейстоцен* Понта начался с Раннечаудинского бассейна (граница. Матуяма-Брюнес расположена в чаудинских отложениях, согласно В. А. Зубакову, 1986 и др.) с отрицательными отметками уровня. Донское оледенение привело к его регрессии («болгарская» регрессивная чауда с перигляциальным спорово-пыльцевым спектром). Если уровень упал ниже Босфорского порога (данных для этого периода нет), то бассейн превратился в бессточный и начал свое развитие по «каспийским законам». Начавшийся подъем уровня, а также приток бакинских вод Каспия, привели к развитию Позднечаудинского бассейна. Из-за стока вод в средиземноморский бассейн с низким уровнем (чаудинская фауна в Мраморном море) уровень Позднечаудинского бассейна не мог быть высоким. Его подъем до близких современным отметок произошел с развитием межледниковой (Мучкапское межледниковье) трансгрессии Океана и Средиземного моря и подпором с ее стороны Позднечаудинского бассейна. Отложения этого трансгрессивного бассейна каспийского типа выходят на мысе Чауда, на кавказском побережье и т.д.). Дальнейшее развитие средиземноморской трансгрессии привело к поступлению ее вод в чаудинский солоноватоводный водоем – началась Эпичаудинская (море Карадениз) трансгрессия морского типа (распространение средиземноморских эвригалинных моллюсков).

Таблица 1.2 Схема корреляции трансгрессивно-регрессивных событий плейстоцена Понта с ледниково-межледниковой ритмикой Восточно-Европейской равнины (по Т.А. Яниной, 2009)

Вре- мя	Понт	Русская равнина
Голо- ло-	Черноморская трансгрессия	Послеледниковье
	Новозвксинская трансгрессия каспийского типа	
Поздний плейстоцен	Новозвксинский регрессивный бассейн	Поздневалдайское оледенение
	Сурожский бассейн ?	Внутривюрмское потепление
	Посткарангатская регрессия	Ранневалдайское похолодание (оледенение ?)
	Карангатская трансгрессия	Микулинское межледниковье
	Регрессия	Днепровское (московское) оледенение (стадия?)
Средний плейстоцен	Ашейская трансгрессия морского типа	Черепетьское (роменское, одинцовское) межледниковье
	Позднезвксинская трансгрессия каспийского типа ?	Жиздринское (орчикское) похолодание (днепровское оледенение, стадия?)
	Регрессия	Чекалинское (каменское) межледниковье
	Узунларская трансгрессия морского типа	
	Эвксинская трансгрессия каспийского типа	Калужское (борисоглебское) похолодание
	Регрессия	Лихвинское межледниковье
	Палеоузунларская трансгрессия морского типа	
	Древнезвксинская трансгрессия каспийского типа	
Ранний плейстоцен		Окское оледенение
	Регрессия	Мучкапское (беловежское) межледниковье
	Эпичаудинская (Карадениз) трансгрессия морского типа	
	Позднечаудинская трансгрессия каспийского типа	Донское оледенение
	Регрессия	Семилукское (позднеильинское) межледниковье Девицкое (внутриильинское) похолодание Гремячевское (раннеильинское) межледниковье Покровское похолодание Петропавловское межледниковье
	Ранечаудинский бассейн	

*Примечание:* Серым цветом выделены трансгрессии морского типа и синхронные им межледниковья.

Каспий в эту эпоху регрессировал. Функционирование Маньчского пролива прекратилось. Глобальное похолодание, приведшее к развитию Окского оледенения на Восточно-Европейской равнине, вызвало понижение

уровня Эпичаудинского бассейна, регрессировавшего вслед за регрессией Океана и Средиземного моря – постчаудинская регрессия Понта. В эту эпоху сброса каспийских вод не было (Янина, 2009).

В начале *среднего плейстоцена* межледниковая трансгрессия Средиземного моря затопила черноморскую котловину, приведя к развитию в ней Палеоузунларского морского (полуморского) бассейна. Последующие среднеплейстоценовые холодные эпохи, вызвавшие развитие оледенений на Восточно-Европейской равнине, в Понте отразились регрессиями и развитием солоноватоводных бассейнов каспийского типа с поступлением в них через Манычский пролив вод Раннехазарской трансгрессии Каспия.

Сменявшие их теплые эпохи, отразившиеся на Восточно-Европейской равнине Чекалинским (Каменским) и Одинцовским (Черепетьским, роменским) межледниковьями, приводили к вторжению в солоноватоводные эвксинские бассейны вод трансгрессировавшего Средиземного моря и развитию в Понте трансгрессивных бассейнов морского (полуморского) типа – Узунларского и Ашейского (Янина, 2009).

В начале *позднего плейстоцена* в эпоху значительного глобального потепления и Микулинского межледниковья Восточно-Европейской равнины трансгрессия Океана и Средиземного моря вызвала затопление черноморской котловины средиземными водами и развитие в ней Карангатской морской трансгрессии, глубоко ингрессировавшей в Манычскую долину. С началом Валдайского похолодания Карангатское море регрессировало. Внутривалдайское межстадиальное потепление отразилось в Понте небольшим поднятием уровня и потеплением его вод (сурожский бассейн), но развития морской трансгрессии в нем в эту эпоху, очевидно, не было. Похолодание в конце позднего плейстоцена, приведшее к Поздневалдайскому оледенению (стадии), вызвало в Понте глубокую регрессию – Новоэвксинский сильно опресненный или пресноводный озерный водоем. Развитие его как каспийского бассейна, а также сток вод Хвалынской трансгрессии Каспия, привели к поднятию его уровня и сбросу

вод в средиземноморский бассейн, имевший низкие отметки уровня. В условиях начавшейся послеледниковой трансгрессии Средиземного моря и подпора с ее стороны новоэвксинский водоем повысил свой уровень до -30 – -20 м. Дальнейшее развитие средиземноморской трансгрессии привело к поступлению ее вод в новоэвксинский слабо-солонатоводный бассейн и развитию в нем трансгрессии морского типа, приведшей к образованию современных Черного и Азовского морей (Янина, 2009, 2013).

#### **1.2.4 Сравнительный анализ развития Каспия и Понта в условиях ледниково-межледниковой ритмики Восточно-Европейской равнины**

В эпохи развития оледенений уровень Каспия поднимался, а уровень Понта понижался вслед за регрессирующим Средиземным морем. В максимум оледенений оба бассейна испытывали регрессию, при этом в Понте отмечались самые низкие отметки его уровня, а бассейн, возможно лишь на короткое время, превращался в сильно опресненный озерный. На этой стадии и Каспий и Понт развивались по «каспийским законам». Трансгрессивное развитие Каспия и сброс его вод в черноморскую котловину, а также «каспийское» развитие самого бассейна Понта, приводили к поднятию его уровня, которое не могло быть значительным из-за сброса вод в средиземноморский бассейн, имевший низкие отметки уровня. В межледниковые эпохи трансгрессия Средиземного моря вызывала поднятие уровня солонатоводного бассейна Понта, а затем и развитие в нем морской трансгрессии. Каспий в эпохи максимального развития межледниковий находился в регрессивном состоянии; в фазы похолодания и увлажнения в межледниковые эпохи в нем развивались «малые» трансгрессии с отрицательными отметками уровня, не имевшие стока в Понт (Янина, 2009, 2013).

Что касается сопоставления событий в Понто-Каспии с оледенениями Кавказа, то существуют расхождения в понимании их числа и времени развития. Одни исследователи составили представление о трех оледенениях

Кавказа: (Рейнгард, 1932; Варданянц, 1948; Хаин, 1950; Мамедов, Алескеров, 1988); другие – о двух (Ковалевский, 1936; Думитрашко и др., 1977; Лилиенберг, 1962; Антонов, 1963; Будагов, 1973), но при этом нет совпадения мнений о возрасте этих оледенений и причинах их развития. Большинство геологов главными причинами оледенений считают поднятие Кавказа. А. В. Мамедов, Б. Д. Алескеров (1988) основную причину видят в общем планетарном изменении климата. Мнение о том, что оледенения Кавказа не были синхронны оледенениям Восточно-Европейской равнины, было обоснованно высказано К. К. Марковым с соавторами (1965). Кажется очевидным, что развитие оледенений Кавказа должно было происходить в условиях, благоприятных и для развития трансгрессий каспийского типа, опережая развитие оледенений на равнине. Развитие оледенений Кавказа, очевидно, влияло на развитие трансгрессий региональным изменением климатических условий и изменением стока кавказских водотоков.

Реконструкция палеогеографических событий в Понто-Каспийском регионе в позднем плейстоцене представлена на рисунках 1.1 и 1.2 (по Т. А. Яниной, 2013).

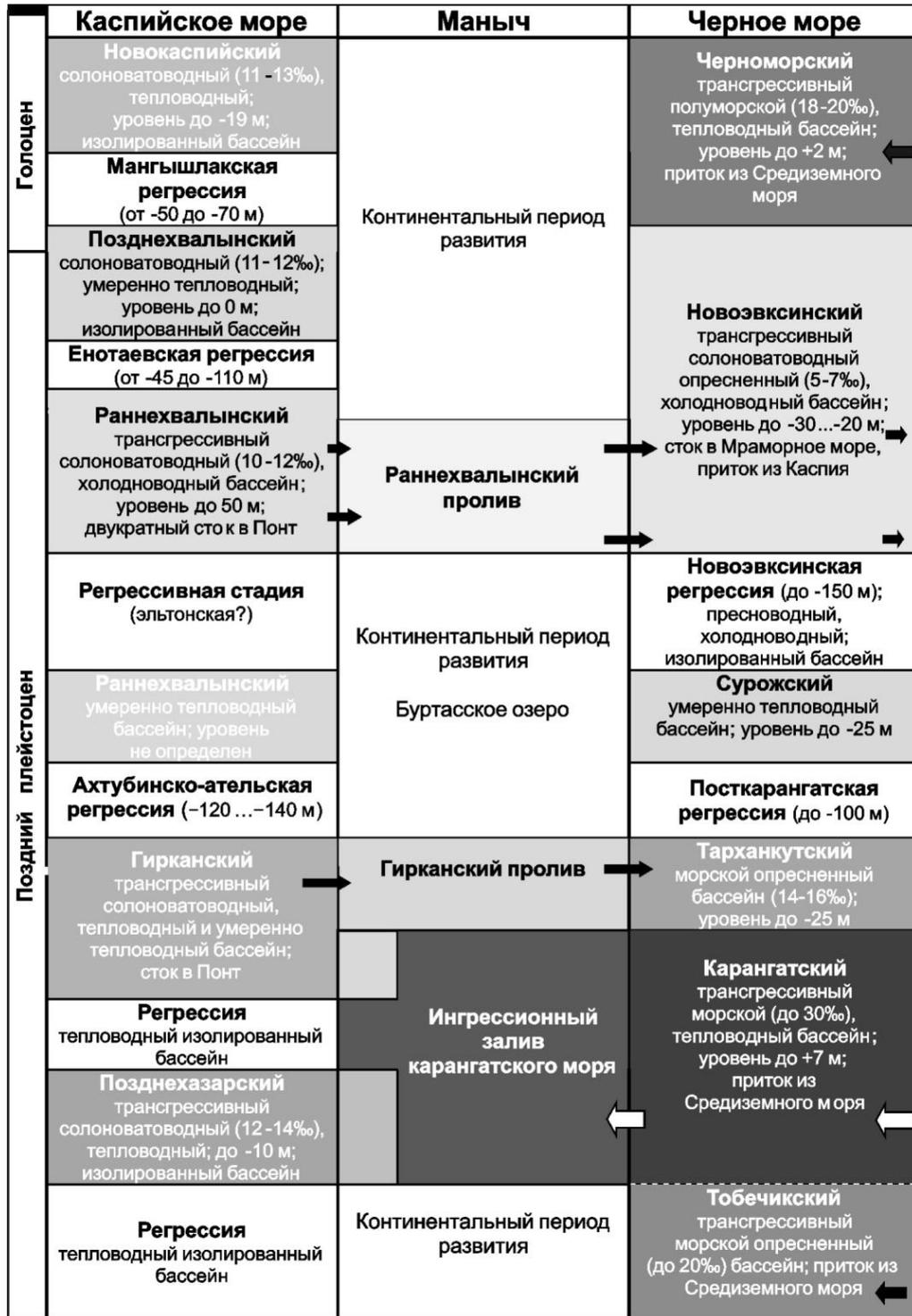


Рис. 1.1 Схема палеогеографических событий Понто-Каспия в позднем плейстоцене  
(по Т.А. Яниной, 2013)

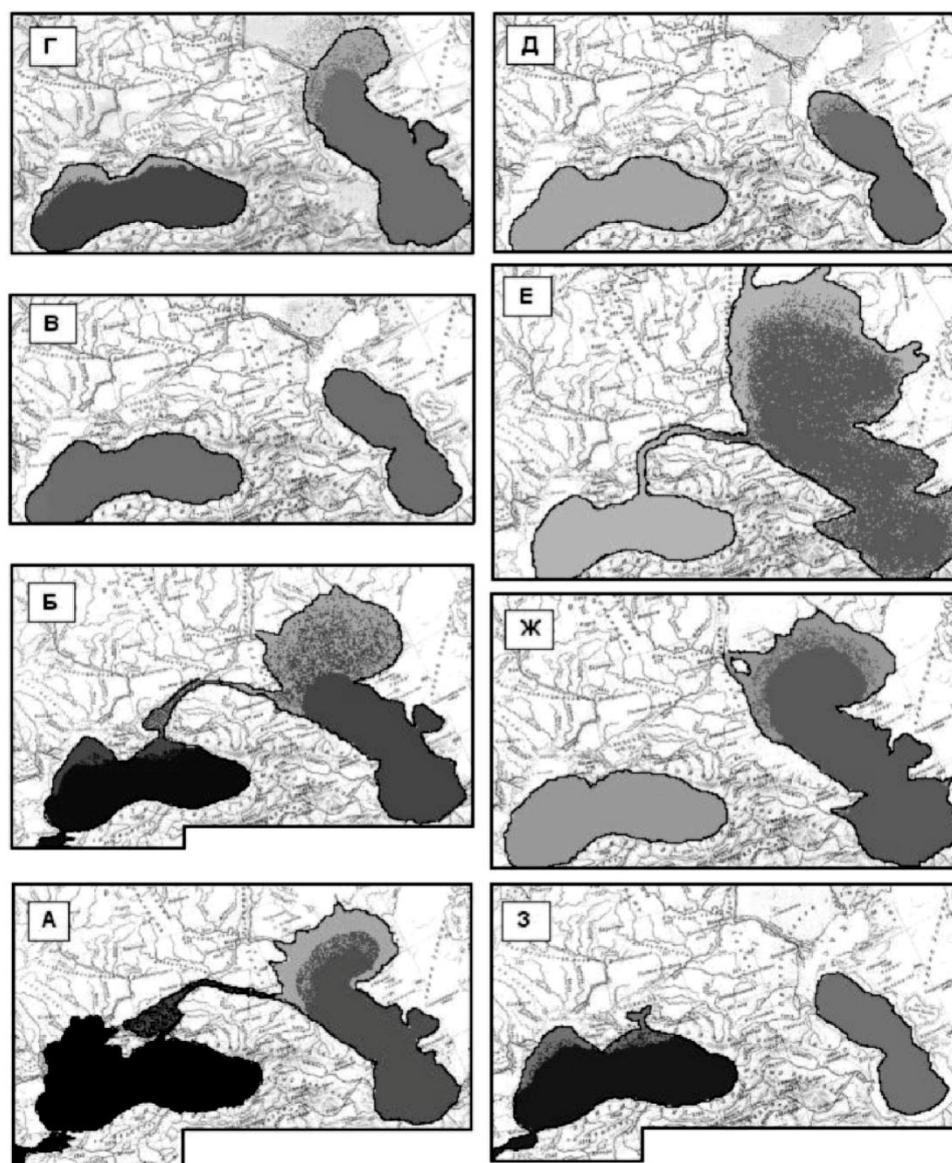


Рис. 1.2 Схема развития бассейнов Понто-Каспия в позднем плейстоцене в условиях глобальных изменений климата (по Т.А. Яниной, 2013):

*А* – межледниковая эпоха (микулинское межледниковье на Восточно-Европейской равнине): карангатская трансгрессия Понта (с глубоким заливом по Манычу) и позднехазарская трансгрессивная стадия Каспия (изолированный бассейн); *Б* – переходный этап от межледниковой к ледниковой эпохе: начало карангатской регрессии Понта и гирканская трансгрессивная стадия Каспия; гирканский пролив Маныча; *В* – ранняя стадия ледниковой эпохи (ранневалдайское оледенение на Восточно-Европейской равнине), максимум оледенения: посткарангатская регрессия Понта и ахубинско-ательская регрессия Каспия; *Г* – межстадиальное потепление (брянский межстадиал на Восточно-Европейской равнине), деградация оледенения: сурожский бассейн Понта и начало раннехвалынской трансгрессии Каспия; *Д* – поздняя стадия ледниковой эпохи (поздневалдайское оледенение на Восточно-Европейской равнине), максимум оледенения: новозэвксинская регрессия Понта и регрессивная стадия (эльтонская?) раннехвалынского бассейна Каспия; *Е* – деградация оледенения: новозэвксинская трансгрессия Понта и максимальная стадия хвалынской трансгрессии Каспия; *Ж* – деградация оледенения – начало послеледниковья: новозэвксинская трансгрессия Понта и позднехвалынская трансгрессивная стадия Каспия; *З* – начало межледниковой эпохи голоцена: начало черноморской трансгрессии Понта и мангышлакская регрессия Каспия

### 1.3 История развития растительного покрова Прикаспия и происхождение степей

В течение кайнозойской эры глобальный климат изменился от свободных ото льда полюсов и теплых условий в палеоцене к покрытым льдом полюсам и холодным условиям в неогене. Наиболее явным климатическим похолоданием в течение всей кайнозойской эры был эоцен-олигоценый переход, за которым следовало оледенение на границе олигоцена-миоцена и похолодание среднего миоцена (Zachos et al., 2001, 2008; Mudelsee et al., 2014 и литература в них).

В палеогене (от палеоцена до олигоцена) и в начале неогена (миоцене) крупные преобразования климата, горных хребтов и океанов Северной Евразии оказали серьезное влияние на происхождение и эволюцию степей. В конце олигоцена появились травянистые местообитания, которые в неогене стали доминирующими биомами (Hurka et al. 2019). В целом, олигоцен характеризуется заметным расширением бореальной зоны и образованием умеренно-лиственных мезофильных смешанных лесов. Тургайская флора занимала значительные части внетропической Евразии и заменила субтропическую флору Тетиса в средних и высоких широтах. На равнинах, ранее занятых морскими бассейнами Паратетиса, зональными типами растительности стали полидоминантные смешанные леса, которые сменились ксерофильной растительностью на границе олигоцена и миоцена. Эта зона Старого Средиземноморья была ядром древней средиземноморской миоценовой флоры (Hurka et al. 2019). Первые евразийские степи зафиксированы в Центральной Азии в палеогене – раннем миоцене и позднее – в Европе. Сплошной евразийский степной пояс сформировался в конце миоцена – начале плиоцена, когда климат был прохладнее современного на 10–20°C (Kim et al. 2018; Hurka et al. 2019).

Миоценовый ландшафт был «предшественником» современной зональной ландшафтной структуры. В конце плиоцена растительный покров Евразии состоял из лесов на Севере, лесостепи – на Юго-Востоке Европы и

Западно-Сибирской равнины и настоящих степей – в Средней и Центральной Азии. Значительное похолодание в конце плиоцена ознаменовало переход к плейстоценовым макроциклам холодных и теплых периодов (Hurka et al. 2019).

Циклические изменения плейстоцена между холодными (ледниковьями) и теплыми (межледниковьями) периодами привели к расширению адаптированных к холоду видов во время ледниковых периодов и сокращению численности во время межледниковий, и наоборот. Суровость континентального климата достигла максимума в позднем плейстоцене, когда в высоких северных и средних широтах господствовала перигляциальная тундра и степь (рис. 1.3). Ландшафтные зоны сместились к югу на 10° широты. Неоднократные трансгрессии Каспийского моря и подпрудных озер вызвали продольные расколы гиперзоны холодной степи. В начале голоцена температуры значительно возросли и достигли максимума в середине голоцена. С переходом к более теплему и влажному голоценовому климату плейстоценовая тундростепная гиперзона рассеялась и сменилась современными растительными зонами (Hurka et al. 2019).

Согласно палинологическим данным, растительный покров прилегающих к Каспию территорий претерпевал многократные смены в течение плиоцен-четвертичного времени, которые происходили синхронно и были связаны с общими климатическими изменениями в пределах всего бассейна (Абрамова, 1977). Для начала и первой половины эпох его трансгрессий было характерно распространение лесных ценозов. Для Западного Прикаспия в эти периоды отмечалось также снижение вертикальных поясов растительности Кавказа (Абрамова, 1972). Во второй половине трансгрессий нарастала ксерофитизация растительного покрова, которая достигала максимального выражения в фазы регрессий, когда на побережьях происходило повсеместное распространение полупустынно-степных формаций и вытеснение лесных ценозов.

Однако мнения противоречивы.

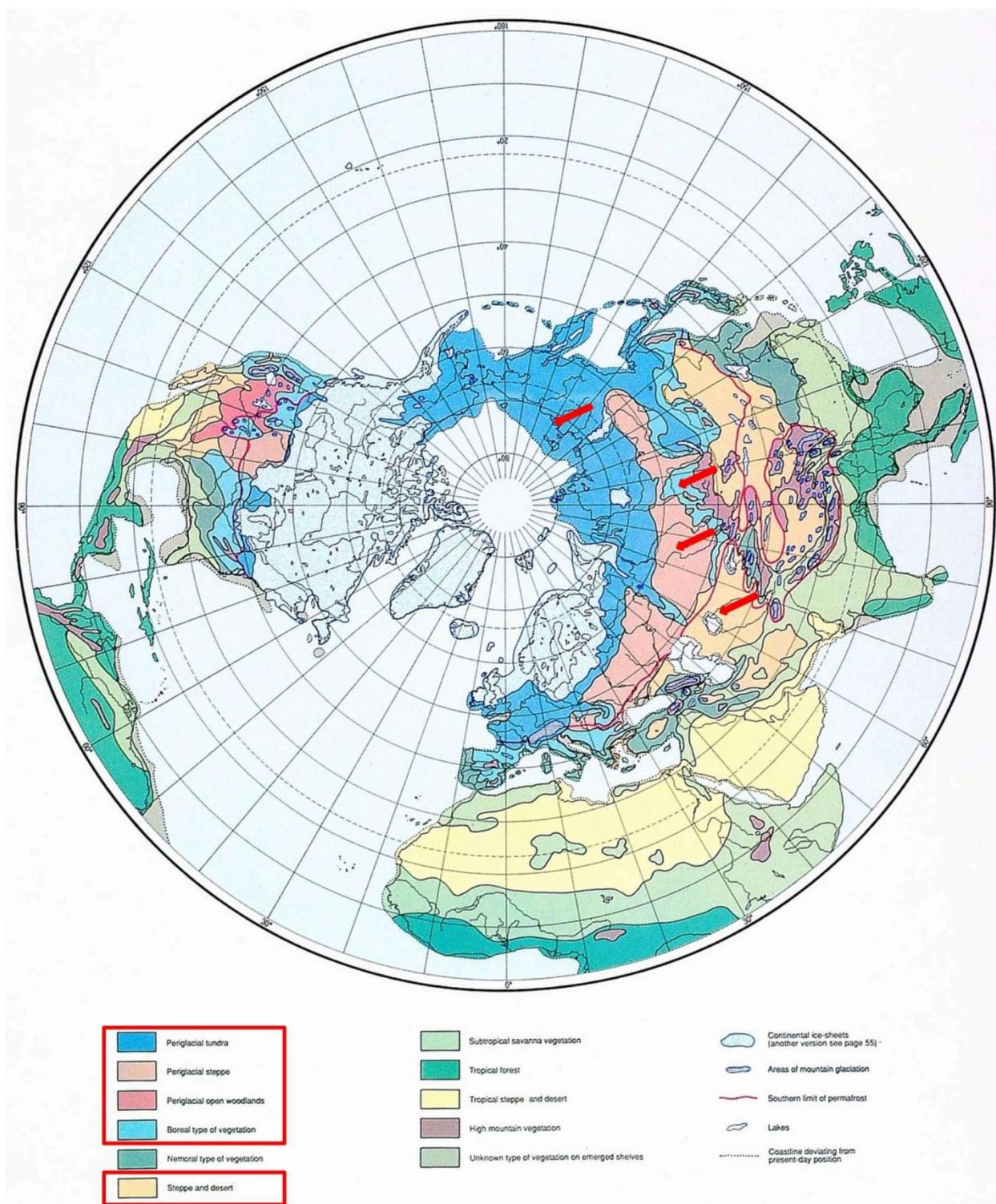


Рис. 1.3 Основные типы растительности (экосистем) во время последнего ледникового максимума (по Hurka et al. 2019)

Так, Тюркянский горизонт (~ 780 тыс. лет назад), согласно материалам В. П. Гричука (1954) по Северному Прикаспию, охарактеризован степными спектрами, в составе которых 80–100% составляют травянистые растения с

господством *Chenopodiaceae* и *Artemisia*. По мнению А. И. Москвитина (1962, стр. 51) эту степь «равно можно вообразить и холодной-приледниковой, и жаркой и засушливой». По предположению А. Л. Чепалыги (1980) это была эпоха жаркого климата. По палинологическим данным Н. Ю. Филипповой (1997) тюркянские отложения Куринской депрессии характеризуются ксерофитным палинокомплексом, сходным с таковым осадков конца Апшеронского века. Согласно схеме В. А. Зубакова (1986) тюркянские слои и верхи Апшерона входят в состав единого климатостратиграфического подразделения, отвечающего аридной и теплой фазе. А. А. Свиточ с соавторами (1998) по спорово-пыльцевым спектрам апшеронских отложений балки Нефтяной (Азербайджан) свидетельствуют об аридизации климата к концу Апшерона. Согласно выводам А. В. Мамедова и Б. Д. Алескерова (1988) в самом начале плейстоцена климат был холодным, в горах Кавказа развивалось оледенение.

В Раннебакинское время (~ 700 тыс. лет назад) в Западном Прикаспии преобладали сухие степи, но существенную роль играли и лесные ценозы. Спорово-пыльцевые спектры нижней части бакинских отложений (~ 500 тыс. лет назад), выделенные для западного побережья Т. А. Абрамовой (1972, 1974, 1977), свидетельствуют о существенной роли в растительном покрове лесных формаций (береза, ольха, дуб, клен, вяз). В Нижнем Поволжье отложения, по данным Р. Е. Гитерман (Москвитин, 1962), содержат лесостепные пыльцевые спектры, где среди пыльцы древесной растительности часто встречается пыльца сосны, березы, ольхи, вяза, также указывающая на более холодный и влажный климат ранних этапов трансгрессии. Н. Ю. Филипповой (1997) в основании бакинских отложений Азербайджана выделена мезофитная серия палинокомплексов, отражающая плювиальную климатическую фазу. Некоторые исследователи (Рейнгард, 1932; Ковалевский, 1936; Алескеров, 1987 и др.) высказали мнение о существовании в Бакинское время оледенения Кавказа, причем самого

крупного в его плейстоценовой истории, что также может свидетельствовать о холодном климате этой эпохи.

Спектры Позднебакинского времени (~ 500 тыс. лет назад), согласно данным Т. А. Абрамовой (1974, 1977), на общем фоне преобладания пыльцы травянистых ксерофитов содержат пыльцу широколиственных пород и вечнозеленых кустарников (иглица, падуб), обилие пыльцы розоцветных. По данным Б. Д. Алескерова с соавторами (1987) в предгорьях Большого и Малого Кавказа среднегодовые температуры были на 1.5–2.0°C выше. В. П. Гричук (1954) для бакинских отложений с подобной фауной у Баскунчака определил смешение двух комплексов – лесного и степного, а среди лесного – обилие пыльцы широколиственных, и здесь же – большое содержание полыней в степном компоненте. В долине р. Урал (Калмыково) было довольно тепло и сухо, преобладали безлесные ландшафты (Яхимович и др., 1986). По материалам Н. Ю. Филипповой (1997) южные области Каспия характеризовались палиноспектрами с господством *Chenopodiacea* и *Artemisia*, отвечающим аридизации климата во второй половине Бакинской эпохи.

Достоверные уруиджикские морские отложения не установлены, поэтому временные датировки этой трансгрессии остаются предметом дискуссий. По данным спорово-пыльцевого анализа Н. И. Кузнецовой (Седайкин, 1988), территорию Поволжья в эту эпоху характеризовало распространение степных пространств, в одних случаях – с господством маревых и примесью злаков, бобовых и гречишных, в других – с ведущей ролью разнотравья.

В Раннехазарское время (~ 300 тыс. лет) в высокогорной зоне Большого и Малого Кавказа существовали ледники (Милановский, 1966; Думитрашко и др., 1977; Алескеров и др., 1987), а среднегодовые температуры опускались до минус 10°C и ниже (Алескеров и др., 1987). Спорово-пыльцевые спектры, полученные В. А. Вронским (1976) из нижнехазарских отложений глубокой скважины в Южном Каспии, характеризуются господством травянистых

растений (маревые, полыни, злаки); среди древесных отмечена сосна, ель, береза, ольха, ива. По данным Т. А. Абрамовой (1971, 1972, 1974) на западном побережье была развита преимущественно лесная растительность, среди которой наряду с низинными гигрофильными лесами (ольха, лапина, тополь, ива) были распространены и мезофильные широколиственные и лиственные леса, при участии в растительном покрове также лугово-степных ценозов. Согласно эколого-ареалогическому анализу ископаемого комплекса, проведенному этим автором, в эпоху Раннехазарской трансгрессии среднегодовые температуры были ниже по сравнению с современными на 6–7°, средние температуры января – на 6–9°, июля – на 7–10°, среднее годовое количество осадков превышало современное на 200–300 мм.

В Позднехазарское время (~ 140–85 тыс. лет) большие пространства занимала травянистая растительность с широко распространенными группировками ксерофильного разнотравья, а на менее обводненных участках – с фитоценозами пустынного типа (Яхимович и др., 1986). Пыльцевые спектры, полученные Т. А. Абрамовой (1974), свидетельствуют о климатической фазе переходного типа, достаточно мягкой для сохранения некоторой лесной растительности, но недостаточно влажной и прохладной для развития типичных лесных формаций, как это имело место в Раннехазарское время. На Нижнем Урале было много площадей, занятых теплыми засушливыми степями. В составе травянистого покрова было много ксерофитов, местами – солончаков. Позднехазарские флоры, изученные из бассейна р. Урал П. И. Дорофеевым (1960) палеокарпологическим методом, также отражают степные ландшафты, близкие по видовому составу к современным прикаспийским. Реконструируемая Т. А. Яниной (2009) природная обстановка согласуется с данными карпологического анализа (Яхимович и др., 1986): в конце Позднего Хазара флоры еще сохраняют типично хазарский облик, но отмечается снижение разнообразия разнотравья, увеличение роли маревых, а в лесных группировках –

уменьшение примеси широколиственных пород и количества их видов, т. е. отмечается нарастание похолодания.

Эти условия затем сменились сильным похолоданием и континентализацией климата. Об этом же говорят и тундрово-степные спорово-пыльцевые спектры из Ательских осадков (Гричук, 1954; Чигуряева, Хвалина, 1961; Москвитин, 1962). По мнению В. К. Шкатовой (2005) среднегодовая температура воздуха в Северном Прикаспии была на 2–3° ниже современной и составляла всего 5–6°. Ательская толща (датировки имеют дискуссионный характер: от ~ 76 до 35 тыс. лет назад) осложнена несколькими (до четырех) горизонтами в разной степени выраженных погребенных почв, что свидетельствует о неоднократной смене климатических условий в регионе в сторону их смягчения (потепление и увлажнение). К концу Ательской эпохи климат становится теплее и мягче. Среди растительности увеличивается доля древесных пород, наряду с березой, сосной и елью появляются вяз, дуб, липа; в травяных сообществах уменьшается доля ксерофитов, появляются злаковые и разнотравье. Господствуют степные и лесостепные ландшафты.

В первой половине Раннехвалынского времени (датировки имеют дискуссионный характер: от ~ 30 до 9 тыс. лет назад) на побережье были развиты мезофильные широколиственные леса с примесью хвойных пород. Так, в бассейне р. Урал раннехвалынская эпоха отмечена максимальным для всего позднего плейстоцена развитием лесных массивов (Яхимович и др., 1986). В начале Ранней Хвалыни в хвойных лесах доминировали ели, роль которых во вторую половину этого времени сократилась. На западном побережье Каспия нижнехвалынские отложения в основании разреза содержат обильную пыльцу древесных пород (дуб, вяз, ольха, береза, клен, граб, липа, сосна, ель) (Абрамова, 1974). Для более высоких горизонтов разреза характерно преобладание пыльцы травянистой (доминант – маревые) и кустарничковой растительности. Среди пыльцы древесных пород присутствует пыльца сосны (*Harpoxylon* и *Diploxylon*), ели, березы, ольхи,

дуба и лапины. К концу раннехвалынской эпохи климат стал более мягким. Согласно А. И. Москвитину (1962) для второй половины раннехвалынского времени была характерна степная растительность открытых ландшафтов.

Начало Позднехвалынского времени ознаменовалось распространением лесных формаций с преобладанием березовых и мезофильных широколиственных лесов с участками сосняков и пойменных ольшаников. Лугово-разнотравные и степные ценозы также участвовали в растительном покрове. Вторая половина позднехвалынского времени характеризовалась развитием полупустынных формаций с широким распространением ксерофитных фитоценозов.

В Новокаспийское (~ 8 тыс. лет и моложе) время преобладали открытые ландшафты полупустынно-степного типа (Абрамова, 1977).

Наиболее серьезные перестройки фитоценозов, сопровождавшиеся миграциями отдельных флористических элементов, имеющих различные экологические амплитуды, датируются возрастом 24–17 тыс. лет назад (Чеботарева, Макарычева, 1974; Гричук, 1989; Эволюция..., 2008), что соответствует эпохе максимального похолодания последнего оледенения (LGM – Last Glacial Maximum) и Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря. В это время формировались своеобразные структурные единицы растительного покрова, не имеющие аналогов в современной растительности (Гричук, 1969, 1982, 1989; Артющенко, 1970; Спиридонова, 1991; Болиховская, 1995; Болиховская и др., 2001; Маркова и др., 2002; Симакова, Пузаченко, 2005).

Однако границы этих перестроек и участие тех или иных элементов в формировании растительного покрова остаются предметом дискуссий.

Моделирование современных типов растительности на основе данных споро-пыльцевого анализа позволило выявить умеренный уровень ошибки при сопоставлении потенциальных (реконструированных на основе полученных данных) и фактических фитоценозов (Binney et al., 2017). С одной стороны, эту погрешность создают древесные таксоны, которые

производят большое количество пыльцы, и накладываются на нелесные типы растительности, такие как тундра и степь. С другой стороны, её обуславливает перекрываемость палеоботанических спектров по многим элементам растительности степи, пустыни и сухой тундры, так как эти формации имеют целый ряд общих таксонов. К тому же они зачастую включают в себя многие таксоны разнотравья и ксерофитных кустарников, имеющие низкую продуктивность пыльцы и зачастую оказываются за пределами разрешения метода споро-пыльцевого анализа. Реконструкции типов растительности позднего плейстоцена и голоцена дают сходные погрешности. В результате оказывается невозможным, во-первых, достоверно различить степь и сухую тундру, а во-вторых, – выявить границы распространения лесных и, тем более, лесостепных фитоценозов (Binney et al., 2017).

\*\*\*

Таким образом, эволюция бассейнов Понто-Каспия отражает глобальные климатические изменения, ледниково-межледниковую ритмику Восточно-Европейской равнины и горных территорий, а также трансгрессивно-регрессивные события в Мировом океане. Растительный покров прилегающих к Каспию территорий претерпевал многократные смены в течение плиоцен-четвертичного времени, которые были связаны с общими климатическими изменениями в пределах всего бассейна и происходили синхронно с ними. По данным палеоботанического анализа, определенный качественный и количественный переломный момент в истории развития флоры Прикаспия намечается при переходе от позднемиоценовых к плиоценовым флорам в результате формирования сплошного евразийского степного пояса. Представления о сменах растительного покрова в четвертичное время, и в эпоху позднего плейстоцена в частности, остаются предметом дискуссий.

## **ГЛАВА 2. ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В ЕВРОПЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ВЫБРАННЫМ ОБЪЕКТАМ**

Филогеография, соединившая в себе популяционную генетику и филогенетику в географическом контексте, создала успешную платформу для реконструкции эволюционной истории видов. Филогеография регистрирует пространственное распределение генетических линий, которые являются результатом механизмов динамики популяций, таких как сокращение и увеличение численности, поток генов и биоклиматические колебания, которые формируются в результате изменений климата и физического ландшафта. Неоднородность среды способствует колонизации организмов на новые местообитания и запускает в них адаптивные генетические изменения, приводящие к дивергенции по определенным локусам. Филогеография выявляет пространственное и временное распределение популяционной структуры в зависимости от экологических и биологических потребностей объектов, что позволяет проводить реконструкции эволюционных процессов, а также моделировать ее дальнейшее развитие с учетом изменений климата (Avice et al., 1987).

Начиная с последнего десятилетия XX века, филогеография получила бурное развитие. Сотни работ, выполненных как на животных, так и на растениях, позволили описать влияние ледниковых эпох на историю многих евроазиатских и североамериканских видов (Taberlet et al., 1998; Hewitt, 2001; Carstens et al., 2005; Soltis et al., 2006; Волкова, 2015; Kumar R., Kumar V., 2018; Morris, Shaw, 2018; Kahl et al., 2021 и обзоры в них). Филогеография растений составляет относительно небольшую часть этих работ, что, вероятно, является следствием фундаментальных проблем, связанных со сложной структурой генома и особенностями репродуктивных стратегий этих организмов (Morris, Shaw, 2018). Наиболее охваченными

филогеографическими исследованиями регионами являются Северная Америка (Brunsfeld et al., 2001, Soltis et al., 2006) и Альпы (Schönswetter et al., 2005), в меньшей степени – Арктика (Abbott and Comes, 2004), Китай (Qiu et al., 2011) и Южное полушарие (Beheregaray, 2008).

В 2011 г. опубликован обзор (Hewitt, 2011) о значительной части Средиземноморского региона, включающей три полуострова (Пиренейский, Аппенинский и Балканский), и о роли, которую они играли в европейской биогеографии в течение последнего миллиона лет. Балканский полуостров представляют собой главный центр биоразнообразия и основной источник послеледниковой колонизации Центральной и Северной Европы. Высказано предположение, о том, что такое богатство может быть связано с открытыми возможностями для расселения на протяжении сложной геологической истории, которая включала в себя несколько затоплений, формирование и распад сухопутных коридоров для расселения, особенно в миоцене и плиоцене (Griffiths et al., 2004; Tzedakis, 2004). При этом его географическое положение, близкое к азиатским биотопам, вероятно, также способствовало видовому богатству (Mansion et al., 2008).

Филогеографические дизъюнкции с востока на запад часто связывают, а иногда и датируют, с доплейстоценовой диверсификацией линий. Наиболее очевидными являются случаи, когда в настоящее время существует явный географический разрыв, связанный с филогеографическим расщеплением, которое могло возникнуть в результате сокращения непрерывных ранее ареалов. Такие дизъюнкции наблюдаются на примере *Buxus balearica* Lam. (Rosselló et al., 2007), *Microcnemum coralloides* (Loscos & J. Pardo) Buen (Kadereit, Yaprak, 2008), *Erophaca baetica* (L.) Boiss. (Casimiro-Soriguer et al., 2010). У прибрежного полукустарника *Cephalaria squamiflora* (Sieber) Greuter такой разрыв подчеркивается его островным распространением от Балеарских до Эгейских островов (Rosselló et al., 2009). Аналогичным образом, значительное расширение ареала во время последнего ледникового максимума с последующим сокращением ареала во время последнего

межледниковья и голоцена были обнаружены в *Potentilla multifida* agg. (Schanzer et al., 2020), *P. crantzii* (Crantz) Beck ex Fritsch (Paule et al., 2015), *Sibbaldia procumbens* s.l. (Zhang et al., 2019) и в комплексе *Rosa sericea* s.l. (Gao et al., 2015).

В глобальном масштабе от полюсов до экватора наблюдаются закономерности в распределении генетического разнообразия, связанные с географической широтой – градиент уменьшения разнообразия с севера на юг. Эти закономерности связывают с реакцией видов на климатические колебания в плейстоцене в поисках своего климатического оптимума, т.е. смещением ареалов на север или на юг. Для теплолюбивых видов это означало, что значительная часть разнообразия, утраченного в северных широтах во время ледниковых периодов, сохранилась в южных регионах, а также то, что только часть генотипов, обычно встречающихся на северной окраине или ближе всего к ледниковым областям, повторно колонизировала северные территории во время межледниковья (Hewitt, 2000). Такие процессы реколонизации с юга на север происходили достаточно быстро и приводили к тому, что отдельные гаплотипы занимали гораздо большие площади в северных широтах Европы по сравнению с южными (Excoffier, Ray, 2008).

Сценарий климатически обусловленных сдвигов ареала с севера на юг имел место в высокогорной местности во многих районах Средиземноморского бассейна, особенно в Южной Европе, что способствовало формированию широтных паттернов вне равнинного градиента. Одним из простейших подходов к изучению взаимодействий широты и высоты стала модель, касающаяся послеледникового отступления адаптированных к холодным условиям видов на большие высоты (Kropf et al., 2006; Kropf et al., 2008). Авторы провели проверку гипотезы о том, что в Европе расселение растительности должно было происходить с юга на север по мере потепления межледниковых периодов (de Beaulieu et al., 1994). На Пиренейском полуострове такая модель привела бы к большему

генетическому расстоянию между популяциями из Сьерра-Невады и Пиренеев, чем между Пиренеями и Альпами, потому что самые южные популяции должны были отступить раньше, прервав тем самым поток генов. Результаты, согласующиеся с этим предсказанием, обнаружены, например, у *Silene rupestris* L., *Kernera saxatilis* (L.) Rchb., *Gentiana alpina* Vill. и *Saxifraga oppositifolia* L., но не у всех изученных видов (Kropf et al., 2006, Kropf et al., 2008).

Горы добавили еще одно измерение – высоту – широтному градиенту и способствовали возникновению ледниковых рефугиумов. Согласно Médail и Diadema (2009), рефугиумы – это области, «где различные генетические линии сохранились в течение ряда третичных или четвертичных колебаний климата из-за особых, буферных характеристик окружающей среды». Ледниковые рефугиумы имеют важное биологическое значение для сохранения разнообразия в условиях изменения климата (Tzedakis, 2004). Хорошо известная общая картина рефугиумов в районах, менее пострадавших от оледенения, убедительно подтверждается данными об окаменелостях (Bennett et al., 1991), а филогеографические исследования внесли большой вклад в их идентификацию (например, Taberlet et al., 1998; Hampe et al., 2003; Heuertz et al., 2004; Provan, Bennett, 2008). Пространственное совпадение рефугиумов для разных видов значительно повышает интерес к ним, как к своеобразным заповедникам растительного мира (Tribsch, Schönswetter, 2003). Например, исследования генетической изменчивости мезофитных видов *Erythronium* spp. и *Primula vulgaris* s.l. показали, что Колхида и сопредельные территории Понто-Каспийского региона – это основные рефугиумы, где растения умеренного климата Европы пережили многочисленные оледенения четвертичного периода (Bartha et al., 2013; Volkova et al., 2013; 2020). Полученные авторами результаты согласуются с палеоботаническими и палеоклиматическими реконструкциями (Tarkhishvili et al., 2012; Grimm, Denk, 2014) и с более ранними исследованиями, выявившими высокую концентрацию древних

эволюционных линий древесных растений в Колхиде (Grimm, Denk, 2014 и ссылки там).

Взгляд на эффективность моря в качестве географического барьера менялся в зависимости от изучаемой группы растений. Например, один из наиболее значимых с географической точки зрения морских барьеров – Гибралтарский пролив – считается бóльшим биогеографическим барьером, чем Пиренеи или Альпы (Hewitt, 2011), и действует для таких видов, как можжевельник *Juniperus thurifera* L. (Terrab et al., 2008), осока *Carex helodes* Link (Escudero et al., 2008), *Abies* spp. (Terrab et al., 2007), некоторых хвойных деревьев (Jaramillo-Correa et al., 2010) и других. Однако ряд исследований показал, что пролив неэффективен в качестве барьера для потока генов между африканскими и европейскими популяциями в обоих направлениях, например, у луковичного эфемероида *Androcymbium gramineum* (Cav.) McBride (Caujapé-Castell, Jansen, 2003), прибрежного однолетника *Hypochaeris salzmanniana* DC (Ortiz et al., 2007), кустарника *Calicotome villosa* (Poir.) Link (Arroyo et al., 2008), скалистых роз *Cistus* spp. (Guzmán, Vargas, 2009; Fernández-Mazuecos, Vargas, 2010) и *Rosmarinus officinalis* L. (Mateu-Andrés et al., 2013). Изменчивая роль Гибралтарского пролива в зависимости от изучаемого вида согласуется с результатами, полученными по отдельным группам животных (Hewitt, 2011). Также обращает на себя внимание отсутствие корреляции между способностями к расселению и генетическим обменом между двумя континентами через пролив (Rodríguez-Sánchez et al., 2008; Guzmán and Vargas, 2009).

До недавнего времени филогеографическое влияние плейстоценовых сухопутных коридоров, когда датированные генеалогические расщепления были связаны с понижением уровня Средиземного моря до 130 м, произошедшим во время последнего ледникового максимума (Petit et al., 2002; Lambeck et al., 2002), не рассматривалось должным образом. Например, нынешние взаимоотношения между видами по обе стороны Сицилийского канала были сформированы в результате эвстатических сдвигов уровня моря

в плейстоцене, которые способствовали биотическому обмену между Сицилией и Тунисом, а также между островами региона (Naciri et al., 2010; Zitari et al., 2011; Lo Presti, Oberprieler, 2011; Fernández-Mazuecos, Vargas, 2011). На Балеарских островах морские трансгрессии в межледниковые периоды разделили остров Майорка на две части, в то время как во время регрессий падение уровня моря объединило Майорку, Менорку и Кабрера в единый массив суши (Vesica et al., 2000; Gràcia et al., 2001).

Филогеографические исследования внесредиземноморской Европы сосредоточены, главным образом, на видах умеренного и аркто-альпийского поясов. Результаты многочисленных работ по видам растений и животных умеренного пояса позволили сделать обобщения относительно их филогеографических особенностей (Hewitt, 2000, 2004; Schmitt, 2007). В этих обзорах делается вывод, что виды, адаптированные к условиям умеренного климата, реагировали на оледенения в соответствии с общей филогеографической парадигмой, согласно которой во время плейстоценовых оледенений ареал вида сужается до южных рефугиумов, расположенных в основном в районе средиземноморских полуостровов, а впоследствии популяции расширяются в другие части континента во время межледниковий (например, Taberlet et al., 1998; Petit et al., 2003). Этот принцип «сокращения-расширения» недавно был поставлен под сомнение, поскольку во многие последующие исследования убедительно показали, что рефугиумы не ограничивались южными районами, но присутствовали также в Западной, Центральной и Восточной Европе, главным образом, в качестве местных «северных» или «скрытых» локальных рефугиумов (Stewart, Lister, 2001; Schmitt, Varga, 2012; Bartha et al., 2015).

Другие исследования показали, что популяции бореально-горных видов либо филогеографически неструктурированы, либо демонстрируют лишь довольно неглубокую дифференциацию между зональными (связанными с тайгой) и горными популяциями (Taberlet et al. 1998; Schmitt, 2007; исключения: Schmitt, Haubrich, 2008; Bajc et al., 2011). С другой

стороны, популяции аркто-альпийских таксонов должны были быть гораздо более широко распространены в эпохи оледенений, чем в межледниковье, включая голоцен (например, Schönswetter et al. 2005; Varga, Schmitt, 2008; Schmitt, 2009). Эти таксоны требовали пересмотра концепции рефугиума. В результате чего было постулировано включение воздействия изменений климата в понятие «рефугиум» (например, Bennett, Provan, 2008; Ashcroft, 2010). Чтобы подчеркнуть, что некоторые виды (в основном адаптированные к холодным условиям) имеют наименьшие ареалы в теплые периоды и расширяются во время оледенений, предложен термин «рефугиум теплой стадии» (Holderegger, Thiel-Egenter, 2008; Stewart et al., 2010). Предложено понятие «индивидуального ответа» видов на климатические колебания, а также идея распада прошлых экосистем (т.е. существовавших во время ледниковых периодов) и формирования экосистем *de novo* без тесной связи с предшествующими (Bhagwat, Willis, 2008 г.; Schmitt, Varga, 2012).

Однако третья группа организмов, присутствующая во внесредиземноморской Европе, как правило, игнорируется – это виды, приспособленные к засушливым условиям континентальной зоны, населяющие, главным образом, степи и другие типы сухих лугов. Филогеография континентальных видов частично обсуждается в обзорах Stewart et al. (2010) и Varga (2010), но в основном на основе хорологических данных, что делает степные разделы вышеупомянутых статей скорее стимулирующими, чем обзорными. Общее игнорирование континентальных элементов в обзорах по филогеографии европейских видов можно объяснить относительно недавним появлением исследований этой группы, за исключением иберийских степей, которые, вероятно, лишь отдаленно связаны с евразийскими и имеют иное происхождение (например, Ribera, Blasco-Zumeta, 1998; González-Sampériz et al., 2010). Первые филогеографические статьи, посвященные степным видам, были опубликованы в первой половине 2000-х гг., причем большинство из них — только в последнее десятилетие. Увеличение объема данных о

филогеографических закономерностях степных видов позволило впервые включить эту группу в общую картину филогеографии европейской биоты. Такие исследования очень важны, поскольку степные местообитания поддерживают растительные сообщества с высоким видовым богатством, среди которых присутствуют таксоны, ограниченные только этим типом местообитаний или даже эндемичных для некоторых территорий в европейском или местном масштабе (например, Pärtel et al. 2005; Mazur, Kubisz, 2013; Dengler et al., 2014). Более того, степи и степные типы сообществ относятся к числу наиболее уязвимых в Европе в связи с природными (то есть климатическими и экологическими) причинами, которые ограничивают их распространение в межледниковые периоды с преобладанием лесных массивов, а также из-за антропогенной деградации и фрагментации степных участков, особенно в центральной части Европы (Cremene et al., 2005; Janišová et al., 2011; Fekete et al., 2014). Положение некоторых степных участков и популяций настолько серьезное (особенно к северу от Карпат), что в настоящее время может быть последним шансом провести соответствующий отбор проб для филогеографических исследований. Кроме того, данные о распространении степей в прошлом позволяют предположить, что различные типы ксерофитных и мезофитных лугов были гораздо более широко распространены по всей Европе в ледниковые эпохи. Существовало, как минимум, два варианта ледниковых степей: перигляциальные степи (с одновременным появлением тундровых элементов) и более теплоадаптированные мезо-ксерофитные луговые степи из южных районов (Willis, van Andel, 2004; Markova et al., 2009). Ксерофитные луга и луговые степи могли сохраняться как локальные компоненты и в «неаналоговых» комплексах нижнеширотного перигляциальных биомах открытых пространств (Yurtsev, 1982, 2000; Ehlers, Gibbard, 2004).

Во время межледниковий (таких как наша нынешняя эпоха, голоцен) естественные степи в Европе в основном ограничиваются восточными и юго-

восточными регионами, образуя часть длинного и узкого евразийского степного пояса от внутренних частей Паннонского бассейна до северо-востока Китая. Хотя подобные местообитания встречаются локально во многих местах, рассеянных по Центральной Европе и на Балканском полуострове (например, на крутых склонах холмов и вдоль речных оврагов) (Donița et al. 2003; Fekete et al. 2014; Pokorný et al., 2015). Такое изменение ареала степных местообитаний, вероятно, повлияло на филогеографию степных видов, которые, возможно, были более распространены во время ледниковых эпох (несмотря на более суровые климатические условия, см. Berman et al., 2011), но в настоящее время переживают сокращение ареала. Современные крупномасштабные модели разнообразия степных видов придерживаются гипотезы сокращения разнообразия по градиенту с востока на запад. Однако в свете приведенных выше обсуждений, касающихся истории растительности, следовало бы ожидать более сложные модели генетического разнообразия, подтверждающие альтернативную гипотезу филогеографической истории (т.е. длительное сохранение популяций степных видов на нынешних западных окраинах/участках их распространения).

Так, Ł. Kajtoch с соавторами (2016) провели филогеографические реконструкции 18-ти степных видов растений. В пределах непрерывной части ареала эти объекты обладали генетическим разнообразием от низкого до умеренного (в основном это касалось популяций из Причерноморья и Паннонии, включая север Балканского полуострова). Тогда как среди популяций, расположенных на границе ареала вида или в изолированных, периферийных местонахождениях (например, в Польше или Германии), генетическое разнообразие было заметно выше. Подобная картина наблюдалась, например, у *Scorzonera purpurea*, *Serratula lycopifolia* и *Stipa pennata*. Наименьшие показатели разнообразия фиксировали между популяциями, близкими к непрерывной части ареала или внутри нее (Понтийский регион), в то время как популяции из Северного и

Панонического регионов были более разнообразными. На межрегиональном уровне практически все исследованные растения были отнесены к группам с высоким или выше среднего уровнем дифференциации. Эта особенность заметна благодаря наличию различных генетических кластеров во всех трех регионах вокруг Карпат и Чешского массива. Исключением были *Pulsatilla patens*, который имел низкое разнообразие между некоторыми северными и понтийскими популяциями (см. также Sramkó et al., 2019), и *Adonis vernalis*, который имел низкое разнообразие в Понтийском регионе и умеренное – в Паноническом и северном регионах. Внутри этих регионов также часто наблюдалась значительная дифференциация популяций, вероятно, вызванная длительной изоляцией. В Северном регионе были выявлены отдельные кластеры, например, на Малопольской возвышенности по сравнению с Львовско-Люблинской возвышенностью для *Carlina onopordifolia* и *Linum flavum*. Аналогичным образом, авторы выявили отдельные кластеры на Немецкой возвышенности, отличающиеся от большинства популяций восточной Польши и популяциями остальной части северного ареала *Iris aphylla* и *Scorzonera purpurea*. В Паннонском регионе такие кластеры были обнаружены в Богемии-Моравии, Паннонском бассейне и Трансильвании, например, у *Cirsium pannonicum*, *Linum hirsutum*, *S. purpurea*, *Adonis vernalis* и *Stipa pulcherrima*. Аналогичным образом в *Adonis volgensis* и *P. patens* выделены эволюционные линии Паннонского бассейна, которые были изолированы от их степных контрпопуляций в Понтийском регионе.

Выявленные авторами закономерности свидетельствуют о сложной истории и структурированной филогеографии восточных (Понтийских) и южных (Паннонских) рефугиумов. В нескольких районах Понтийского региона сохраняются разнообразные филогенетические линии: Подольская возвышенность (западная Украина), Добруджа (восточная Румыния), Крым, восточная Украина и юг России (образцовые таксоны с четко выраженными линиями происхождения в некоторых из этих областей: *Coraebus elatus*, *Spermpophilus suslicus*, *Sicista subtilis* agg., *Coronella austriaca*, *Vipera ursinii*

complex, *Adonis vernalis*, *A. volgensis*, *Scorzonera purpurea* и *Stipa pulcherrima*). В Паннонском регионе были идентифицированы отдельные рефугиумы: Моравско-Богемский (показательный вид с четкой линией происхождения в этой области – *Cirsium pannonicum*); Паннонский бассейн (*Linum flavum*, *L. hirsutum*); Трансильванский бассейн (*Adonis volgensis* и бабочка *Kretania pylaon sephirus*; Pecsénye et al., 2007) и северная часть Балканского полуострова (таксоны с отдельными подразделениями между северной частью Балканского полуострова и Паннонским бассейном – *Sperophilus citellus* и *Nannospalax*). Для некоторых проанализированных таксонов (*S. trizona*, *A. volgensis*, *Pulsatilla patens*) особый интерес вызвал барьер, образуемый Восточными Карпатами. Эти таксоны с центром распространения в Причерноморье, по-видимому, более разнообразны в Паннонском бассейне (вместе с Трансильванским бассейном), чем в соседней Добрудже или юго-восточной Украине.

Таким образом, филогеографические реконструкции на уровне отдельных видов и популяций сосудистых растений, включающие корреляции с историей климата и рельефа местности, вносят вклад в понимание эволюции природных местообитаний, их колонизацию популяциями разного происхождения, роли рефугиумов в сохранении эволюционных единиц.

## 2.1 Тюльпан душистый (*Tulipa suaveolens* и *T. × gesneriana*)

Тюльпан (*Tulipa*) – род многолетних травянистых луковичных растений семейства Лилейные (Liliaceae), в современных систематиках включающий более 80 видов (POWO, 2023). Первичным центром происхождения и наибольшего генетического разнообразия *Tulipa* считается Тянь-Шань и Памиро-Алайский хребет в Средней Азии, вторичным – Кавказ (Zonneveld, 2009; Kiani et al., 2012). За 10.2–24.9 млн. лет эволюции (Kim et al., 2018; Li et al., 2022) тюльпаны расселились до Испании и Марокко на

западе, до Забайкалья – на востоке и до Синайского полуострова – на юге. На севере интродуцированные человеком популяции тюльпана лесного (*T. sylvestris* L.) достигли Шотландии и южного побережья Скандинавии.

*Tulipa suaveolens* Roth – один из самых типичных весеннецветущих видов Понтийско-Каспийской степи и являющийся ее характерным признаком. Луковичный поликарпик, эфемероид, высоко декоративный вид. Современный естественный ареал *T. suaveolens* охватывает юго-восток Украины, Крымский полуостров, юг и юго-восток России, северный Иран, юг Азербайджана, северо-западный Казахстан и провинцию Синьцзян в западном Китае (Everett, 2013; Xing et al., 2017). Численность многих популяций сокращается под воздействием антропогенных факторов, и вид занесен в Красные Книги Российской Федерации (Литвинская, 2008), Украины (Ткаченко, 2009), Казахстана (Быков, 1981) и Азербайджана (İbadlı, Qaraxanı, 2013).

В российской ботанической литературе этот вид более известен под названием *T. schrenkii* (Мордак 1979, 1990; Литвинская, 2008; Маевский, 2014). Первоначально считалось, что *T. suaveolens* представляет собой старый сорт культурного тюльпана, например красно-желтая форма из группы сортов *Duc van Tol*, так как его описание было сделано не по образцам природного вида (Christenhusz et al., 2013). Но по результатам исследования размера генома и ряда морфологических признаков *T. schrenkii* и *T. suaveolens* оказались идентичными (Zonneveld, 2009), поэтому в зарубежной литературе в настоящее время название *T. suaveolens* считается приоритетным с признанием в качестве синонимичного названия *T. schrenkii* (Christenhusz et al., 2013; Everett, 2013). Однако при обработке рода *Tulipa* для «Флоры Европейской части СССР» сравнение типового материала видов *T. schrenkii* и *T. gesneriana* вызвало у Е. В. Мордак (1979) сомнения в самостоятельности первого из них. На этом основании позднее Е. В. Мордак (1990), посчитала, что описанный К. Линнеем (Linnaeus, 1753) *T. gesneriana* и

есть исходный природный вид, которому впоследствии Э. Л. Регель (Regel, 1873) присвоил название *T. schrenkii*.

Из вышеизложенного очевидно, что и филогенетические отношения между *T. suaveolens* и садовыми тюльпанами, выделяемыми в качестве отдельного гибридного вида *T. × gesneriana*, остаются неопределёнными и запутанными. М. Christenhusz с соавторами (2013) предполагают, что первый садовый тюльпан, описанный в 1559 г (Gesner, 1561), скорее всего, был подобен *T. suaveolens* (или представлял собой раннюю его селекцию), хотя почти в то же время были описаны садовые тюльпаны, отличные от того, что описал К. Геснер, отсутствием запаха и, по предположению М. Christenhusz с соавторами (2013), представляющие собой более сложные гибриды. По мнению Е. В. Мордак (1990), косвенные указания на истинную родину вида имеются в работе М. Ноог (1973). Тщательно исследуя историю интродукции тюльпанов в Западную Европу, он отмечает, что первые садовые тюльпаны под названием турецких попали туда через посредство посла австрийского императора Фердинанда I при дворе турецкого султана в Стамбуле в XVI в. При этом первая запись о турецком тюльпане (*T. turcarum* Levier) была сделана К. Геснером в книге *Cordus* (1561: 213). Геснер указал дату появления его в садах Германии – 1559 и происхождение материала – Каппадокия, на что позднее сослался К. Линней при описании *T. gesneriana* (Linnaeus, 1753). Однако, ознакомившись с самой работой С. Clusius (1601), Ноог приходит к выводу о том, что выращиваемый в европейских садах так называемый турецкий тюльпан *T. turcarum*, описанный позднее как *T. gesneriana*, в Турции именовался тюльпаном Кафы. Е. В. Мордак (1990) ссылается на работу С. Clusius (1611), указывающего на два названия тюльпанов, предлагаемых в его время торговцами Стамбула (раноцветущие «safe lale» и поздноцветущие «savala lale»), первый из которых должен происходить из Кафы (Феодосия) в Крыму; второй – из Кавалы в Македонии. Из этого следует, что родиной *T. gesneriana* является не Каппадокия, а Крым. По мнению Е. В. Мордак, именно вывозившиеся из Крыма в Стамбул

растения при посредничестве австрийского посла через Клузиуса попали из Турции в Австрию, Германию и Нидерланды. На этом основании и на основе морфологического сходства Е. В. Мордак считает, что *T. suaveolens* (по ней *T. schrenkii*) и является прародителем раноцветущих садовых тюльпанов и синонимом *T. gesneriana*, хотя большинство авторов продолжают считать, что *T. gesneriana* является садовым тюльпаном сложного гибридного происхождения, дикий предок которого до сих пор не найден (Zonneveld, 2009; Christenhusz et al., 2013; Everett, 2013). Он был описан из Турции («Cappadocia, unde in Europam 1559»), однако в современной Турции не встречается.

Садовый тюльпан Геснера (*T. gesneriana*) описан Карлом Линнеем и признан (лекто)типом рода (LINN, N 425.2; рис. 2.1) (Hitchcock, Green, 1947). М. Christenhusz с соавторами (2013) считают, что *T. gesneriana* был одним из распространённых в Линнеевское время садовых тюльпанов и никакого отношения не имеет к тюльпану, описанному Геснером.

Авторы утверждают, что мнение Е. В. Мордак ошибочно, и полагают, что садовый тюльпан, к которому действительно мог бы примениться видовой эпитет *T. gesneriana*, не сохранился. По мнению этих авторов, некоторые культурные сорта, выросшие на Hortus Vulborum в Limmen (Нидерланды), по-прежнему могут быть близки к первоначальному линнеевскому тюльпану, но это не может быть проверено, и поэтому, – как указывают авторы, – предпочтительно обозначать все садовые сорта тюльпанов без видового эпитета и линнеевский тюльпан как комплекс гибридов неизвестного происхождения: *T. × gesneriana*. Связанной с *T. × gesneriana* является большая часть так называемых «neo-tulipae» (Hall, 1940), – ряд натурализованных садовых тюльпанов, описанных как виды, главным образом из Франции, Италии и Швейцарии. М. Christenhusz с соавторами (2013) предполагают, что некоторые neo-tulipae могут представлять собой ранние интродуценты, ближе всего находящиеся к

истинным *T. × gesneriana*, но что никогда не будет уверенности в идентичности тюльпана Линнея.



Рис. 2.1 Лектотип *Tulipa gesneriana* L. в гербарии Карла Линнея № 425.2 (LINN)

Таким образом, считается, что многие из описаний этих предков нельзя увязать ни с одной из реально существующих популяций, поэтому неизвестно, к какому из трёх интродуцированных в Средиземноморье видов подрода *Tulipa* (*T. agenensis* DC., *T. gesneriana*, *T. suaveolens*) относились их прототипы (Christenhusz et al., 2013). Картина ещё более усложняется тем, что в более позднее время в селекцию садовых тюльпанов были вовлечены *T. armena* Boiss., *T. lanata* Regel, и другие виды рода из Центральной Азии (Christenhusz et al., 2013). Ещё А. Д. Холл (1940) предполагал, что турецкие игловидные тюльпаны возникли в результате гибридизации между *T. gesneriana* и *T. suaveolens*. Однако высказывается и предположение о том, что сам *T. gesneriana*, скорее всего, представляющий собой сложный садовый гибрид, возможно, происходит от последнего (Christenhusz et al., 2013).

В настоящее время зарегистрировано около 6000 сортов; некоторые, такие как группа Duc van Tol, восходят к XVI веку, но большинство из них выведены совсем недавно (Christenhusz et al., 2013).

Молекулярно-генетические исследования пока не внесли ясности по поводу возможных предков *T. gesneriana*. Так, А. Pourkhaloee с соавторами (2018) сравнивали природные тюльпаны, произрастающие в Иране (*T. biebersteiniana* Schult. & Schult.f., *T. biflora* Pall., *T. clusiana* DC, *T. systola* Stapf, *T. micheliana* Hoog), с девятью голландскими сортами с помощью микросателлитных (EST–SSR) маркеров. Выявлена тесная связь природных видов *T. micheliana* с *T. fosteriana* W. Irving, но среди перечисленных видов дикий предок для культурного *T. gesneriana* найден не был.

R. Yanagisawa с соавторами (2012) представили молекулярно-филогенетическое исследование, основанное на пластидных регионах, которое имело маленькое разрешение из-за отсутствия вариативности в использованных локусах. В анализ был включен ряд культурных сортов и *T. suaveolens* (как *T. schrenkii*). Показано, что *T. suaveolens* является потенциальной материнской линией сложных садовых тюльпанов, но образцы были, по-видимому, не засвидетельствованы; последовательности

недоступны в GenBank. Таким образом, данное исследование не является воспроизводимым и идентичность их образцов *T. suaveolens* не может быть легко проверена.

Картирование методом FISH локусов 5S рДНК и 45S рДНК хромосом *T. suaveolens* (как *T. schrenkii*) позволило констатировать колоссальный уровень внутривидового полиморфизма вида в пределах провинции Синьцзян (Китай) по сравнению с другими видами рода (Lan et al. 2018; Liu et al., 2022).

Работы в области популяционной биологии *T. suaveolens* крайне фрагментарны, носят узколокальный характер: охватывают малое число ценопопуляций и ограничиваются отдельными регионами исследования (Поканинов, Куйкунов, 2005; Перегрим и др., 2009; Джапова и др., 2010; Боктаева и др., 2013; МаксUTOва, Калмыкова, 2013; Шаповалова, 2013; Беляченко и др., 2016; Кашин и др., 2016а; Лыу, 2017). Наиболее обстоятельные исследования состояния популяций (структуры сообществ с данным видом, площади, плотности и численности популяций, пространственной и возрастной структуры) проведены, вероятно, в Украине (Пегрим и др., 2009). В России некоторые исследования ведутся на территории Республики Калмыкия (Поканинов, Куйкунов, 2005; Джапова и др., 2010; Лыу и др., 2013а, б; Боктаева и др., 2013), Оренбургской области (Алпатов, 2013; МаксUTOва, Калмыкова, 2013). Описание структуры сообществ с данным видом приводится для местообитаний в Ростовской области (Демина и др., 2012; Демина, 2015, 2016). В Саратовской области активно изучается состояние отдельных популяций *T. suaveolens*, особенно входящих в состав особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (Давиденко и др., 2013; Давиденко, Невский, 2013; Шаповалова, 2013; Беляченко, Беляченко, 2016; Беляченко и др., 2016; Давиденко, 2016).

До сих пор остаются неясными характер географического распространения окраски цветка *T. suaveolens* и факторы, формирующие его распространение. *Tulipa suaveolens* отличается высокой изменчивостью

окраски цветков (Бочанцева, 1962; Everett, 2013). Наиболее частыми являются желтые и красные разновидности; в популяциях они часто встречаются наряду с белыми, оранжевыми, лососевыми, розовыми, фиолетовыми и бордовыми формами, а также формами с неоднородной окраской околоцветника (см. гл. 4, рис. 4.26).

Географическая изменчивость морфологии растений связана с биогеографической историей вида, генетической изменчивостью и фенотипическими изменениями в ответ на местные экологические условия (Ellison et al., 2004; Zhao, Tao, 2015). Географические закономерности фенотипической изменчивости могут проявляться клинально или мозаично и могут быть связаны с абиотическими факторами (Franiel, Więski, 2005), биотическими факторами (Thompson, 2005) или обоими (Hampe, 2005). Фенотипические вариации часто коррелируют с физическими факторами, такими как температура, осадки или фотопериод (которые обычно варьируются в широтном, долготном или высотном диапазонах) (Arista et al., 2013; Veiga et al., 2016).

Вариация окраски цветка – обычное явление на видовом уровне; оно особенно часто встречается у тех видов, цветы которых содержат розовые, фиолетовые или синие антоциановые пигменты (Warren, Mackenzie, 2001; Rausher, 2008). Традиционно изменение цвета внутри популяций или близкородственных видов объясняется пространственными изменениями в фауне опылителей, предпочтениями опылителей в отношении определенных цветовых морф (Irwin, Strauss, 2005; Streisfeld, Kohn, 2007; Rausher, 2008) или случайным генетическим дрейфом (Faegri, Pijl, 1979; Wang et al., 2017).

Кроме того, некоторые авторы утверждают, что полиморфизм окраски цветков может быть результатом естественного отбора, вызванного абиотическими факторами (Frey, 2004; Irwin, Strauss, 2005). Например, растения начинают синтезировать определенные пигменты, чтобы защитить себя от экстремального ультрафиолетового (УФ) излучения или засухи (Coberly, Rausher, 2003; Schemske, Bierzychudek, 2007). В частности,

антоцианы, придающие цветкам красную, фиолетовую и синюю окраску, вырабатываются в ходе биосинтеза флавоноидов. Данный путь также генерирует соединения, защищающие растения от ультрафиолетового излучения и повышающие их устойчивость к тепловому стрессу (Rausher, 2008). Этот факт говорит о том, что абиотические факторы, такие как высота над уровнем моря (Körner, 2007), температура, осадки и солнечная радиация, могут способствовать вариативности окраски цветков. Кроме того, цветовой полиморфизм может быть побочным эффектом отбора абиотическими факторами через скоррелированные признаки (Chittka et al., 2001; Armbruster, 2002; Conner, 2002).

Согласно более ранним биохимическим исследованиям рода *Tulipa*, красные, розовые, оранжевые, пурпурные и лиловые оттенки в листочках околоцветника тюльпанов обусловлены присутствием антоцианов, тогда как за желтые оттенки отвечают каротиноиды (van Eijk et al., 1987; Nieuwhof et al., 1989, 1990). Кроме того, полуколичественная оценка (van Eijk et al., 1987) и, позднее, методы спектрометрии, ВЭЖХ и UPLC (Nakayama et al., 2004; Yuan et al., 2013) выявили различное содержание каротиноидов и антоцианов (т. е. производных цианидина, пеларгонидина и дельфинидина) в тюльпанах с разными цветами. Тюльпаны с белым околоцветником содержат неокрашенные флавонолы и иногда низкие концентрации каротиноидов.

В исследовании Y. Wang et al. (2022) был проведен транскриптомный анализ четырех сортов *T. ×gesneriana* с цветками разной окраски, который позволил идентифицировать три кластера генов, связанных с накоплением антоцианов и каротиноидов. Среди них были найдены такие факторы транскрипции как MYB4, MYB112, WRKY11, AGL4 и PIF3, регулирующие несколько структурных генов путей биосинтеза антоцианов и каротиноидов и влияющие на синтез или транспорт пигментов.

Популяционно-генетические исследования дикорастущего *T. suaveolens* проводятся впервые. Ранее этот вид изучался молекулярно-филогенетическими методами только с позиции систематики и уточнения

таксономического родства с другими видами рода *Tulipa* (Van Raamsdonk, De Vries T. 1995; Van Raamsdonk, 1997; Zonneveld, 2009; Christenhusz et al., 2013; Asgari et al., 2020).

## 2.2 Рябчики (*Fritillaria meleagroides* и *F. ruthenica*)

По современным представлениям род *Fritillaria* (Liliaceae) включает около 140 видов, произрастающих преимущественно в умеренных широтах северного полушария (Chen et al., 2022).

Представители *Fritillaria* характеризуются чрезвычайно большими размерами геномов. Все исследованные на сегодняшний день виды имеют геномы, превышающие  $1C = 30$  Гб, что более чем в 190 раз больше, чем геном *Arabidopsis thaliana* (Day et al., 2014). При этом возникновение этих огромных геномов не связано с дупликацией всего генома. Полиплоидия у *Fritillaria* встречается редко, и, как правило, у отдельных особей отдельных видов (Leitch et al., 2007; Ambrožová et al., 2011; DeWoody, Hipkins, 2012).

Как следствие, род *Fritillaria* стал объектом геномных исследований, направленных на выяснение процессов, которые управляют разнообразием размеров генома и эволюцией (Ambrožová et al., 2011; Kelly and Leitch, 2011; Li et al., 2018, 2022; Bi et al., 2018; Zhang et al., 2021; Chen et al., 2022). Среди исследований последних лет можно выделить исследования Chen et al. (2019, 2022), как наиболее полные и значимые. Авторы изучили полные пластидные геномы 21 вида *Fritillaria*, произрастающего в Китае, и обнаружили, что самый высокий уровень полиморфизма демонстрируют межгенные спейсеры (IGS), тогда как пластомы в целом имеют относительно низкую вариабельность. Выявлено четыре региона (*ycf1*, *matK-trnG-GCC*, *rpoC1*, *matK*), дающие самое высокое разрешение по сравнению с другими областями пластома. Показано, что дендрограмма, построенная по данным одного локуса *ycf1*, практически полностью совпадает с дендрограммой, полученной в результате анализа полных пластома. Кроме того, эта работа

представила исчерпывающую филогеографическую структуру *Fritillaria* в Китае.

Молекулярное датирование показало, что как происхождение, так и дивергенция подрода *Fritillaria*, а также его четырех основных клад, были в значительной степени связаны с геологическими и климатическими колебаниями в период от среднего до позднего миоцена (см. также Kim et al., 2018; Li et al., 2022). А именно, с поднятием Цинхай-Тибетского плато и последующим похолоданием, когда растения, адаптированные к холодным температурам, могли расширить свой ареал за пределы плато – в другие, ставшие доступными, районы с умеренным климатом. Образцы видов *Fritillaria*, произрастающих в Европе и тем более в Поволжье, не были объектами пристального исследования в работах этих авторов.

Рябчик русский (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) – луковичный травянистый многолетник, весенний эфемероид-геофит. Редкий вид, внесён в Красную книгу РФ (Силаева, 2008) и Красные книги всех регионов, в которых произрастает. Восточноевропейско-среднеазиатский вид, эндемик флоры РФ. Европейская часть ареала охватывает степные и лесостепные районы от Украины на западе до Заволжья и Нижней Волги на востоке, вид также встречается в Предкавказье. Азиатская часть локализована в Западной Сибири и Средней Азии.

Рябчик шахматовидный (*Fritillaria meleagroides* Patr. ex Schult. & Schult. f.) – луковичный травянистый многолетник, весенний эфемероид-геофит. Произрастает на солонцеватых лугах в долинах рек, на лиманах. Ареал охватывает Восточную Европу, Среднюю Азию (Северный Казахстан), северо-запад Китая (Синьцзян). Основная часть ареала находится в России: в Центрально-Чернозёмном районе, на Нижнем Дону, Нижней Волге, в Калмыкии, на Урале, юге Западной Сибири (Артюшенко, 1979; Мордак, 2006). Включён в Красные книги фактически всех регионов, в которых произрастает.

Уменьшение численности обоих видов большинство авторов связывают с возрастанием антропогенной нагрузки на места произрастания (вырубка лесов, выпас скота, весенние пожары, распашка степей) и сбором цветов в букеты, а также с уязвимостью за границей ареала (Силаева, 2008).

Имеющиеся на сегодняшний день исследования *F. ruthenica* носят, как правило, локальный характер и сосредоточены, главным образом, на изучении состояния отдельных популяций (Леонова и др., 2016; Котельникова, 2016, 2017; Шаповалова, 2017; Давиденко, 2019; Сапельникова, 2020; Чернышова, 2020; Масленников, Масленникова, 2021; Minina, 2021 и др.).

В молекулярно-генетические исследования *F. ruthenica* был вовлечен только единожды, в работе P. Day et al. (2014). Авторы представили первую филогенетическую реконструкцию, охватывающую большую часть видового разнообразия рода *Fritillaria*. Было проведено секвенирование трех пластидных регионов (*matK*, *rbcL* и *rpS16*) у 117 особей, представляющих 92 вида (около 66% от рода) *Fritillaria*, с последующим филогенетическим анализом методами максимальной экономии и Байеса. Работа сосредоточена на проверке монофилитичности рода и правильности выделения подродовых таксонов. Для видов *F. ruthenica* и *F. meleagroides* лишь подтвердилась их принадлежность к секции *Fritillaria* подрода *Fritillaria*. *F. meleagroides* фигурировал в сравнительном исследовании полных хлоропластных геномов восьми наиболее значимых для медицины видов *Fritillaria* (Bi et al., 2018). Видообразец *F. meleagroides* для этого исследования был собран в Китае. Данные о внутривидовом полиморфизме отсутствуют.

Внутривидовой генетический полиморфизм *F. ruthenica* и *F. meleagroides*, а, соответственно, генезис и расселение гапло- и риботипов в пределах ареала вида никогда не был объектом внимания исследователей.

### 2.3 Брандушка разноцветная (*Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*)

*Colchicum bulbocodium* Ker Gawl. – вид рода *Colchicum* из семейства Colchicaceae порядка Liliales класса Liliopsida (Monocotyledones). Согласно международной базе данных POWO (Plants of the World Online) *C. bulbocodium* подразделяется на три подвида:

1. *Colchicum bulbocodium* subsp. *bulbocodium* – встречается в Австрии, Франции, Италии, Испании и Швейцарии;

2. *Colchicum bulbocodium* var. *edentatum* (Schur) K.Perss. – встречается в Румынии;

3. *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (Ker Gawl.) K.Perss. – встречается в Молдавии, Венгрии, Италии, Сербии, на Северном Кавказе, в Румынии, Украине и на юго-востоке Европейской России.

В российской ботанической литературе вид более известен как *Bulbocodium versicolor* (Ker Gawl.) Spreng. (Сагалаев, 2004; Цвелев, 2008; Худякова, 2021), поскольку до настоящего времени остаются разночтения в понимании родовой принадлежности таксона. Одни авторы выделяют *Bulbocodium* в самостоятельный род (Oganezova, 2014; Оганезова, 2019), другие объединяют с родом *Colchicum* (Vinnersten, Reeves, 2003; Vinnersten, Manning, 2007; Persson, 2011).

В нашей работе мы будем придерживаться международной номенклатуры, не смотря на то, что уточнение действительного систематического положения этого таксона остаётся актуальным.

*C. bulbocodium* subsp. *versicolor* произрастает в степях, на лесных полянах и сухих лугах, среди кустарников (Цвелев, 2008), может подниматься до 2000 м н.у.м. (Оганезова, 2019). Является балкано-восточноевропейским подвидом (Сагалаев, 2004): ареал подвида охватывает Кавказ, восточное Средиземноморье и юго-восток Средней Европы.

Отдельные небольшие эксклавы ареала расположены в Молдове, Румынии, Венгрии, Сербии, Италии (Мельник и др., 2007). Молдавское

местонахождение *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* выявлено в Унгенском районе. В Румынии зафиксировано четыре местонахождения в Трансильвании. В Венгрии подвид встречается на равнине Альфельд в регионе Нирмич в районе Дебрецена и Ниредьхазы, в междуречье Тиса-Дунай и в Затисье. В Сербии *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* обнаружен вблизи города Суботицы. В Италии подвид произрастает на горах Серано, Мажжоре Косчерно в Умбрии и в Марсии в горном массиве Абруццо в Центральных Апеннинах.

В России подвид распространен в Белгородской, Волгоградской, Воронежской, Курской, Липецкой, Ростовской, Саратовской и Тамбовской областях (Цвелев, 2008). Встречается спорадически, во многих местонахождениях предположительно исчез.

*C. bulbocodium* subsp. *versicolor* включен в Красную книгу Российской Федерации (как *B. versicolor*) со статусом 2а – сокращающийся в численности в результате нарушения местообитаний. В третьем издании Красной книги Саратовской области виду так же присвоен статус «2а» (Худякова, 2021).

*C. bulbocodium* – многолетнее растение высотой 5–15 см (Мельник и др., 2007). Клубнелуковица яйцевидная, покрыта темно-бурыми перепончатыми чешуями. Сверху они вытягиваются в шейку, которая охватывает основу листьев. Благодаря запасу питательных веществ, клубнелуковица способна переживать не только неблагоприятный период года, но и может сохранять жизнеспособность при неблагоприятных условиях в течение нескольких лет.

Само растение медленно развивается в первые годы жизни. Зацветает только на 6–7 год. Цветёт в марте-апреле, плодоносит в мае. Листья развиваются в количестве 3–4. Они имеют ланцетно-линейную форму, желобчатые, наверху стянуты в колпачок, голые и гладкие (Мельник и др., 2007). Развитие листьев происходит одновременно с цветками. Цветки одиночные или в количестве 2–3, расположенные на очень короткой и

скрытой в листовых влагалищах стрелке. В околоцветнике шесть листочков, почти до основания свободные, лилово-розовые, редко белые, имеют отгиб длиной 20–30 мм и очень длинный и узкий ноготок. Тычинок шесть, в 2–3 раза короче околоцветника, они прикреплены у основания отгиба, имеют широколинейные желтые пыльники. Завязь трехгнездная, с многочисленными семезачатками и очень длинным столбиком, на верхушке разделенным на три узколинейные лопасти, несущие рыльца. Во время цветения завязи находятся под поверхностью почвы, плоды выносятся на поверхность за счет удлинения стрелки. Плод – многосеменная коробочка, удлинненно-яйцевидная, заостренная, раскрывающаяся сверху тремя створками. Семена округлые, коричневые, с сочным присемянником (Цвелев, 2008).

Для *C. bulbocodium* семенное размножение является основным способом увеличения площади и численности популяции. Кроме того, отмечено и вегетативное размножение – делением клубнелуковицы, однако увеличение территории, занятой видом, в результате вегетативного размножения не происходит. Семенам для прорастания требуется холодная стратификация: по одним данным, при температуре от 0 до + 1°C (Николаева и др., 1985), по другим данным – от + 6 до + 11°C (Куликова и др., 2017).

*C. bulbocodium* subsp. *versicolor* в настоящее время имеет дизъюнктивный ареал. Основной лимитирующий фактор – распашка степей. Популяции вида сохранились, в основном, по балкам, в долинах рек, на солонцеватых почвах, т.к. подвид выдерживает засоление. Растения данного подвида, независимо от местоположения и географической приуроченности, вегетируют и цветут в сходных экологических условиях: при достаточном количестве влаги, при относительно низких температурах почвы и воздуха (Красная книга..., 2017).

*C. bulbocodium* subsp. *versicolor* отличается очень ранними датами вегетации и цветения с одновременным развитием генеративных и вегетативных органов в условиях низкой конкуренции с другими видами, когда

большая часть растений еще не начала вегетацию (Куликова и др., 2017). В случае изменения этих условий, особенно при устойчивом снижении степени увлажнения биотопа и увеличении общего проективного покрытия травянистой растительности в нём, растения *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* быстро выпадают из ценоза (Kulicova et al., 2019).

Первый филогеографический анализ рода *Colchicum* был предложен А. Ноуо с соавторами (2009). По мнению авторов, род возник в середине миоцена ( $13.4 \pm 1.5$  млн. лет), а в качестве предковой группы следует рассматривать род *Hexacyrtis*. Авторы выделяют три направления экспансии на север видов *Androcymbium*. Первое направление дисперсии датируется концом миоцена ( $\sim 7 \pm 2$  млн. лет назад), которое дало начало роду *Colchicum*. По данным филогенетического древа предковыми формами средиземноморских видов *Colchicum* являются виды *Androcymbium*, распространившихся из пустыни Намиб в северо-западном направлении. Вторая и третья дисперсии имели место в середине плиоцена. Одна из них с востока Южной Африки, в результате которой появился 1 вид, характерный для Африканского Рога ( $\sim 3$  миллиона лет назад). Третья дисперсия из Намибии в сторону средиземноморского бассейна ( $\sim 4$  миллиона лет назад) происходила через аридный тракт с запада Африки через восток и на север. Вероятнее всего эта экспансия предковых форм вида *A. roseum*, филогенетически связанных с 6 средиземноморскими видами рода. В этом случае удивительными являются данные по роду *Colchicum*, который морфологически также близок к видам *Androcymbium* из секции *Erythrostrictus* – *A. roseum* и средиземноморским видам рода. Можно было бы объяснить появление этого рода через восточный аридный тракт, но есть большая разница во времени распространения – миоцен-плиоцен. Можно предположить, что аридные тракты функционировали в течение нескольких временных интервалов во время позднего миоцена.

Сложная по географии и временным перерывам история распространения видов рода *Androcymbium* во многом объясняет нестыковки

в его молекулярной истории. Авторы надеялись, что детальный молекулярный анализ всех видов рода *Colchicum* даст более определенный ответ на главный вопрос о систематическом положении рода *Androcymbium*. Однако эти надежды не оправдались.

По результатам работы К. Persson с соавт. (2011), в которой проанализированы 100 видов и подвидов рода *Colchicum* s. l. (включая *Bulbocodium* и *Merendera*) и несколько видов *Androcymbium*, последний оказался парафилетичным относительно *Colchicum* s. l. Анализ основывался на 292 парсимонийно-информационных признаках, полученных из нуклеотидных последовательностей из шести пластидных регионов (интрон *trnL*, *trnL-trnF* IGS, *trnY-trnD* IGS, *trnH-psbA* IGS, *atpB-rbcL* IGS, *rpS16* интрон), 33 морфологических признаках, происхождении и морфологии хромосом. Работа сосредоточена на проверке монофилитичности рода и правильности выделения подродовых таксонов. На основании этих данных *Colchicum*, *Bulbocodium* и *Merendera* были объединены в один род – *Colchicum*.

Ссылаясь на работы И. С. Даревского (1957), Габриэлян (1988), В. S. Tuniev (1995), М. С. Аракелян (2012), Г. Г. Оганезова (2019) указывает на Армянское нагорье и Кавказ как один из важных центров эндемизма флоры и фауны, в том числе представителей рода *Colchicum* s. l. Автор выделяет два очага разнообразия диплоидных видов *Colchicum* s. str.: один – в юго-восточном Средиземноморье, второй – на Армянском нагорье с сопредельными территориями. Второй при этом совпадает с единственным очагом разнообразия диплоидных видов *Merendera*. *Bulbocodium* рассматривается автором как самостоятельный диплоидный таксон – единственный пример монотипности в этом родстве.

Автор делает вывод, что направления миграции из намеченных очагов видового многообразия *Colchicum* отличаются друг от друга. Основной поток миграции с последующим видообразованием из первого очага в большей степени характерен для гистерантных (листья и цветки развиваются

неодновременно) видов и направлен как на север Средиземноморья и далее в Субсредиземноморье, так и на запад Средиземноморья. Большая часть этих видов гексаплоиды, хотя встречаются виды и с более высоким уровнем пloidности. Миграция на восток из этого очага характерна для синантных (цветки и листья развиваются одновременно, как правило, весной) видов *Colchicum* с  $x=7, 9$ , в результате которого сформировался новый очаг многообразия диплоидных видов рода на Армянском нагорье. Из этого очага в последующем происходит распространение синантных полиплоидных видов, как в восточном, так и западном направлениях.

Контакт ареалов *Androcymbium* и остальных обсуждаемых таксонов отмечен только для видов *Colchicum* s. str. и *Androcymbium* в юго-восточном Средиземноморье, северной Африке и западном Средиземноморье. Особенно важное значение имеет контакт ареалов в юго-восточном Средиземноморье, где произрастают наиболее примитивные средиземноморские виды рода *Androcymbium* и, вероятнее всего, находится первичный очаг диплоидных видов *Colchicum* s. str. с разными основными числами хромосом. Ареалы видов *Androcymbium* с видами *Merendera* контактируют только в западном Средиземноморье, где произрастают три специализированных вида второго. С видами *Bulbocodium* контактов у видов *Androcymbium* нет.

Проанализированные автором отличия макро- и микроморфологии, географии, биологии, экологии, кариологии сравниваемых таксонов свидетельствуют в пользу родовой самостоятельности *Androcymbium*, *Colchicum*, *Merendera* и *Bulbocodium*. *Colchicum*, *Merendera* и *Bulbocodium*, по мнению автора, являются результатом эволюции, подчиненной закону гомологических рядов наследственной изменчивости Вавилова (1935). Анцестральное положение рода *Androcymbium* не оспаривается. Вероятнее всего этот таксон является непосредственным предком видов *Colchicum*, от которого в дальнейшем произошли виды *Bulbocodium* и *Merendera*. Их появление автор связывает со специализацией к более жестким условиям среды востока Древнего Средиземноморья и Субсредиземноморья по

сравнению со Средиземноморьем. «Фенотипические отличия между этими таксонами свидетельствуют об адаптивной эволюции, степень дивергенции или выявленная прерывность которой намного превышает внутривидовой статус. С другой стороны, на примере этих таксонов прослеживается практически непрерывная, лишенная лакун эволюционная связь. Двойственная природа эволюции в этой группе таксонов – редкий пример доказательства протекающего в настоящем эволюционного процесса, в котором прерывность и непрерывность дополняют друг друга» (Оганезова, 2019, С. 146).

G. Sramkó с соавт. (2008), в которой сравнивали два близких европейских вида – *B. vernum* L. и *B. versicolor*. Авторы исследовали секвенированные последовательности ITS региона ядерной и пластидной (cpITS) ДНК, а также вариабельность такого морфологического признака как ширина листовой пластинки вегетирующих особей. Секвенированные области ДНК показали полную однородность, тогда как признак ширины листа оказался гипервариабельным и не коррелировал ни с таксономической принадлежностью особей, ни с их географическим положением. Опираясь на полученные результаты, авторы предложили ранжировать таксон на уровне формы или подвида (*Bulbocodium vernum* L. subsp. *vernum* и *B. vernum* L. subsp. *versicolor* (Ker-Gawl.) Richter). Это исследование послужило в дальнейшем основанием для объединения таксонов в один вид – *C. bulbocodium*. Однако существует разница в ширине листьев у его подвидов – *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* отличается от *C. bulbocodium* subsp. *bulbocodium* более узкими листьями. Дизъюнктивная часть ареала *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* в пределах европейской России в данном исследовании задействована не была и степень генетической отделённости образцов популяций из этой части ареала таксона от западноевропейских популяций остаётся невыявленной.

В пределах российской части ареала вида такие аспекты, как внутривидовое разнообразие и генетическая изменчивость, ранее не

изучались. Поэтому совершенно неопределённым остаётся вопрос об уязвимости генофонда вида и степени риска потери его биоразнообразия при исчезновении отдельных популяций. При этом очевидно, что часть местонахождений вида к настоящему времени уже утрачена и продолжает утрачиваться в связи с антропогенной трансформацией его местообитаний.

#### 2.4 Живокости юго-востока России (*Delphinium* sp.)

Живокость (*Delphinium* L.) – род многолетних и однолетних растений семейства лютиковые (Ranunculaceae), распространены в Северном полушарии от умеренно-теплых и субтропических областей до горных районов тропиков (Малютин, 1987; Tamura, 1993; Warnock, 1997; Цвелев, 2001; Wang et al, 2001; Basset, Basset; 2007; Orellana, 2009; Jabbour, Renner, 2012; Chartier et al., 2016). Отдельные таксоны рода весьма широко распространены, как в природе, так и в культуре. Это, как полагают, служит причиной их высокой морфологической изменчивости растений в пределах ареалов (Малютин, 1973, 1987, 1992).

Филогения семейства Ranunculaceae в последние два десятилетия подверглась серьезной ревизии, прежде всего, в связи с использованием молекулярно-генетических методов исследования. Однако и до сегодняшнего дня не до конца понятыми остаются даже отношения между его подсемействами и трибами (Cossard et al., 2016). Ещё больше сложностей остаётся в понимании границ самих подсемейств и триб и характера отношений между таксонами на более низких уровнях иерархии. Так слабо изученной остаётся триба *Delphinieae*, и, как следствие, имеются противоречия в представлениях об объёме рода многолетних *Delphinium* и самостоятельности родов однолетних *Consolida* и *Aconitella*. Данные молекулярной филогенетики говорят, скорее, в пользу несамостоятельности двух последних (Jabbour, Renner, 2011, 2012).

Центрами таксономического разнообразия живокостей являются Центральная и Южная Азия, Средиземноморье и Северная Америка (Эбель, 2015). Виды рода характеризуются преимущественно голарктическим распространением, охватывающим северные регионы с умеренным климатом (Chartier et al, 2016; Hadidchi, 2019; Mokni, 2015; Wegulo, 2018). В Европе растения видов рода встречаются в альпо-карпатской горной системе и в горах Средиземноморья, на территории европейской части России и Сибири доходят до берегов Ледовитого океана (Невский, 1937).

В русскоязычной литературе принято считать, что на территории Восточной Европы род представлен 19 видами, из которых 15 принадлежат к секции *Delphinastrum* (лектотип: *D. elatum* L.) и 4 – к секции *Diedropetala* (лектотип *D. puniceum* Pall.) (Фёдоров, 2003; Цвелёв, 1996). В секции *Delphinastrum* Н. Н. Цвелёвым (2001) выделены четыре группы: 1) *D. aggr. elatum* L. с пятью видами (*D. elatum*, *D. alpinum* Waldst. et Kit., *D. cryophilum* Nevski, *D. nacladense* Zapal., *D. villosum* Stev.); 2) *D. aggr. cuneatum* Stev. ex DC. с четырьмя видами (*D. cuneatum*, *D. subcuneatum* Tzvel., *D. litwinowii* Sambuk, *D. duhmbergii* Huth); 3) *D. aggr. dictyocarpum* DC. с четырьмя видами (*D. pubiflorum* Turcz., *D. dictyocarpum*, *D. cyananthum* Nevski, *D. uralense* Nevski); 4) *D. aggr. cheilanthum* Fisch. с двумя видами (*D. middendorffii* Trautv., *D. grandiflorum* L.). В секции *Diedropetala* он объединяет в группу *D. aggr. fissum* Waldst. et Kit. три вида (*D. leiocarpum* Huth, *D. pallasii* Nevski, *D. sergii* Wissjul.), оставляя самостоятельным *D. puniceum* Pall.

При таком понимании объёма видов в пределах юго-восточной части европейского ареала рода произрастают 10 видов. Из секции *Delphinastrum* полностью представлена группа *D. aggr. cuneatum*: *D. cuneatum*, *D. subcuneatum*, *D. litwinowii*, *D. duhmbergii*; более половины видов из группы *D. aggr. dictyocarpum*: *D. pubiflorum*, *D. dictyocarpum*, *D. uralense*; один вид из группы *D. aggr. elatum*: *D. elatum*. Из секции *Diedropetala* встречаются два вида – эндемичный *D. sergii* из группы *D. aggr. fissum* и *D. puniceum*.

Однако во «Флоре Европы» (Tutin et al., 1993) *D. cuneatum*, *D. subcuneatum*, *D. litwinowii*, *D. duhmborgii* отнесены к одному виду с приоритетным названием *D. cuneatum*. *Delphinium pubiflorum* и *D. dictyocarpum* отнесены к *D. dictyocarpum* DC. ssp. *dictyocarpum*, а *D. uralense* – к *D. dictyocarpum* DC. ssp. *uralense*. При этом *D. sergii* не выделен из *D. schmalhauseni* Albov. При таком понимании в пределах исследованной части ареала рода произрастают только 5 видов: из секции *Delphinastrum* – *D. cuneatum*, *D. dictyocarpum* и *D. elatum*; из секции *Diedropetala* – *D. schmalhauseni* и *D. puniceum*.

В понимании Н. И. Малютина (1987) в пределах юго-восточной части европейского ареала рода произрастает 8 видов. При этом число и объём секций, принятых у данного автора, не совпадает с таковыми у Н. Н. Цвелёва (2001) и Т. G. Tutin et al. (1993).

Особый интерес вызывает живокость пунцовая (*D. puniceum*) – редкий вид, ареал которого в геоботаническом отношении совпадает с азово-каспийским массивом плакорных южных и опустыненных степей (Куваев, 2008). Растение имеет эфемероидные черты строения в виде клубневидно утолщенного корня и полного отмирания надземной части к концу июля. Несмотря на обширный общий ареал – от юго-востока Украины до запада Казахстана – повсеместно растение встречается исключительно редко (Иванов, 1995, 2001, 2018). Занесен в Красную книгу Российской Федерации со статусом «2» – вид, сокращающийся в численности (Куваев, 2008). В настоящее время исследования *D. puniceum* сводятся к мониторинговым мероприятиям (Ткаченко, 2015; Varmin et al., 2018; Тимовкина, 2022).

Филогенетические отношения крупной трибы *Delphinieae* подвергались исследованию с использованием молекулярно-генетических маркёров только в рамках их связи с *Consolida* и *Aconitella* (Jabbour, Renner, 2011, 2012). Предковый ареал трибы *Delphinieae* остался неоднозначным: с вероятностью 49% с байесовским AAR (52% с ML AAR) – Азия, 48% (24%) – Средиземноморье, 2% (12%) – Северная Америка и 1% (12%) – горы

Восточной Африки. Из таксонов, являющихся предметом настоящего исследования, были взяты только по одному гербарному образцу *D. crispulum* Rupr. (Азербайджан), *D. flexuosum* M. Vieb. (Грузия), *D. freynii* Huth (Армения), *D. elatum* (Урал), *D. cuneatum* (Самарская обл.), а также *D. fissum* Waldst. & Kit. (Греция) – наиболее близкий к *D. sergii* и *D. puniceum* вид, ареал которого охватывает Пиренейский, Аппенинский и Балканский полуострова, Францию, Турцию, Восточное Средиземноморье и Восточную Европу. Молекулярное датирование, приведённое в работе на основе данных пластидных и ядерных последовательностей (ITS-1-5.8S-ITS-2 и *trnL-trnF*), позволило оценить возраст подрода *Delphinastrum* примерно в 7,1 млн. лет (при этом отдельные оценки для *D. elatum* и *D. cuneatum* не приведены), *D. fissum* – 1,39 млн. лет. Датировки для *D. crispulum* и *D. freynii* отсутствуют, возможно, из-за неполноты данных.

Какие-либо молекулярно-генетические данные о *D. puniceum* отсутствуют.

## 2.5 Шаровница биснагарская (*Globularia bisnagarica*)

*Globularia bisnagarica* L. (= *G. punctata* Lapeyr.) является редким, реликтовым представителем древне-средиземноморской флоры с дизъюнктивным ареалом (Саксонов, 2005, 2006; Сенатор, Саксонов, 2010а, б; Конева, 2011; Саксонов, Сенатор, 2012; Саксонов и др., 2005, 2011, 2013, 2014; Саксонов, Сидякина, 2016). Эти обстоятельства послужили аргументацией для включения *G. bisnagarica* в качестве охраняемого объекта в Красную книгу Российской Федерации, где ему присвоен статус 3 б, в – редкий вид, а также в Красные книги всех регионов РФ, на территории которых он встречается (Гельтман, 2008).

Основная часть ареала расположена в Атлантической, Средней и Южной Европе, а также Средиземноморье. Ареал *G. bisnagarica* на своей северо-западной границе соответствует ходу изотермы в 18°C самого теплого

месяца, на северной границе – продолжительности теплого вегетационного периода, который в среднем составляет 150 дней с температурами более 10°C. На юге вид распространяется на горные хребты (иногда до 2000 м) и ограничивается субсредиземноморскими районами, которые летом не очень засушливы (осадки в июне-августе > 100 мм) (Holländer, Jäger, 1994). По имеющимся представлениям о распространении вида с востока ареал ограничивается Южным Уралом.

В России *G. bisnagarica* встречается в Заволжье, в Республиках Татарстан и Башкортостан, в Самарской и Оренбургской обл. в пределах Бугульминско-Белебеевской возвышенности, Кинельских и Сокских Яров, отрогов Общего Сырта, по правому берегу Волги в Ульяновской, Самарской и Саратовской обл., затем, после значительного разрыва ареала – в Ставропольском крае на Ставропольской возвышенности (Гельтман, 2008). Изолированные популяции *G. bisnagarica* на Приволжской возвышенности, в предгорьях Кавказа и Южного Урала, как считается, свидетельствуют о быстром и широком распространении вида на открытые местообитания в умеренных широтах Европы в послеледниковый период и к сильному сокращению площадей в Раннем голоцене (Holländer, Jäger, 1994). Значительный разрыв ареала имеет и близкий к *G. bisnagarica* вид *G. vulgaris*. Основная часть ареала *G. vulgaris* расположена на Пиринейском полуострове, а единичные изолированные популяции произрастают на островах Эланд и Готланд, находясь на северном пределе распространения не только данного вида, но и всего рода *Globularia*. Считается, что, не смотря на то, что у *G. vulgaris* не отмечено промежуточных местонахождений между Пиринейским районом обитания и островами Балтийского моря, это не говорит о большем возрасте данного расселения, поскольку известно много видов с подобной широкой дизъюнкцией, ископаемые находки которых указывают на их непрерывное послеледниковое распространение (Holländer, Jäger, 1994).

Аналогичная форма Иберийско-балтийской дизъюнкции встречается у *Geum hispidum* Fr.. В случае с *Viola alba* Besser и *Geranium lanuginosum* Lam. также почти полностью отсутствует связь между субсредиземноморским и балтийским фрагментами ареалов. Тип дизъюнкции *G. bisnagarica* имеет сходство с таковым у *Helianthemum oelandicum* ssp. *rupifragum* (A. Kern.) Breistr. и *Anthemis* sect. *Hiorthia* с аналогичным общим ареалом, а также с *Dendranthema* или *Juniperus sabina* L. с большей общей площадью распространения. Эти виды смогли пережить голоценовое лесовосстановление Европы на известняковых участках на границе степной зоны (Кондратьева, 2023).

Молекулярные исследования последних нескольких десятилетий в значительной степени способствовали лучшему пониманию взаимоотношений и филогении растений на всех таксономических уровнях (Hazler Pilepić et al., 2016). Так, традиционно в отечественной ботанической литературе растения рода *Globularia* относились к семейству Globulariaceae (Черепанов, 1995). Однако в современной зарубежной литературе и интернет-ресурсах (<https://powo.science.kew.org/>) на основании именно результатов молекулярно-филогенетического анализа (Albach et al., 2005) род *Globularia* включен в семейство Plantaginaceae (Подорожниковые).

В настоящее время чаще всего выделяют 25–27 видов *Globularia* (Tutin, 1993; Barreno et al., 1984; Mateos, Valdes, 2006; Duran et al., 2009; Dimopoulos et al., 2013), хотя в POWO указан 31 вид. Среди них много эндемичных, произрастающих в Марокко, Италии, Греции, Турции и на островах Макаронезии. Поскольку большинство видов локализовано в Центральной и Южной Европе, Анатолии, Северной Африке и Макаронезии, Средиземноморский бассейн рассматривается как основной центр их происхождения, расселение из которого началось примерно 7.57 млн. лет назад в миоцене (Kadereit et al., 2004; Kadereit, Comes, 2005). *G. vulgaris* – единственный вид, чей ареал простирается далеко на север, достигая Балтийского региона (Hazler Pilepić et al., 2016).

Род *Globularia* в ряде работ зарубежных авторов выступал в качестве объекта молекулярно-филогенетических исследований. По данным ITS маркирования, полученным для 23 таксонов *Globularia*, были предложены интересные выводы об их миоценовом происхождении и независимом развитии в плейстоцене трех европейских Альпийско-горных и двух средиземноморских линий (Kadereit et al., 2004; Kadereit, Comes, 2005; Comes, Kadereit, 2001, 2003).

Филогенетические связи *G. bisnagarica* с 12-ю видами рода, из которых семь произрастают в Европе, пять – в Анатолии, и один – в Средиземноморье представлены Nazler Pilepić с соавт. (2016). Таксоны, исследованные в работе, относятся к шести секциям, и результирующий анализ в основном подтвердил имеющуюся классификацию и степень их межвидового родства. Согласно ITS 50% консенсусному древу, *G. vulgaris*, *G. bisnagarica* и *G. trichosantha*, представляющие секцию *Globularia*, образовали хорошо поддерживаемую кладу (BS = 100%), включающую ещё и *G. nudicaulis*, – одиночного представителя секции *Gymnocladium*. Напротив, древо хлДНК показало два хорошо поддерживаемых дихотомических узла (BS = 100%). Первый составили *G. vulgaris* и *G. bisnagarica*, а второй включал *G. nudicaulis* и *G. trichosantha*. Известно, что *G. vulgaris* – тетраплоид с двумя дизъюнктивными районами распространения, один находится на Пиренейском полуострове и на юге Франции, а другой – на балтийских островах Эланд и Готланд. В связи с этим, авторы предполагают, что *G. vulgaris* ранее имел более широкий ареал. С учетом предполагаемого происхождения *Globularia* в позднем миоцене, возможно, что эти популяции разделились во время четвертичного периода, а полиплоидизация возникла из-за неблагоприятных условий, сложившихся в период оледенения. Доказано, что образование 2n гамет, может быть вызвано абиотическим стрессом, например, существенными колебаниями температуры. В связи с тем, что *G. vulgaris* имеет общий хлДНК гаплотип с *G. bisnagarica*, который является диплоидным таксоном, предполагается большая вероятность

наличия общего предка по материнской линии и перекрывающиеся ареалы в прошлом. Однако ITS данные свидетельствуют о близком родстве *G. bisnagarica* с другим видом *G. nudicaulis*, – горным европейским таксоном, распространенным в Альпах, Пиренеях и горах Северной Испании. Этот диплоидный таксон демонстрирует большую однородность во всем географическом диапазоне его распространения (от Северной Испании до Альп), и относится к секции *Gymnocladium*. При этом полученные ранее результаты ITS (Comes, Kadereit, 2003) помещают *G. nudicaulis* в отдельную кладу вместе с *G. gracilis* из той же секции *Gymnocladium*. Авторы предполагают, что результаты их исследования указывают на существование отдельных центров расхождения Европейских и Малоазиатских видов рода *Globularia*. Предполагается, что видообразование некоторых европейских и анатолийских таксонов началось в начале четвертичного периода. Морфологические характеристики таких видов часто подвергаются давлению строгого экологического отбора, который может привести к созданию преимуществ, необходимых для адаптации к экстремальным условиям обитания. Близкородственные европейские таксоны, а также большинство анатолийских эндемиков, вероятно, развивались именно в таких условиях.

Представленная Affenzeller et al. (2018) по результатам анализа BEAST хронограмма максимальной достоверности (MCC) регионов ITS1, ITS2 ядерной ДНК и *atpB-rbcL*, *rpS16* и *matK-psbA* маркеров хлДНК показывает, что в филогенезе рода *G. bisnagarica* дивергировала от общей с *G. liouvillei* предковой формы около 500 тыс. лет назад (диапазон от 1 млн. до 250 тыс. лет назад) в плейстоцене. Протяжённость этих периодов совпадает с мнением целого ряда авторов (Comes, Kadereit, 2001; Comes, Kadereit, 2003; Kadereit et al., 2004; Kadereit, Comes, 2005) о предполагаемой скорости эволюции в роде *Globularia* – 0.33 чистых событий видообразования на миллион лет.

Таким образом, в настоящее время молекулярно-генетическими исследованиями охвачены лишь несколько образцов *G. bisnagarica* из Франции (Affenzeller et al., 2018) и Хорватии (Hazler Pilepić et al., 2016).

Тогда как северо-восточный эксклав *G. bisnagarica*, располагающийся на территории России, удален от основного ареала более чем на 1500 км. Помимо этого, существенная пространственная обособленность некоторых популяций наблюдается и внутри фрагмента. Например, самая удаленная популяция, произрастающая на Ставропольской возвышенности, находится на расстоянии примерно в 900 км от остальных.

## ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 3.1 Материал исследования

#### 3.1.1 *Tulipa suaveolens* и *T. × gesneriana*

Сбор материала проводили в 2013–2018 гг. в 65 локальных популяциях *T. suaveolens* из Астраханской, Волгоградской, Оренбургской, Ростовской, Самарской и Саратовской обл., Краснодарского края, Республик Калмыкия и Дагестан, а также из Крыма и Западного Казахстана (рис. 3.1, табл. П.1). У 30 случайно выбранных в пределах постоянной площадки, генеративных растений проводили измерение 17 морфологических параметров, включая фиксацию окраски околоцветника (рис. 3.2). По одному листу с десяти из этих растений высушивали в силикагеле для дальнейшего молекулярного анализа (весь материал хранится в гербарии ботанического сада Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, г. Саратов, Россия, SARBG). В исследование были также включены 19 гербарных образцов *T. suaveolens*, собранных в Волгоградской, Воронежской, Оренбургской, Ростовской областях РФ, Иране, Центральном Казахстане и Украине и хранящихся в гербариях Королевского ботанического сада Эдинбурга (E), Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (MW) и Костанайского государственного педагогического университета (KSPI) (см. прил. А).

С целью выяснения степени генетического родства между природным видом и культурным *T. × gesneriana* в анализ были включены образцы восьми сортов этого таксона: четыре сорта из группы Single Early ('Duc van Tol – Red & Yellow', 'Duc van Tol – Rose', 'Duc van Tol – Max Cramoise', 'Silver Standart'), два сорта из группы Triumph ('Kansas', 'Barcelona'), один сорт из группы Double Early ('Schoonoord') и один сорт из группы Single Late ('White City') (табл. 3.1). Исследовали не менее трех особей каждого сорта.

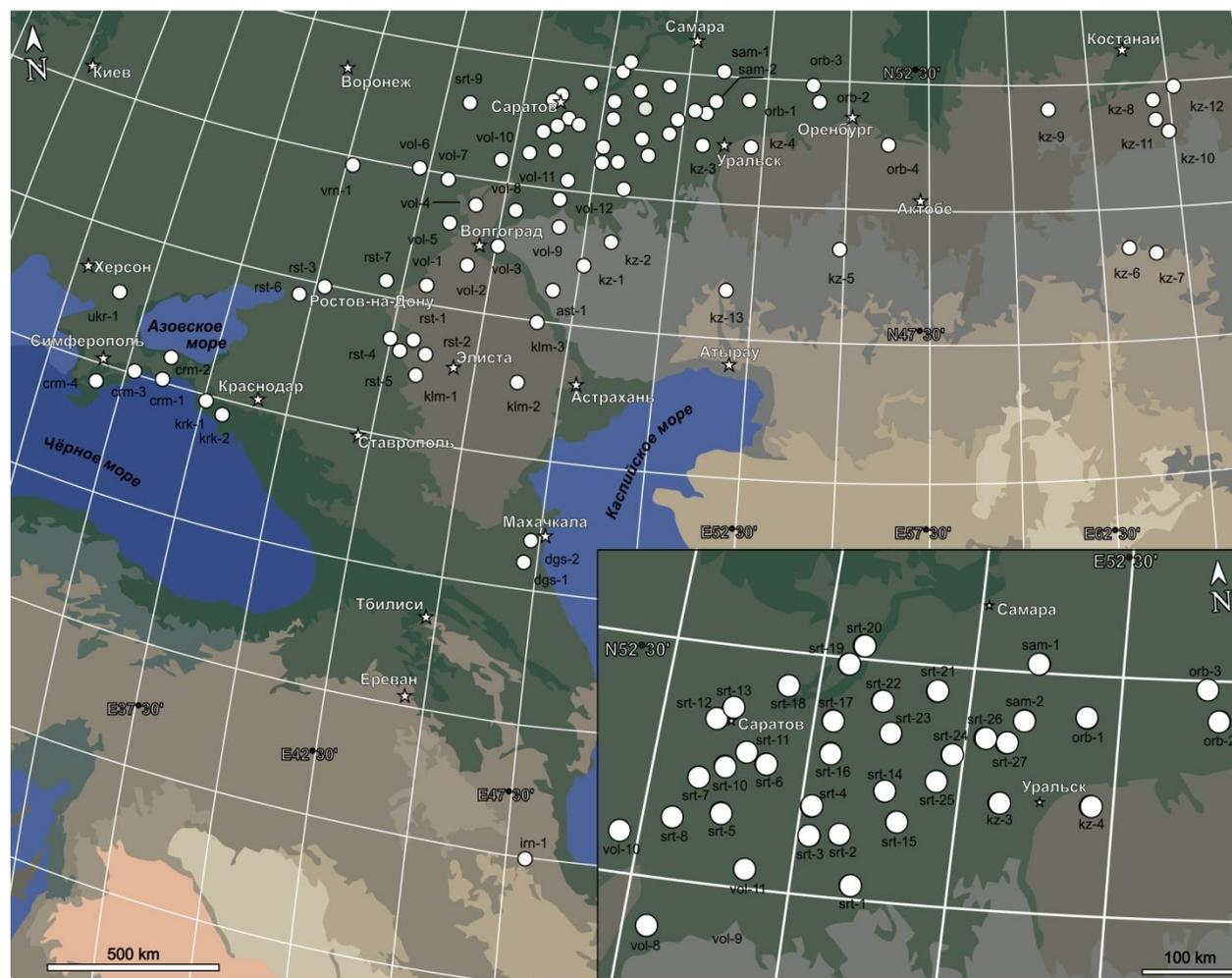


Рис. 3.1 Карта точек сбора образцов *Tulipa suaveolens*

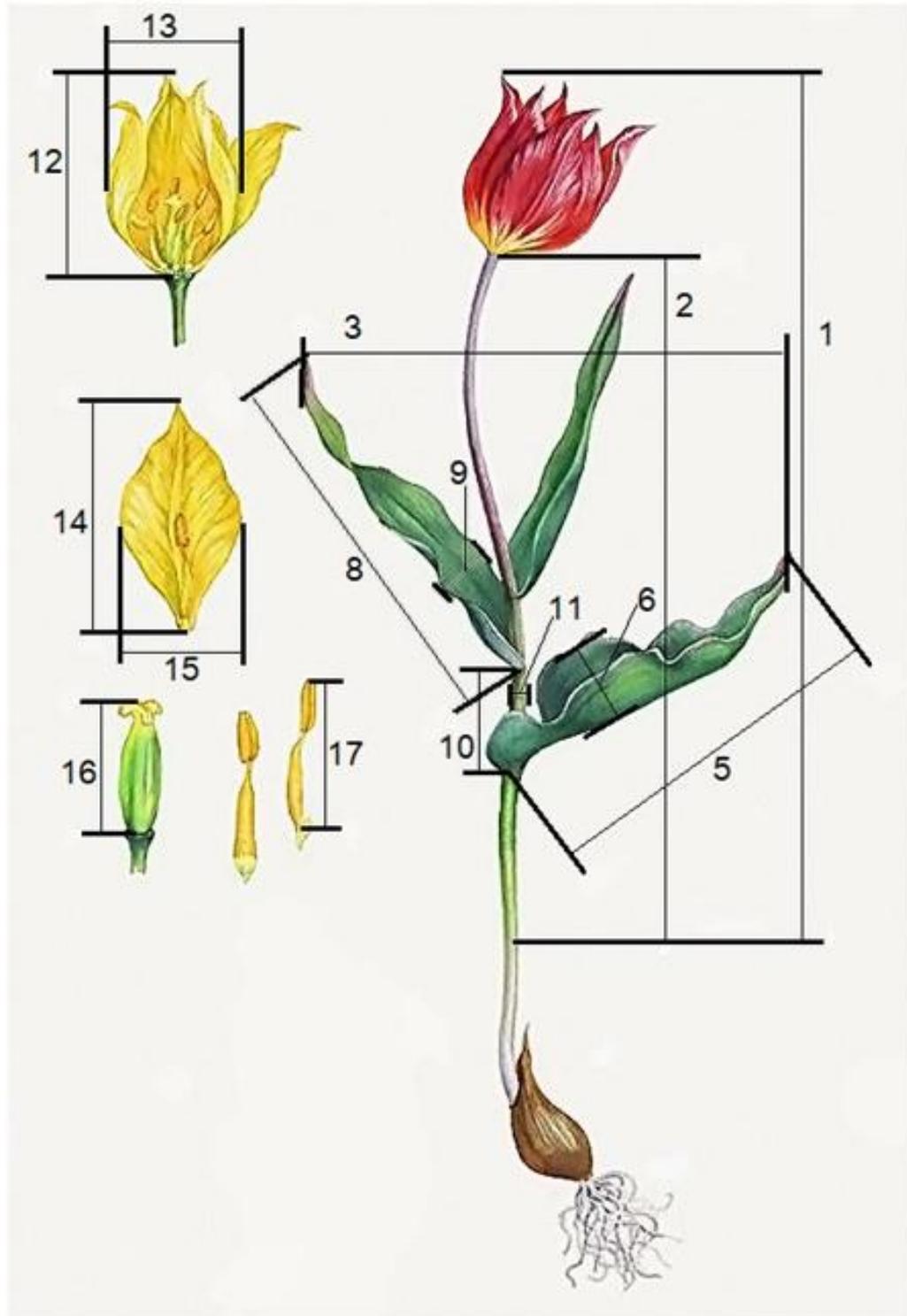


Рис. 3.2 Измеряемые морфологические параметры особей *Tulipa suaveolens*:  
 1 – высота растения, 2 – длина побега, 3 – диаметр растения, 5 – длина нижнего листа,  
 6 – ширина нижнего листа, 8 – длина второго листа, 9 – ширина второго листа, 10 – длина  
 первого междоузлия, 11 – диаметр стебля в области первого междоузлия, 12 – высота  
 цветка, 13 – диаметр цветка, 14 – длина листочка околоцветника, 15 – ширина листочка  
 околоцветника, 16 – высота завязи, 17 – высота тычинки

Таблица 3.1 Перечень сортов *Tulipa* × *gesneriana*, использованных в исследовании, с указанием гаплотипов и номеров доступа GenBank

Сорт	Сортовая группа	Год регистрации	ITS	хлДНК
Duc van Tol – Red & Yellow	Одиночные ранние	1620	1 / МК335219	А / МК361227
Duc van Tol – Rose	Одиночные ранние	1700	1 / МК335218	А / МК361226
Duc van Tol – Max Cramoise	Одиночные ранние	1700	2 / МК335217	А / МК361225
Silver Standard	Одиночные ранние	1760	1 / МК335223	А / МК361231
Schoonoord	Махровые ранние	1909	1 / МК335220	Е / МК361228
Kansas	Триумф	1930	1e / МК335221	Е / МК361229
White City	Одиночные поздние	1932	2 / МК335224	Е / МК361232
Barcelona	Триумф	1989	3 / МК335222	А / МК361230

Дополнительно собраны образцы природной популяции *T. julia* К.Коч из Азербайджана (АР Нахичевань) в качестве внешней группы.

### 3.1.2 *Fritillaria meleagroides*

Сбор материала проводили в 2023 г. в десяти локальных популяциях *F. meleagroides* из Волгоградской, Воронежской, Ростовской, Самарской, Саратовской областей и республики Калмыкия (табл. 3.2). У 30 произвольно выбранных генеративных растений проводили измерение 12 морфологических параметров (рис. 3.3). С десяти из этих растений отбирали по два-три листа и высушивали в силикагеле для дальнейшего молекулярного анализа (весь материал хранится в гербарии ботанического сада Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, г. Саратов, Россия, SARBG).

Таблица 3.2 Исследованные локальные популяции *Fritillaria meleagroides*, их условные обозначения и риботипы ITS рДНК

№	Усл. обозн.	Географическое расположение	Координаты		Код доступа GenBank
			Широта	Долгота	
1	Rost	Ростовская обл., Орловский р-н, окр. п. Волочаевский, Ростовский гос. заповедник	46.563050	42.612808	2 / OR994616 3 / OR994617 2 / OR994618
2	Klm	Республика Калмыкия, Малодер-бетовский р-н, окр. с. Малые Дербеты, оз. Шарон	48.01045	44.73605	3 / OR994607 3 / OR994608 3 / OR994609
3	Alk	Волгоградская обл., Алексеевский р-н, окр. х. Большой Бабинский, р. Бузулук	50.38667	42.21602	6 / OR994592 4 / OR994593 4 / OR994594
4	Eln	Волгоградская обл., Еланский р-н, окр. с. Большой Морец	50.908357	43.868960	3 / OR994598 2 / OR994599 1 / OR994600
5	Ilv	Волгоградская обл., Иловлинский р-н, окр. п. Иловля, левый берег р. Иловля	49.278659	43.957363	3 / OR994604 1 / OR994605 3 / OR994606
6	PvlM	Воронежская обл., Павловский р-н, окр. с. Елизаветовка	50.478976	40.198155	4 / OR994613 4 / OR994614 3 / OR994615
7	Blk	Саратовская обл., Балаковский р-н, окр. с. Большой Кушум	51.774702	48.071044	4 / OR994595 5 / OR994596 5 / OR994597
8	BlsM	Саратовская обл., Балашовский р-н, окр. с. Ключи	51.658294	43.305916	4 / PP025382 5 / PP025383 5 / PP025384
9	LsgM	Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. с. Атаевка	51.310455	44.835068	5 / OR994610 4 / OR994611 5 / OR994612
10	HvrM	Самарская обл, Хворостянский р-н, окр. с. Хворостянка	52.61901	49.01131	4 / OR994601 4 / OR994602 4 / OR994603

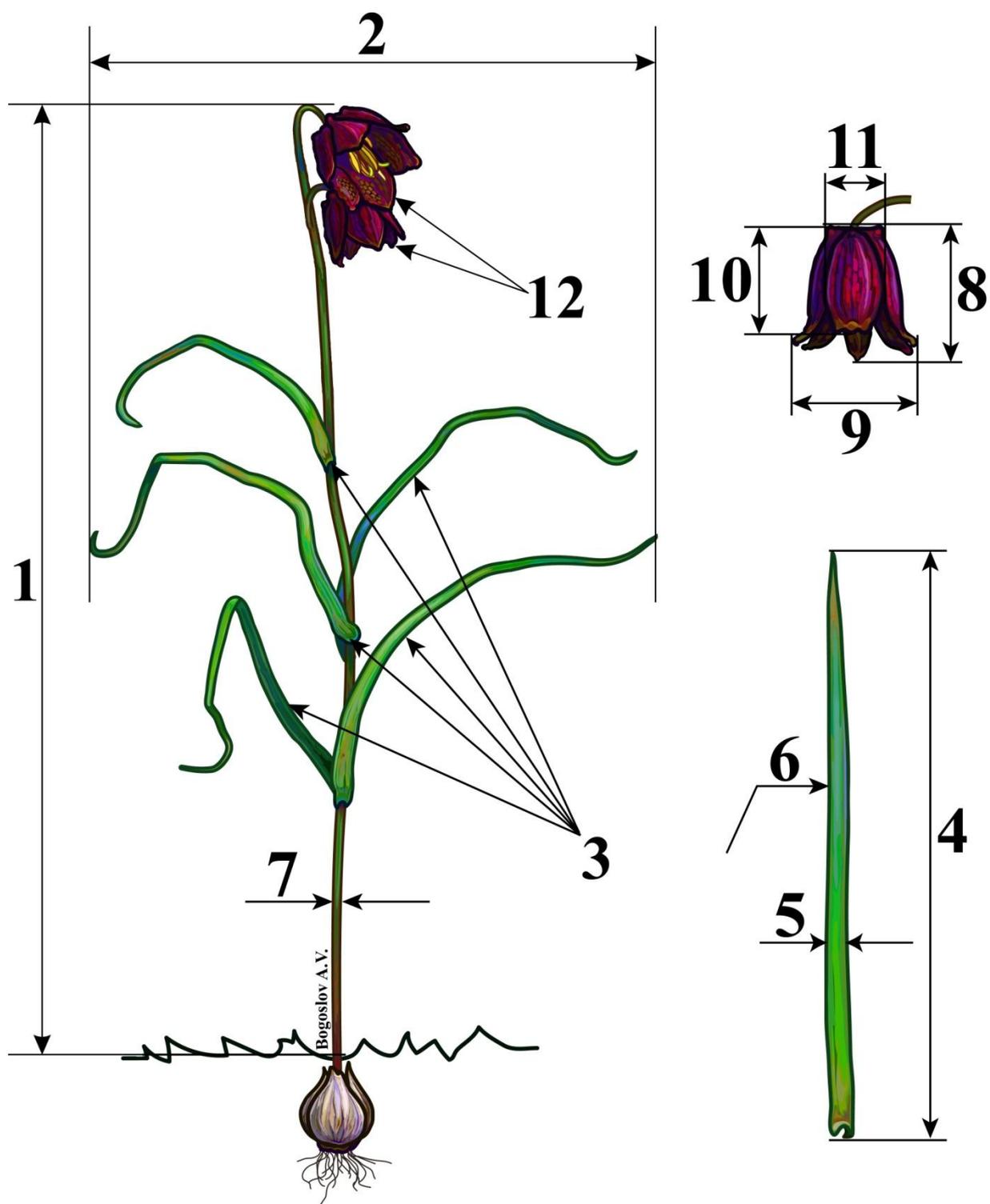


Рис. 3.3 Измеряемые морфологические параметры особей *Fritillaria meleagroides*:  
 1 – высота растения, 2 – диаметр растения, 3 – количество листьев, 4 – длина нижнего  
 листа, 5 – ширина нижнего листа, 6 – толщина листовой пластинки в средней части листа,  
 7 – диаметр междоузлия, 8 – высота околоцветника, 9 – диаметр околоцветника,  
 10 – длина листочка околоцветника, 11 – ширина листочка околоцветника,  
 12 – количество цветков

### 3.1.3 *Fritillaria ruthenica*

Сбор материала проводили в 2023 г. в 17 локальных популяциях *F. ruthenica* из Волгоградской, Воронежской, Пензенской, Самарской, Саратовской областей (табл. 3.3). У 30 произвольно выбранных генеративных растений проводили измерение 12 морфологических параметров (рис. 3.4). С десяти из этих растений отбирали по два-три листа и высушивали в силикагеле для дальнейшего молекулярного анализа (весь материал хранится в гербарии Ботанического сада Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, г. Саратов, Россия, SARBG).

Таблица 3.3 Исследованные локальные популяции *Fritillaria ruthenica*, их условные обозначения и риботипы ITS рДНК

№	Усл. обозн	Географическое расположение	Координаты		Код доступа GenBank
			Широта	Долгота	
1	2	3	4	5	6
1	Nvh	Воронежская обл., Новохопёрский р-н, окр. с. Варварино	51.17140	41.72253	1 / OR994649 1 / OR994650 1 / OR994651
2	PvlR	Воронежская обл., Павловский р-н, окр. г. Павловска	50.414390	40.10654	3 / OR994658 2 / OR994659
3	Bkv	Пензенская обл., Бековский р-н, окр. с. Мошки	52.548698	43.860307	1 / OR994630
4	BlsR	Саратовская обл., Балашовский р-н, окр. с. Репное	51.60304	43.23972	3 / OR994631 3 / OR994632 3 / OR994633
5	Eng	Саратовская область, Энгельский р-н, берег р. Мечетка	51.202676	46.064024	3 / OR994621 3 / OR994622 3 / OR994623
6	Hvl	Саратовская обл., Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынска, подножие г. Богданиха	52.507459	48.050916	2 / OR994634 3 / OR994635 1 / OR994636
7	Kmsh	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. с. Ельшанка	50.179712	45.342326	1 / OR994640 2 / OR994641 3 / OR994642
8	Krm	Саратовская обл., Красноармеский р-н, окр. с. Ахмат и с. Садовое	51.07925	45.820639	1 / OR994624 3 / OR994625 3 / OR994626

1	2	3	4	5	6
9	LsgR	Саратовская обл., Лысогорский р-н, окр. с. Атаевка	51.309290	44.826206	1 / OR994643 3 / OR994644 2 / OR994645
10	Ozn	Саратовская обл., Озинский р-н, окр. х. Непряхин, урочище Синяя гора	51.292828	49.806128	1 / OR994627 3 / OR994628 3 / OR994629
11	Pgv-1	Саратовская обл., Пугачёвский р-н, окр. с. Максютово, берег р. Камелик	51.874307	49.564740	1 / OR994666 2 / OR994667 3 / OR994668
12	Pgv-2	Саратовская обл., Пугачёвский р-н, окр. с. Каменка	51.922624	48.653652	3 / OR994652 2 / OR994653 1 / OR994654
13	Prl	Саратовская обл., Перелюбский р-н, окр. с. Иваниха	51.85430	50.58234	1 / OR994655 2 / OR994656 3 / OR994657
14	Srt	Саратовская обл., окр. г. Саратова, лесопарк «Кумысная поляна»	51.5445	45.8936	3 / OR994660 2 / OR994661 1 / OR994662
15	Tat	Саратовская обл., Татищевский р-н, окр. с. Большая Каменка	51.776843	45.727242	1 / OR994663 1 / OR994664 1 / OR994665
16	HvrR	Самарская обл., Хворостянский р-н, окр. с. Абашево	52.68861	48.62960	1 / OR994637 2 / OR994638 3 / OR994639
17	Nft	Самарская обл., Нефтегорский р-н, окр. с. Верхняя Домашка	53.02854	50.75475	3 / OR994646 2 / OR994647 1 / OR994648

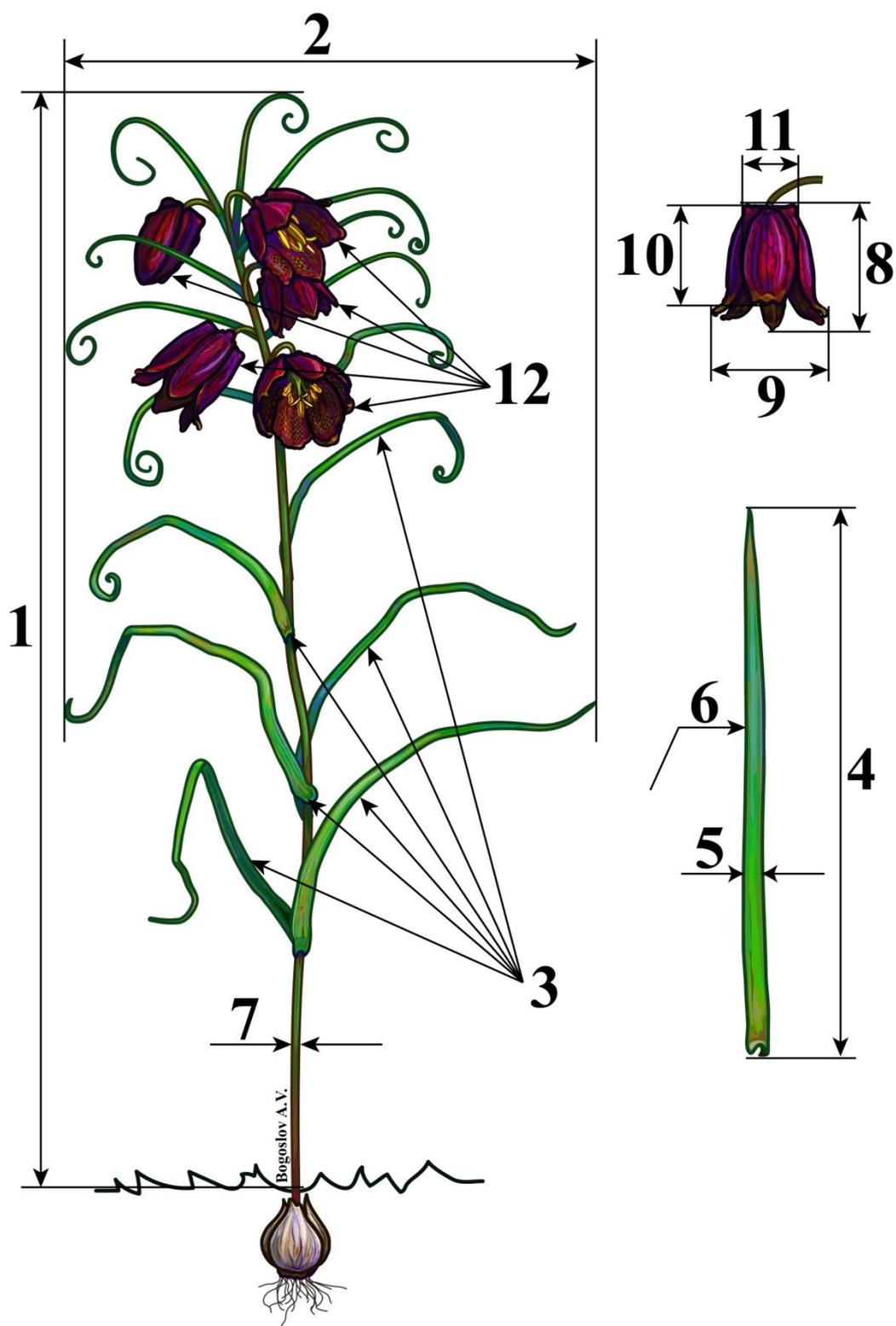


Рис. 3.4 Измеряемые морфологические параметры особей *Fritillaria ruthenica*:  
 1 – высота растения, 2 – диаметр растения, 3 – количество листьев, 4 – длина нижнего  
 листа, 5 – ширина нижнего листа, 6 – толщина листовой пластинки в средней части листа,  
 7 – диаметр междоузлия, 8 – высота околоцветника, 9 – диаметр околоцветника,  
 10 – длина листочка околоцветника, 11 – ширина листочка околоцветника,  
 12 – количество цветков

### 3.1.4 *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*

Сбор материала проводили в 2014–2023 гг. в 35 локальных популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* из Волгоградской, Воронежской, Ростовской, Саратовской и Тамбовской областей (рис. 3.4, табл. П. 2). У 30 произвольно выбранных генеративных растений проводили измерение 13 морфологических параметров (рис. 3.5). С десяти из этих растений отбирали по два-три листа и высушивали в силикагеле для дальнейшего молекулярного анализа.

В исследование также включены 5 гербарных образцов, собранных в Белгородской и Воронежской областях, и хранящихся в гербарии Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (МНА) (см. прил. Б).

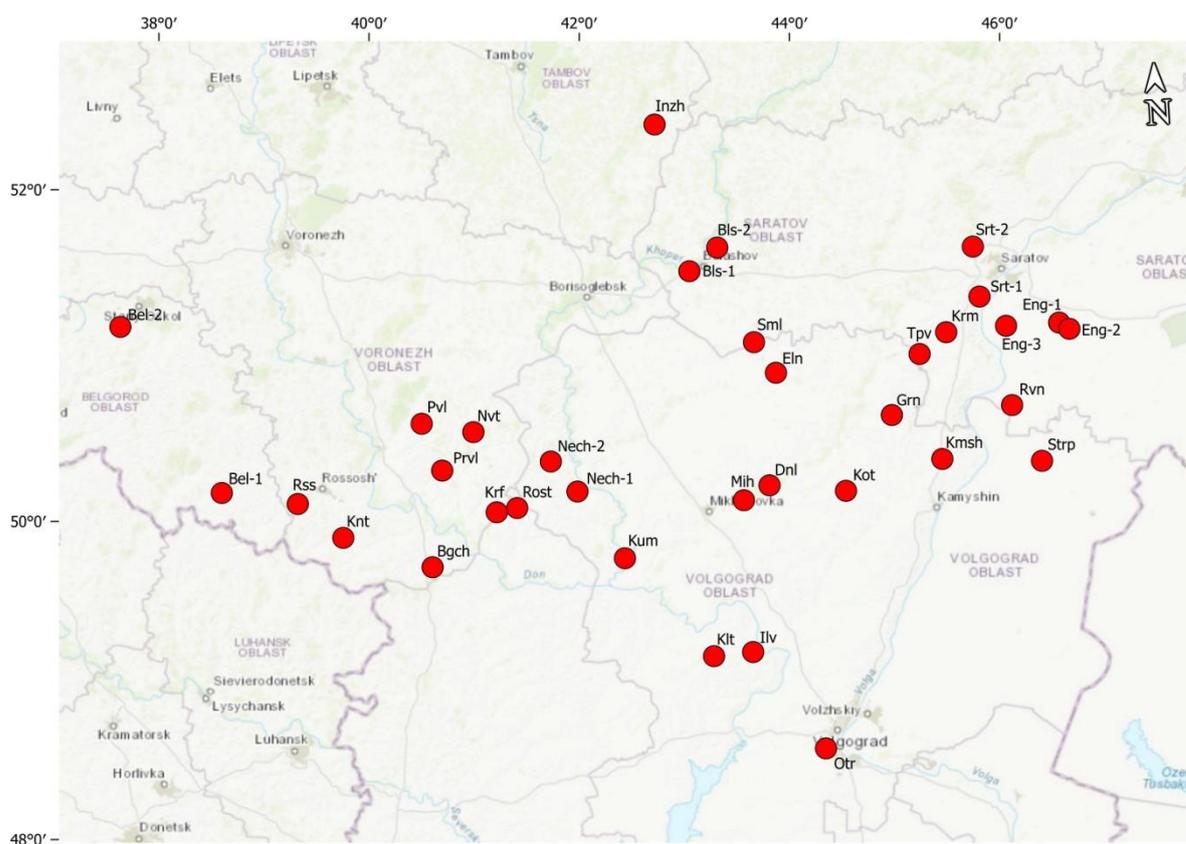


Рис. 3.4 Географическое расположение исследованных локальных популяций *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Условные обозначения см. табл. П.2

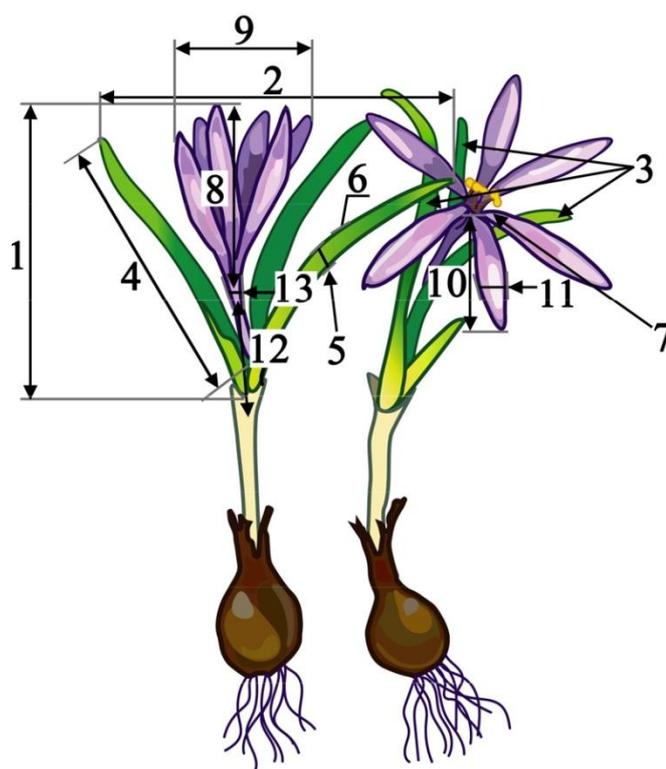


Рис. 3.5 Измеряемые морфологические параметры особей *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*:  
 1 – высота растения, 2 – диаметр растения, 3 – количество листьев, 4 – длина нижнего  
 листа, 5 – ширина нижнего листа, 6 – толщина листовой пластинки, 7 – количество  
 цветков, 8 – высота околоцветника, 9 – диаметр околоцветника, 10 – длина отгиба доли  
 околоцветника, 11 – ширина отгиба доли околоцветника, 12 – длина ноготка, 13 – диаметр  
 «трубки»

### 3.1.5 *Delphinium* sp.

Всего исследовано 79 локальных популяций 23 таксонов рода *Delphinium* Северного Кавказа и юго-востока Европейской России (рис. 3.6, прил. В). Во флоре юго-востока Европейской России в период с 2017 по 2020 гг. был собран материал *D. cuneatum*, *D. dictyocarpum*, *D. duhmbergii*, *D. elatum*, *D. litwinowii*, *D. pubiflorum*, *D. puniceum*, *D. sergii*, *D. subcuneatum*. Во флоре Северного Кавказа материал был собран в 2021 г. из локальных популяций *D. arcuatum* N. Busch, *D. bracteosum* Somm. et Lev., *D. caucasicum* C. A. Mey, *D. crispulum* Rupr., *D. fedorovii* Dimitrova, *D. flexuosum* M. Bieb, *D. freynii* Conrath, *D. gelmetzicum* Dimitrova, *D. mariae* N. Busch.

Кроме того, в анализе были использованы образцы из гербарных сборов локальных популяций Южного Урала, собранных Н. И. Фёдоровым.

Использовались листовые пластинки растений *D. elatum*, *D. cuneatum*, *D. dictyocarpum* и *D. uralense*, собранных в 1997 г.

В качестве рабочей гипотезы перечисленные таксоны понимались нами в трактовке, предлагаемой Н. Н. Цвелёвым (2001).

Морфологические характеристики, с целью поддержания единообразия в оценке морфологических данных, учитывались только у растений зрелого онтогенетического состояния. Генеративные возрастные состояния выделялись согласно рекомендациям Н. И. Фёдорова (2003). В анализе использовались по 30 образцов из каждой локальной популяции. Пропущенные количественные данные, связанные с отсутствием, по тем или иным причинам, морфометрических значений у части растений в конечной матрице данных заполняли средним значением переменной.

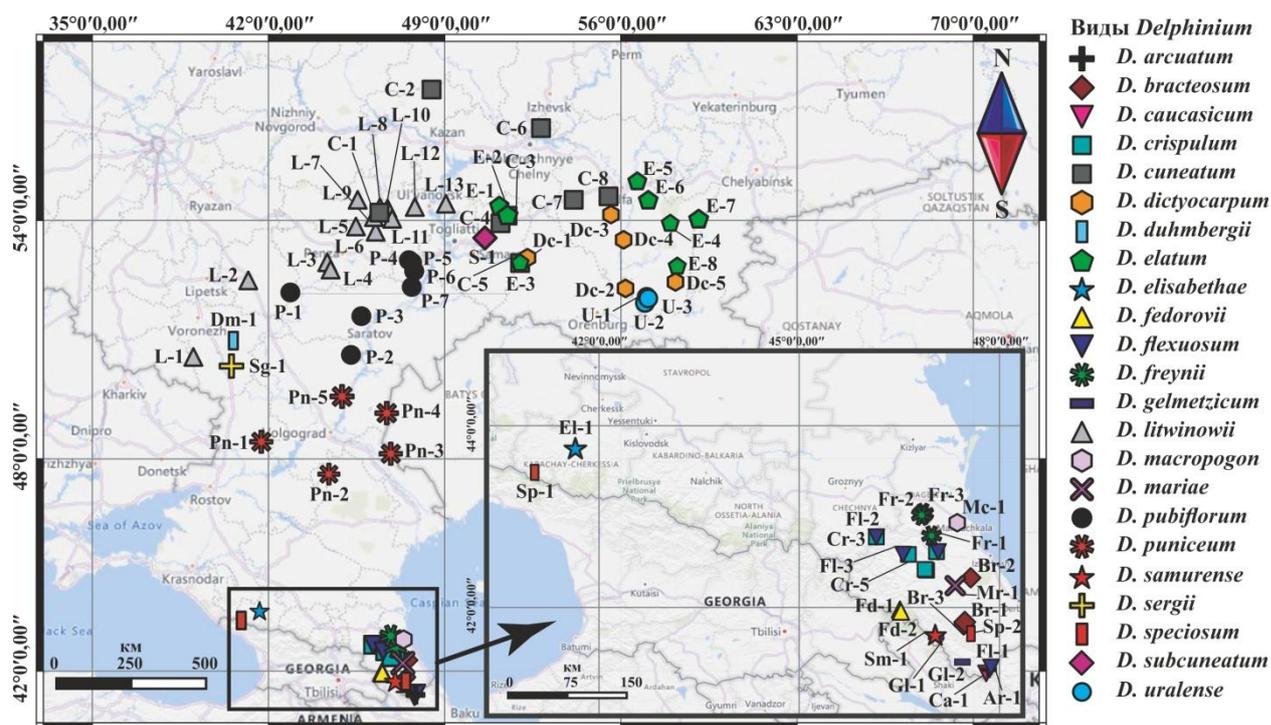


Рис. 3.6 Географическое расположение исследованных популяций *Delphinium*.

Условные обозначения см. табл. П.3

Объем пропущенных данных составил менее 1%. Измеряли 54 морфологических признака (22 – количественных и 32 – качественных). Качественным признакам присваивался балл, согласно их состоянию (табл. П.4).

Выбор качественных признаков, главным образом, определялся их таксономической значимостью при разделении видов рода *Delphinium*. В частности, во многом основной упор в отборе делался на характер опушения надземных структурных частей (генеративных и вегетативных) растений. Кроме того, значительное число параметров было использовано при описании листовой пластинки, характера формы прицветников и прицветничков, а также чашелистиков, нектарников и шпорца. Учтена подробная градация изменения цвета чашелистиков и нектарников, которая также является таксономически значимым признаком.

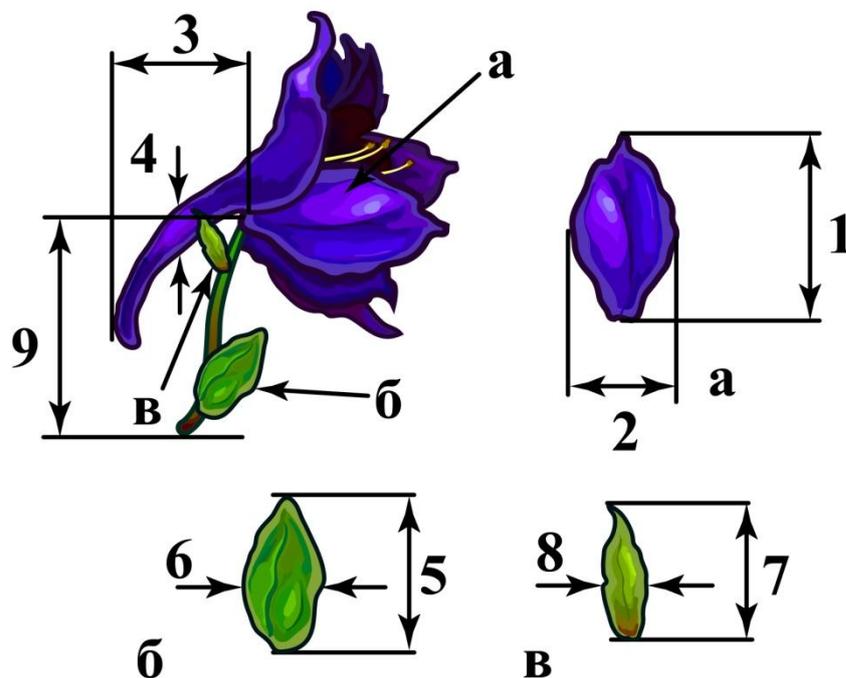


Рис. 3.7 Признаки цветков *Delphinium* и их структурных элементов: *a* – чашелистик; *б* – прицветник; *в* – прицветничек. 1 – длина чашелистика, мм; 2 – ширина чашелистика, мм; 3 – длина шпорца, мм; 4 – ширина шпорца, мм; 5 – длина прицветника, мм; 6 – ширина прицветника, мм; 7 – длина прицветничка, мм; 8 – ширина прицветничка, мм; 9 – длина цветоножки, мм

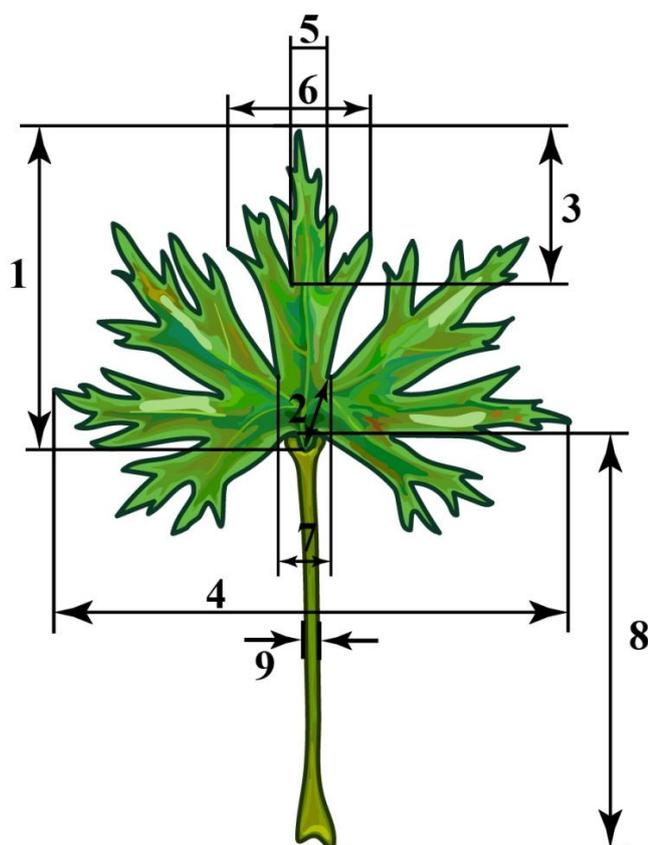


Рис. 3.8 Признаки листовой пластинки и черешка *Delphinium*. 1 – длина листовой пластинки, мм; 2 – длина нерасчленённой части листовой пластинки, мм; 3 – длина центрального сегмента средней лопасти, мм; 4 – ширина листовой пластинки, мм; 5 – ширина основания центрального сегмента средней лопасти, мм; 6 – максимальная ширина средней лопасти, мм; 7 – ширина основания средней лопасти, мм; 8 – длина черешка, мм; 9 – ширина черешка, мм

Измеренные количественные показатели цветка и прицветных структур, а также листа приведены на рис. 3.7 и 3.8.

Полный перечень признаков и их состояний, использованных в морфометрическом анализе образцов таксонов *Delphinium* L., представлен в таблице Приложения Г.

Морфометрический анализ проведён с использованием 790 образцов 46 локальных популяций 10 таксонов рода *Delphinium* (*D. cuneatum*, *D. dictyocarpum*, *D. duhmbergii*, *D. elatum*, *D. litwinowii*, *D. pubiflorum*, *D. puniceum*, *D. sergii*, *D. subcuneatum*, *D. uralense*) юго-восточной части европейской России (Астраханская, Волгоградская, Воронежская, Оренбургская, Пензенская, Ростовская, Самарская, Саратовская, Тамбовская,

Ульяновская области, Республики Калмыкия, Мордовия и Башкортостан) (рис. 3.6, прил. В). Относительно малое число представленных популяций обусловлено их критической численностью и редкой встречаемостью на территории указанных регионов, особенно в степной её части.

Тест Шапиро-Уилка был проведен для проверки нормальности. Для анализа набора данных использовали несколько многомерных подходов. Неметрическое многомерное шкалирование (Non-metric multidimensional scaling (NMDS)) с использованием дистанции Говера было выполнено на основе всех количественных и качественных признаков с построением ограничивающих контуров-каркасов («hulls»). Измеряли расстояние между центрами каркасов и долю их перекрытия. Дополнительно был проведен корреляционный анализ морфометрических и географических данных с осями NMDS (Venables, Ripley, 2002; Schnute et al. 2019; Шитиков, Зинченко, 2019; Dragulescu, Arendt 2020; Shipunov et al., 2021). Алгоритм «Random forest» (Liaw, Wiener, 2002) был применен ко всем подмножествам в соответствии с уже определенной видовой идентичностью. Использовали подход «классификация с обучением» (Shipunov, Efimov, 2015).

Рекурсивное разбиение (Venables, Ripley, 2002) было третьим использованным методом. Это – также метод «обучения», который берет существующую классификацию и создает двоичные деревья для остальной части набора данных. Структура этих деревьев похожа на дихотомические ключи (Therneau, Atkinson, 2019). Результаты рекурсивного разбиения были применены для построения дихотомического ключа, который мог бы помочь в определении таксонов *Delphinium* из региона нашего исследования.

Для расчётов использовались пакеты среды R, а также программы «Statistica» и «Past» (Hammer et al., 2001; STATISTICA, 2001).

### 3.1.6 *Globularia bisnagarica*

Сбор материала проводился в 2021–2022 гг. в 25-ти локальных популяциях *G. bisnagarica*, произрастающих на территории Саратовской, Ульяновской, Самарской, Оренбургской областей; Республик Башкортостан и Татарстан, а также Ставропольского края (рис. 3.9, табл. 3.4).

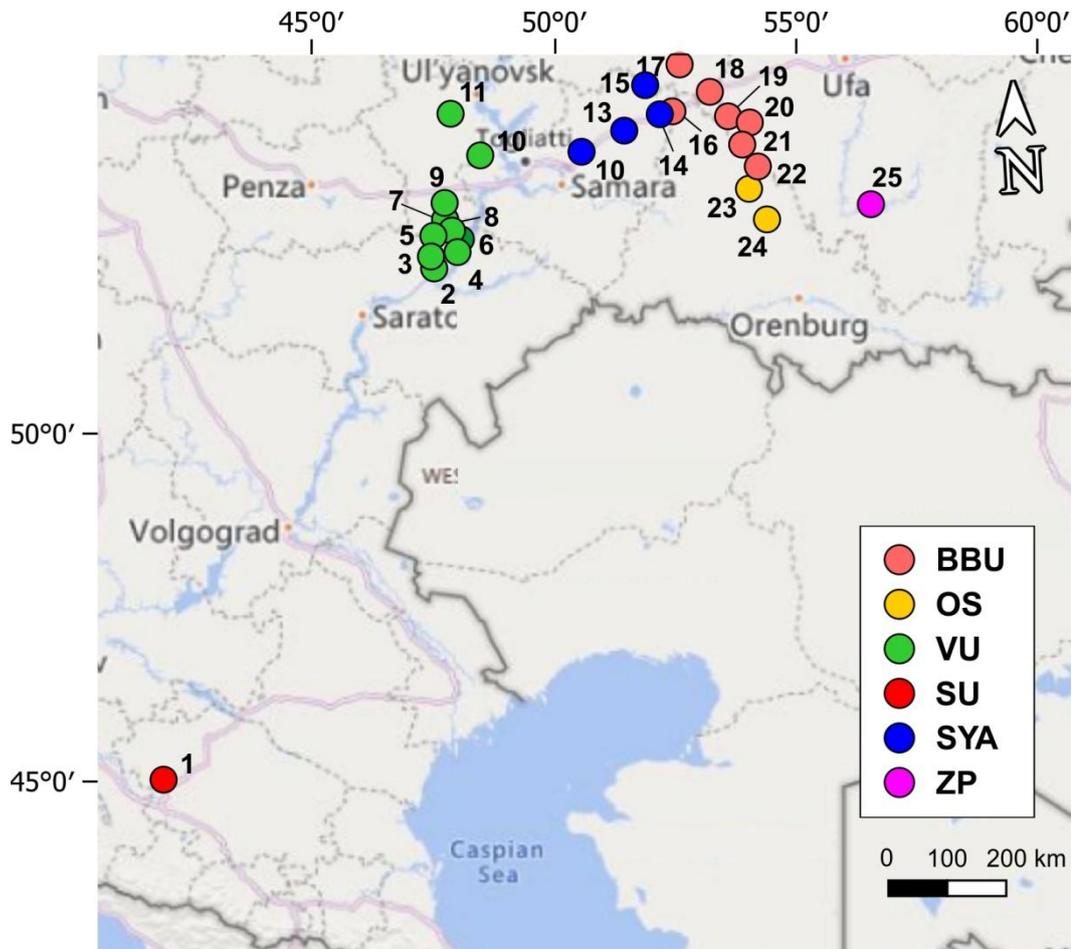


Рис. 3.9 Местоположение исследованных локальных популяций *Globularia bisnagarica*. BBU – Бугульминско-Белебеевская возвышенность, OS – Общий Сырт, VU – Приволжская возвышенность, SU – Ставропольская возвышенность, SYA – Сокские Яры, ZP – Зилаирское плато. Условные обозначения популяций см. табл. 3.4

Исследуемые популяции *G. bisnagarica* были разделены на шесть групп в зависимости от приуроченности мест их произрастания к тем или иным элементам рельефа: BBU – Бугульминско-Белебеевская возвышенность, OS – Общий Сырт, VU – Приволжская возвышенность, SU – Ставропольская возвышенность, SYA – Сокские Яры, ZP – Зилаирское плато (рис. 3.9).

Таблица 3.4 Местоположение исследованных локальных популяций *Globularia bisnagarica*

№	Географическое расположение	Координаты	
		Широта	Долгота
1	Ставропольский край, Шпаковский р-н, окр. ст. Новомарьевская	45.12016	41.87316
2	Саратовская обл., Вольский р-н, окр. с. Тепловка	52.16670	47.48772
3	Саратовская обл., Вольский р-н, окр. с. Труевая Маза	52.32032	47.42134
4	Саратовская обл., Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынский, гора Заяц	52.37639	47.97186
5	Ульяновская обл., Павловский р-н, окр. с. Шиковка	52.58313	47.47206
6	Саратовская обл., Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынский, гряда Елохи	52.54039	48.04030
7	Ульяновская обл., Радищевский р-н, окр. с. Чауши	52.78957	47.71412
8	Саратовская обл., Хвалынский р-н, окр. с. Еремкино, гора Пиче-Пандра	52.65030	47.85583
9	Ульяновская обл., Радищевский р-н, окр. х. Гремячий	52.99938	47.70433
10	Самарская обл., Шигонский р-н, с. Епифановка	53.59330	48.44258
11	Ульяновская обл., Майнский р-н, окр. с. Ляховка	54.10685	47.82714
12	Самарская обл., Красноярский р-н., окр. с. Большая Каменка	53.63816	50.54483
13	Самарская обл., Сергиевский р-н, окр. с. Старое Якушкино	53.89973	51.42993
14	Самарская обл., Камышлинский р-н, окр. с. Камышла	54.10026	52.16873
15	Самарская обл., Шенталинский р-н, окр. с. Новый Кувак	54.45559	51.86427
16	Оренбургская обл., Северный р-н, окр. с. Бакаево	54.13639	52.42960
17	Р. Татарстан, Бугульминский р-н, окр. п. Карабаш	54.70655	52.57844
18	Р. Татарстан, Бавлинский р-н, окр. г. Бавлы	54.37469	53.20650
19	Р. Башкортостан, Пономаревский р-н, окр. с. Алябьево	54.07570	53.58468
20	Р. Башкортостан, Белебеевский р-н, окр. с. Паратеевка, заказник Бунинский лес	54.00013	54.03491
21	Р. Башкортостан, Бижбулякский р-н, окр. д. Мурадымово	53.72757	53.87850
22	Р. Башкортостан, Бижбулякский р-н, окр. свх. Демский	53.45619	54.20253
23	Оренбургская обл., Еремеевский р-н, окр. с. Абдулкаримово	53.17695	54.01938
24	Оренбургская обл., Александровский р-н, окр. с. Султакай	52.79179	54.39253
25	Р. Башкортостан, Кугарчинский р-н, окр. д. Прибельский	52.98302	56.54838

С десяти растений в каждой популяции отбирали по два-три листа и высушивали в силикагеле для дальнейшего молекулярного анализа (весь материал хранится в гербарии ботанического сада Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского, г. Саратов, Россия, SARBG). Для оценки морфологической изменчивости методами линейной морфометрии в каждой популяции у 30 растений зрелого генеративного состояния были измерены 16 количественных морфометрических параметров (рис. 3.10).

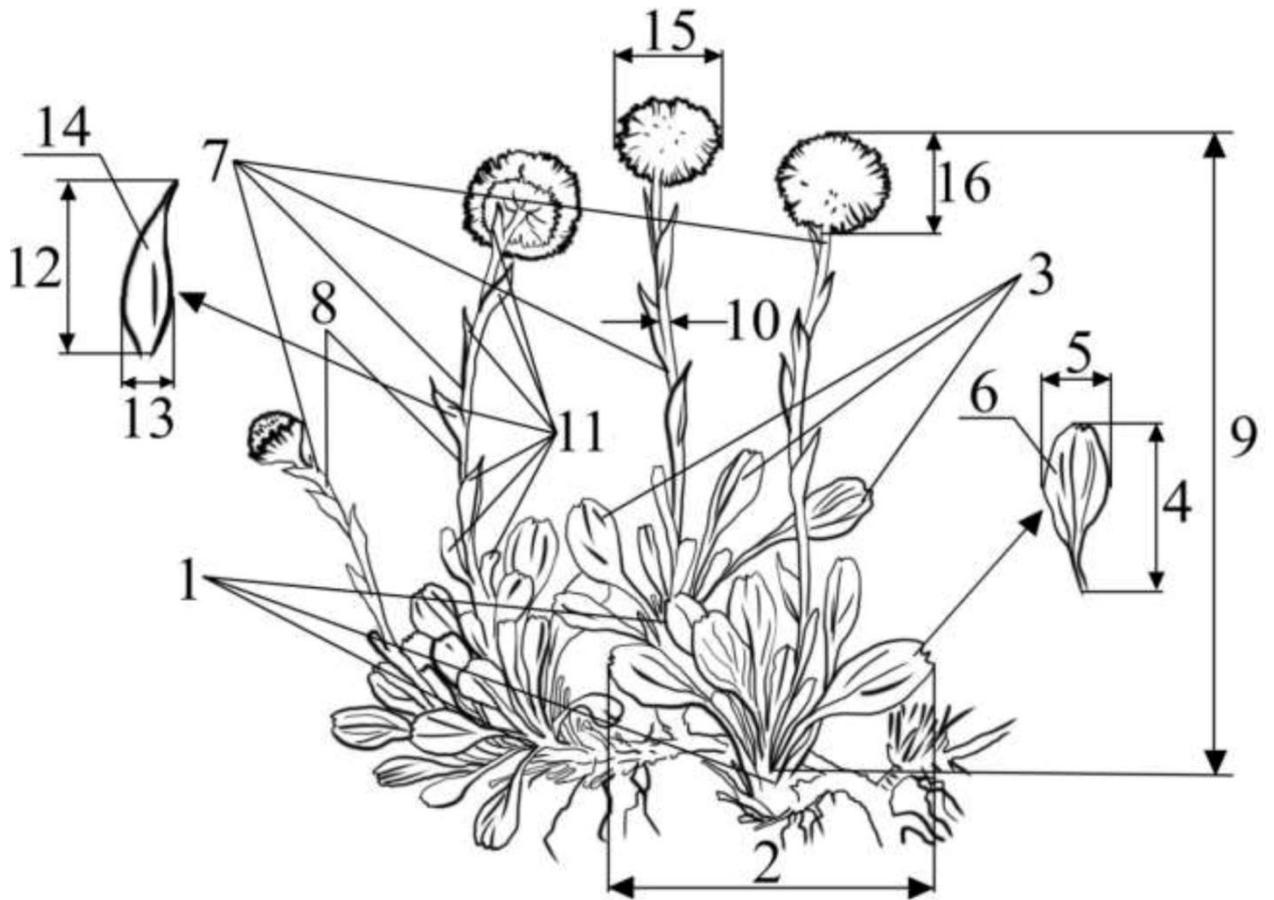


Рис. 3.10 Измеряемые морфометрические параметры *Globularia bisnagarica*:  
 1 – количество розеток; 2 – диаметр розетки; 3 – количество листьев в розетке; 4 – длина розеточного листа; 5 – ширина розеточного листа; 6 – толщина розеточного листа;  
 7 – количество генеративных побегов у особи; 8 – количество генеративных побегов в розетке; 9 – длина генеративного побега; 10 – диаметр генеративного побега;  
 11 – количество листьев на генеративном побеге; 12 – длина листа генеративного побега; 13 – ширина листа генеративного побега; 14 – толщина листа генеративного побега;  
 15 – диаметр соцветия; 16 – высота соцветия

## **3.2 Методы исследования**

### **3.2.1 Выделение ДНК из растительной ткани**

ДНК для молекулярно-генетических исследований выделяли из листьев или листочков околоцветника, высушенных в силикагеле, с использованием набора NucleoSpin® Plant II (Macherey-Nagel, Германия) согласно протоколу производителя.

### **3.2.2 Анализ межмикросателлитных повторов последовательностей (ISSR)**

ISSR (Inter Simple Sequence Repeat) – широко используемый метод изучения генетического разнообразия благодаря ряду преимуществ, таких как быстрота, экономическая эффективность и отсутствие предварительных знаний о целевых последовательностях (Ng, Tan, 2015; Al Salameen et al., 2018). Маркеры ISSR используют микросателлитные последовательности, которые по своей природе очень вариабельны и повсеместно распределены по геному, и обеспечивают более высокую воспроизводимость по сравнению с другими генетическими маркерами (RAPD, SSR), не являясь при этом такими трудоемкими как AFLP (Jabbarzadeh et al., 2010; Costa et al., 2016).

ISSR маркеры зарекомендовали себя в большом количестве исследований по изучению популяционной структуры и гибридизационных процессов в природных популяциях разных видов растений как надежные и воспроизводимые (Wolfe et al., 1998; Шанцер, Войлокова, 2008; Шанцер и др., 2011; Ding et al., 2013; Звягина, Дорогина, 2013).

Для ISSR анализа концентрацию выделенной ДНК измеряли с помощью флуорометра Qubit (Thermo Fisher Scientific, США), после чего все образцы приводили к рабочей концентрации до 10 нг/мкл.

ПЦР проводили в амплификаторе Mastercycler gradient (Eppendorf, Германия) с предварительно отобранными на основании литературных данных ISSR-праймерами, синтезированными НПК «Синтол» (Москва). ПЦР

проводили в объеме 20 мкл. Реакционная смесь содержала 4 мкл готовой реакционной смеси «5X Mas<sup>DD</sup>TaqMIX -2025» (по 200 мкМ каждого dNTP, 1.5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 1.5 ед. SmarTaq-полимеразы и буфер; Диалат Лтд., Москва), 15 мкл деионизированной воды, 3.4 пмоль каждого праймера и 1 мкл исходной ДНК. ПЦР проводили по следующему алгоритму: изначальная денатурация в течение 5 минут при 95° С, затем 35 циклов по 30 секунд при 95° С, 30 секунд при 44° С и 2 минуты при 72° С, с финальной элонгацией в течение 10 минут при 72° С. Бэнды ДНК визуализировали в 2 % агарозном геле (10 см в длину и 15 см в ширину) после электрофореза со скоростью 5В/см в течение 2 часов. Гели фотографировали с помощью геле-документирующей системы Doc-print VX2 (Германия). В качестве положительного контроля использовали маркер молекулярного веса с шагом в 100 пн.

Для каждого образца проводили две технические повторности с каждым ISSR праймером (оценка воспроизводимости геля ~ 95%). Типирование ISSR-фрагментов было представлено в виде матрицы наличия или отсутствия бэндов, закодированных как «1» или «0», соответственно. В последующий анализ включались только информативные (полиморфные) маркеры.

### **3.2.3 Амплификация, очистка и таргетное секвенирование ДНК**

В нашей работе для амплификации ДНК использовался мастер-микс «5X Mas<sup>DD</sup>TaqMIX -2025» (Диалат Лтд., Москва), готовый для нанесения в гель. Мастер-микс содержит два инертных красителя (стабильных при хранении и не ингибирующих амплификацию), стабилизатор и позволяет осуществлять нанесение амплификатов на гель для анализа, непосредственно после ПЦР без дополнительных манипуляций. Основой мастер-микса является термостабильная ДНК-полимераза с горячим стартом, позволяющая амплифицировать низкокопийные ДНК-матрицы, сложные последовательности ДНК.

ПЦР проводили в объеме 50 мкл. Реакционная смесь содержала 10 мкл готовой реакционной смеси «5X Mas<sup>DD</sup>TaqMIX -2025» (по 200 мкМ каждого dNTP, 1.5 млМ MgCl<sub>2</sub>, 1.5 ед. SmarTaqDNA-полимеразы и буфер), 33 мкл деионизированной воды, 3.4 пмоль каждого праймера и 5 мкл ДНК-матрицы.

Перед каждой амплификацией проводили расчет для приготовления реакционной смеси с помощью следующей формулы, представленной в таблице 3.8:

Таблица 3.8 Формула для расчета приготовления реакционной смеси

ddH <sub>2</sub> O	Мастер-микс	Праймер 1	Праймер 2	ДНК
$33 \times n$	$10 \times n$	$1 \times n$	$1 \times n$	$5/n$

*Примечание:* Объем всех компонентов указан в мл;  $n$  – количество образцов плюс 1 (контрольная проба).

Для каждой пробы подготавливали 1 стерильную 0.2 мл пробирку, подписывали и ставили в ряд на штатив для пробирок. В каждую пробирку вносили все компоненты, перемешивали и коротко центрифугировали, чтобы удалить пузырьки воздуха из смеси.

Программа амплификации включала следующие этапы: изначальная денатурация в течение 5 минут при 95°C, затем 35 циклов по 30 секунд при 95°C, 30 секунд при 55°C и 2 минуты при 72°C, с финальной элонгацией в течение 10 минут при 72°C [20].

**Очистка.** Полученный амплификат наносили в 2%-ный агарозный гель, окрашенный бромистым этидием, проводили электрофорез в течение 1–2 часов для очистки от возможной контаминации и определения размера фрагмента. Чистым скальпелем вырезали искомый фрагмент ДНК под УФ-излучением и удаляли все излишки агарозы. Вырезанный кусочек геля переносили в чистую пробирку типа «эппендорф» и взвешивали.

Выделение ПЦР-продукта из агарозного геля проводили при помощи коммерческих наборов NucleoSpin® Gel and PCR Clean-up kit (Macherey-Nagel, Германия) согласно протоколу производителя.

**Секвенирование** проводили на секвенаторе ABI PRISM 3130 XL с использованием набора реактивов BIG DYE TERMINATOR kit ver. 3.1 согласно протоколу производителя на базе НПК «Синтол» (Москва, Россия).

Как правило, секвенирование проводили в два этапа. На первом этапе секвенировали образцы из 5–10 наиболее удаленных друг от друга географических локаций и выбирали из них информативные. На следующем этапе проводили секвенирование всей выборки по отобраным маркерам.

### 3.2.4 Статистическая обработка результатов ISSR-анализа

Информативность ISSR-маркеров оценивали по содержанию полиморфной информации (*PIC*), разрешающей способности геля (*RP*), средней разрешающей способности геля (*MRP*), маркерному индексу (*MI*) и индексу Шеннона (*H'*). *PIC* – вероятность обнаружения полиморфизма по праймеру:

$$PIC = 1 - \sum (P_i)^2,$$

где  $P_i$  – частота  $i$ -го аллеля; *RP* представляет собой способность каждого праймера обнаруживать уровень изменчивости между индивидуумами и рассчитывается в соответствии с Prevost и Wilkinson (1999):

$$RP = \sum Ib,$$

где *Ib* (информативность полосы) принимает значения  $1 - [2|0,5 - p|]$ , где  $p$  – доля особей, содержащих полосу. *MI* для каждого праймера рассчитывали как произведение *PIC* и эффективного коэффициента мультиплексирования (*EMR*) (Varshney et al., 2007):

$$MI = PIC \times EMR.$$

Индекс Шеннона (*H'*) рассчитывали по формуле:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i \text{ (Shannon, Weaver, 1949).}$$

Генетическое разнообразие в каждой популяции оценивали по доле полиморфных бэндов ( $P$ ), среднему эффективному числу аллелей ( $N_e$ ), среднему информационному индексу Шеннона, генетическому разнообразию Нея, общей генетической дифференциации ( $G_{ST}$ ) и потоку генов. ( $N_m$ ) с использованием программного обеспечения POPGene v 1.32 (Yeh, 1997) и/или GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2012). Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) был проведён в программе ARLEQUIN 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010), на основе попарного сравнения образцов с использованием 1000 пермутаций. Оценку зависимости потока генов от географических расстояний между популяциями проводили с помощью теста Мантеля.

Предварительный анализ полученной матрицы проводили в программе SplitsTree 4 (Huson, Bryant, 2006) методом Neighbour Net и методом главных координат (PCoA) с использованием коэффициента Жаккара в программе PAST (Hammer et al., 2001) либо статистической среде R (R Core Team, 2023).

Анализ популяционной структуры проводили методом Байеса в программе STRUCTURE 2.3. (Pritchard et al., 2000; Evanno et al., 2005; Jakobsson, Rosenberg, 2007). Анализ проводился дважды с использованием модели генетического смешения (admixture). Предварительный выбор стартовой точки марковской цепи (burn-in) проводили в течение 500 тыс. интераций, с последующим построением марковской цепи в течении 1 млн интераций для  $K$  (гипотетического числа популяций) от 1 до 10 в трехкратной повторности для каждой величины  $K$ . Интерпретацию полученных данных проводили с помощью приложения STRUCTURE HARVESTER (Earl, von Holdt, 2012).

Для *Tulipa suaveolens* был сделан дополнительный анализ методом Байеса в программе NEW HYBRIDS 3.1.1 (Anderson et al., 2000) с целью выявления ограничений потока генов между популяциями вида, возникших в результате действия географических барьеров на этапе его расселения. Метод вычисляет апостериорную вероятность того, что каждая особь в

выборке принадлежит одному из возможных гибридных классов, возникающих при вторичном контакте двух генетически дифференцированных и ранее изолированных друг от друга прапопуляций. Классы характеризуются долей локусов внутри особи, которые, как ожидается, несут 0, 1 или 2 копии гена, полученные от вида/прапопуляции *A* или *B*. Например, для особи *F1* ожидается, что 100% ее локусов будут содержать ровно одну копию гена вида/прапопуляции *A*, в то время как продукт скрещивания особей *F1* и особи *B* – особь первого поколения, полученная методом обратного скрещивания, которую авторы называют бэккросс *BCB1* – будет содержать в 50% своих локусов ноль копий гена от *A*, а в других 50% локусов – одну копию от вида *A* и, конечно же, не будет содержать локусы с обеими копиями гена, происходящими от вида *A*. Конфигурация NEW HYBRIDS по умолчанию учитывает шесть классов, которые представляют собой все возможные продукты двух поколений случайного скрещивания между двумя видами/прапопуляциями: *A* (первая родительская форма), *B* (вторая родительская форма), *F1* (гибриды первого поколения), *F2* (гибриды второго поколения), *BCA1* (бэккроссы к прапопуляции *A*) и *BCB1* (бэккроссы к прапопуляции *B*). Модель не требует предварительной информации частоте аллелей в родительских классах (Anderson, Thompson, 2002). NEW HYBRIDS успешно использовался для выявления ограничений потока генов между популяциями одного вида (Misiewicz, Fine, 2014; Palm et al., 2019; Reid et al., 2019; Ortíz-Gamino et al., 2020), возникших в результате действия барьеров на этапе его расселения. Данные анализировали в десятикратной повторности. Каждая повторность включала 1 млн итераций после burn-in в 500 000 итераций, в соответствии с рекомендациями (Anderson et al., 2000; Anderson, Thompson, 2002).

Для анализа географического распределения выявленных генетических групп использовали пакет программ ArcGIS® 10.6.

### 3.2.5 Статистическая обработка результатов секвенирования

Прямые и обратные последовательности собирали и выравнивали вручную в программе BioEdit 7.0.5.3. (Hall, 1999).

Анализ методом статистической парсимонии проводили с использованием алгоритма, описанного в работе Templeton et al. в (1992), и реализованного в программе TCS v. 1.21 (Clement et al., 2000). Метод оценивает неукорененную сеть гаплотипов и все связи между гаплотипами с вероятностью 95%. При анализе учитываются только нуклеотидные замены, инделы рассматриваются как пропущенные данные. Для анализа географического распределения выявленных гаплотипов использовали приложение ArcGIS® 10.6 с последующей обработкой изображений в программе Corel DRAW® 2017.

Байесовский филогенетический анализ был выполнен с помощью MrBayes 3.1.23 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Модель эволюции последовательностей оценивали по информационному критерию Акаике (AIC) с помощью jModeltest 3.7 (Darriba et al., 2012). Проводили два независимых прогона с четырьмя цепями Маркова для 10 миллионов поколений с выборкой каждые 100 деревьев. «Невыгоревшие» деревья объединяли в единый набор данных и получали дерево консенсуса по правилу большинства. Для каждого дерева рассчитывали байесовские апостериорные вероятности и бутстреп-поддержки узлов.

Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) проводили в программе ARLEQUIN 3.5 (Excoffier, Lischer, 2010), на основе попарного сравнения образцов с использованием 1000 пермутаций. Оценку зависимости потока генов от географических расстояний между популяциями проводили с помощью теста Мантеля в этой же программе.

**Только для *Tulipa suaveolens*** использовали также программу SAMOVA 1.0, которая в анализе учитывает не только молекулярную дисперсию, но и географическое происхождение изучаемых образцов. Алгоритм, реализованный в этой программе (Duranloup et al., 2002),

позволяет определять группы популяций, которые генетически гомогенны и максимально дифференцированы друг от друга. Данные по молекулярной дисперсии рассчитывались для числа групп ( $K$ ) от 2 до 10, в качестве молекулярных расстояний были использованы как число попарных различий, так и доля различий, число начальных конфигураций групп – 100. Для выбора использовались значения статистик  $F_{ST}$  (межгрупповая дисперсия) и  $F_{SC}$  (межпопуляционная внутригрупповая дисперсия), которые должны быть максимальны и минимальны соответственно.

Анализ возможных связей между окраской околоцветника *T. suaveolens* и пластидными или ITS-гаплотипами проводили в программе STATISTICA 10.0. с использованием теста  $\chi^2$  Пирсона с  $V$  Крамера.

### 3.2.6 Оценка времени дивергенции

Для оценки времени дивергенции внутри рода *Tulipa* использовали программу BEAST 1.8. (Drummond, Rambaut, 2007). Для создания входных файлов для BEAST использовался интерфейс BEAUti 1.8, при необходимости XML-файлы корректировали вручную. Для оценки мы выбрали подмножество XX образцов, охватывающее все риботипы *Tulipa* и три вида рода *Erythronium*. Мы использовали эволюционную модель GTR+G, выбранную AIC, и некоррелированные логнормальные «расслабленные часы» с шестью гамма-категориями. Мы использовали некоррелированные логнормальные «расслабленные часы» (*uclid*) с моделью замещения, выбранной AIC. В качестве процесса видообразования был выбран процесс Юла. Среднее значение *uclid.mean* для набора данных ITS было установлено на нормальное распределение со средним значением  $4,13 \times 10^{-9}$  замен на сайт в год (подсайт/год) и стандартное отклонение (SD)  $1,0 \times 10^{-9}$  в соответствии с работами К. Кау с соавторами (2006). Указанные пользователем начальные деревья были вставлены в XML-файлы в формате Newick. Другие параметры были установлены по умолчанию. Сначала было выполнено несколько коротких прогонов BEAST для проверки производительности цепи

Маркова–Монте-Карло (MCMC). Дополнительно были выполнены прогоны с пустыми выравниваниями. Наконец, три независимых прогона BEAST были выполнены для каждой настройки скорости замещения с длиной цепи MCMC 108 поколений и частотой выборки каждые 100. Значения ESS были > 200 с 25% выгоранием для всех параметров, что подтверждается анализом выходных файлов с помощью TRACER. Выходные файлы дерева из BEAST были объединены с помощью LogCombiner 1.8 и аннотированы с помощью программы TreeAnnotator 1.8, а с помощью TRACER было установлено 25% выжигание. Была выбрана опция средних высот узлов, а апостериорная вероятность установлена на 0.5. Деревья были визуализированы с использованием FigTree 1.4.0 со средним возрастом и 95% максимальной апостериорной плотностью (HPD).

Оценки времени дивергенции для набора данных ITS *C. bulbocodium* и *Delphinium* sp. проводили в программе MEGA X (Kumar et al., 2018) согласно пошаговому протоколу, подробно описанному в работе В. Mello (2018). В качестве калибровочных точек для *C. bulbocodium* использовали данные по *Campynema lineare* Labill., *Petermannia cirrosa* F. Muel. и *Luzuriaga radicans* Ruiz & Pav. (Li et al., 2022); для *Delphinium* sp. – *Asteropyrum cavaleriei* (H. Lév. & Vaniot) J. R. Drumm. & Hutch., *Caltha palustris* L., *Aconitum kusnezoffii* Rchb. и *Delphinium* (= *Consolida*) *ajacis* L. (Zhai et al., 2019).

### 3.2.7 Методы изучения морфологической изменчивости видов

В качестве учётной единицы принимали особь зрелого генеративного онтогенетического состояния. Измерения проводили в фазу массового цветения у растений с раскрытыми цветками. Измерение параметров надземной части проводили у живых растений без их уничтожения (Кашин и др., 2015). У 30 случайно выбранных в пределах постоянной площадки генеративных растений (либо у всех цветущих особей, если численность локальной популяции была менее 30 особей) проводили измерение морфометрических показателей как генеративной, так и вегетативной сферы.

Для выявления основных закономерностей изменчивости морфологических параметров использовали неметрическое многомерное шкалирование (Non-metric multidimensional scaling, NMDS) и/или анализ главных компонент (Principal Component Analysis, PCA). Анализ проводился на матрице Евклидовых расстояний. Собственно NMDS выполняли с помощью функции *metaMDS* из пакета *vegan* (Oksanen et al., 2020), PCA – в программе PAST (Hammer et al., 2001).

Для выявления связи наблюдаемого паттерна изменчивости с наиболее биологически значимыми климатическими и топографическими факторами окружающей среды для каждой популяции эфемероидов были получены данные с пространственным разрешением 0.5 минуты (1 км) из открытой базы WorldClim ver. 2.0 (Fick, Hijmans, 2017), содержащие значения 19 биоклиматических характеристик и высоты над уровнем моря. Географическая широта и долгота мест произрастания популяций так же учитывались в анализе. Полученные параметры были спроецированы на плоскость ординации NMDS с помощью функции *envfit* из пакета *vegan* в виде векторов, указывающих направление наиболее быстрого изменения значений соответствующей переменной (направление градиента), и имеющих длину, пропорциональную корреляции между переменной окружающей среды и осями ординации (сила градиента). Связи переменных окружающей среды и морфометрических параметров с осями ординации были протестированы с использованием перестановочного теста Монте-Карло, с последующей коррекцией Холма для множественных сравнений.

Обработка данных и представленный статистический анализ выполнялись в R ver. 4.1.2 (R core team, 2023).

### **3.2.8 Определение цвета листочков околоцветника *T. suaveolens***

Исследование проводилось в 56 локальных популяциях *T. suaveolens* (см. табл. 4.16). Фотографирование осуществлялось в ясный солнечный день цифровой камерой NIKON D3300 (Nikon Corporation, Япония),

зафиксированной на штативе, с объективом NIKON DX VR AF-P NIKKOR (18–55 mm, 1:3/5-5/6 G) (Nikon Corporation, Япония). Настройки камеры: автоматический баланс белого, выдержка 1/60, ISO-A 1200, диафрагма 4.5, фокусное расстояние 55 мм, разрешение изображения 6000 × 4000.

Определение цвета листочков околоцветника проводилось по цифровым фотографиям при помощи программы Adobe Photoshop CS9 (Adobe Inc., USA).

Количество различных цветовых форм, отснятых для каждой локальной популяции, определялось, исходя из степени ее цветового полиморфизма. В этом случае количество фотографий для каждой популяции составляло не менее 30, даже в случае ее абсолютной визуальной монохромности. После отбора изображений был составлен набор фотографий цветков (с разрешением более 300 точек на дюйм), которые отображали хроматический состав каждой исследуемой популяции. Учитывая то, что полученные фотографии были без размытия (камера была настроена на автоматическую резкость на околоцветниках), смешивание соседних цветов пикселей было исключено. Площадь, занимаемая цветком, всегда превышала 100 пикселей. Дальнейший анализ окраски проводился по отдельным пикселям каждой из полученных фотографий.

Для каждой фотографии цветка отбиралась случайная (независимо от расположения в пределах цветового пятна лепестков), неповторная (одна и та же цветовая точка никогда не анализировалась дважды) выборка из 10 пикселей, которые анализировались в соответствии с цветовой моделью LAB (<http://www.spectrophotometry.ru>). Затем цвет каждого цветка был усреднен.

Используемая цветовая модель LAB основана на следующих параметрах: яркость  $L$  и два хроматических компонента –  $a$  и  $b$ . Параметр  $a$  изменяется от темно-зеленого до серого и алого. Параметр  $b$  изменяется от синего до серого и желтого. Оба хроматических компонента варьируют в диапазоне от –128 до 127, в то время как параметр  $L$  варьирует в диапазоне от 0 до 100. При  $L = 50$  нулевые значения хроматических компонентов дают

серый цвет; при  $L = 100$  они дают белый, а при  $L = 0$  черный цвет. Модель LAB была выбрана по следующим причинам. Она аппаратно независима, составляет ядро системы управления цветом Photoshop и служит промежуточной моделью при каждом преобразовании других цветовых моделей. По сравнению с моделями RGB, HSB и CMYK, он имеет более широкую цветовую гамму с более точными цветами. Еще одним преимуществом модели является полное отделение яркости от изображения. Благодаря этому модель LAB очень эффективна при сравнении мельчайших различий в цвете объекта при различных условиях освещения (Cheng et al., 2001). Кроме того, использование модели LAB в качестве собственной в редакторе Photoshop уменьшает количество ошибок цветопередачи при нормализации преобразования RGB в HSB, которое требуется для учета влияния освещения на цвет объекта (Gupta, Ibaraki, 2015). Чтобы убедиться в этом, мы снимали основные цветовые палитры при различных условиях освещения в контролируемых лабораторных условиях (результаты не включены в статью) и выяснили, что параметр  $L$  был довольно переменным, в то время как параметры  $a$  и  $b$  колебались в пределах погрешности. Таким образом, учитывая, что в диких популяциях *T. suaveolens* монохроматические красный и желтый являются крайними значениями градиента цвета околоцветника, мы выбрали модель LAB как наиболее подходящую для хроматического анализа вида на популяционном уровне.

Картографические материалы были разработаны в программном обеспечении ArcMap 10.3 (Esri Inc., CA, USA). Категории нанесенных на карту круговых диаграмм соответствовали пропорциям образцов с желтыми, красными и другими листочками околоцветника. В категорию «желтая окраска» включены образцы со значениями  $a$  от -30 до 22 и значениями  $b$  – от 60 до 100. К категории «красная окраска» отнесены образцы со значениями  $a$  от 47 до 100 и значениями  $b$  от 45 до 70. Образцы с другими комбинациями значений  $a$  и  $b$ , а также пестролепестные образцы были включены в категорию «другие» (см. рис. 4.29).

Результаты предварительных расчетов были проанализированы в программном обеспечении Statistica 13.0 (Dell Technologies Inc., TX, USA). Для объективности сравнения мономорфных и полиморфных по окраске особей популяций высчитывали средние значения компонент  $a$  и  $b$  для каждой популяции.

Следующий статистический анализ был проведен для хроматических компонентов в среде R версии 4.4.1 (R Core Team, 2023). Сначала распределение каждого хроматического компонента было нанесено на координатную сетку для визуальной оценки пространственного градиента. Затем проводили тест Морана I (Bivand, Wong, 2018) использовался для каждого хроматического компонента для проверки пространственной автокорреляции. В качестве меры близости использовался метод ближайшего соседа с  $k = 3$ . Матрицу весов нормализовали по числу соседей.

Для выявления характера взаимоотношений цветового полиморфизма с факторами окружающей среды использовали модели множественной регрессии. В качестве предикторов выступали географические переменные, такие как широта, долгота, солнечная радиация, высота над уровнем моря мест обитания исследованных популяций, а также биоклиматические переменные, рассчитанные на основе многолетних показателей температуры и увлажнения. Широта и долгота определялись в поле по навигатору GARMIN Etrex touch 35 (Garmin, США).

Высота над уровнем моря, количество солнечной радиации в апреле и мае (время цветения тюльпана) и 19 биоклиматических переменных с пространственным разрешением 2.5 минуты были взяты из базы WorldClim (Fick, Hijmans, 2017). Анализ коэффициентов корреляции Спирмена между переменными окружающей среды показал наличие высокого уровня мультиколлинеарности (не показано). Для решения данной проблемы из набора данных были удалены сильно скоррелированные переменные ( $k \geq 0.85$ ). Выбор наиболее экономичной модели, основанный на поиске компромисса между качеством и сложностью, проводился с использованием

информационного критерия Акаике (AIC). Процедура пошагового обратного выбора модели на основе AIC с помощью функции *stepAIC* из пакета *MASS* (Venables, Ripley, 2002) использовалась для нахождения компромисса между качеством модели и ее сложностью. Остатки модели были проверены на наличие пространственной автокорреляции с помощью теста Морана. Проверка остальных допущений модели, а также визуализация взаимоотношений переменной отклика с предикторами осуществлялась с помощью пакета *car* (Fox, Weisberg, 2019).

### 3.2.9 Методы биотехнологии растений

С 2013 года в учебно-научном центре «Ботанический сад» Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского ведутся работы по сохранению редких и исчезающих видов растений в генетическом банке *in vitro* (Блюднева и др., 2014; Крицкая, Кашин, 2016; Крицкая, 2017). Отбор растительных объектов производится с учётом статуса редкости видов и степени экологической уязвимости.

Для каждого, закладываемого на хранение образца подбираются индивидуальные условия культивирования, в зависимости от биологических особенностей вида, его таксономической принадлежности и поставленных задач (Крицкая, 2017).

В представленной работе мы подробно рассмотрим способы получения растений-регенерантов *Tulipa suaveolens* и особенности их морфогенеза *in vitro*.

Исследования проводили в 2016–2018 гг. с использованием общепринятых приёмов работы с культурами тканей и органов растений (Бутенко, 1999). Руководствуясь правилами сбора редких и исчезающих видов растений для ботанических садов (Горбунов и др., 2008), в качестве исходных эксплантов брали зрелые семена растений. Сбор семян *T. suaveolens* проводили в середине-конце июня из локальных популяций

Хвалынского (2 км южнее с. Черный затон) и Озинского р-нов (окрестности урочища «Синяя гора») Саратовской области (см. гл. 4.1).

Перед началом стерилизации семена погружали в мыльный раствор и перемешивали на лабораторной качалке 30 минут. После этого их многократно промывали дистиллированной водой. Затем семена обрабатывали 96% этиловым спиртом в течение 30 секунд, переносили в 25% раствор (1:3) бытового отбеливателя «Белизна» («Электра», Волгоград) и перемешивали 15 минут на шейкере. На завершающем этапе стерилизации семена трехкратно промывали стерильной дистиллированной водой.

В условиях ламинарного бокса («Lamsystems», Россия) семена помещали на питательную среду Мурасиге и Скуга (Murashige, Skoog, 1962) без гормоноподобных регуляторов роста. Пробирки с семенами переносили в фитотрон с температурой  $+ 5 \pm 1$  °С для холодной стратификации согласно справочнику по прорастанию семян (Николаева и др., 1999).

Через три месяца сформированные проростки пересаживали в новые пробирки на питательную среду для микроразмножения согласно протоколу А. Ш. Ахметовой и Л. Н. Мироновой (2008).

Методика состоит из трех последовательных этапов, на всех этапах базовой является среда Мурасиге и Скуга. На первом этапе проростки тюльпанов помещали на питательную среду с БАП 0.2 мг/л + НУК 0.5 мг/л (Var1) или БАП 0.5 мг/л + НУК 1.0 мг/л (Var2) и культивировали в условиях 16-часового фотопериода (светодиодные лампы Uniel LED-M80-20W/SP/E27/CL, КНР) и температуры  $+ 25 \pm 1$  °С в течение 2.5 месяцев. На следующем этапе полученные побеги длиной 20–30 мм пересаживали на среду, содержащую 5% сахарозы и дополненную индолил-3-масляной кислотой 0.5 мг/л. Пробирки ставили в холодильный шкаф ( $+ 5 \pm 1$  °С без освещения) на 10–12 недель. По истечении рекомендованного времени пробирки с эксплантами вновь переносили в стандартные условия (16-часовой фотопериод и температура  $+ 25 \pm 1$  °С) и культивировали еще 8–10

недель до полного формирования микролуковичек (Ахметова, Миронова, 2008).

Эксперимент выполнялся в трех повторностях, на каждую повторность брали не менее 10 эксплантов.

Для изучения особенностей морфогенеза на каждом из этапов фиксировали по 10 эксплантов в смеси формалина, ледяной уксусной кислоты и 50% этилового спирта в объёмном соотношении 4:1:10 (ФУС) в течение 3 часов. Фиксированный материал переносили в раствор глицерин–спирт в соотношении 1:1. Подготовленные таким образом экспланты изучали под стереомикроскопом Stemi 2000-CS (Carl Zeiss, Germany). Анатомические срезы готовили при помощи ротационного микротомы согласно общепринятым методикам (Дженсен, 1965). В качестве контрольных образцов использовали экспланты, выращенные на питательной среде без гормоноподобных регуляторов роста.

## ГЛАВА 4. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ *TULIPA SUAVEOLENS* В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

### 4.1 Молекулярно-генетический полиморфизм популяций *Tulipa suaveolens* в европейской части ареала по данным ISSR маркирования

При всех достоинствах ISSR-маркеров, у всех молекулярных методов, базирующихся на анонимном полиморфизме ДНК, имеется общее ограничение: поскольку весьма трудно сравнивать гомологичные фрагменты, полученные в разных ПЦР-реакциях, рекомендуется сравнивать фрагменты, полученные с помощью одного праймера, в одной ПЦР-реакции и одного электрофорезного геля (Фризен, 2007). Поэтому, учитывая большое количество изучаемых локальных популяций *Tulipa suaveolens*, мы сначала проводили региональные исследования с отбором наиболее генетически контрастных и устранением дублирующих, а затем сравнивали отобранные локальные популяции между собой, охватив тем самым всю европейскую часть ареала вида.

#### 4.1.1 Генетическая дифференциация *Tulipa suaveolens* в Саратовской области

Сбор материала проводили в локальных популяциях *T. suaveolens* в 2013 и 2014 гг. в 16 районах Саратовской и 2 р-нах Волгоградской областей (рис. 4.1). Собрано 200 образцов, представляющих 18 локальных популяций, условные обозначения которых представлены в табл. 4.1. Число отобранных для анализа растений на популяцию варьировало от 8 до 17.

После проведения ПЦР с 26 различными праймерами было отобрано десять наиболее информативных. Получено 102 ISSR-маркера, из которых 50 оказались полиморфными. В зависимости от используемого праймера (табл. 4.2) число ампликонов составляло от 3 до 8, их длина варьировала в пределах от 100 до 1000 пн.

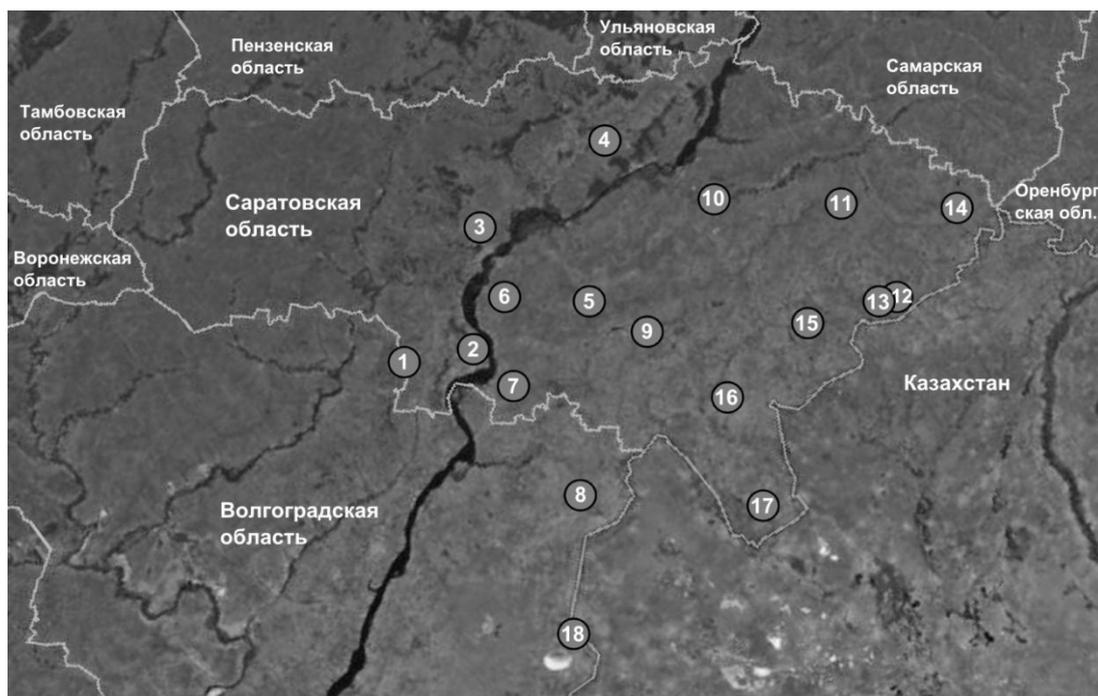


Рис. 4.1 Географическое положение исследованных с использованием ISSR-маркеров популяций *Tulipa suaveolens*. Условные обозначения см. табл. 3.1

Таблица 4.1 Перечень образцов *T. suaveolens*, использованных в исследовании

№	Место сбора	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>N<sub>p</sub></i>	<i>N<sub>p</sub>/N</i>
1	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. урочища «Лесная ширь», граница с Волгоградской областью	15	25	20	0.80
2	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Ахмат	10	32	21	0.66
3	Саратовская обл., Саратовский р-н, пгт. Елшанка	10	30	20	0.67
4	Саратовская обл., Вольский р-н, окр. п. Н. Чернавка	10	29	20	0.69
5	Саратовская обл., Советский р-н, окр. п. Степное	10	29	19	0.66
6	Саратовская обл., Энгельсский р-н, окр. с. Б. Мечетка	11	29	24	0.83
7	Саратовская обл., Ровенский р-н, окр. п. Лиманный	10	38	32	0.84
8	Волгоградская обл., Палласовский р-н, окр. с. Коршуновка	10	22	14	0.64
9	Саратовская обл., Федоровский р-н, ур. «Иваново поле»	17	23	9	0.39
10	Саратовская обл., Балаковский р-н, берег р. Б. Кушум	10	24	9	0.38
11	Саратовская обл., Пугачёвский район, памятник природы «Тюльпанная степь» у с. Максютово	15	23	8	0.35
12	Саратовская обл., Озинский р-н, окр. ур. «Синяя гора»	8	29	12	0.41
13	Саратовская обл., Озинский р-н, окр. ур. «Синяя гора»	9	33	28	0.85
14	Саратовская обл., Перелюбский р-н, окр. п. Перелюб	10	30	23	0.73
15	Саратовская обл., Дергачёвский р-н, окр. п. Дергачи	10	27	20	0.74
16	Саратовская обл., Новоузенский р-н, окр. с. Куриловка	12	35	28	0.80
17	Саратовская обл., Александрово-Гайский р-н, окр. х. Тюленев	12	34	28	0.82
18	Волгоградская обл., берег озера Эльтон	11	29	22	0.76

Примечание. *n* – число образцов, изученных в отдельной локальной популяции; *N* – общее число ISSR-маркеров, полученных для образцов из локальной популяции; *N<sub>p</sub>* – число полиморфных ISSR-маркеров; *N<sub>p</sub>/N* – доля полиморфных ISSR маркеров.

Число полиморфных маркеров в отдельных локальных популяциях варьировало от 8 (популяция 11) до 32 (популяция 7) (см. табл. 4.1). По доле полиморфных маркеров исследованные популяции можно разделить на две группы. Первую группу составляют популяции 9–12. В ней доля полиморфных маркеров варьирует от 0.35 до 0.41, среднее значение  $Np/N = 0.38$ . Вторую группу составляют все остальные популяции, в которых доля полиморфных маркеров варьирует от 0.64 до 0.85, среднее значение  $Np/N = 0.75$ . Различия между группами высоко достоверны (тест Стьюдента,  $p < 0.001$ ). Вместе с тем, ни одна из изученных популяций не содержит диагностических маркеров, характерных только для одной популяции. Только один маркер является диагностическим для популяций 9 и 11; еще один маркер является общим для популяций 3, 9, 10 и 11 (Кашин и др., 2016).

Таблица 4.2 ISSR-праймеры, дающие информативные фрагменты ДНК *T. suaveolens*

Название праймера	Последовательность (5'-3')	Количество полиморфных локусов
UBC810	(GA) <sub>8</sub> T	5
UBC811	(GA) <sub>8</sub> C	5
UBC816	(CA) <sub>8</sub> T	4
UBC824	(TC) <sub>8</sub> G	4
UBC827	(AC) <sub>8</sub> G	5
UBC836	(AG) <sub>8</sub> YT	4
UBC841	(GA) <sub>8</sub> YT	3
UBC843	(CT) <sub>8</sub> RA	8
UBC845	(CT) <sub>8</sub> RG	7
UBC851	(GT) <sub>8</sub> YG	5

Примечание. R = A, G; Y = C, T.

Кластерный анализ (UPGMA) разделяет выборку на два больших кластера. В первый попадают популяции 3, 9–11, каждая из которых образует самостоятельный субкластер, а во второй – все остальные популяции (рис. 4.2). Популяции 9–11 объединены в общий субкластер с умеренной бутстреп поддержкой (индекс бутстрепа 71 %), другие внутренние узлы первого кластера поддержки не имеют. Популяции, представленные во втором кластере, напротив, не образуют самостоятельных субкластеров, за исключением популяции 12 (индекс бутстрепа 93 %) и популяции 8 (Кашин и др., 2016).



В последней, правда, один образец все же попадает не в свой кластер. Ни один из прочих субкластеров второго кластера не имеет бутстреп поддержки.

Неукорененное дерево, построенное методом NJ, имеет сходную топологию с результатами кластерного анализа (рис. 4.3). Наиболее удален от остальных кластер, образованный популяциями 9–11. Популяции 3 и 12 образуют два небольших самостоятельных кластера, расположенных между первым кластером и большим кластером, включающим большинство образцов из всех остальных популяций. Один из образцов популяции 10 оказывается в составе 3-го кластера среди образцов популяции 12. Все остальные популяции образуют одно общее скопление близко расположенных кластеров, расстояние между ними менее 0.01. Образцы из этих популяций не образуют «чистых» самостоятельных кластеров (Кашин и др., 2016).

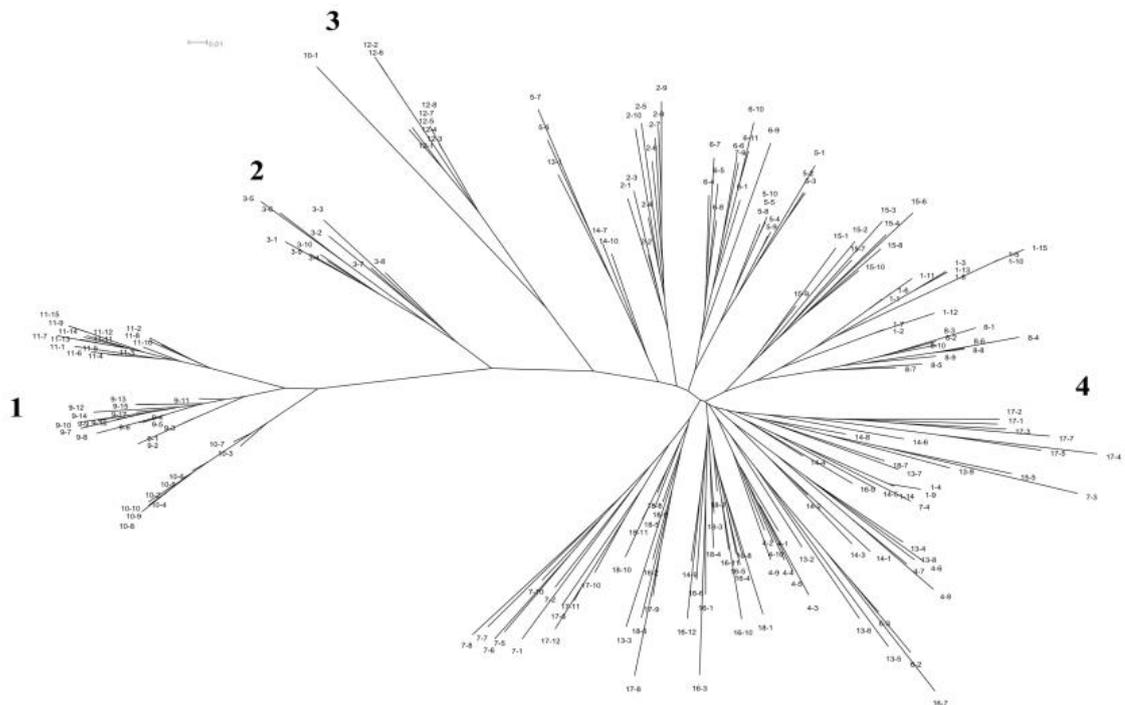


Рис. 4.3 Результат кластеризации Neighbor Net 200 образцов *T. suaveolens* в программе Splits Tree 4

При нанесении полученных кластеров на географическую карту (рис. 4.4) видно, что популяции, входящие в первый кластер, располагаются в средней части исследованной территории и окружены со всех сторон популяциями, входящими в четвертый, наиболее гетерогенный кластер. Популяции 3 и 12, образующие самостоятельные, промежуточные между первым и четвертым, кластеры, располагаются на крайнем востоке и крайнем западе изученной области (Кашин и др., 2016).

Анализ методом Байеса в программе STRUCTURE не дал однозначного результата. Как видно из приведенного графика (рис. 4.5), значения логарифма функции вероятности ( $\ln P(D)$ ) быстро возрастают с увеличением числа  $K$  (числа априорно задаваемых кластеров) до  $K = 12$ . После этого значения выходят на плато со значительным пиком для  $K = 17$ . Таким образом, определить однозначно точку перегиба кривой или ее однозначный максимум, а соответственно, и наиболее вероятную величину  $K$  не представляется возможным (Schmidt, Jensen, 2000). Вместе с тем, анализ результатов для обоих значений  $K$  показывает, что в обоих случаях популяции 9, 10, 11 объединяются программой в один кластер с апостериорными вероятностями отнесения большинства образцов к этому кластеру выше 0.95. Образцы из популяций 3 и 12 также выделяются в самостоятельные кластеры, но с более низкими (0.69–0.96) значениями апостериорных вероятностей. Все остальные кластеры оказываются генетически смешанными, как правило, образованными из образцов, относящихся к разным популяциям и с преимущественно низкими значениями апостериорных вероятностей отнесения отдельных образцов к тому или иному кластеру (Кашин и др., 2016, 2023).

Результаты AMOVA представлены в табл. 4.3. При разбиении множества популяций на четыре группы, согласно кластеризации, представленной на дереве NJ (см. рис. 4.2), большая часть дисперсии приходится на различия между группами (кластерами).

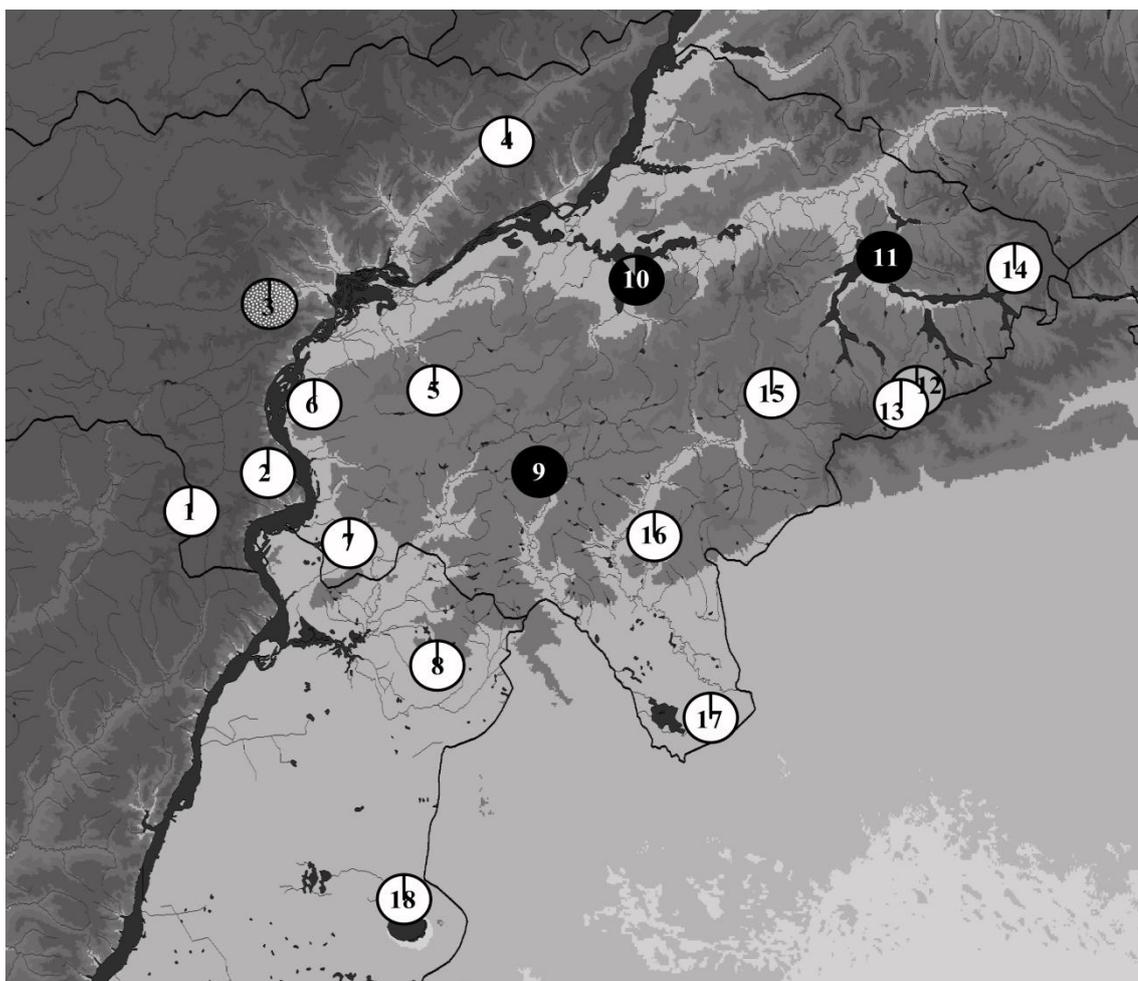


Рис. 4.4 Распространение выявленных генетических кластеров на изученной территории севера Нижнего Поволжья. Расположение популяций то же, что на рис. 4.1. Светло-серым цветом выделена территория максимального затопления Каспийским морем при Раннехвалыннской трансгрессии (50 м абс. над современным уровнем Мирового океана)

Немногим меньшая доля дисперсии приходится на внутрипопуляционную дисперсию и только 20.22 % – на межпопуляционную дисперсию внутри групп. Значения  $F_{ST}$ ,  $F_{ST}$  и  $F_{SC}$ <sup>1</sup> велики и достоверны ( $p < 0.0001$ ). При разбиении выборки на две группы (право- и левобережную относительно р. Волга) картина существенно меняется. Значение межгрупповой дисперсии становится отрицательным, так же как и значение  $F_{ST}$ , что следует интерпретировать как равные нулю. Межпопуляционная дисперсия внутри групп незначительно превышает внутрипопуляционную дисперсию. Значения  $F_{ST}$  и  $F_{ST}$ , напротив, велики и достоверны ( $p < 0.0001$ ).

<sup>1</sup> Индексы фиксации между группами ( $F_{ST}$ ), между популяциями в группе ( $F_{ST}$ ), внутри популяций ( $F_{SC}$ ).

Практически идентичная картина выявляется при включении в анализ только наиболее полиморфных популяций, входящих в четвертый кластер. В этом случае значение  $F_{ST}$  оказывается положительным, но очень низким ( $F_{ST} = 0.0097$ ), а межгрупповая дисперсия составляет 0.97 % (Кашин и др., 2016).

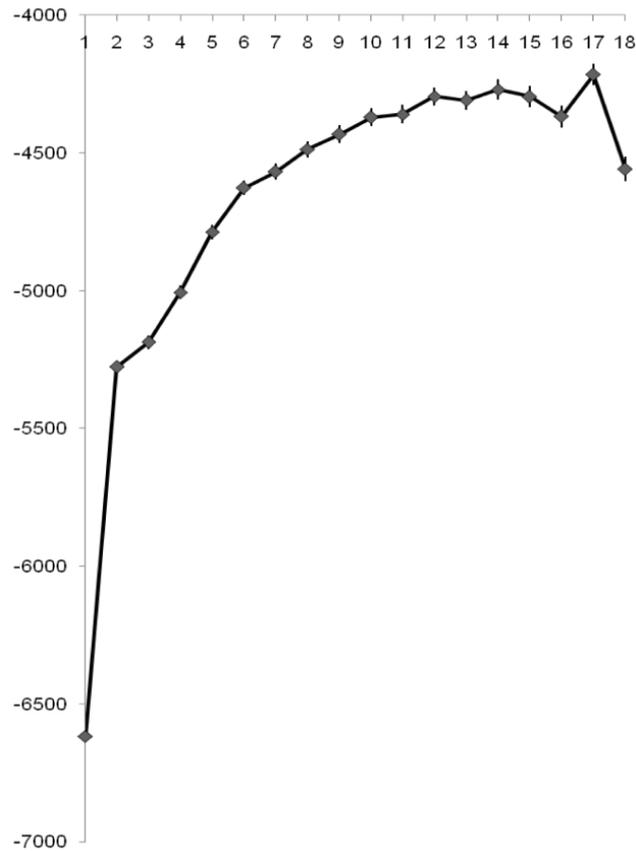


Рис. 4.5 Значения логарифма апостериорной вероятности ( $\ln P(D)$ ) для априорно заданных значений параметра  $K$  (число групп) при анализе состава ISSR-маркеров выборки образцов *T. suaveolens* в программе Structure 2.2

Тест Мантеля показал отсутствие корреляции между матрицей попарных значений  $F_{ST}$  и матрицей попарных географических расстояний между популяциями, результаты статистически недостоверны ( $r = -0.118$ ;  $p = 0.819$ ). Практически такой же результат получен при включении в анализ только популяций, входящих в кластер 4 ( $r = -0.252$ ;  $p = 0.944$ ).

Таблица 4.3 Результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) 18 популяций *T. suaveolens*. Уровни достоверности определены на основании 1000 пермутаций матрицы

Компонент дисперсии					
Изменчивость	<i>d.f.</i>	Сумма квадратов	Процент дисперсии	Индекс фиксации	<i>p</i>
Группировка популяций согласно их географическому положению (правый и левый берег Волги)					
Между группами	1	48.472	- 1.15	$F_{CT} = - 0.012$	0.567
Между популяциями в группе	16	839.539	53.66	$F_{ST} = 0.525$	0.000
Внутри популяций	182	708.239	47.49	$F_{SC} = 0.530$	0.000
Группировка популяций в соответствии с данными кластеризации					
Компонент дисперсии					
Изменчивость	<i>d.f.</i>	Сумма квадратов	Процент дисперсии	Индекс фиксации	<i>p</i>
Между группами	3	499.379	42.96	$F_{CT} = 0.430$	0.000
Между популяциями в группе	14	388.633	20.22	$F_{ST} = 0.632$	0.000
Внутри популяций	182	708.239	36.82	$F_{SC} = 0.354$	0.000

Аналогичные результаты получены в результате анализа внутри- и межпопуляционной изменчивости образцов в программе GenAlEx. Степени генетической дифференциации по *PhiPT* и дистанциям Нея между самыми правобережными популяциями (1, 2, 3, 4), в среднем аналогичны или даже имеют более высокие значения (табл. 4.4 и 4.5), чем степени дифференциации между этими четырьмя популяциями и другими, ближайшими к ним (5, 6, 7, 8; табл. 4.4 и 4.5) и самой южной (18) левобережными популяциями, и выше, чем с восточными левобережными популяциями (13, 14, 15, 16, 17; табл. 4.6)<sup>2</sup>.

При этом доля полиморфизма и степень ожидаемой гетерозиготности правобережных популяций имеет средние значения, что так же свидетельствуют в пользу того, что эти популяции не изолированы от

<sup>2</sup> В дальнейшем обсуждении не будут учтены популяции 9-12, поскольку они имеют очень сильную генетическую дифференцированность от всех остальных популяций вне очевидного географического контекста и будут обсуждены отдельно.

левобережных (табл. 4.7). Тем не менее, наблюдается некоторый градиент генетического полиморфизма популяций с востока на запад. Так, восточные популяции в среднем имеют более высокий генетический полиморфизм.

Таблица 4.4 Попарные значения степени дифференциации между популяциями по *PhiPT*

	<i>Pop1</i>	<i>Pop2</i>	<i>Pop3</i>	<i>Pop5</i>	<i>Pop6</i>	<i>Pop7</i>	<i>Pop8</i>	<i>Pop18</i>
<i>Pop1</i>	-	-	-	0.410	0.326	0.349	0.340	0.295
<i>Pop2</i>	0.432	-	-	0.311	0.408	0.348	0.523	0.358
<i>Pop3</i>	0.559	0.559	-	0.511	0.576	0.546	0.605	0.535
<i>Pop4</i>	0.355	0.422	0.502	0.415	0.307	0.375	0.526	0.277

Таблица 4.5 Попарные значения дистанций Нея между популяциями

	<i>Pop1</i>	<i>Pop2</i>	<i>Pop3</i>	<i>Pop5</i>	<i>Pop6</i>	<i>Pop7</i>	<i>Pop8</i>	<i>Pop18</i>
<i>Pop1</i>	-	-	-	0.128	0.085	0.096	0.098	0.092
<i>Pop2</i>	0.166	-	-	0.102	0.153	0.138	0.173	0.139
<i>Pop3</i>	0.251	0.179	-	0.193	0.251	0.273	0.203	0.220
<i>Pop4</i>	0.123	0.169	0.213	0.136	0.081	0.111	0.159	0.088

Таблица 4.6 Попарные значения степени дифференциации по *PhiPT* и значения дистанций Нея между популяциями.

	<i>PhiPT</i>					Дистанции Нея				
	<i>Pop13</i>	<i>Pop14</i>	<i>Pop15</i>	<i>Pop16</i>	<i>Pop17</i>	<i>Pop13</i>	<i>Pop14</i>	<i>Pop15</i>	<i>Pop16</i>	<i>Pop17</i>
<i>Pop1</i>	0.247	0.261	0.273	0.312	0.370	0.067	0.081	0.079	0.109	0.126
<i>Pop2</i>	0.243	0.256	0.369	0.391	0.373	0.111	0.110	0.144	0.177	0.180
<i>Pop3</i>	0.406	0.488	0.574	0.508	0.488	0.192	0.210	0.272	0.245	0.228
<i>Pop4</i>	0.191	0.203	0.364	0.244	0.341	0.074	0.063	0.095	0.090	0.117

Таблица 4.7 Значения полиморфизма (%P) и ожидаемой гетерозиготности (He) для исследуемых популяций

ПП	%P	He	ЗЛП	%P	He	ВЛП	%P	He
<i>Pop1</i>	40%	0.127	<i>Pop5</i>	38%	0.127	<i>Pop13</i>	56%	0.204
<i>Pop2</i>	42%	0.148	<i>Pop6</i>	48%	0.158	<i>Pop14</i>	46%	0.144
<i>Pop3</i>	40%	0.148	<i>Pop7</i>	64%	0.198	<i>Pop15</i>	40%	0.145
<i>Pop4</i>	40%	0.129	<i>Pop8</i>	28%	0.099	<i>Pop16</i>	56%	0.161
			<i>Pop18</i>	44%	0.134	<i>Pop17</i>	56%	0.182
Среднее	40.50%	0.138		44.40%	0.143		50.80%	0.167

Примечание: ПП – группа правобережных популяций (*Pop* 1–4), ЗЛП – группа западных левобережных популяций (*Pop* 5–8 и *Pop* 18), ВЛП – группа восточных левобережных популяций (*Pop* 13–17).

Анализ главных компонент позволил выделить четыре отдельные группы популяций: группа «А» включает популяции 9, 10 и 11; группа «В» состоит из одной популяции 12; группа «С», так же состоит только из одной

популяции 3; группа «D» включает в себя оставшиеся 13 популяций (1–2, 4–8, 13–18; рис. 4.6). Разделение на группы полностью дублирует результаты кластеризации NJ и Structure.

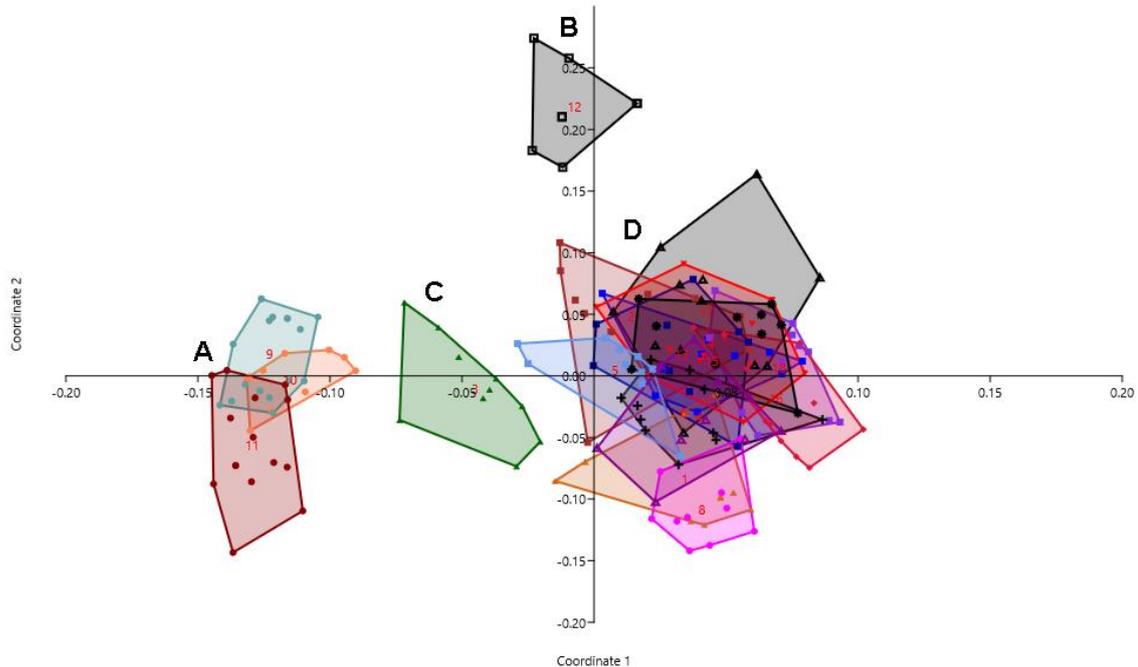


Рис. 4.6 Результат анализа методом основных координат (PCoA) с использованием дистанций Дайса; А – популяции 9, 10 и 11; В – популяция 12, группа; С – популяция 3; D – популяции 1–2, 4–8 и 13–18

Такое разделение хорошо согласуется с попарным анализом дифференциации по  $\Phi_{iPT}$  (табл. 4.8) и анализом генетических расстояний Нея (табл. 4.9) из которых видно, что группы популяций «А», «В» и «С» значительно отличаются как от большой группы «D», так и друг от друга.

Однако, не смотря на достаточно хорошую генетическую дифференциацию группы «С» ( $Pop_3$ ), попарные значения  $\Phi_{iPT}$  и дистанций Нея между ней и самой большой группой «D» сравнительно меньше чем между группами «А», «В» и «D». Более того, популяция находится на западном краю исследуемой области и обладает как относительно высокими значениями полиморфизма внутри популяции, так и относительно высокой степенью ожидаемой гетерозиготности.

Таблица 4.8 Попарные значения степени дифференциации между популяциями по *PhiPT*.

		А			В	С
		<i>Pop9</i>	<i>Pop10</i>	<i>Pop11</i>	<i>Pop12</i>	<i>Pop3</i>
А	<i>Pop9</i>	-	-	-	-	-
	<i>Pop10</i>	0.465	-	-	-	-
	<i>Pop11</i>	0.472	0.573	-	-	-
В	<i>Pop12</i>	0.765	0.790	0.784	-	-
С	<i>Pop3</i>	0.644	0.616	0.614	0.649	-
D	<i>Pop1</i>	0.701	0.684	0.698	0.606	0.559
	<i>Pop13</i>	0.650	0.627	0.657	0.485	0.406
	<i>Pop14</i>	0.711	0.705	0.722	0.552	0.488
	<i>Pop15</i>	0.740	0.735	0.740	0.585	0.574
	<i>Pop16</i>	0.732	0.733	0.734	0.591	0.508
	<i>Pop17</i>	0.684	0.675	0.688	0.542	0.488
	<i>Pop18</i>	0.768	0.768	0.773	0.623	0.535
	<i>Pop2</i>	0.697	0.646	0.712	0.589	0.466
	<i>Pop4</i>	0.751	0.726	0.736	0.637	0.502
	<i>Pop5</i>	0.706	0.702	0.712	0.628	0.511
	<i>Pop6</i>	0.702	0.695	0.713	0.581	0.576
	<i>Pop7</i>	0.702	0.679	0.705	0.539	0.546
<i>Pop8</i>	0.796	0.799	0.788	0.733	0.605	

Таблица 4.9 Попарные значения дистанций Нея между популяциями.

		А			В	С
		<i>Pop9</i>	<i>Pop10</i>	<i>Pop11</i>	<i>Pop12</i>	<i>Pop3</i>
А	<i>Pop9</i>	-	-	-	-	-
	<i>Pop10</i>	0.079	-	-	-	-
	<i>Pop11</i>	0.118	0.139	-	-	-
В	<i>Pop12</i>	0.417	0.416	0.493	-	-
С	<i>Pop3</i>	0.269	0.224	0.230	0.337	-
D	<i>Pop1</i>	0.379	0.378	0.383	0.293	0.251
	<i>Pop13</i>	0.327	0.339	0.350	0.251	0.192
	<i>Pop14</i>	0.392	0.399	0.423	0.235	0.210
	<i>Pop15</i>	0.418	0.396	0.433	0.259	0.272
	<i>Pop16</i>	0.487	0.525	0.503	0.296	0.245
	<i>Pop17</i>	0.380	0.392	0.404	0.296	0.228
	<i>Pop18</i>	0.468	0.479	0.494	0.297	0.220
	<i>Pop2</i>	0.350	0.264	0.387	0.296	0.179
	<i>Pop4</i>	0.430	0.383	0.410	0.288	0.213
	<i>Pop5</i>	0.326	0.322	0.332	0.290	0.193
	<i>Pop6</i>	0.347	0.363	0.375	0.290	0.251
	<i>Pop7</i>	0.395	0.390	0.411	0.259	0.273
<i>Pop8</i>	0.413	0.371	0.402	0.357	0.203	

Другая крайность – восточная популяция группы В (*Pop12*), которая имеет высокие значения генетической дифференциации (табл. 4.8 и 4.9) по

сравнению с другими группами, однако обладает низким значением полиморфизма и степенью ожидаемой гетерозиготности внутри популяции.

Как уже упоминалось ранее, *T. suaveolens* находится в Саратовской области вблизи северной границы своего ареала. Поэтому изначально было логично предполагать, что генетическая изменчивость в исследованных популяциях может оказаться низкой (Вавилов, 1926; Dobzhansky, 1951; Carson, 1958; Майр, 1968; Lesica, Allendorf, 1995; Eckert et al., 2008; Корень и др., 2012). Это, однако, оказалось не вполне так. Хотя общее число полученных ISSR-ампликонов на один праймер действительно невелико, выявились существенные различия по числу полиморфных ампликонов между отдельными популяциями. Вариабельные популяции (отношение числа полиморфных к общему числу ампликонов  $Np/N \geq 0.64$ ) образовали на дереве NJ общий пучок малодифференцированных друг от друга кластеров и оказались практически равномерно распределенными географически по изученной территории (Кашин и др., 2016, 2023).

Низковариабельные популяции ( $Np/N \leq 0.41$ ), напротив, оказались резко дифференцированными друг от друга и ото всех остальных и неравномерно географически распространенными.

Так, популяция 3 (кластер 2/С) находится на правом берегу р. Волги в окрестностях г. Саратова, в крайней западной части исследованной территории. Популяция 12 (кластер 3/В) находится на левобережье р. Волги в крайней восточной части изученной области в окрестностях пос. Озинки. Популяции 9–11 образуют общий кластер 1/А и географически расположены на левобережье р. Волги примерно посередине между популяциями 3 и 12. Хотя изученные популяции распределены по территории Саратовской и примыкающих районов Волгоградской области практически равномерно, объяснить различия между ними изоляцией расстоянием, приводящей к ограничению потока генов между ними, не получается. Об этом свидетельствуют низкие и недостоверные значения коэффициента корреляции между матрицами попарных географических расстояний и

генетических дистанций ( $F_{ST}$ ) между популяциями (тест Мантеля). Вероятно, для интерпретации подобной популяционной структуры следует привлекать исторические причины (Кашин и др., 2016, 2023).

Можно выдвинуть две альтернативные гипотезы, объясняющие характер популяционной структуры *T. suaveolens* в этой части его ареала.

*Гипотеза № 1.* Все низковариабельные по ISSR-маркерам и наиболее дифференцированные друг от друга и от прочих популяций *T. suaveolens* локальные популяции расположены на возвышенностях, превышающих 50 м над уровнем моря. Исключение составляет лишь популяция 10, расположенная в долине р. Большой Кушум (притока р. Большой Иргиз) вблизи края такой возвышенности. Можно предположить, что эти популяции пережили «бутылочное горлышко», связанное с раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря, когда уровень моря поднимался до 50 м выше современного (Свиточ, 1991; Svitoch, 1999), и последующей Енотаевской регрессией, совпавшей с резким ухудшением климата во время последнего ледникового максимума. Впоследствии, после отступления ледника, освободившаяся от воды в ходе Енотаевской регрессии территория быстро заселилась популяциями этого вида, на что указывает практически «звездчатая» структура отношений в пределах кластера 4/D, образованного наиболее вариабельными популяциями. Вероятно, заселение это происходило все же неравномерно и во многих случаях путем дальнего заноса семян, так как современная генетическая структура не коррелирует с географическими дистанциями между популяциями (Кашин и др., 2016).

Согласно палеоботаническим данным, расселение степной растительности на значительной части территории Низкого Сыртового Заволжья действительно происходило именно после Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря (Абрамова, 1977).

Раннехвалынская трансгрессия была самой значительной из всех трансгрессий Каспийского моря. Она происходила в позднем плейстоцене по одним данным 11–20 тыс. (Свиточ, 1991; Svitoch, 1999; Dolukhanov et al.,

2009; Tudryn et al., 2013), по другим – 40–70 тыс. лет назад (Бадюкова, 2007) с максимальным подъемом уровня до отметки 50 м абс. (Yanina, 2014). В максимум трансгрессии площадь бассейна в 2,5 раза превышала площадь современной акватории моря. Эта трансгрессия охватывала значительную часть территории Низкого Сыртового Заволжья, по пойме р. Волги поднимаясь выше г. Хвалынска, а в виде широкого пролива по Кума-Манычской впадине и Нижнему Дону смыкалась с акваторией Чёрного моря (так называемый Кума-Манычский или Маныч-Керченский водосброс между Ергенинской и Ставропольской возвышенностями) (Svitoch, 1999; Dolukhanov et al., 2009; Yanina, 2014). После Енатаевской регрессии, совпавшей с резким ухудшением климата из-за последнего ледникового максимума, было ещё несколько трансгрессий Каспийского моря, но подъём его уровня существенно уступал таковому во времена Раннехвалынской трансгрессии (Кашин и др., 2016, 2023).

*Гипотеза №2.* Способность *T. suaveolens* к расселению крайне невелика. Локальные популяции генетически сильно дифференцированы друг от друга и практически не связаны современным потоком генов, о чем свидетельствуют результаты теста Мантеля. Поэтому семенное размножение тюльпанов происходит практически только в пределах отдельных локальных популяций. Единичные заносы на более дальние расстояния все же могут изредка происходить, и в таком случае генетическая структура новой популяции оказывается сильно обедненной за счет эффекта основателя. С этой точки зрения наименее вариабельные генетически популяции 3, 9–12 представляют собой самые молодые образования, недавно возникшие в результате случайного заноса семян в подходящие незанятые местообитания (Кашин и др., 2016, 2023).

Более предпочтительной является все же первая гипотеза, так как ряд фактов явно вступает в противоречие со второй. Так, низковариабельные популяции, будучи хорошо дифференцированы друг от друга, все же ближе между собой, чем с вариабельными популяциями четвертого кластера. В

особенности ярко это видно на примере популяции 12 из окрестностей пос. Озинки, которая генетически оказывается гораздо ближе к популяции 3, находящейся от нее в 275 км к западу на другом берегу р. Волги, чем к популяции 13, расположенной от нее в 8 км. Популяции 9–11 образуют один кластер и оказываются весьма близки между собой (но не с какими-либо другими популяциями), находясь на расстоянии 69–77 км друг от друга. Нам представляется, что если бы популяционная структура определялась редкими заносами единичных семян в новые местообитания, то это скорее происходило бы между близко расположенными друг к другу популяциями (Кашин и др., 2016, 2023).

Для проверки высказанных гипотез проведено исследование материала с большей территории ареала *T. suaveolens* как с использованием ISSR маркёров (см. разделы 4.1.2 – 4.1.4), так и с использованием хлоропластных и ядерных маркеров, между которыми установлены генеалогические связи (см. раздел 4.2).

#### **4.1.2 Оценка генетического разнообразия популяций *Tulipa suaveolens* в Волгоградской области**

*Tulipa suaveolens* встречается по всей Волгоградской области, более часто в её южной и юго-восточной части. Наиболее крупные локальные популяции расположены в Палласовском, Чернышковском, Калачевском, Серафимовичском, Быковском и др. р-нах, одна из самых обширных – близ озера Булухта (Попов и др., 2017). Однако высокая численность популяции далеко не всегда коррелирует с уровнем ее генетического разнообразия (Трифонова и др., 2017).

Несмотря на то, что в Волгоградской области активно проводятся исследования генетического разнообразия популяций редких и исчезающих растений с помощью молекулярно-генетических методов (Khadeeva et al., 2011; Khadeeva et al., 2012; Трифонова и др., 2017), подобного рода исследования регионального масштаба до настоящего времени не

затрагивали этот уязвимый вид, поэтому данный раздел посвящён генетическому разнообразию и популяционно-генетической структуре *T. suaveolens* в Волгоградской области по данным ISSR-маркерования.

Сбор материала проводили в десяти локальных популяциях *T. suaveolens* Волгоградской области и четырех локальных популяциях прилегающей территории Саратовской области. Всего собрано 125 образцов, представляющих 14 популяций (табл. 4.10).

Всего в результате ПЦР с десятью отобранными ранее ISSR-праймерами получено 166 полиморфных бэндов. В зависимости от используемого праймера число бэндов на гель варьировало от 10 до 24.

Таблица 4.10 Уровни внутривидового полиморфизма в исследованных локальных популяциях *T. suaveolens*

№	Место произрастания популяции	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>N<sub>p</sub></i>	<i>N/N<sub>p</sub></i>
1	Волгоградская обл., Котельниковский р-н, окр. хут. Захаров	5	73	100	0.73
2	Волгоградская обл., Светлоярский р-н, окр. ст. Тингута	5	70	91	0.77
3	Волгоградская обл., Ленинский р-н, окр. г. Ленинск	10	100	112	0.89
4	Волгоградская обл., Иловлинский р-н, окр. хут. Хмелевской	10	111	127	0.87
5	Волгоградская обл., Алексеевский р-н, окр. хут. Нестеровский	10	87	103	0.85
6	Волгоградская обл., Михайловский р-н, окр. г. Михайловка	10	101	117	0.86
7	Волгоградская обл., Быковский р-н, окр. с. Верхний Балыклей	10	90	104	0.87
8	Волгоградская обл., Палласовский р-н, берег оз. Эльтон	5	74	93	0.80
9	Волгоградская обл., Даниловский р-н, 7 км С-З с. Орехово	10	104	120	0.87
10	Волгоградская обл., Палласовский р-н, 3 км вост. с. Гончары	10	94	112	0.84
11	Саратовская обл., Балашовский р-н, окр. с. Ключи	10	88	99	0.89
12	Саратовская обл., Красноармейский р-н, с. Каменка	10	94	110	0.86
13	Саратовская обл., Александрово-Гайский р-н, окр. хут. Тюлюнев	10	103	114	0.90
14	Саратовская обл., Озинский р-н, окр. с. Непряхино	10	71	88	0.81

*Примечание.* *n* – число образцов, изученных в отдельной локальной популяции; *N* – общее число ISSR-бэндов, полученных для образцов из локальной популяции; *N<sub>p</sub>* – число полиморфных ISSR-бэндов; *N<sub>p</sub>/N* – доля полиморфных ISSR-бэндов.

Доля полиморфных бэндов в большинстве изученных популяций составила более 80%, за исключением популяций 1 Котельниковского р-на и 2 Светлоярского р-на Волгоградской области (табл. 4.10). Самой полиморфной (90%) оказалась популяция 13 Александрово-Гайского р-на

Саратовской области. Итоговая матрица включала 166 бэндов и 125 образцов.

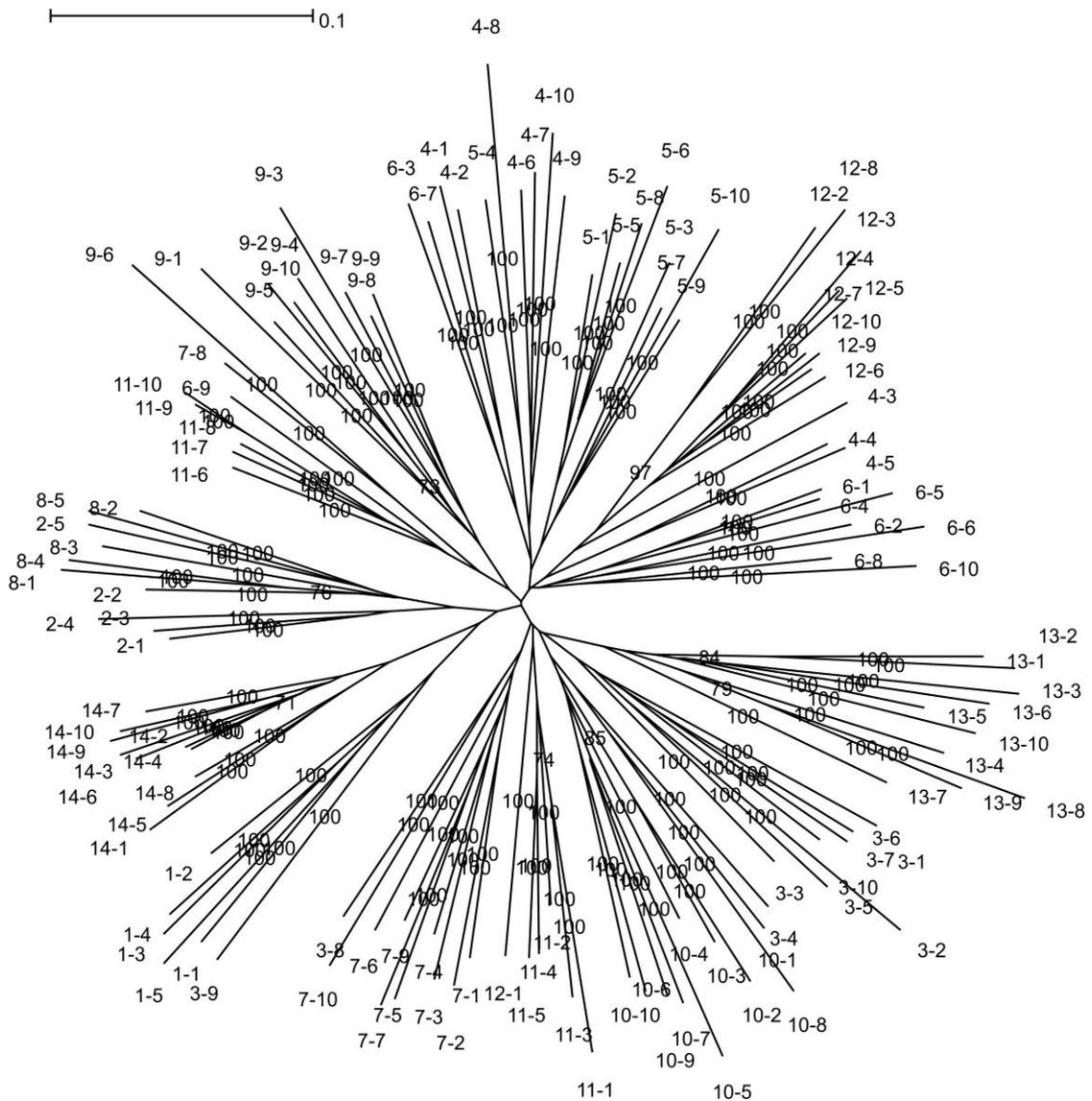


Рис. 4.7 Дендрограмма, построенная методом Neighbour Joining для 125 образцов *T. suaveolens*. Показана бутстреп поддержка более 70% (бутстреп = 100 итераций)

Результаты анализа этой матрицы в программе PAST методом UPGMA показали полное единообразие изученных образцов без достоверного обособления какой-либо группы (не представлено). Неукорененное дерево, построенное методом NJ (рис. 4.7), имеет звездчатое строение и полностью конгруэнтно UPGMA-дендрограмме (Крицкая, Кашин, 2019).

Анализ в программе Structure с использованием приложения Structure Harvester позволил разделить исследуемую выборку на две генетические группы. Первую группу составили образцы популяций Волгоградской области (1–10) и популяция 13 Саратовской области, вторую – с большей долей вероятности образцы из популяций 11, 12 и 14 Саратовской области (рис. 4.8) (Крицкая, Кашин, 2019).

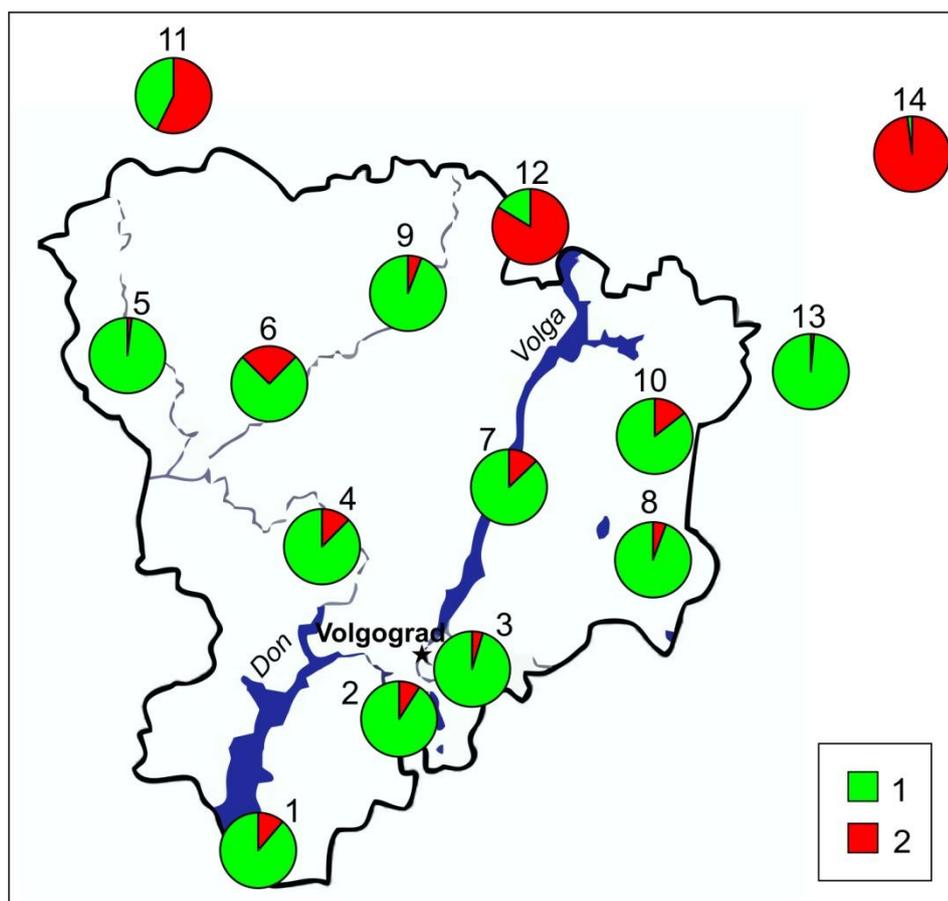


Рис. 4.8 Распространение генетических групп (1 и 2), выявленных в результате байесовского анализа на территории Волгоградской области

Похожие результаты были получены в программе NewHybrids. Во всех десяти повторностях программа выделяла образцы популяций 11, 12 и 14 Саратовской области, а также один образец популяции 6 Волгоградской области в группу «Pure\_0» – «чистый родитель» (рис. 4.9). Образцы остальных популяций являлись генетически смешанными и определялись программой как гибриды F1, F2 и бэкроссы к выявленной родительской

форме. При этом второй «чистый родитель» («Pure\_1») в исследуемой выборке обнаружен не был (Крицкая, Кашин, 2019).

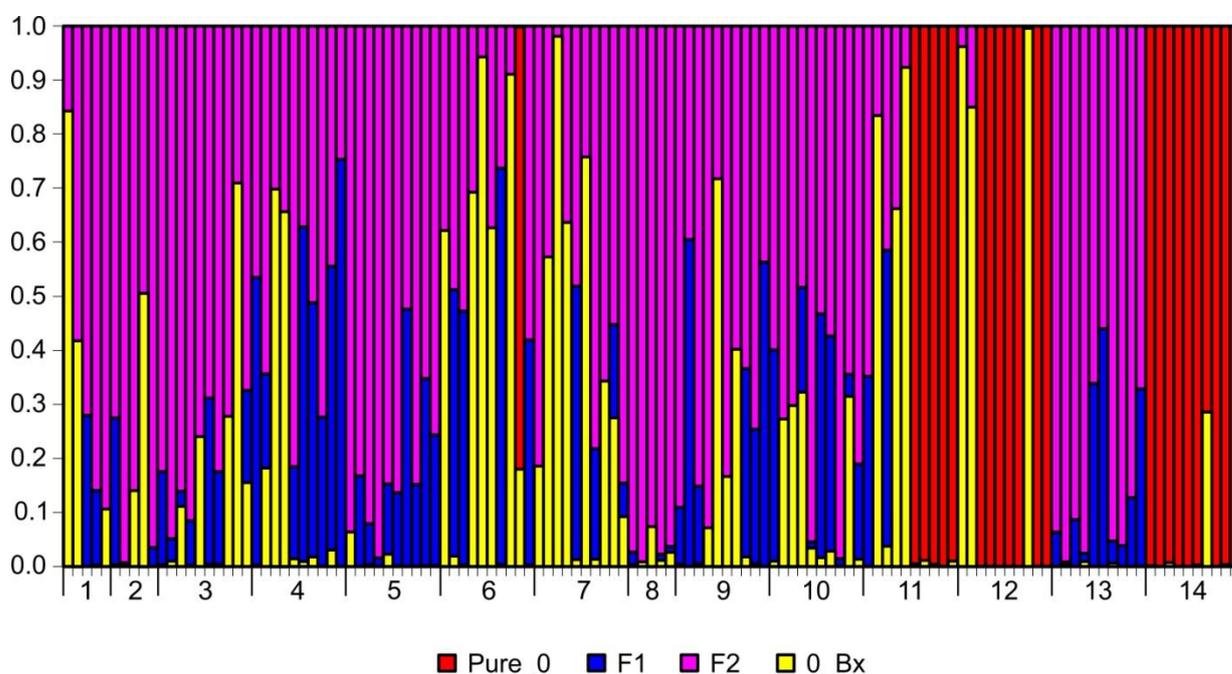


Рис. 4.9 Вероятность отнесения 125 исследованных образцов *T. suaveolens* к одной из групп по составу ISSR бэндов в программе NewHybrids: Pure\_0 – первая родительская форма; F1 – гибриды первого поколения; F2 – гибриды второго поколения; 0\_Vx – бэкрессы к первой родительской форме. По горизонтальной оси – номера популяций, по вертикальной – вероятная доля групп

По результатам AMOVA доля изменчивости, которая приходится на межпопуляционные различия, составляет всего 25,7%. Большая часть изменчивости (74,3%) приходится на внутривнутрипопуляционный полиморфизм (табл. 4.11). Общая подразделенность популяций ( $F_{ST}$ ) составила 0,257, общий поток генов ( $Nm$ ) между популяциями – 0,723. В целом, по доле полиморфных бэндов исследованные популяции являются высоко-полиморфными. Уровень генетического разнообразия внутри популяций, произрастающих в пределах Волгоградской области, имеет сходные значения. Величина генетической подразделенности ( $F_{ST} = 0,257$ ) между популяциями совпадает со значениями, полученными для изученных ранее популяций *T. suaveolens* Саратовской области (см. раздел 4.1).

Согласно результатам байесовского анализа и кластеризации двумя различными методами все исследованные особи *T. suaveolens* Волгоградской области образуют одну большую генетическую группу, в которой ни одна из потенциальных подгрупп не может быть ассоциирована с тем или иным районом сбора образцов. По-видимому, исследованные субпопуляции представляют собой остатки единой популяции, которая была географически раздроблена вследствие хозяйственной деятельности человека (Крицкая, Кашин, 2019).

Таблица 4.11 Результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) популяций *T. suaveolens*

Изменчивость	Компонент дисперсии				
	Степень свободы	Сумма квадратов	Доля дисперсии, %	Индекс фиксации	<i>p</i>
Между популяциями	13	1001.568	25.67	$F_{ST} = 0.257$	< 0.001
Внутри популяций	111	2100.800	74.33	–	–

*Примечание:* количество пермутаций матрицы = 1000.

Результаты, полученные в программе NewHybrids, указывают на гибридную природу большей части особей. При этом программой были выявлены особи, отнесенные к группе «чистый родитель» (Pure\_0) именно в трех популяциях Саратовской области, тогда как все особи популяции Волгоградской области, за исключением одного образца из Михайловского р-на (№ 6), попадали в группы «гибриды» (F1, F2) и «бэкрессы» (0\_Vx) к нему при неопределённости второго «чистого родителя». В нашем последующем исследовании (см. раздел 4.3), охватывающем Крым и, частично, Краснодарский край, Калмыкию и одну популяцию Волгоградской области (№ 1), особи последней так же определялись программой NewHybrids как гибриды и бэкрессы ко «второму родителю» (1\_Vx). При этом в категорию «первого родителя» (Pure\_0) попадали образцы со стороны Калмыкии, а «второй родитель» (Pure\_1) в большинстве повторностей также не был найден. Из этого следует, что одной из наиболее вероятных прапопуляций для гибридных особей Волгоградской области являются

тюльпаны, произрастающие в Калмыкии и в Саратовской области, при том, что вторая прапопуляция для них по результатам исследований не была выявлена. Однако высказанное предположение носит лишь предварительный характер, поскольку для более обоснованных выводов необходимо расширение границ и методов исследования (Крицкая, Кашин, 2019).

Таким образом, ISSR-анализ показал, что в пределах административных границ Волгоградской области популяции *T. suaveolens* слабо отличаются друг от друга генетически. Учитывая то, что растения вида охраняются на территории всех природных парков области, а также ряда «малых» ООПТ, введенные меры охраны следует считать достаточными для его сохранения. Генезис этих популяций остается не до конца ясным и требует дальнейшего изучения с привлечением метода секвенирования пластидной ДНК.

#### 4.1.3 Генетическое разнообразие *Tulipa suaveolens* в Крыму

Особый интерес представляют популяции *T. suaveolens*, произрастающие в Крыму и на прилегающих территориях. Е. В. Вульф (1930) отмечал необычайно высокую вариабельность по форме и окраске цветка у растений вида на Керченском полуострове и в окрестностях г. Новороссийска по сравнению с другими частями ареала. Именно в этих местах, по указанию автора, встречаются особи с махровыми цветками (рис. 4.10) (Kritskaya, Kashin, 2021).

Достаточно обособленными являются популяции *T. suaveolens*, произрастающие на горных склонах южного побережья Крыма (окрестности Балаклавы и Ялты). В течение более 40 лет они выделялись в отдельный вид – *T. monticola* Wulff. Основными критериями для выделения в отдельный вид были особенности экологии, меньшие размеры особей по сравнению с другими популяциями *T. suaveolens* и полное отсутствие опушения (Вульф, 1930).

В представленном разделе мы провели оценку внутри- и межпопуляционного полиморфизма с помощью ISSR-маркирования *T. suaveolens* в Крыму и на прилегающих территориях и выявили ключевые географические тренды в его распределении по указанной территории.



Рис. 4.10 Особь *T. suaveolens* с махровым цветком. Берег оз. Узунлар, Крым. 15.04.2017 г. (Фото Т. А. Крицкой)

Таблица 4.12 Перечень образцов *T. suaveolens*, использованных в исследовании

№	Место сбора	<i>n</i>	<i>N</i>	<i>N<sub>p</sub></i>	<i>N/N<sub>p</sub></i>
1	Крым, Ялта, вершина Ставри-Кая	10	113	106	0.94
2	Крым, Коктебель, Тихая бухта	10	103	98	0.95
3	Крым, Керченский п-ов, берег оз. Узунлар	10	107	96	0.90
4	Крым, Керченский п-ов, природный парк Караларский	10	100	92	0.92
5	Краснодарский край, Новороссийск, хребет Маркотх	10	86	73	0.85
6	Ростовская обл., хут. Хуторской, степь	10	101	95	0.94
7	Ростовская обл., с. Ремонтное, залежь	5	81	67	0.83
8	Волгоградская обл., Котельниковский р-н, хут. Веселый	5	93	77	0.83
9	Калмыкия, с. Приютное, оз. Маныч-Гудило	10	93	79	0.85

*Примечание.* *n* – число образцов, изученных в отдельной локальной популяции; *N* – общее число ISSR-маркеров, полученных для образцов из локальной популяции; *N<sub>p</sub>* – число полиморфных ISSR-маркеров; *N<sub>p</sub>/N* – доля полиморфных ISSR маркеров.

Сбор материала проводили в локальных популяциях *T. suaveolens* в Крыму, Краснодарском крае, Ростовской и Волгоградской областях и в Калмыкии. Всего собрано 80 образцов, представляющих 9 популяций (табл. 4.12).

Всего в результате ПЦР с десятью ISSR-праймерами получено 153 полиморфных бэнда. В зависимости от используемого праймера число бэндов составляло от 4 до 31, их длина варьировала в пределах от 300 до 3000 пн. Доля полиморфных бэндов в отдельных локальных популяциях варьировала от 0.83 в популяциях 7 и 8 до 0.95 в популяции 2. Итоговая матрица включала 153 маркера и 80 образцов (Kritskaya, Kashin, 2021).

Результаты анализа этой матрицы в программе PAST методом главных координат показывают, что только образцы из Калмыкии (популяция 9) и с хребта Маркотх (популяция 5) образуют самостоятельные облака, тогда как остальные образцы перемешаны между собой (рис. 4.11).

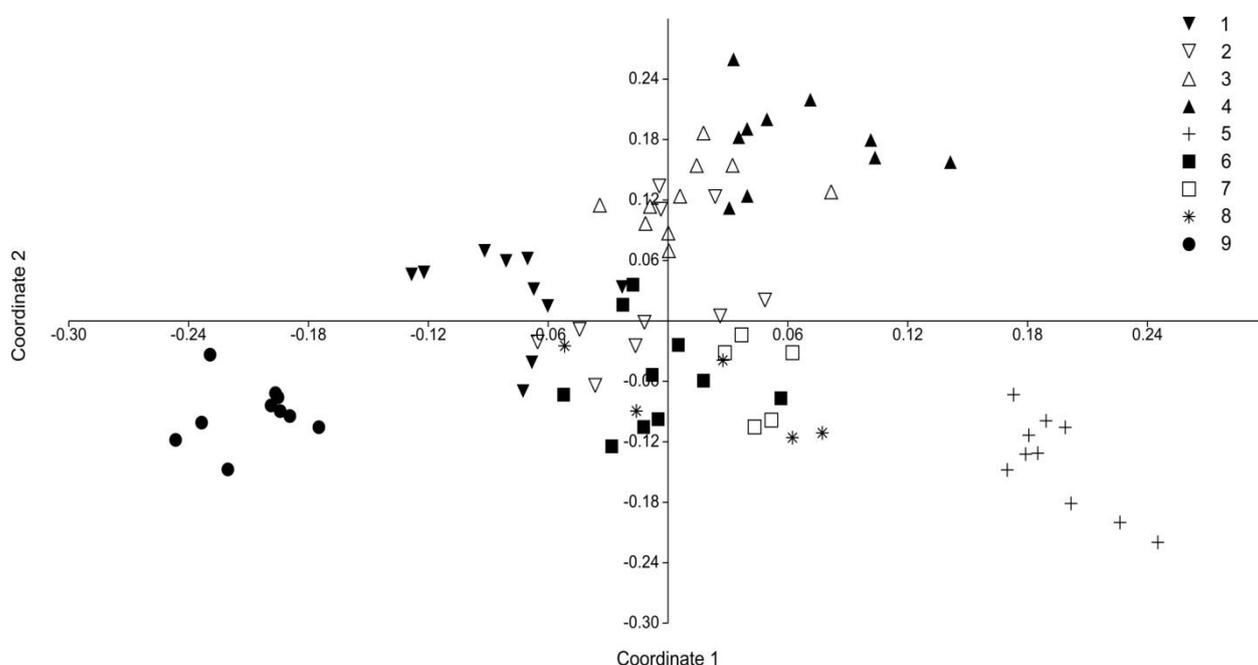


Рис. 4.11 Результат анализа образцов из крымских популяций методом главных координат по 153 ISSR-маркерам

Неукорененное дерево, построенное методом NJ, имеет звездчатое строение без четкого обособления какой-либо отдельной популяции (рис. 4.12). Достоверную поддержку (индекс бутстрепа 81.2%) получила лишь ветвь с образцами из Калмыкии (популяция 9) (Kritskaya, Kashin, 2021).

Анализ в программе Structure с использованием приложения Structure Harvester позволил разделить исследуемую выборку на четыре группы, соответствующие четырем генетическим популяциям (рис. 4.13). Апостериорные вероятности отнесения отдельных образцов выборки к

каждой из четырех генетических популяций показаны на рисунке (рис. 4.14). На этом же рисунке представлен усредненный генетический состав исследованных локальных популяций в виде круговых диаграмм, нанесенных на карту (Kritskaya, Kashin, 2021).

Первую группу с долей более 0.95 составили образцы популяций Керченского полуострова (популяции 3 и 4), вторую – образцы из Калмыкии (популяция 9), третью – образцы из окр. Ялты и Ростовской области (популяции 1 и 6), четвертую – образцы с горы Маркотх (популяция 5). Популяции 2, 7 и 8 являются смешанными (Kritskaya, Kashin, 2021).

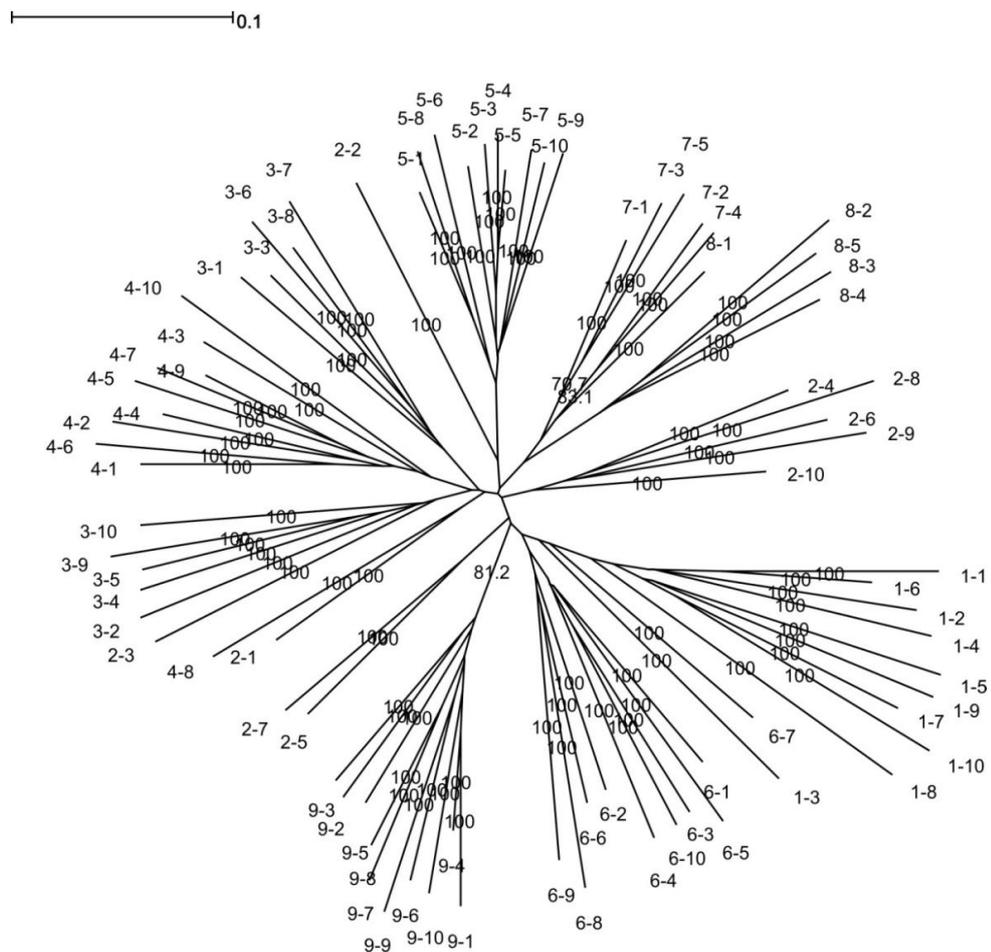


Рис. 4.12 Дендрограмма, построенная с использованием метода Neighbour–Joining.

Показана бутстреп поддержка выше 70% (бутстреп = 1000 итераций)

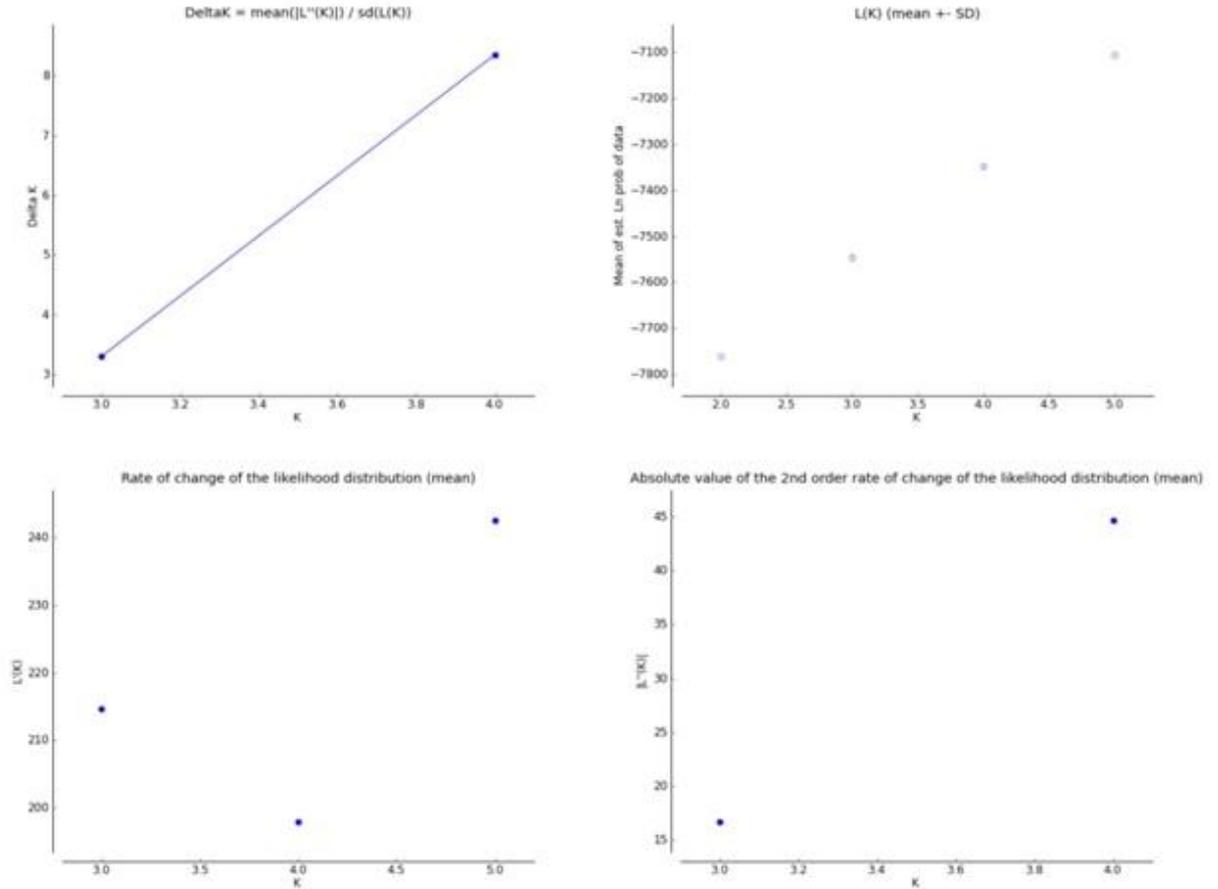


Рис. 4.13 Графическое представление средней вероятности  $L(K)$  и значений дисперсии  $K$ , сгенерированных STRUCTURE, в наборе данных, содержащем 80 образцов по 153 полиморфному ISSR бэнду. **a** – Значения дельта  $K$ ; **b** и **c** – Графики для определения количества групп  $K$ , которые лучше всего соответствуют данным; **d** – График средней вероятности  $L(K)$  и дисперсии для каждого значения  $K$

По результатам AMOVA доля изменчивости, которая приходится на межпопуляционные различия, составляет всего 25.6%. Большая часть изменчивости (74.4%) приходится на внутривидовой полиморфизм (табл. 4.13). Самая высокая внутривидовая дисперсия характерна для Крымских популяций 1, 2 и 3 – 44, 41 и 39% соответственно, самая низкая – у популяции 5 горы Маркотх – 29%. Общая подразделенность популяций ( $F_{ST}$ ) составила 0.255, общий поток генов ( $Nm$ ) между популяциями – 0.730.

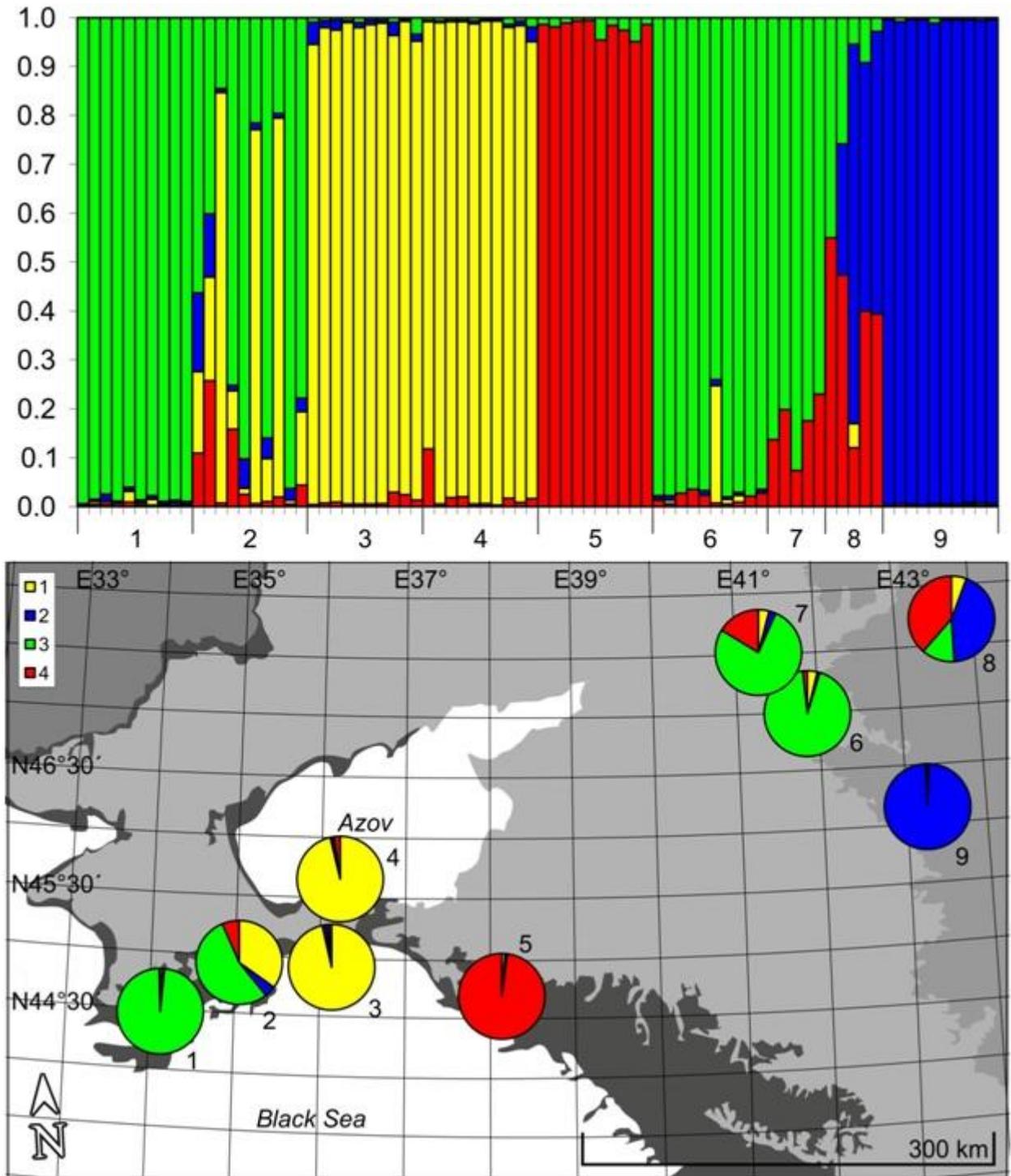


Рис. 4.14 Результаты байесовского анализа в программе STRUCTURE. Столбчатая диаграмма: вероятность отнесения 80 исследованных образцов *T. suaveolens* к одной из групп по составу ISSR маркеров для  $K = 4$  (по горизонтальной оси – номера популяций, по вертикальной – апостериорная вероятность). Географическая карта: соотношение образцов, относящихся к четырем генетическим группам, в отдельных локальных популяциях. 1–4 – генетические группы

Таблица 4.13 Результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) популяций *T. suaveolens* на основе 153 ISSR маркеров.

Изменчивость	Степень свободы	Сумма квадратов	Доля дисперсии, %
Между популяциями	8	602.862	25.58
Внутри популяций	71	1326.200	74.42

Примечание:  $p < 0.001$ , количество пермутаций матрицы 1000.

Тест Мантеля не выявил достоверной корреляции между попарными значениями  $F_{ST}$  и географическим расстоянием между изученными популяциями.

Анализ ISSR-маркеров позволил выявить высокий уровень полиморфизма в популяциях *T. suaveolens* Крыма и прилегающих территорий России. По числу полиморфных ISSR-фрагментов они значительно превосходят изученные ранее популяции вида в регионах Нижнего Поволжья (см. разделы 4.1 и 4.2).

Уровень генетической подразделенности популяций близок к значениям, полученным для других представителей Liliaceae (Qiao et al., 2010; Zhang et al., 2010), и средним значениям, приводимым для перекрестноопыляемых ( $F_{ST} = 0.28$ ) и долгоживущих травянистых растений ( $F_{ST} = 0.25$ ) (Nybom, Bartish, 2000). Между изученными популяциями существует поток генов 0.73 особи на поколение, что согласуется с данными для других видов *Tulipa* (Кутлунина и др., 2013).

Отсутствие какой-либо обособленности горной популяции 1 из окр. г. Ялта подтверждает её принадлежность виду *T. suaveolens*. Факт объединения этой популяции с популяций 6 и 7 из Ростовской области по данным Structure указывает в пользу гипотезы Е. В. Вульфа (1930), согласно которой *T. suaveolens* проник в Крым с севера, через Перекопский перешеек. Однако по результатам исследования нельзя исключить и то, что расселение вида могло происходить в обратном направлении.

Картину генетического полиморфизма вида в Крыму усложняет и то, что в качестве самостоятельной генетической группы в этой части его ареала выделяются образцы из популяций Керченского полуострова (популяции 3 и

4). При этом обнаружена смешанная популяция 2 (окр. г. Коктебель), территориально произрастающая между горной популяцией 1 из окрестностей Ялты и керченскими популяциями. Она представлена образцами, содержащими в значительной мере обе эти генетические группы. Вероятно, наряду с очагом произрастания *T. suaveolens* в западной части Крыма, в восточной его части имел место самостоятельный и, может быть, более древний очаг произрастания популяций этого вида, если допускать, что одним из путей проникновения вида в Крым был путь с севера через Перекопский перешеек (Kritskaya, Kashin, 2021).

Генетическая группа, обнаруженная по результатам ISSR-анализа у образцов из популяции Калмыкии, не участвовала в формировании структуры генетического полиморфизма крымских популяций вида.

С большей вероятностью в этом могла принимать участие генетическая группа, обнаруженная у образцов из популяции с горы Маркотх (Краснодарский край), но, скорее, лишь обеспечивая незначительный поток генов (Kritskaya, Kashin, 2021).

#### 4.1.4 ISSR-анализ популяций *Tulipa suaveolens* европейской части ареала

Как ранее указывалось, в пределах территории Нижнего и Среднего Поволжья, выявленные генетические группы имели достаточно четкий географический паттерн (см. раздел 4.1), совпадающий с границами Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря. На основании полученных ранее результатов мы выдвинули рабочую гипотезу о том, что генезис и расселение *T. suaveolens* связаны с событиями, происходящими во времена Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря и более позднее время. Для проверки этой гипотезы мы значительно расширили выборку популяций, прежде всего за счёт расположенных восточнее и юго-западнее исследованной ранее. Выбор локальных популяций проводился на основании полученных ранее региональных данных, чтобы исключить генетически дублирующие друг друга точки.

Сбор материала проводили в 2013–2018 гг. в 22 локальных популяциях *T. suaveolens* (табл. 4.14). Из каждой популяции отбирали по десять растений за исключением точки 22, в которой было найдено всего шесть особей.

Всего в результате ПЦР с десятью ISSR-праймерами получено 250 полиморфных бэндов. Длина бэндов варьировала в диапазоне от 300 до 3000 пн. Количество бэндов на праймер варьировало от минимум 14 (UBC851) до максимум 34 (UBC811), со средним числом 25 бэндов на праймер. Все праймеры обладали высокой дискриминационной способностью, о чем свидетельствуют их значения *PIC*. Самый высокий *PIC* был получен с UBC841 (0.37), а самый низкий (0.18) – с UBC816, со средним значением 0.27. Другие параметры, такие как *MI*, *RP*, *MRP* и *H'*, также были записаны для всех праймеров (табл. 4.15). Среднее значение *RP* 15.3 (максимум 22.6 для UBC845; минимум 4.44 для UBC816), *MRP* 0.62 (максимум 0.83 для UBC851; минимум 0.30 для UBC816), *MI* 7.7 (максимум 11.3 для UBC845; минимум 3.1 для UBC816) и *H'* 0.415 (максимум 0.492 для UBC851; минимум 0.294 для UBC816).

Таблица 4.14 Перечень образцов *T. suaveolens*, использованных в исследовании

№	Местоположение	Координаты		Высота н.у.м., м	<i>n</i>	<i>NP</i>	%P	<i>N<sub>a</sub></i>	<i>N<sub>e</sub></i>	<i>h</i>	<i>I</i>
		широта	долгота								
1	Тихая бухта, Коктебель, Крым	44.97333	35.31556	52	10	128	51.00	1.510	1.297	0.174	0.262
2	Караларская степь, Керченский п-ов, Крым	45.45028	36.18528	46	10	110	43.82	1.438	1.266	0.154	0.230
3	Гора Маркотх, Краснодарский край	44.72611	37.86667	472	10	82	32.67	1.326	1.204	0.117	0.173
4	Кабардинка, Краснодарский край	44.68267	37.91261	218	10	129	51.39	1.513	1.319	0.185	0.276
5	Новый Гельбах, Республика Дагестан	43.14903	46.92839	286	10	116	46.22	1.462	1.259	0.152	0.230
6	Персиановский, Октябрьский р-н, Ростовская обл.	47.58227	40.07978	49	10	121	48.21	1.482	1.292	0.169	0.252
7	Маныч, Орловский р-н, Ростовская обл.	46.42897	42.72749	18	10	132	52.59	1.525	1.329	0.189	0.282
8	Ремонтное, Ремонтненский р-н, Ростовская обл.	46.80916	43.15451	145	10	119	47.41	1.474	1.292	0.168	0.250
9	Приютное, Приютненский р-н, Республика Калмыкия	46.14329	43.30573	14	10	119	47.41	1.474	1.272	0.159	0.240
10	Хулхута, Яшкульский р-н, Республика Калмыкия	47.29410	46.59533	- 6	10	126	50.20	1.502	1.290	0.169	0.254
11	Цаган-Аман, Юстинский р-н, Республика Калмыкия	47.52493	46.62867	- 9	10	151	60.16	1.601	1.283	0.176	0.275
12	Подножье горы Большое Богдо (149.6 м н.у.м), Ахтубинский р-н, Астраханская обл.	48.15412	46.79805	19	10	128	51.00	1.510	1.312	0.180	0.269
13	Нестеровский, Алексеевский р-н, Волгоградская обл.	50.18238	42.02164	74	10	110	43.82	1.438	1.245	0.146	0.220
14	Михайловка, Михайловский р-н, Волгоградская обл.	50.13443	43.32866	105	10	133	52.99	1.529	1.306	0.182	0.274
15	Гончары, Палласовский р-н, Волгоградская обл.	49.76391	46.59170	26	10	132	52.59	1.525	1.295	0.174	0.263
16	Каменка, Красноармейский р-н, Саратовская обл.	50.68414	45.21844	255	10	119	47.41	1.474	1.252	0.150	0.228
17	Долина, Фёдоровский р-н, Саратовская обл.	50.99456	47.50141	70	10	123	49.00	1.490	1.292	0.169	0.253
18	Цыганский дол, Хвалынский р-н, Саратовская обл.	52.54050	48.10072	99	10	112	44.62	1.446	1.271	0.156	0.233
19	Абрамовка, Переволоцкий р-н, Оренбургский р-н	52.33744	54.24413	206	10	88	35.06	1.350	1.229	0.130	0.192
20	Уральск, Западно-Казахстанская обл., Казахстан	51.11488	50.55714	111	10	121	48.20	1.482	1.291	0.168	0.251
21	Долинное, Западно-Казахстанская обл., Казахстан	51.26543	52.18129	89	10	129	51.39	1.513	1.311	0.181	0.270
22	Аралсор, Западно-Казахстанская обл., Казахстан	48.85923	52.59322	2	6	108	43.03	1.446	1.283	0.163	0.242

Примечание: *n* – число образцов, изученных в отдельной локальной популяции; *NP* – общее число ISSR-бэндов, полученных для образцов из локальной популяции; %P – доля полиморфных ISSR-бэндов; *N<sub>e</sub>* – среднее эффективное число аллелей, *h* – генетическое разнообразие Нея; *I* – индекс разнообразия Шеннона.

Таблица 4.15 Последовательности ISSR-праймеров, количество бэндов и их информативность в описании полиморфизма *Tulipa suaveolens*

Название праймера	Последовательность	<i>PB</i>	<i>PIC</i>	<i>RP</i>	<i>MRP</i>	<i>MI</i>	<i>H'</i>
UBC810	(GA) <sub>8</sub> T	25	0.26	14.4	0.57	7.4	0.404
UBC811	(GA) <sub>8</sub> C	34	0.21	16.2	0.48	8.5	0.350
UBC816	(CA) <sub>8</sub> T	15	0.18	4.44	0.30	3.1	0.294
UBC824	(TC) <sub>8</sub> G	29	0.24	15.8	0.55	7.9	0.368
UBC827	(AC) <sub>8</sub> G	30	0.27	18.6	0.62	9.4	0.409
UBC836	(AG) <sub>8</sub> YT	30	0.27	18.7	0.63	9.5	0.417
UBC841	(GA) <sub>8</sub> YT	17	0.37	13.6	0.80	7.3	0.545
UBC843	(CT) <sub>8</sub> RA	24	0.26	16.5	0.69	7.2	0.399
UBC845	(CT) <sub>8</sub> RG	32	0.30	22.9	0.72	11.3	0.468
UBC851	(GT) <sub>8</sub> YG	14	0.33	11.6	0.83	5.4	0.492
<b>Среднее</b>		<b>25</b>	<b>0.27</b>	<b>15.3</b>	<b>0.62</b>	<b>7.7</b>	<b>0.415</b>

Примечание: *PB* – количество полиморфных бэндов, *PIC* – содержание полиморфной информации, *RP* – разрешающая способность геля, *MRP* – средняя разрешающая способность, *MI* – маркерный индекс, *H'* – индекс Шеннона.

Среднее количество наблюдаемых аллелей (*Na*) варьировало от 1.326 (хребет Маркотх) до 1.601 (Цаган-Аман). Относительно более высокие уровни аллельного разнообразия (*Ne*) отмечены в популяциях в окр. с. Кабардинка (№ 4), с. Маныч (№ 7), горы Большое Богдо (№ 12), с. Михайловка (№ 14) и Долинное (№ 21) (см. табл. 4.14). Процентное содержание полиморфных бэндов в популяциях составляло от 32.67% (хребет Маркотх) до 60.16 (гора Большое Богдо), в среднем 47.7%.

По результатам AMOVA (табл. 4.16) доля изменчивости, которая приходится на межпопуляционные различия, составляет всего 36.5%. Большая часть изменчивости (63.5%) приходится на внутривидовой полиморфизм. Индекс фиксации (*F<sub>ST</sub>*) составил 0.365 ( $p < 0.0001$ ).

Таблица 4.16 Результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) популяций *T. suaveolens*

Изменчивость	Компоненты дисперсии				
	Степень свободы	Сумма квадратов	Доля дисперсии, %	Индекс фиксации	<i>p</i>
Между популяциями	21	3415.78	36.54	$F_{ST} = 0.365$	$< 0.001$
Внутри популяций	194	4743.87	63.46	–	–

Примечание: количество пермутаций матрицы = 1000.

Значения генетической дифференциации  $H_t$ ,  $H_s$  и  $G_{st}$  были оценены как 0.264, 0.164 и 0.378 соответственно. Средний поток генов ( $Nm$ ) составил 0.822 (Kritskaya et al., 2021; Кашин и др., 2023).

Неукорененное дерево, построенное методом Neighbour Net, имеет звездчатое строение без четкого обособления каких-либо групп популяций (рис. 4.15). Аналогичный результат получен в результате анализа PCoA (рис. 4.16).

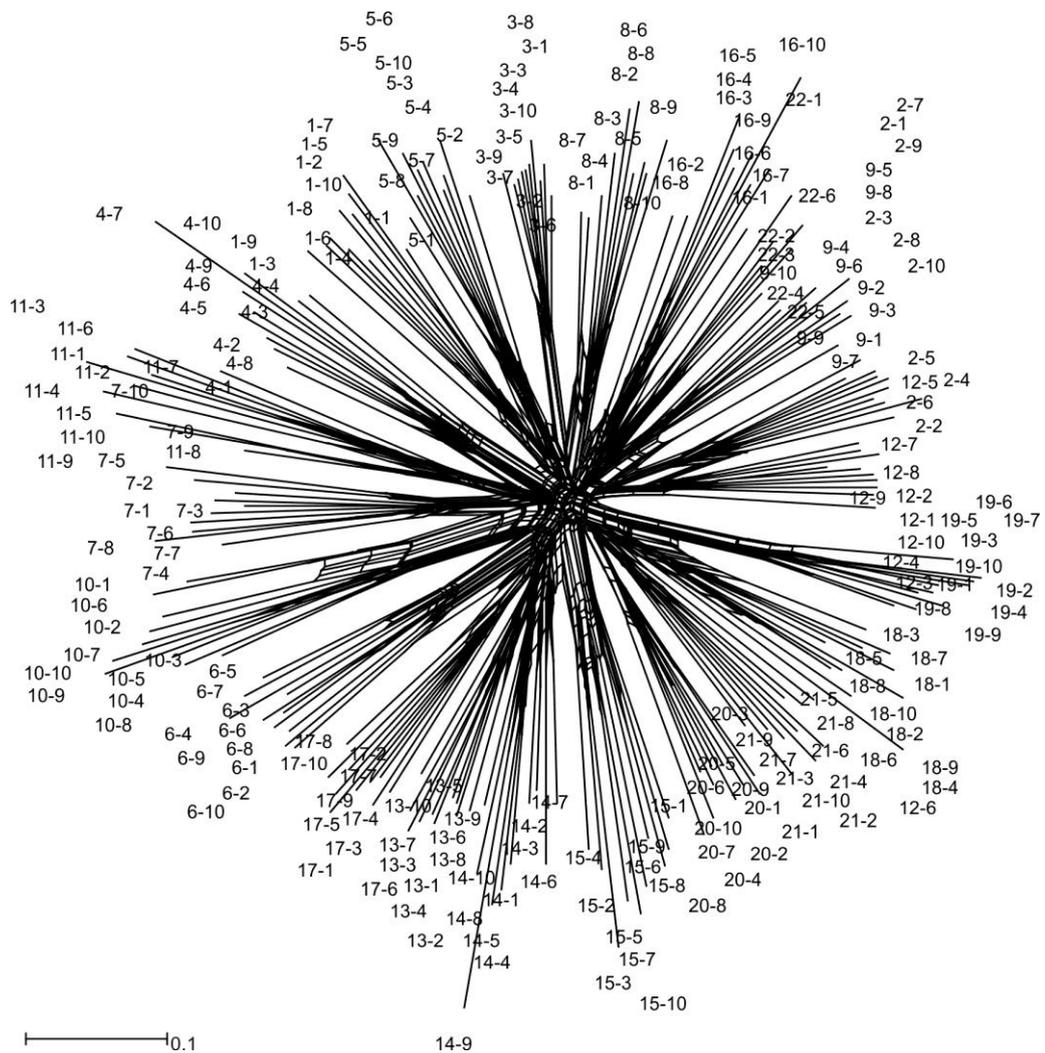


Рис. 4.15 Дендрограмма, построенная методом Neighbour Net для 216 образцов *T. suaveolens*

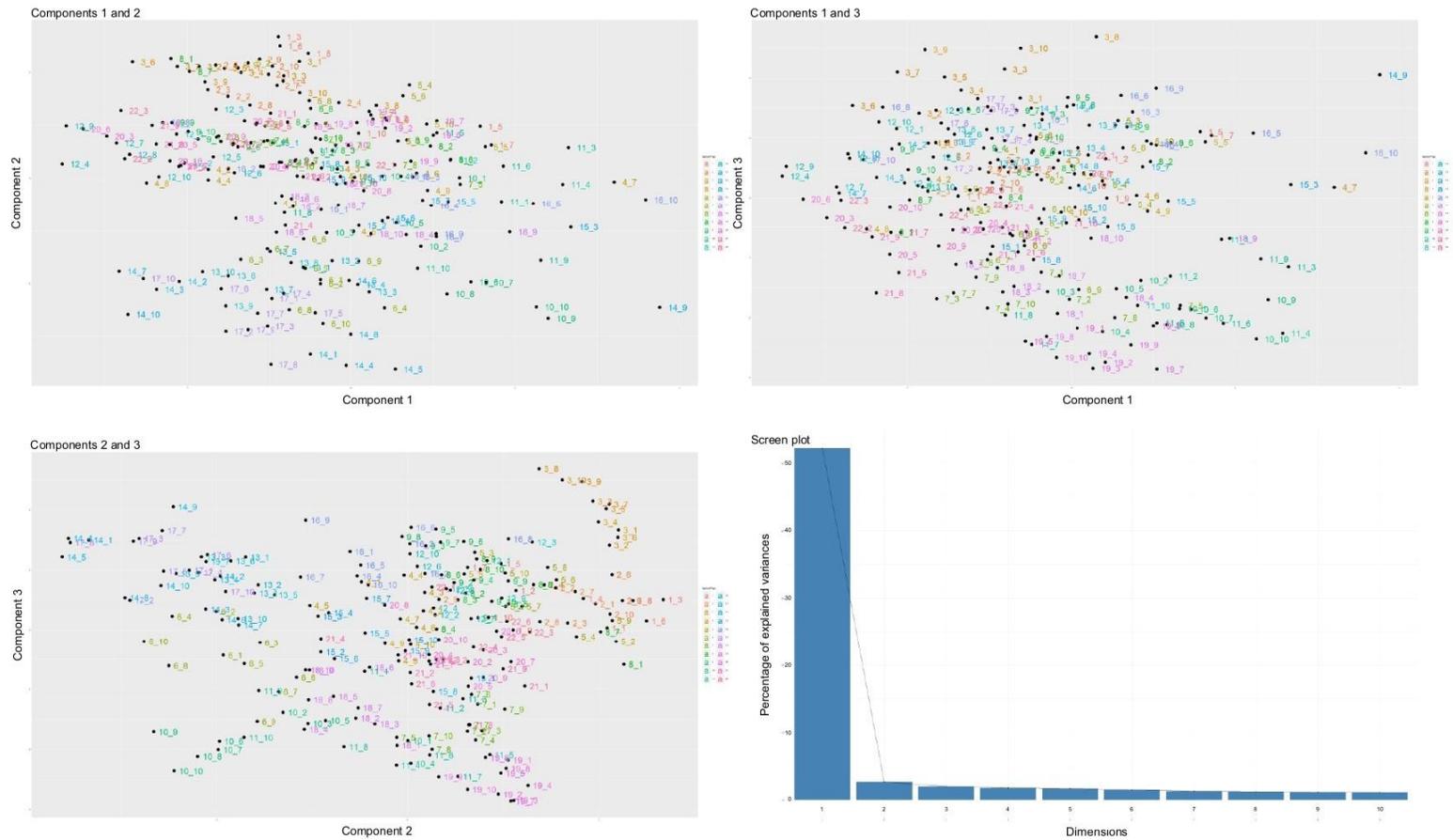


Рис. 4.16 Диаграмма рассеяния, построенная в результате анализа методом главных компонент 216 образцов *T. suaveolens* по 250 полиморфным ISSR бэндам

Согласно результатам STRUCTURE HARVESTER (рис. 4.17) были идентифицированы две оптимальные группы или кластера ( $K$ ), и большинство особей были четко отнесены к этим конкретным группам.

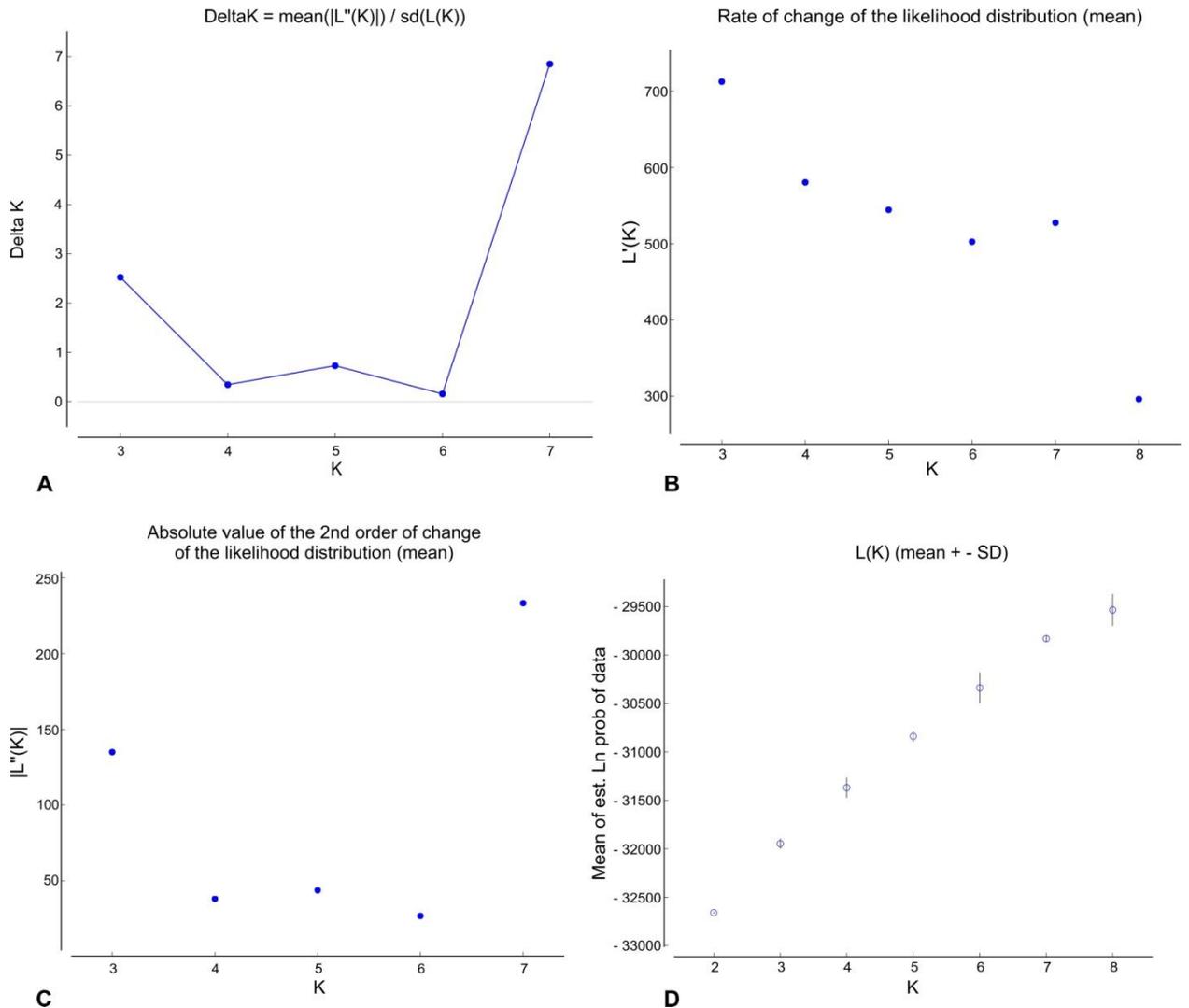
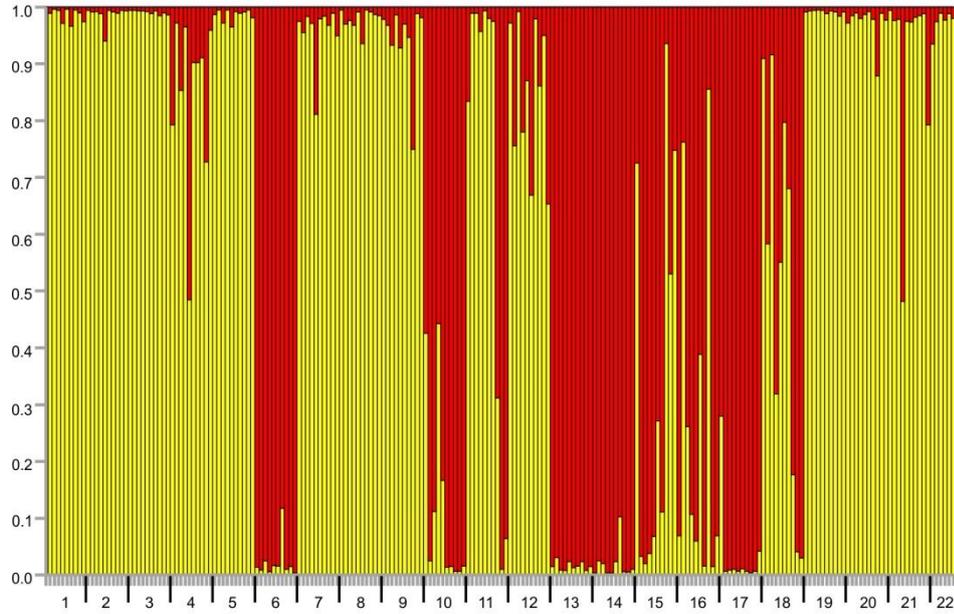


Рис. 4.17 Графическое представление средней вероятности  $L(K)$  и значений дисперсии  $K$ , сгенерированных STRUCTURE, в наборе данных, содержащем 216 образцов по 251 полиморфному ISSR бэнду. **a** – Значения дельта  $K$ ; **b** и **c** – Графики для определения количества групп  $K$ , которые лучше всего соответствуют данным; **d** – График средней вероятности  $L(K)$  и дисперсии для каждого значения  $K$

(a)



(b)

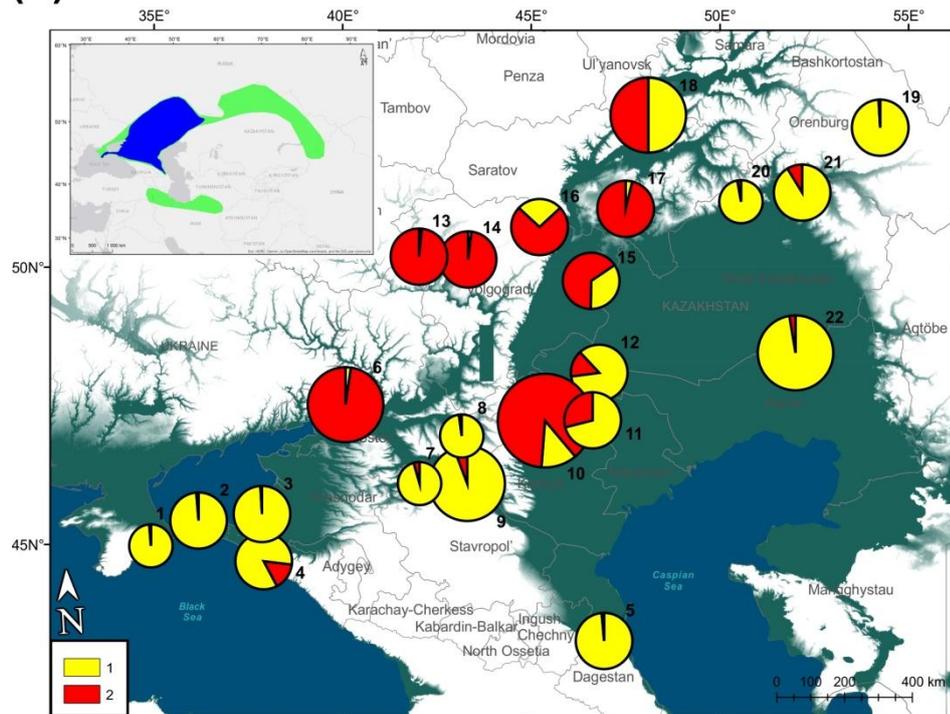


Рис. 4.18 Результаты байесовского анализа в программе STRUCTURE. Столбчатая диаграмма: вероятность отнесения 216 исследованных образцов *T. suaveolens* к одной из групп по составу ISSR маркеров для  $K = 2$  (по горизонтальной оси – номера популяций, по вертикальной – апостериорная вероятность). Географическая карта: соотношение двух генетических групп в отдельных локальных популяциях. Зеленым цветом выделена территория максимального затопления Каспийским морем при Раннехвалынской трансгрессии (50 м абс. над современным уровнем Мирового океана).

1, 2 – генетические группы

Первую группу составили: а) фактически все особи популяций 1 и 2 с Крымского п-ова, 3 из Северо-Западного Кавказа (хребет Маркотх), 5 из Дагестана, 7 и 8 из Ростовской области (п. Маныч и с. Ремонтное), 9 из Калмыкии (с. Приютное), 19 из Оренбургской области, б) большая часть особей популяции 4 из Северо-Западного Кавказа (п. Кабардинка), всех изученных популяций из Казахстана (20–22), популяций 11 из Калмыкии (п. Цаган Аман) и 12 из Астраханской области (окр. горы Большое Богдо), в) незначительная часть особей популяций 10 из Калмыкии (п. Хулхута), 14 (г. Михайловка) и 15 (п. Гончары) из Волгоградской области, а также 16 (с. Каменка) и 17 (п. Долина) из Саратовской области (рис. 4.18).

Вторую группу составили: а) особи популяций 6 из Ростовской обл. (п. Персиановский), 13, 14 из Волгоградской обл. (хут. Нестеровский и г. Михайловка), 17 из Саратовской обл. (п. Долина), б) большая часть особей популяций 10 из Р. Калмыкия (п. Хулхута), в) меньшая часть особей популяций 11 из Р. Калмыкия (п. Цаган-Аман) и 12 из Астраханской обл. (окр. г. Б. Богдо), г) незначительная часть особей популяций 4 с Северо-Западного Кавказа (п. Кабардинка), 7 из Ростовской обл. (п. Маныч), 9 из Р. Калмыкия (с. Приютное) и 21 из Р. Казахстан (с. Долинное). Особи популяций 15, 16 и 18 имели смешанную генетическую природу (Kritskaya et al., 2021; Кашин и др., 2023).

В результате анализа методом NEW HYBRIDS (рис. 4.19) с высокой долей вероятности выявлены обе родительские формы и гибриды. В группу «Pure\_0» – первый «чистый родитель» с долей от 70 до 91% вошли популяции Крыма (1 и 2) и Дагестана (5), популяция с хребет Маркотх (3), популяция Оренбургской области (19) и с меньшей долей вероятности (43%) популяция 8 Ростовской области (с. Ремонтное) (Kritskaya et al., 2021; Кашин и др., 2023).

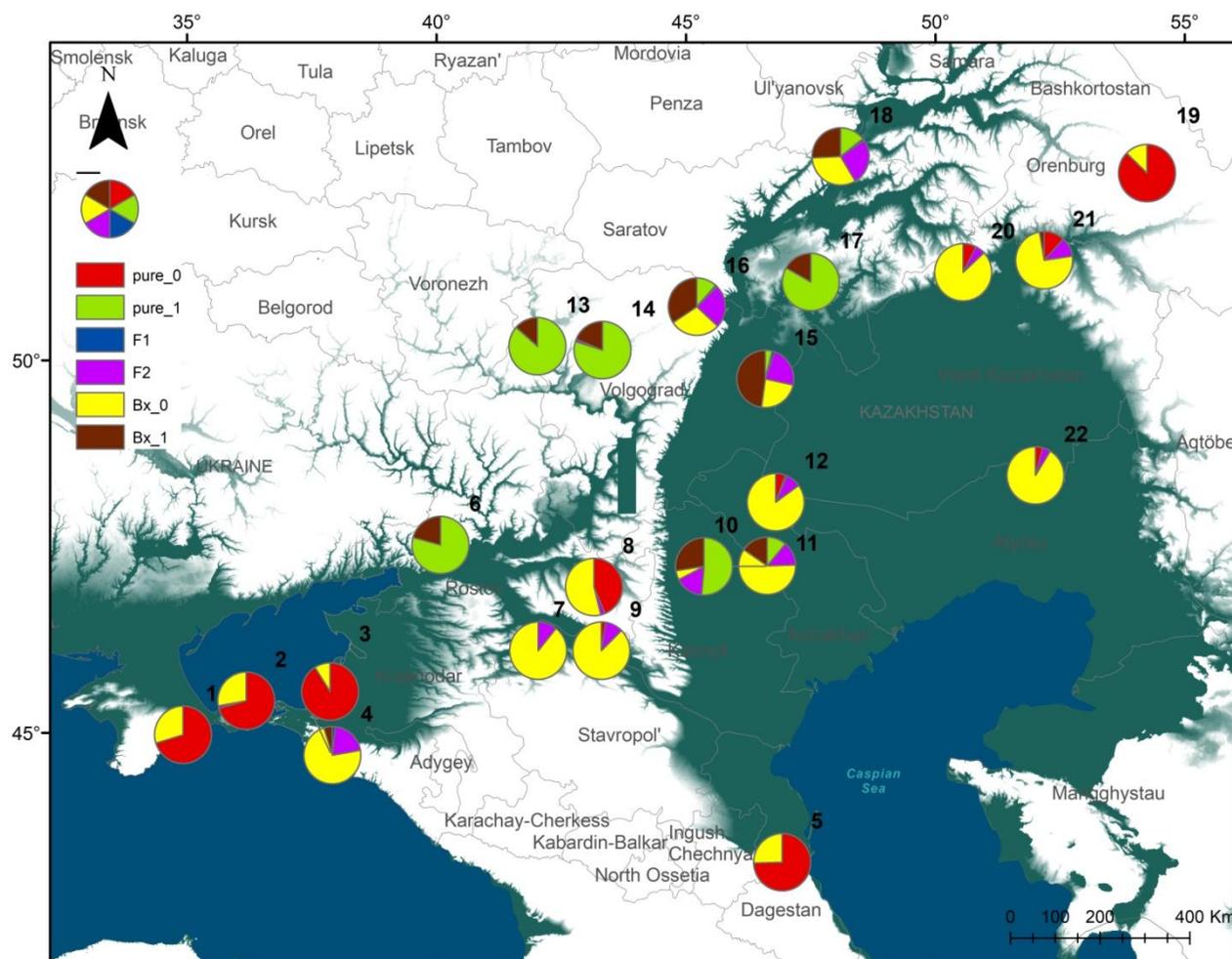


Рис. 4.19 Результаты байесовского анализа *T. suaveolens* в программе NEW HYBRIDS: Зеленым цветом выделена территория максимального затопления Каспийским морем при Раннехвалынской трансгрессии (50 м абс. (Свиточ, 2015) над современным уровнем Мирового океана). *Pure\_0 1* – прапопуляция А; *Pure\_1* – прапопуляция В; *F1* – гибриды первого поколения; *F2* – гибриды второго поколения; *Bx\_0* – бэкрессы к прапопуляции А; *Bx\_1* – бэкрессы к прапопуляции В

Частично (от 5 до 11%) эта группа также присутствует в популяциях Астраханской области (12) и Казахстана (20–22). Группу «Pure\_1» – второй «чистый родитель» с вероятностью от 78 до 86% составили популяции 6 Ростовской области (берег р. Аюта), 13 и 14 Волгоградской области и 17 Саратовской области (Федоровский район). Частично (от 3 до 14%) эта группа найдена в популяциях 10 и 11 из Калмыкии и 15 Палласовского района Волгоградской области. Гибриды F1 практически отсутствуют. Гибриды F2 представлены слабо, максимально эта группа представлена в популяциях 4, 10, 15, 16 и 18 (20, 16, 23, 24 и 26% соответственно). Группа «Vx\_0» – бэкрессы к родительской форме «Pure\_0» – является самой многочисленной. Популяции с высокими долями этой группы (от 54 до 91%) территориально распространены от Краснодарского края до Западного Казахстана включительно. Бэкрессы к родительской форме «Pure\_1» – «Vx\_1» – максимально представлены (48%) в популяции 15 Палласовского района Волгоградской области. Популяции, содержащие доли этой генетической группы, сосредоточены в основном в северо-западной части исследуемого ареала (Kritskaya et al., 2021; Кашин и др., 2023).

Ранее были приведены результаты ISSR-анализа популяций *T. suaveolens*, занимающих отдельные относительно локальные территории в пределах северо-востока европейской части ареала вида (см. разделы 4.1–4.3). В данном разделе используется выборка исследованных популяций, охватывающая фактически всю её, что позволяет объединить исследованные ранее и включенные в исследование в данном разделе выборки популяций в одну общую совокупность и всесторонне рассмотреть закономерности географического распределения генетического полиморфизма популяций вида в пределах всей европейской части его ареала.

После нанесения полученных при анализе в программе STRUCTURE генетических групп на географическую карту становится очевидной неслучайность их пространственного распределения.

Популяции, представляющие первую генетическую группу, расположились преимущественно по югу, востоку и северо-востоку исследованной территории. На северо-востоке исследованной части ареала вида в пределах Общего Сырта на высотах 89–206 м н.у.м. произрастают популяция 19 из Оренбургской области и две популяции (20–21) из Западно-Казахстанской области. На юге исследованной территории из этой генетической группы на высотах 55–480 м. н.у.м. расположились популяции Горного Крыма (1 и 2), Северо-Западного (3 и 4) и Северного (5) Кавказа, а также в пределах Ергенской возвышенности (8). Часть особей из популяции 18 с Приволжской возвышенности, произрастающей на севере исследованной территории на высоте 99 м н.у.м., также относится к данной генетической группе. Таким образом, все северо-восточные и южные популяции из этой генетической группы располагаются на высотах выше 49 м н.у.м. на территориях, не затапливаемых водами Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря. В то же время к данной генетической группе отнесены и особи популяций 7 и 9, располагающиеся по Кума–Маньчской впадине, а также 11 (Цаган-Аман), 12 (окр. г. Б. Багдо), 15 (с. Гончары) и 22 (берег оз. Аралсор) на высотах (-9–19 м н.у.м.), т.е. эти популяции разбросаны по разным участкам территории, затапливаемой водами Раннехвалынской трансгрессии, и окружены с северо-востока и юга остальными популяциями из той же генетической группы. Это приводит к заключению о том, что, если рабочая гипотеза верна, то заселение территории, затапливаемой водами Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря, шло, прежде всего, с северо-востока и юга генотипами первой генетической группы (Kritskaya et al., 2021; Кашин и др., 2023).

Популяции, представляющие вторую генетическую группу расположились на северо-западе исследованной части ареала вида и преимущественно на высотах 49–255 м н.у.м., т.е. по участкам территории выше уровня затопления Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря. Это популяция 6 на Донецком Кряже, 14 на Медведицких Ярах, 17 в

непосредственной географической близости от Каменного Сырта, 16 и 18 на восточных склонах Приволжской возвышенности. Исключения составляют только популяции 10–12 и 15 (-9–26 м н.у.м.). Характерно, что последние располагаются в зоне затопления водами Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря северо-западнее аналогичных популяций из первой генетической группы в непосредственной близости от популяций второй генетической группы, произрастающих выше границ затопления этой трансгрессией. Все они содержат в своём составе в разных соотношениях особи и из первой, и из второй генетических групп. Это говорит в пользу того, что заселение генотипами второй генетической группы происходило с северо-запада с незатопляемой части исследованной части ареала вида. Оно было несравнимо менее интенсивным и территориально гораздо более ограниченным, чем заселение генотипами первой генетической группы (Kritskaya et al., 2021; Кашин и др., 2023).

Таким образом, биогеографические закономерности распределения генетических групп, на которые по результатам анализа в STRUCTURE подразделились исследованные в данной работе популяции, совпадают с выявленными ранее на примере локальных территорий в пределах северо-востока европейского ареала *T. suaveolens* (см. разделы 4.1.1–4.1.3). По-видимому, популяции, произрастающие в пределах Горного Крыма, Северо-Западного и Северного Кавказа, Медведицких Яров, Калачёвской, Ергенинской и Приволжской возвышенностей, Донецкого Кряжа, холма Большое Богдо, Общего и Каменного Сыртов и Сыртовой равнины в непосредственной географической близости от Каменного Сырта, не затапливались во времена Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря, когда его уровень поднимался до 50 м выше современного (Свиточ, 1991; Svitoch, 1999; Янина, 2009). Впоследствии освободившаяся от воды в ходе Енотаевской регрессии территория заселилась популяциями этого вида. Согласно палеоботаническим данным, расселение степной растительности на значительной части территории Низкого Сыртового Заволжья действительно

происходило именно после Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря (Hurka et al., 2019). На затоплившуюся Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря территорию во времена Енотаевской регрессии расселение, вероятно, шло с различных сторон, но с различной интенсивностью. В частности, со стороны Крымского п-ва, Северо-Западного и Северного Кавказа, а также со стороны Общего и Каменного Сыртов, т.е. с юга и северо-востока незатопливаемой части ареала оно шло более активно. Гораздо менее интенсивно и эффективно этот процесс, вероятно, происходил со стороны северо-западной части ареала, не затопливаемой акваторией Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря (Kritskaya et al., 2021; Кашин и др., 2023).

В пользу справедливости гипотезы о роли Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря в распределении современного генетического полиморфизма в популяциях *T. suaveolens* в пределах европейской части ареала говорят и результаты анализа методом Байеса в программе NEW HYBRIDS. Интересно, что программа выделила в основном образцы популяций горного Крыма, Северо-Западного (хребет Маркотх) и Северного Кавказа, Ергенинской возвышенности, а также Оренбургской обл. в группу «Pure\_0» (прапопуляция А). В группу «Pure\_1» (прапопуляция В) в основном выделены образцы популяций с Калачёвской возвышенности и Медведицких Яров из Волгоградской обл., популяций, произрастающих вблизи Каменного Сырта в Саратовской обл., Донецкого кряжа в Ростовской обл. и холма Большое Богдо Астраханской обл. Образцы из популяций, территориально произрастающих ближе к популяциям с образцами из группы прапопуляции А, в основном выделены программой в группу «Vx\_0», т.е. в группу бэкриссов к прапопуляции А, и в группу «F\_2» (гибриды второго поколения), в то же время образцы из популяций, территориально произрастающих ближе к прапопуляции В, – в группу «Vx\_1», т.е. в группу бэкриссов к прапопуляции В и в группу «F\_2» (гибриды второго поколения). Образцы казахских популяций в основном

выделены в группу «Vx\_0», т.е. в группу бэккроссов к прапопуляции А, выделенной в более северной популяции из Оренбургской области и лишь у незначительной доли образцов в самих этих популяциях. Часть образцов из Хвалынской популяции (ур. Цыганский Дол) выделены программой в группу «Vx\_1», т.е. в группу бэккроссов к прапопуляции В, выделенной у образцов популяций, произрастающих юго-западнее и южнее самой этой популяции, и лишь у незначительной доли образцов из самой этой популяции (Kritskaya et al., 2021; Кашин и др., 2023).

Таким образом, из результатов анализа в программе NEW HYBRIDS следует, что в качестве прапопуляций, в основном, выделены образцы популяций, произрастающих вне зоны затопления Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря, а в группы «бэккроссы к прапопуляциям» или «гибриды второго поколения» выделены в основном образцы популяций, произрастающих на территориях, затопляемых водами Каспийского моря во времена Раннехвалынской его трансгрессии. Исключение составляют только популяции 16 и 18 из Саратовской области, 20–21 из Казахстана, произрастающие на высотах выше 50 м н.у.м., но образцы которых выделены почти исключительно в группы бэккроссов (в основном к прапопуляции А) или гибридов второго поколения и лишь в незначительной доле – к группе чистых родительских форм. Характерно, что произрастают они фактически на границе акватории Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря. Эти данные поддерживают гипотезу о том, что на незатапливавшейся Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря территории сохранились остатки прапопуляций вида, а затапливавшиеся Раннехвалынской трансгрессией этого моря территории вторично заселены в ходе и после Енотаевской регрессии (Kritskaya et al., 2021; Кашин и др., 2023).

Исходные матрицы и расчеты доступны в репозитории Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.6wwpzgmv4> (Kritskaya et al. 2021).

#### 4.2 Генетическое разнообразие *Tulipa suaveolens* по результатам таргетного секвенирования и эволюционная связь вида с ранними сортами *T. gesneriana*

Ранее с помощью ISSR-маркеров нами было изучено генетическое разнообразие *T. suaveolens* в европейской части ареала (см. разделы 4.1). В результате этого исследования было установлено, что изученные локальные популяции относятся к двум генетическим группам, неравномерно распространенным по рассматриваемой территории.

Была выдвинута гипотеза о том, что степень генетического сходства и различия между популяциями связана со временем и особенностями заселения растениями этого вида указанной территории после Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря. Для проверки этой гипотезы мы, значительно расширив выборку, включающую образцы со всей европейской части ареала, использовали хлоропластные и ядерные маркеры, между которыми можно установить генеалогические связи.

В данном разделе мы попытались выявить внутривидовой генетический полиморфизм *T. suaveolens* в пределах европейской части ареала и оценить родственные отношения между ним и *T. × gesneriana* с использованием ядерных (ITS) и пластидных (хлДНК) последовательностей.

Сбор материала проводили в 2013–2018 гг. в 65 локальных популяциях *T. suaveolens* из Астраханской, Волгоградской, Оренбургской, Ростовской, Самарской и Саратовской обл., Краснодарского края, Республик Калмыкия и Дагестан, а также из Крыма и Западного Казахстана (см. табл. П.1).

С целью выяснения степени генетического родства между природным видом и культурным *T. gesneriana* в анализ были включены образцы 8 сортов этого таксона: 4 сорта из группы Single Early ('Duc van Tol – Red & Yellow', 'Duc van Tol – Rose', 'Duc van Tol – Max Cramoise', 'Silver Standart'), 2 сорта из группы Triumph ('Kansas', 'Barcelona'), 1 сорт из группы Double Early ('Schoonoord') и 1 сорт из группы Single Late ('White City') (см. табл. 3.1).

Особь *T. × gesneriana* оказались идентичными в пределах сорта, поэтому в дальнейшем в анализ было включено по одному образцу каждого сорта.

Тринадцать некодирующих и потенциально высоко вариабельных регионов хлДНК: *ndhC-trnV*, *ndhF*, *petA-psbJ*, *psbE-petL*, *rpl32-trnL*, *rps16-trnQ*, *trnT-psbD* (Dong et al. 2012), *trnC-petN* (Lee, Wen 2004) и рекомендованные для тюльпанов *trnL* интрон и *trnL-trnF* спейсер, *rpl16* интрон, *rps12-rpl20* межгенный спейсер и *matK* (Christenhusz et al., 2013) – были амплифицированы с семью образцами *T. suaveolens* с разной окраской околоцветника из наиболее удаленных друг от друга географических локализаций. Мы обнаружили вариабельность лишь в регионе *psbE-petL*, который и был взят для окончательного анализа. Межгенный транскрибируемый спейсер (ITS1-5.8S-ITS2) амплифицировали с помощью праймеров NNC-18S10 и C26A (Wen, Zimmer, 1996).

Мы также включили в анализ ITS последовательности нескольких филогенетически близких видов тюльпанов (Christenhusz et al., 2013), импортированных из GenBank, в качестве внешних групп: *T. borszczowii* Regel (HF952959.1), *T. julia* (HF952964.1), *T. lehmanniana* Merckl. (EU912094.1), *T. ulophylla* Wendelbo (HF952978.1) и *T. vvedenskyi* Botschantz. (HF952980.1). Так как в GenBank отсутствуют последовательности региона *psbE-petL* хлДНК каких-либо тюльпанов, в качестве внешней группы по этому региону были дополнительно секвенированы и включены в анализ три образца *T. julia* из Азербайджана, которые оказались идентичны и в дальнейшем анализировались как один образец (МК361216).

**Последовательности хлДНК.** Матрица выравнивания последовательностей межгенного спейсера *psbE-petL* для 211-ти образцов *T. suaveolens*, восьми сортообразцов *T. × gesneriana* и одного образца *T. julia* состояла из 575 позиций, 4 из которых были вариабельными (информативными) в пределах *T. suaveolens*. Общее число варьирующих сайтов составило 8, 4 из которых отличали все образцы *T. suaveolens* от внешней группы. При этом оставшиеся 4 замены отличали от внешней

группы лишь отдельные гаплотипы *T. suaveolens*, тогда как другие гаплотипы были с ней идентичны по этим позициям. Последовательности *T. × gesneriana* оказались вариабельными по тем же самым позициям, что и *T. suaveolens* и отличались от внешней группы по тем же заменам.

В результате анализа методом статистической парсимонии в программе TCS последовательности *T. suaveolens*, *T. × gesneriana* и *T. julia* были объединены в 8 гаплотипов. При реконструкции генеалогии все гаплотипы были объединены в одну сеть, состоящую из 11 гаплотипов, из которых три отсутствовали в нашей выборке и представляли собой гипотетические промежуточные гаплотипы между внешней группой (*T. julia*) и *T. suaveolens* (рис. 4.20a). Топологически в пределах сети можно выделить две клады *T. suaveolens*, состоящие из внутренних и ближайших к ним концевых гаплотипов, обозначенных буквами и цифрами (Кашин и др., 2023).

На филогенетическом дереве, построенном методом MrBayes (рис. 4.21), образцы *T. suaveolens* образовали такое же количество генетических групп, что и результате TCS. В корневую кладу вошли неразделившиеся гаплотипы А и А2, при этом гаплотип А2 на дереве имеет заметно более длинную по сравнению с образцами, несущими гаплотип А, ветвь. Образцы с гаплотипами А1 и В образовали самостоятельные дочерние субклады по отношению к кладе А+А2. Клада С является дочерней по отношению к В, клада D – дочерняя к кладе С, а клада Е – дочерняя к кладе D. Топология дерева и сети полностью соответствуют друг другу, при этом в качестве корневого выделен гаплотип А как самый близкий к внешней группе (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

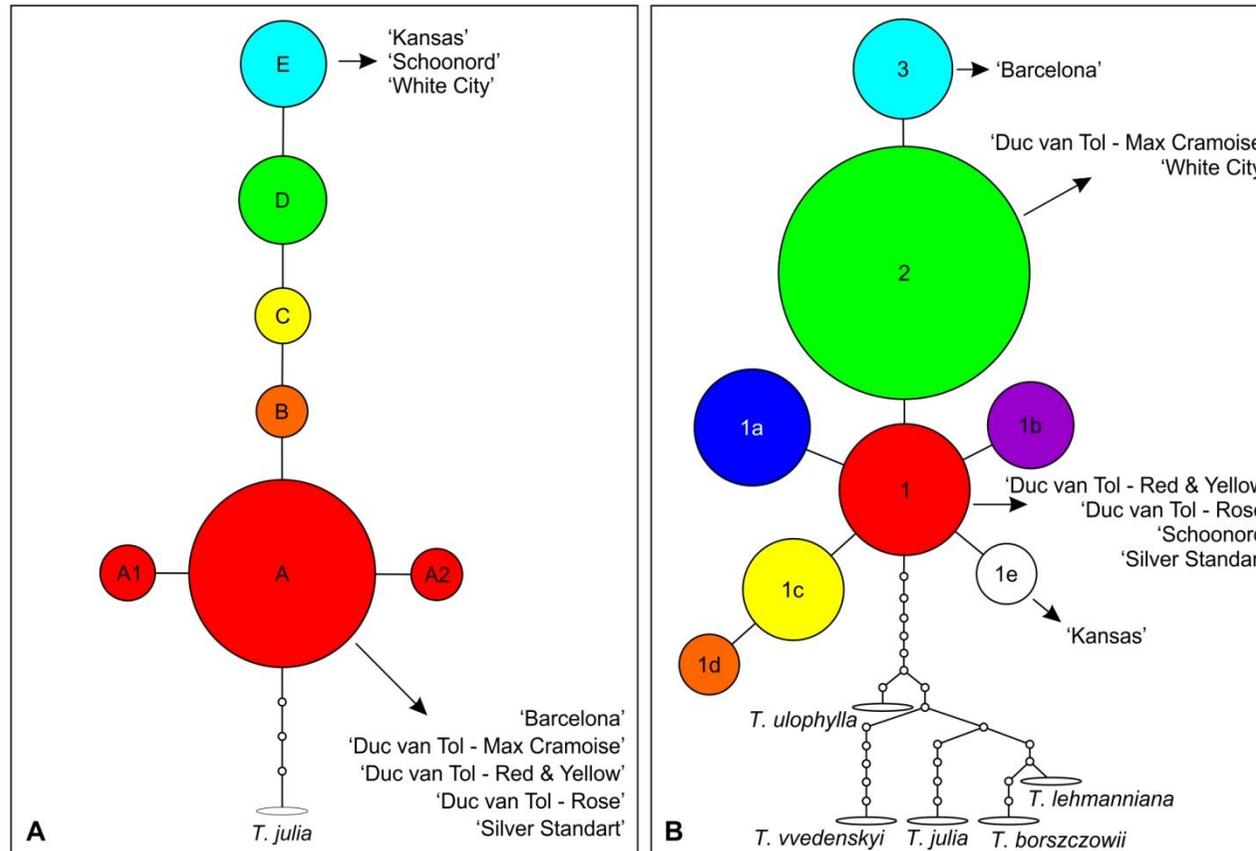


Рис. 4.20 Сеть гаплотипов хлДНК и риботипов ITS *Tulipa suaveolens* и внешних групп, построенная методом статистической парсимонии (уровень достоверности 95%). Линии представляют собой мутационный путь, соединяющий гаплотипы; точки представляют предполагаемые промежуточные гаплотипы, отсутствующие в данных. Стрелки показывают положение сортов *Tulipa* × *gesneriana* в сети.  
**a** Гаплотипы хлДНК **b** Риботипы ITS

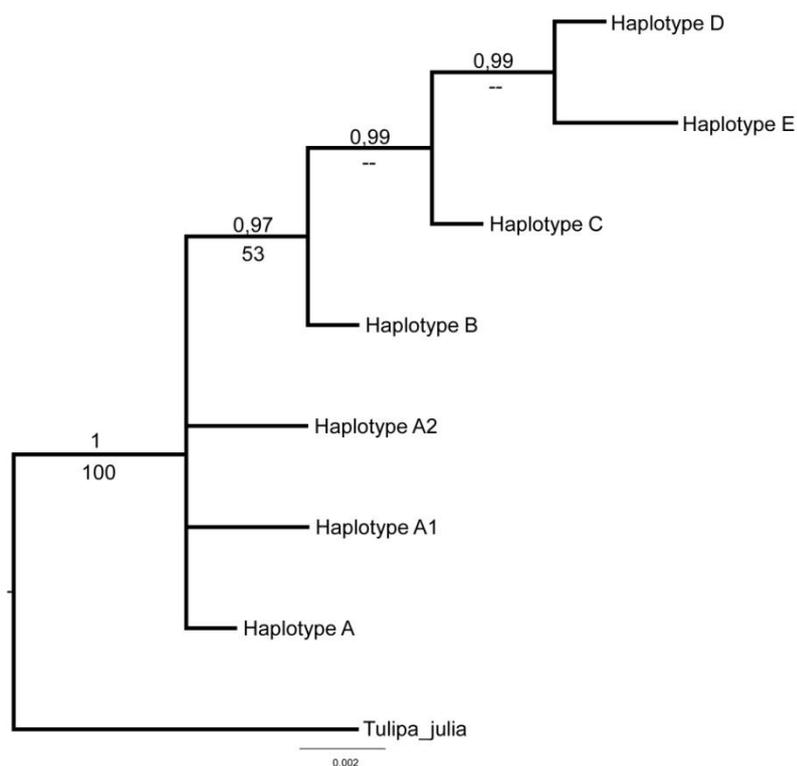


Рис. 4.21 Дендрограмма, построенная в результате байесовского анализа гаплотипов хлДНК *Tulipa suaveolens*. *T. julia* использовался в качестве таксона внешней группы. Байесовские апостериорные вероятности (> 50%) выше ветвей, поддержка начальной загрузки (> 50%) ниже ветвей

Разделение гаплотипов на клады полностью совпало с результатами, полученными в SAMOVA (рис. 4.22). С наибольшей достоверностью выборка разделилась программой на две достаточно обособленные генетические группы. В первую группу вошли популяции с преобладанием группы А, включая А1 и А2, и гаплотип В, обнаруженный всего у одной особи, во вторую – популяции с преобладанием гаплотипов С, D и Е. Большая часть дисперсии (около 78%) приходится на различия между этими группами. На долю межпопуляционных различий внутри групп приходится менее 2%, на внутривнутрипопуляционную дисперсию – около 21% (табл. 4.17). Внутривнутрипопуляционная гетерогенность обусловлена присутствием в популяциях единичных особей с гаплотипом из противоположной группы.



Картирование географического распространения гаплотипов выявило весьма сложную картину их пространственного распределения, но с определённым, хотя и разнонаправленным паттерном (рис. 4.23a). В самый многочисленный гаплотип А вошли 140 из 219 (т.е. почти 2/3) исследованных образцов, в том числе образцы всех сортов ранней голландской селекции из группы Single Early ('Duc van Tol Red & Yellow', 'Duc van Tol Max Cramoise', 'Duc van Tol Rose' и 'Silver Standart') и одного из трёх сортов поздней голландской селекции из группы Triumph ('Barcelona') культурного *T. × gesneriana*. Этот гаплотип равномерно распространён по всей исследованной территории.

Таблица 4.17 Результаты пространственного анализа молекулярной дисперсии (SAMOVA) на основе данных хлДНК при  $K = 2$

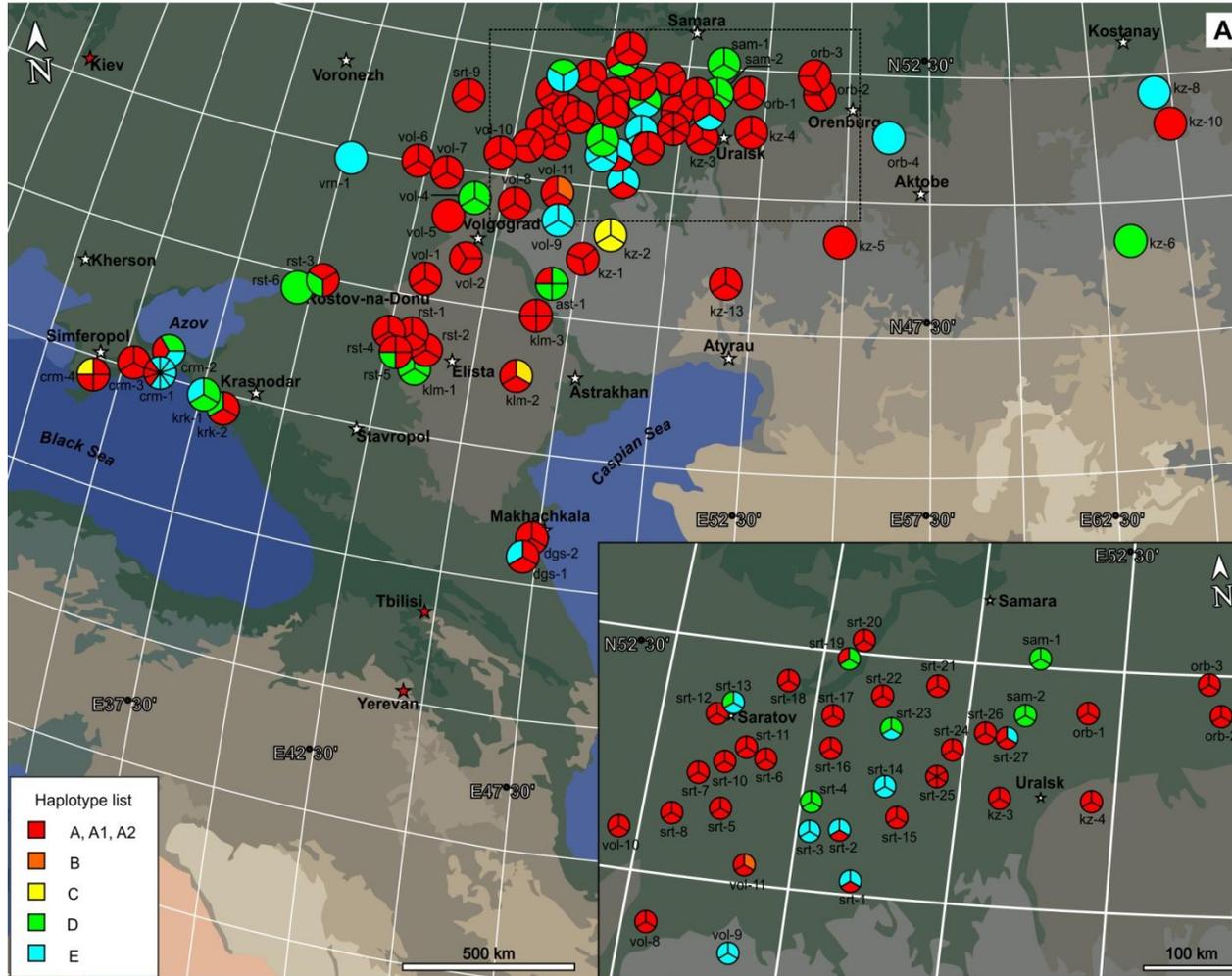
Изменчивость	Степень свободы	Сумма квадратов	Доля изменчивости
Между группами	1	91.210	77.59
Между популяциями в группе	61	21.936	1.83
Внутри популяций	140	39.150	20.57

Примечание: 1000 пермутаций;  $p < 0.0001$  для всех значений.

Производный от него гаплотип А1 обнаружен только у отдельных образцов в двух популяциях Горного Крыма и одной популяции из Р. Калмыкия, а гаплотип А2 – вообще только у 1 образца в популяции из Александрово-Гайского р-на Саратовской обл.

Внутренний гаплотип В также является производным гаплотипа А и обнаружен только у одного образца в популяции из Палласовского р-на Волгоградской обл.

Внутренний минорный гаплотип С, являясь производным гаплотипа В, обнаружен в р-не оз. Аралсор Западного Казахстана, в одной из популяций Горного Крыма и в той же популяции из Р. Калмыкия, что и гаплотип А1.



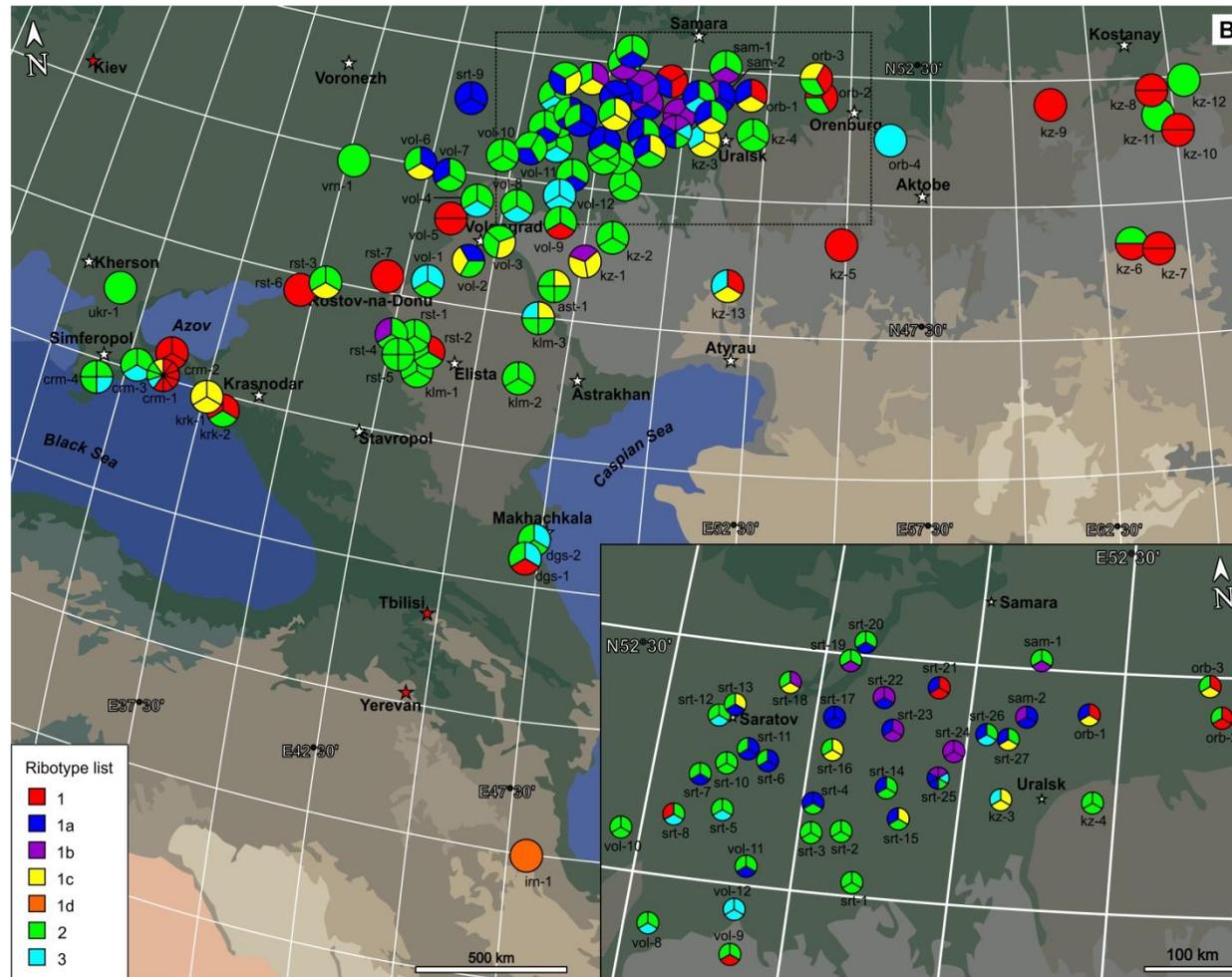


Рис. 4.23 Географическое распределение гаплотипов хлДНК и риботипов ITS *Tulipa suaveolens* на всей территории исследования. Каждая круговая диаграмма представляет собой популяцию, каждый сектор – особь. Популяции Саратовской, Самарской и Оренбургской областей, на которых была сфокусирована выборка, выделены прямоугольником. **a** Гаплотипы хлДНК **b** Риботипы ITS

Это указывает на возможную более широкую представленность гаплотипа В (как предшественника гаплотипа С и последующих гораздо более широко представленных производных гаплотипов D и E), по крайней мере, в крымских и западно-казахстанских популяциях, несмотря на то, что в наших исследованиях он обнаружен только у отдельного образца, но фактически на границе с Западным Казахстаном (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Гаплотип D распространён по северу Нижнего Поволжья и в Среднем Поволжье вплоть до северной границы ареала. Кроме того, он встречается по Керченскому п-ву, на Северо-Западном Кавказе, центральной части Ростовской обл., вдоль оз. Маныч, обнаружен также в окр. горы Багдо в Астраханской обл. и в восточной наиболее приподнятой части Донской гряды (плато Венцы).

Гаплотип E на европейской части ареала вида распространён на Керченском п-ве Крыма, на севере Северо-Западного Кавказа, в центре Нижнего Поволжья в заволжской его части, а также встречается на юге Оренбургской обл. и в одной из популяций Дагестана. Кроме того, этот гаплотип обнаружен у всех образцов трех сортов культурного *T. × gesneriana*: Double Early (сорт ‘Schoonoord’), Triumph (сорт ‘Kansas’) и Single Late (сорт ‘White City’) (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Статистически достоверной связи между пластидными гаплотипами и окраской цветка *T. suaveolens* выявлено не было ( $\chi^2 = 10.1722$  при  $d.f. = 9$  и  $p = 0.336724$ ;  $V = 0.086$ ) (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

**Последовательности ITS.** Матрица выравнивания ITS-последовательностей для 229 образцов *T. suaveolens*, 8 сортообразцов *T. × gesneriana* и 5 образцов внешних групп (*T. borszczowii*, *T. julia*, *T. lehmanniana*, *T. ulophylla*, *T. vvedenskyi*) состояла из 733 позиций, 6 из которых были информативными в пределах *T. suaveolens*. Число образцов *T. suaveolens* в матрице увеличилось за счёт гербарных образцов, которые отсутствовали в матрице хлДНК из-за её разрушения от времени или в результате неправильной сушки гербария. Последовательности

*T. × gesneriana*, как и в результатах с пластидной ДНК, оказались идентичны гаплотипам *T. suaveolens*. Исключение составил лишь сорт ‘Kansas’, не совпавший с наиболее близким гаплотипом *T. suaveolens* по одной замене.

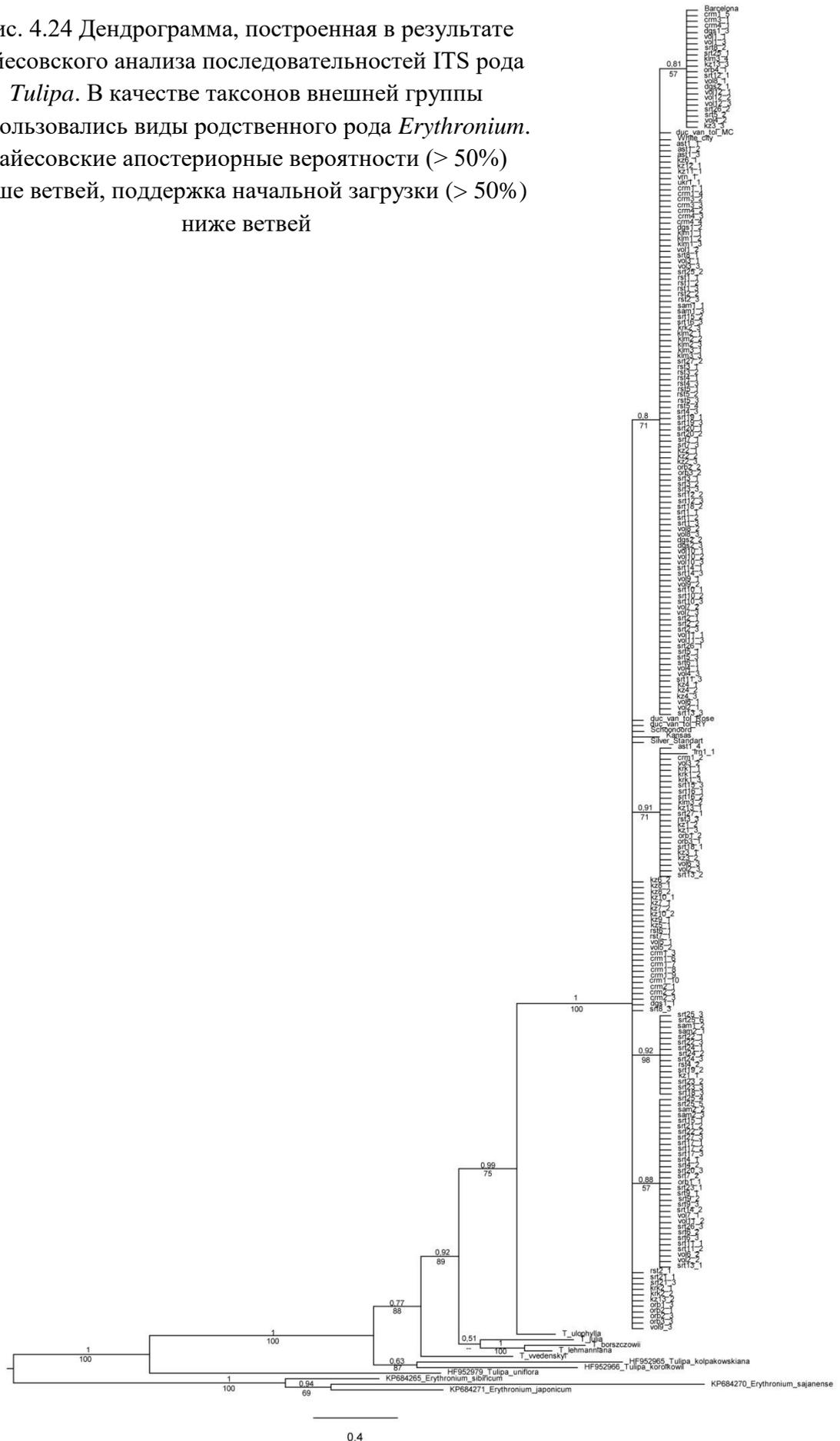
В результате анализа методом статистической парсимонии в программе TCS все последовательности ITS были объединены в 13 риботипов, 5 из которых принадлежали образцам внешней группы. Все риботипы были объединены в одну сеть, в пределах которой риботипы *T. suaveolens* и *T. × gesneriana* были обозначены цифрами с буквенными индексами (рис. 4.20б). Рассчитанный предел наиболее экономной реконструкции (parsimony limit) составил 11 мутационных шагов (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Топологически в пределах сети выделяются две группы, состоящие из внутренних и ближайших к ним концевых риботипов и риботипа *T. ulophylla*, отделенного от риботипа 1 I группы 8 мутационными шагами.

Риботипы первой группы представлены внутренним риботипом 1, производными от него концевыми риботипами 1a, 1b, 1e и внутренним риботипом 1c с производным от него концевым риботипом 1d. Риботип 1 был также обнаружен у всех образцов четырех сортов культурного *T. × gesneriana*: из группы Single Early (‘Duc van Tol Red & Yellow’, ‘Duc van Tol Max Cramoise’, ‘Duc van Tol Rose’ и ‘Silver Standard’) и из группы Double Early (‘Schoonoord’). Производный от него концевой минорный риботип 1e обнаружен у образцов ещё одного сорта из группы Triumph (‘Kansas’), причём данный риботип отмечен только у образцов этого сорта.

Риботипы второй группы представлены внутренним риботипом 2 и концевым риботипом 3. Риботип 2 является самым многочисленным по числу особей. Примечательно, что помимо образцов *T. suaveolens*, риботипы 2 и 3 были обнаружены также у культурных образцов *T. × gesneriana*: ‘Duc van Tol – Max Cramoise’ из группы Single Early и ‘White City’ из группы Single Late – риботип 2, ‘Barcelona’ из группы Triumph – риботип 3.

Рис. 4.24 Дендрограмма, построенная в результате байесовского анализа последовательностей ITS рода *Tulipa*. В качестве таксонов внешней группы использовались виды родственного рода *Erythronium*. Байесовские апостериорные вероятности (> 50%) выше ветвей, поддержка начальной загрузки (> 50%) ниже ветвей



Выявленная топология сети фактически полностью конгруэнтна дереву MrBayes (рис. 4.24). Последовательности *T. suaveolens* образовали на полученном дереве монофилетическую группу со 100% бутстреп поддержкой. Риботипы 1, 1e и часть образцов с риботипом 2 образовали одну кладу (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Самостоятельные клады второго порядка с бутстреп поддержкой 0.80 – 0.91 образовали риботипы: 1) 1a; 2) 1b; 3) 1c+1d; 4) остальные образцы с риботипом 2 с сестринской кладой третьего порядка, включающей все образцы с риботипом 3. При этом на полученном дереве сорта культурного тюльпана ‘Duc van Tol – Rose’, ‘Duc van Tol – Red & Yellow’, ‘Silver Standard’, ‘Schoonoord’ и ‘Kansas’ попали в кладу с образцами *T. suaveolens* с риботипами 1 +1e, а сорта ‘Duc van Tol – Max Cramoise’, ‘White City’ и ‘Barselona’ – в кладу, включающую в себя большую часть образцов с риботипом 2, что полностью соответствует разделению их в сети TCS. Учитывая то, что на эволюционной сети риботип 1 отделен от ближайшей внешней группы (*T. ulophylla*) наименьшим числом шагов, мы будем считать его корневым (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Таблица 4.18 Результат дисперсионного анализа (AMOVA) на основе ITS данных для всей выборки

Изменчивость	Степень свободы	Сумма квадратов	Доля изменчивости
Между популяциями	64	61.861	24.19
Внутри популяций	144	68.744	75.81

Примечание: 1000 пермутаций;  $p < 0.0001$  для всех значений.

Анализ SAMOVA оказался неинформативным для ITS-данных, поскольку ни при одном из возможных значений  $K$  (от 2 до 10) достоверное разделение выборки на группы получено не было. Анализ AMOVA показал (табл. 4.18), что внутривнутрипопуляционный полиморфизм (около 76%) значительно превышает межпопуляционный (24%). Как и в предыдущем случае, это объясняется присутствием в популяциях особей с различными

риботипами. Индекс  $F_{ST} = 0.242$  также указывает на практически беспрепятственный поток генов (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Картирование географического распространения ядерных риботипов, так же как и в случае с пластидными гаплотипами, выявило достаточно определенный пространственный паттерн (рис. 4.23б). Риботипы первой группы распространены преимущественно на Керченском п-ве, на севере Ростовской обл., на северо-востоке ареала в пределах европейской части России. Их нет в Горном Крыму и на Украине, а на Кавказе они представлены преимущественно риботипом 1. Кроме того, риботипы этой группы доминируют в Центральном и Юго-Западном Казахстане. При этом риботипы 1a и 1b обнаружены почти исключительно на севере Нижнего Поволжья и в Среднем Поволжье. С юга, запада и востока они окружены риботипами 1 и 1c. В Центральном и Юго-Западном Казахстане риботипы этой группы представлены почти исключительно корневым риботипом 1. Риботип 1d отмечен только у гербарного образца из Ирана.

Риботипы второй группы в основном представлены риботипом 2, доминирующим в Горном Крыму, а также по всему Нижнему Поволжью. Встречается также в Центральном Казахстане. Риботип 3 выявлен в некоторых популяциях центральной части Саратовского Заволжья, по северу Волгоградского Заволжья и по правому берегу Волги. Кроме того, обнаружен в Горном Крыму, Дагестане, на юге Оренбургской обл. и в юго-западном Казахстане (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Статистически достоверной связи между ITS риботипами и окраской цветка *T. suaveolens* выявлено не было ( $\chi^2 = 9.51410$  при  $d.f. = 15$  и  $p = 0.849141$ ;  $V = 0.061$ ) (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

В анализе возраста всех клад *T. suaveolens*, произведённом в программе BEAST по ITS регионам, в качестве внешних групп взяты *T. ulophilla*, *T. borszczowii*, *T. lehmanniana*, *T. kolpakowskiana*, *T. vvedenskyi*, *T. korolkowii*, *T. uniflora* и три вида *Erithronium* (рис. 4.25).

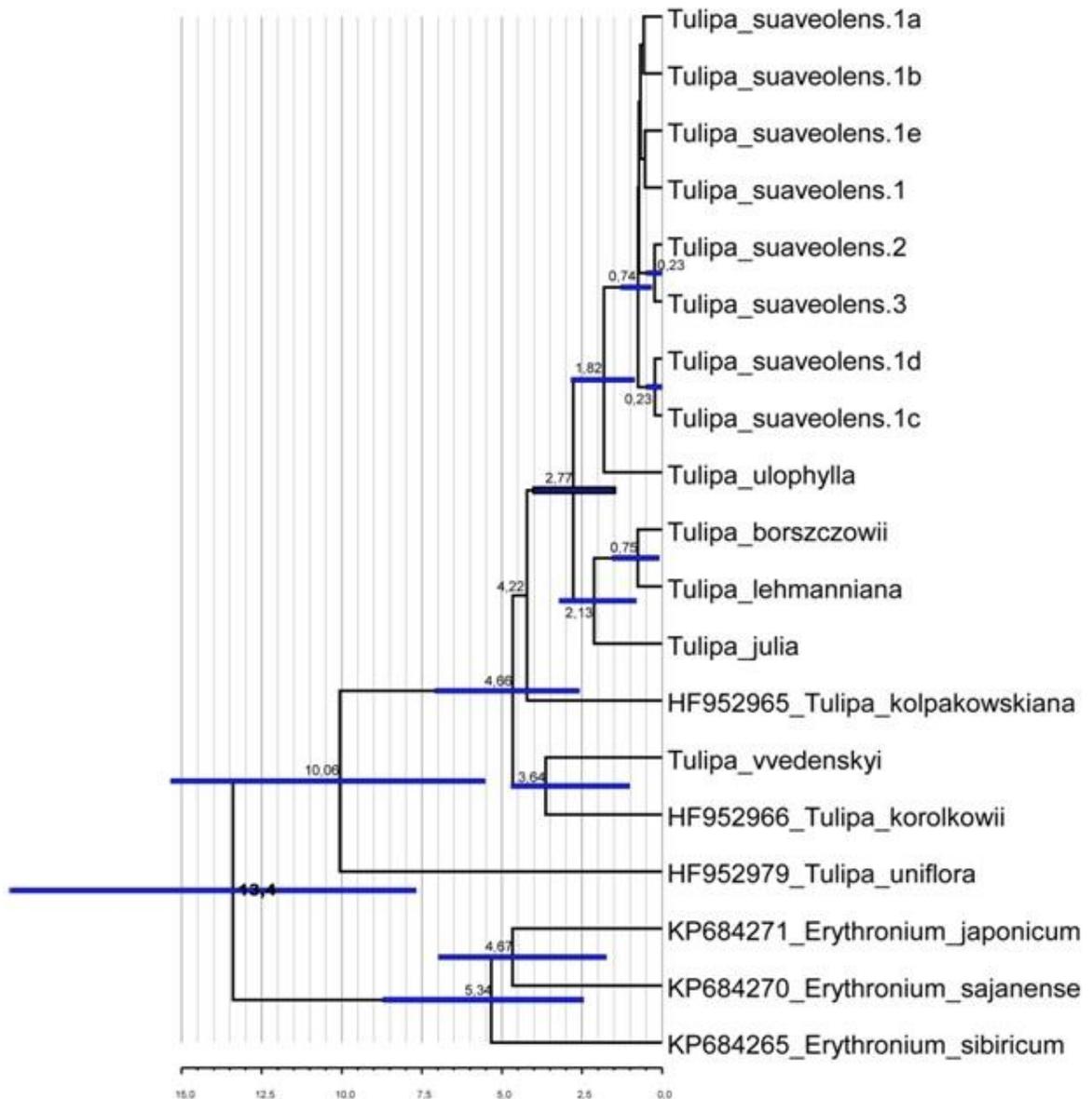


Рис. 4.25 Оценки времени дивергенции и реконструкция ареала предков (M1) *Tulipa suaveolens* на основе последовательностей ITS 19-ти таксонов. Оценки наивысшей апостериорной плотности (HPD > 50%) для каждого узла представлены столбиками

На хронологическом дереве более или менее подтверждается возраст расхождения между видами тюльпанов. Расхождение *T. suaveolens* с филогенетически ближайшим к нему *T. ulophylla* произошло по этим данным в диапазоне от 2.72 до 0.92 млн лет назад, а внутри *T. suaveolens* статистически подтверждено только расхождение внутри двух групп риботипов 1d–1c и 2–3, произошедшее 0.47–0.01 млн лет назад. При этом предковый риботип, производными которого стали риботипы 1d и 1c,

разошёлся с предковым риботипом всех остальных риботипов во временном диапазоне от 1.6 до 0.25 млн лет назад. Расхождение остальных групп не подтверждено этим методом анализа (Kritskaya et al., 2020).

**Обсуждение.** Анализ пластидных последовательностей показывает, что у подавляющего большинства образцов по всей исследованной части ареала *T. suaveolens* доминирует корневой гаплотип А, что дополнительно указывает на древнюю природу этого гаплотипа и высокую конкурентоспособность его носителей. Остальные обнаруженные гаплотипы, являясь его производными через 1–4 мутационных шага, имеют более ограниченное, но пространственно неслучайное распространение.

У всех образцов пяти из восьми исследованных сортов культурного *T. × gesneriana* обнаружен именно гаплотип А. В основном они относятся к сохранившимся сортам ранней голландской селекции из группы Duc van Tol, зарегистрированных в XVII–XVIII вв. Это подтверждает предположение о том, что сорта тюльпана ранней голландской селекции получены при использовании в качестве материнской формы в актах гибридизации *T. suaveolens* или выведены из него путём отбора.

Полученные результаты исследования пластидных гаплотипов в совокупности с некоторыми другими данными указывают на большую вероятность того, что в качестве исходных форм для ранней селекции садового тюльпана выступали образцы *T. suaveolens* из популяций Горного Крыма. Во-первых, именно здесь, в том числе и в относительной близости от г. Феодосия, у подавляющего числа образцов обнаружен гаплотип А, в то время как на Керченском п-ве в основном обнаружены образцы с гаплотипами D и E. Во-вторых, популяции *T. suaveolens*, произрастающие на горных склонах южного побережья Крыма (окрестности Балаклавы и Ялты), являются достаточно обособленными и по целому ряду признаков близкими, с одной стороны, к Линнеевскому образцу *T. gesneriana*, а с другой – к культурным тюльпанам. В течение более 40 лет они выделялись даже в отдельный вид – *T. monticola* Wulff. Основными критериями для этого были

особенности экологии, меньшие размеры цветков по сравнению с *T. suaveolens* из других частей ареала и полное отсутствие опушения (Вульф, 1930). При этом у *T. suaveolens* бутоны имеют опушенные цветоножки, в то время как у культурного тюльпана они голые (Zonneveld, 2009), т.е. по этому признаку крымский горный тюльпан ближе к культурному тюльпану, чем к собственно *T. suaveolens*. При этом, по нашим наблюдениям, все образцы в популяциях горных склонов из окр. Ялты и Балаклавы имеют лепестки околоцветника жёлтого цвета, с простым околоцветником и широкими листьями, как и сохраненный в Линнеевском гербарии тюльпан (Christenhusz et al., 2013). Меньшие размеры цветков вполне можно объяснить суровыми условиями обитания на относительно большой высоте над уровнем моря (более 500 м) и произрастанием их на скальных обнажениях, фактически лишённых почвенного покрова. Тем не менее, так как галотип А обнаружен и на Керченском п-ве и в одной из двух популяций Северо-Западного Кавказа, остаётся вероятность использования луковиц *T. suaveolens* в ранней селекции и отсюда. В пользу последнего свидетельствует тот факт, что именно на Керченском п-ве и Северо-Западном Кавказе встречаются особи *T. suaveolens* с махровым цветком (Вульф, 1930), не найденные в других частях ареала. В нашем анализе такой экземпляр присутствовал (см. рис. 4.10 и рис. 4.26) и имел пластидный гаплотип Е – тот же, что и сорт ‘Schoonoord’ из группы Double Early. Махровые тюльпаны были известны уже в начале XVII в. и считались раритетами, поскольку в то время естественные странности были желанными и демонстрировались друзьям (Christenhusz et al., 2013). Мы полагаем, что наиболее простым способом получения таких раритетов было изъятие из природы растений, уже имеющих махровый цветок.

Другая особь *T. suaveolens* с Керченского п-ва (рис. 4.26 *первое фото в самом верхнем ряду*), как и образец *T. × gesneriana* сорта ‘White City’, имела гаплотип Е в сочетании с ядерным риботипом 2. Примечательно, что эта особь имела такой же цвет и форму цветка, как и культурный образец, и отличалась от последнего лишь меньшими размерами.



Рис. 4.26 Разнообразие окраски и формы цветка, отмеченные в популяциях *Tulipa suaveolens* на европейской части ареала

Вероятность того, что в раннюю селекцию *T. × gesneriana* были вовлечены образцы *T. suaveolens* с других регионов исследованного нами ареала мала. Османская империя в XV–XVII вв. не имела контактов с Восточной Европой и Казахстаном. Великий Волжский путь, соединяющий Среднюю и Переднюю Азию с Северо-Западной Европой, а одним из ответвлений – Нижнюю Волгу с Крымом, был очень важным торговым путём лишь в начале средневековья. Но к 13–14 вв. и, тем более, к 16 в. в торговых отношениях он уже фактически не имел значения, а, скорее, не существовал (Кирпичников, 2006). Вероятность того, что в селекции могли быть использованы луковицы *T. suaveolens* из Ирана тоже представляется сомнительной. Этому противоречит то обстоятельство, что ядерный риботип иранских тюльпанов оказался уникальным, никак не представленным ни в других частях ареала вида, ни у культурных сортов. На саму Западную Европу ареал природного вида *T. suaveolens*, вероятно, никогда не распространялся. А ряд видов neo-tulipae (*T. didieri* Jord., *T. grengiolensis* Thommen, *T. marjoletti* Perr. & Song. и др.), описанных главным образом из Франции, Италии и Швейцарии (Hall, 1940), представляют собой, как признаётся всеми, натурализовавшиеся садовые тюльпаны (Christenhusz et al., 2013).

На основании вышеизложенного мы поддерживаем мнение Е. В. Мордак (1990), высказанное ею на основе морфологического сходства и исторических фактов, о том, что родиной предков культурных тюльпанов, – по крайней мере, ранних из них, – является Крым. Наши результаты анализа пластидной и ядерной ДНК указывают на то, что вероятными источниками образцов для ранней селекции культурного тюльпана являются Горный Крым и прилегающие к востоку от Горного Крыма территории в акватории Чёрного моря (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Наиболее сильно эволюционировавшие от гаплотипа А гаплотипы линии С-D-E преимущественно встречаются на Керченском п-ве, на

побережье Краснодарского края, в центральной части Кумо-Манычской впадины и в левобережной части Среднего и Нижнего Поволжья.

Биогеографическое распределение обнаруженных в пределах обширной части ареала *T. suaveolens* пластидных гаплотипов в основном подтверждают рабочую гипотезу, высказанную нами по результатам изучения генетического полиморфизма с использованием ISSR маркёров (см. раздел 4.1). Так же как в случае с последними, наблюдается закономерное распределение, по крайней мере, гаплотипов D и E. При этом гаплотип E распространён по указанной территории в пределах затопляемой Раннехвалынской трансгрессией части – в основном южные районы Саратовского Заволжья и Палласовский р-н Волгоградской обл. Его отсутствие на склонах горы Багдо в Астраханской обл. с преобладанием там гаплотипа D объясняется тем, что эта самая высокая часть в пределах Прикаспийской низменности (149.6 м над уровнем моря) не затоплялась водами Каспийского моря в период Раннехвалынской трансгрессии, достигавшей отметки 50 м над уровнем моря (Svitoch, 1999; Янина, 2009).

На незатопляемой части Нижнего и Среднего Поволжья (северные р-на Саратовского Левобережья и Самарская обл.) обнаружен гаплотип D, как менее древний по отношению к A – C и более древний по отношению к гаплотипу E. Этот же гаплотип обнаружен на незатопляемой части Прикаспийской низменности (окр. горы Багдо, Астраханской обл. и в восточной наиболее приподнятой части Донской гряды (плато Венцы) в Иловлинском р-не Волгоградской обл.

Таким образом, популяции, образцы которых содержат более древний гаплотип D, в пределах Нижнего и Среднего Поволжья расположены на возвышенностях, превышающих 50 м над уровнем моря. Предполагается, что эти популяции пережили «бутылочное горлышко», связанное с Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря, когда уровень моря поднимался до 50 м выше современного и последующей Енотаевской регрессией, совпавшей с резким ухудшением климата во время последнего

ледникового максимума. Впоследствии, после отступления ледника, освободившаяся от воды в ходе Енотаевской регрессии территория быстро заселилась популяциями этого вида. Согласно палеоботаническим данным, расселение степной растительности на значительной части территории Низкого Сыртового Заволжья действительно происходило именно после Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря (Абрамова, 1977), датируемой по одним данным 11–20 тыс. (Svitoch, 1999), по другим – 40–70 тыс. лет назад (Бадюкова, 2007). В затоплявшуюся часть Нижнего Поволжья в Заволжье во времена Енотаевской регрессией гаплотип Е мог проникнуть со стороны юга Оренбургской обл. через Западный Казахстан и распространиться по зоне затопления наряду с древним гаплотипом А.

Второй очаг распространения гаплотипа D охватывает Кумо-Манычскую впадину в затопляемой водами Каспийского моря во времена Раннехвалынской трансгрессии части (Мясниковский, Персиановский и Орловский р-ны Ростовской обл. и Приютненский р-н Калмыкии), а также Причерноморье (Керченский п-ов и Северо-Западный Кавказ). На наш взгляд, это указывает на то, что данный гаплотип распространился с Северо-Западного Кавказа или, с меньшей вероятностью, – с Керченского п-ова Крыма по Кумо-Манычской впадине во времена Енотаевской регрессии и позднее. Вероятность распространения данного гаплотипа во времена Енотаевской регрессии с Керченского п-ва всё же допускается, так как уровень Чёрного, – а, соответственно, и Азовского, – моря в позднем плейстоцене был ниже современного. Акватория Азовского моря в современных границах, скорее всего, была фрагментирована сушей, поэтому по нему вдоль Дона гаплотип D мог распространяться по Кумо-Манычской впадине (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

На территорию современного Богучаровского р-на Воронежской обл. гаплотип Е, вероятно, попал в результате случайного заноса. Однако возможным путём расселения этого гаплотипа мог быть и путь со стороны

современной Украины, о распределении пластидных гаплотипов в которой, к сожалению, сведения отсутствуют.

В пределах Понто-Каспия трансгрессии Чёрного и Каспийского морей были асинхронны. Это связано с тем, что поднятие уровня Каспийского моря было связано с таянием ледников, а Чёрного моря – с колебанием уровня Мирового океана и связанным с этим периодическим смыканием вод Чёрного моря с водами Мирового океана с преодолением водораздельной точки в р-не Босфорского порога (Янина, 2009; Yanina, 2014). Последнее поднятие уровня Чёрного моря (Карангатская трансгрессия) на 14 м (22–25 м по сравнению с современным) происходило, как полагают, много ранее Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря – 120–80 тыс. лет назад. Оно могло определить распределение пластидных гаплотипов *T. suaveolens* в Крыму: в Горном Крыму на незатапливаемой части сохранился коренной древний гаплотип А и относительно древний гаплотип С, а большей частью затапливавшийся Керченский п-в после отступления Чёрного моря во времена Новоэвксинской регрессии (23–16 тыс. лет назад) заняли растения вида, содержащие самые поздние по времени возникновения гаплотипы D и E, расселение которых происходило, скорее всего, с отрогов Северо-Западного Кавказа (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Таким образом, анализ биогеографических закономерностей распределения пластидных гаплотипов на значительной части европейского ареала подтверждает справедливость рабочей гипотезы о том, что их генезис и расселение связаны с событиями, происходящими во времена Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря и в более позднее время.

Анализ ядерных последовательностей в основном также подтверждает этот характер биогеографического распределения, показывая основные направления генезиса и расселения риботипов, сходные с таковыми пластидных гаплотипов, хотя и менее отчётливые. Последнее может быть объяснено тем, что ядерные риботипы, как известно, наследуются как по мужской, так и по женской линии, и их пространственное распределение в

большей степени зависит от гибридационных процессов (панмиксии), рекомбинации и доминантно-рецессивных взаимодействий генов, сказывающихся на частоте аллелей, потоке генов, а соответственно и генетической структуре популяций. Тем не менее, результаты исследования показывают неслучайный характер биогеографического распределения и риботипов. Как уже говорилось, риботипы первой группы распространены преимущественно на Керченском п-ве, на севере Ростовской обл., на северо-востоке ареала в пределах европейской части России. Правда, их нет в Горном Крыму и на Украине, а на Кавказе они представлены преимущественно риботипом 1. Кроме того, риботипы этой группы доминируют в Центральном и Юго-Западном Казахстане. При этом риботипы 1a и 1b обнаружены почти исключительно на севере Нижнего Поволжья и в Среднем Поволжье, т.е. на территориях, незатапливаемых Каспийским морем во времена Раннехвалынской трансгрессии (там, где распространён пластидный гаплотип D). С запада, востока и юга популяции, в которых распространены эти риботипы, окружены популяциями, в которых представлены риботипы 1 и 1c. Все эти риботипы (1, 1a – 1c) распространены по Сыртовой части Заволжья и на Приволжской возвышенности Правобережья и фактически отсутствуют на территории заволжской части Прикаспийской низменности. Здесь представлен самый эволюционно молодой риботип 3. Он обнаружен в пределах Волжского бассейна в основном в популяциях центральной части Саратовского и по северу Волгоградского Заволжья, т.е. там, где распространён пластидный гаплотип E. По Кумо-Манычской впадине в основном распространён риботип 2.

Риботип 1d отмечен только у гербарного образца из Ирана, причём он не обнаружен ни у одного из образцов исследованных сортов культурного тюльпана. Этот факт уже обсуждался выше.

Полученные в программе BEAST результаты анализа, по крайней мере, не противоречат результатам анализа возможных путей мутационных шагов между риботипами, проведённого в программах TCS, MrBayes и RAUP. При

этом очевидно, что расхождение риботипов друг от друга происходило много ранее предполагаемого расселения их во времена регрессий Понто-Каспия в позднем плейстоцене, поэтому особенности их филогеографического распределения связаны исключительно с расселением этих гапло- и риботипов после регрессии Каспийского или Чёрного морей независимо от времени их гораздо более древнего расхождения друг от друга.

Образцы большинства самых ранних по дате регистрации сортов ‘Duc van Tol Red & Yellow’ (1620), ‘Duc van Tol Rose’ (1700) и ‘Silver Standart’ (1760) содержат именно корневой риботип 1, наряду с более поздним сортом ‘Schoonoord’ (1909). Из сортов старой голландской селекции этот риботип, доминирующий в природных популяциях Керченского п-ва, не содержит только сорт (‘Duc van Tol – Max Cramoise’ (1700). Однако этот сорт и сорт более поздней селекции ‘Kansas’ (1930) содержат хотя и разные риботипы 1с и 2, но отличающиеся от корневого одним мутационным шагом. При этом последние риботипы встречаются у отдельных образцов в популяции Керченского п-ва, характеризующейся большей высотой над уровнем моря по сравнению со второй популяцией п-ва, а риботип 2 доминирует в популяциях Горного Крыма. Примечательно, что у образцов последнего из исследованных сортов культурного тюльпана ‘Barcelona’, самого позднего по времени регистрации (1989), обнаружен и самый далеко отстоящий по числу мутационных шагов от корневого риботипа риботип 3, однако тоже обнаруженный у отдельных образцов из популяции Керченского п-ва, характеризующейся большей высотой над уровнем моря, и популяций Горного Крыма (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Гипотеза о синонимичности *T. suaveolens* и *T. gesneriana* подверглась критике (Christenhusz et al., 2013). Авторы ссылаются на типовые образцы Линнея (см. рис. 2.1) и констатируют, что последние слишком крупные по сравнению с природным *T. suaveolens*. К тому же один из образцов имеет пестрые листочки околоцветника, как популярные в то время Rembrandt-сорта. Однако наши исследования изменчивости морфологических признаков

в естественных популяциях *T. suaveolens* показали, что такие параметры, как высота растения, диаметр растения, ширина нижнего листа, ширина второго (среднего) листа, ширина листочка околоцветника являются высоко варьируемыми для данного вида и зависимыми от условий местообитания (Кашин и др., 2016а; Кашин и др., 2017). Например, максимальные величины высоты растения, длины и ширины нижнего листа, зафиксированные нами в пределах европейской части России у *T. suaveolens*, составили 46 см, 19 см и 64,5 мм соответственно, в то время как эти величины у более крупной особи из двух линнеевских типовых образцов составляют около 35 см, 19 см и 40 мм соответственно, то есть в природных популяциях *T. suaveolens* зачастую встречаются особи значительно крупнее типовых образцов *T. gesneriana* (рис. 4.27).

В природных популяциях *T. suaveolens* встречается широчайший спектр окраски листочков околоцветника (см. рис. 4.26) и форм цветка, обнаруживаются махровые, пестрые, с зубчатым краем лепестка образцы, т.е. фактически все варианты признаков, в направлении которых шла селекция культурных тюльпанов (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Несмотря на то, что культурные тюльпаны легко гибридизируют с *T. suaveolens* (Marasek-Ciolakowska et al., 2018), нет никаких оснований полагать, что на столь громадной территории, как исследованный ареал, распространились, например, натурализовавшиеся виды neo-tulipae из Западной Европы или «проникли» в естественные популяции при случайной гибридизации с культурными тюльпанами. Да и исторические факты противоречат тому, что очевидная идентичность гаплотипов и риботипов *T. suaveolens* и культурных сортов может быть связана с тем, что *T. suaveolens* вытеснился одичавшими культурными особями *T. × gesneriana*, которые и попали в наш анализ (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).



Рис. 4.27 Очень крупные экземпляры *Tulipa suaveolens*, встреченные в естественных популяциях. Длина указана в сантиметрах

На территории России дикие тюльпаны были известны еще в XII в., а первое флористическое указание для дикорастущего «Геснерова тюльпана» датируется 1771 г. из окрестностей г. Саратова (Лепёхин, 1771). При этом луковицы сортовых тюльпанов попали в Россию только при Петре I. В 1702 г. по его личному указанию, луковицы тюльпанов завезли из Голландии. Реформатор был настолько очарован растущими в дворцовых садах растениями, что учредил «садовую контору» специально для выписки заморских цветов в Санкт-Петербург. Доступны они были только дворянам (Макаров, 2013). Широкое же распространение в России культурные тюльпаны получили только в XIX в., благодаря директору Ботанического сада в Санкт-Петербурге Eduard August von Regel (Иващенко, 2005). Длительное время они культивировались только в крупных городских поселениях и в основном в Центральной России, а исследованные нами популяции в подавляющем большинстве случаев произрастают на большом удалении от населённых пунктов и за пределами Центральной России.

При проверке идентичности последовательности риботипа 1, обнаруженного у половины из исследованных нами культурных сортов ('Duc van Tol – Red & Yellow', 'Duc van Tol – Rose', 'Silver Standart' и 'Schoonord'), с соответствующими ITS-последовательностями других тюльпанов при помощи Basic Local Alignment Search Tool (BLAST®) выявлено, что полная идентичность наблюдается только с образцами *T. suaveolens*. Из 41 видов *Tulipa*, доступных в GenBank, идентичность по ITS выглядит следующим образом: у *T. suaveolens* – 100%, *T. ulophylla* – 99%, *T. lehmanniana*, *T. julia*, *T. wedensky*, *T. borszczowii*, *T. × tschimganica*, *T. systola*, *T. armena*, *T. agenensis*, *T. aleppensis* – 98%, *T. korolkowii*, *T. kolpakowskiana*, *T. undulatifolia* – 97%, у остальных – 95% и ниже. Из этих видов, как полагают, в селекцию культурных тюльпанов были вовлечены *T. armena*, *T. lanata*, а позднее – *Tulipa greigii* Regel, *Tulipa kaufmanniana* Regel и другие виды рода из Центральной Азии (Иващенко, 2005; Christenhusz et al., 2013). Однако последние были вовлечены в культуру лишь в конце XIX в.

(например, *T. greigii* был впервые испытан в культуре лишь в 1872 г.). Отсутствие искомого гаплотипа в ITS-последовательностях всех видов, кроме *T. suaveolens* указывает на то, что, даже несмотря на очевидное вовлечение в позднюю селекцию культурного *T. × gesneriana* целого ряда природных видов, доминирующее положение в его генофонде продолжает занимать *T. suaveolens*. В пользу этого свидетельствует факт однородности генотипов по данным SNP-маркирования 49 сортообразцов *T. × gesneriana* различных сортовых групп (Double early, Double late, Fringed, Lily-flowered, Parrot, Single early, Single late, Triumph), за исключением дарвиновых гибридов, имеющих смешанный генотип и представляющих собой гибриды между *T. gesneriana* и *T. fosteriana* (Tang et al., 2013).

Вид *T. suaveolens* среди всех видов подрода *Tulipa*, судя по наблюдающемуся в его популяциях генетическому и морфологическому разнообразию, потенциально самодостаточен для того, чтобы он мог послужить исходным материалом для селекции на все признаки, свойственные различным группам культурного тюльпана. Уникальность этого вида состоит и в том, что в пределах подрода *Tulipa* нет больше видов с таким же обширным ареалом и полиморфизмом. Согласно последним филогенетическим данным, он является эволюционно самый молодым в подрode (Christenhusz et al., 2013) и, судя по широкому спектру мест и условий обитания (лесостепи, степи, полупустыни, горы), самым адаптивным. Как уже указывалось, он продолжил эту адаптивную «агрессию» в Западной Европе, уже вторично натурализовавшись из сортового материала, причём никого не вытесняя.

Анализ биогеографических закономерностей распределения пластидных и ядерных гаплотипов *T. suaveolens* на значительной части европейского ареала подтверждает справедливость рабочей гипотезы о том, что их генезис и расселение являются следствием трансгрессивно-регрессивных событий, происходивших в позднем плейстоцене в пределах бассейна Понто-Каспия (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Представленный материал говорит в пользу того, что источником образцов для ранней селекции культурного тюльпана мог быть только *T. suaveolens* из Крыма или прилегающих территорий, так как исторические сорта содержат гаплотипы хлДНК и ITS-риботипы только этого вида. Следовательно, *T. suaveolens* и есть тот самый дикий предок культурного тюльпана *T. × gesneriana*, который не был найден ранее из-за отсутствия комплексных исследований полиморфизма вида.

На основании вышеизложенного обоснованно предполагать, что и *T. gesneriana* описан Линнеем по образцам, по крайней мере, близким к *T. suaveolens*, как например сорт ‘Silver Standart’ (1760), имеющий пестрые цветки и голые цветоножки и обладающий гаплотипом А хлДНК и ITS-риботипом 1, самыми распространенными среди у *T. suaveolens* на исследованной территории (Kritskaya et al., 2020; Кашин и др., 2023).

Выравнивания, матрицы и филогенетические деревья доступны в репозитории TreeBASE. [www.treebase.org](http://www.treebase.org); ID 25187.

### 4.3 Закономерности географического распределения морфологического полиморфизма *Tulipa suaveolens* в европейской части ареала

Средние значения и доверительные интервалы морфологических параметров в исследованных локальных популяциях *T. suaveolens* представлены в Приложении Д.

Результаты NMDS-ординации с наиболее биологически значимыми климатическими и топографическими факторами окружающей среды показали, что из морфологических параметров *T. suaveolens* наибольшую силу связи с осями изменчивости имеют параметры высоты растения и стебля, а также длина второго листа (табл. 4.19).

Таблица 4.19 Связь морфометрических параметров *Tulipa suaveolens* с осями NMDS

Параметр	R <sup>2</sup>	Pr(>r)
Высота растения, см	<b>0.7775</b>	0.016
Высота побега, см	<b>0.7368</b>	0.016
Диаметр растения, см	0.5693	0.016
Количество листьев, шт	0.0001	0.947
Длина первого листа, см	0.6648	0.016
Ширина первого листа, мм	0.6212	0.016
Толщина листовой пластинки, мм	0.1190	0.016
Длина второго листа, мм	<b>0.7022</b>	0.016
Ширина второго листа, мм	0.6782	0.016
Длина первого междоузлия, мм	0.3213	0.016
Диаметр первого междоузлия, мм	0.6679	0.016
Высота цветка, мм	0.5983	0.016
Диаметр цветка, мм	0.2296	0.016
Длина листочка околоцветника, мм	0.6887	0.016
Ширина листочка околоцветника, мм	0.6360	0.016
Длина тычинки, мм	0.5298	0.016

Примечание. R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации, Pr (> r) – уровень значимости. Значения R<sup>2</sup> > 0.7 выделены жирным шрифтом.

В пространстве первых двух главных компонент изменчивости морфологических параметров наблюдается некоторое обособление популяций в зависимости от региона произрастания (рис. 4.28).

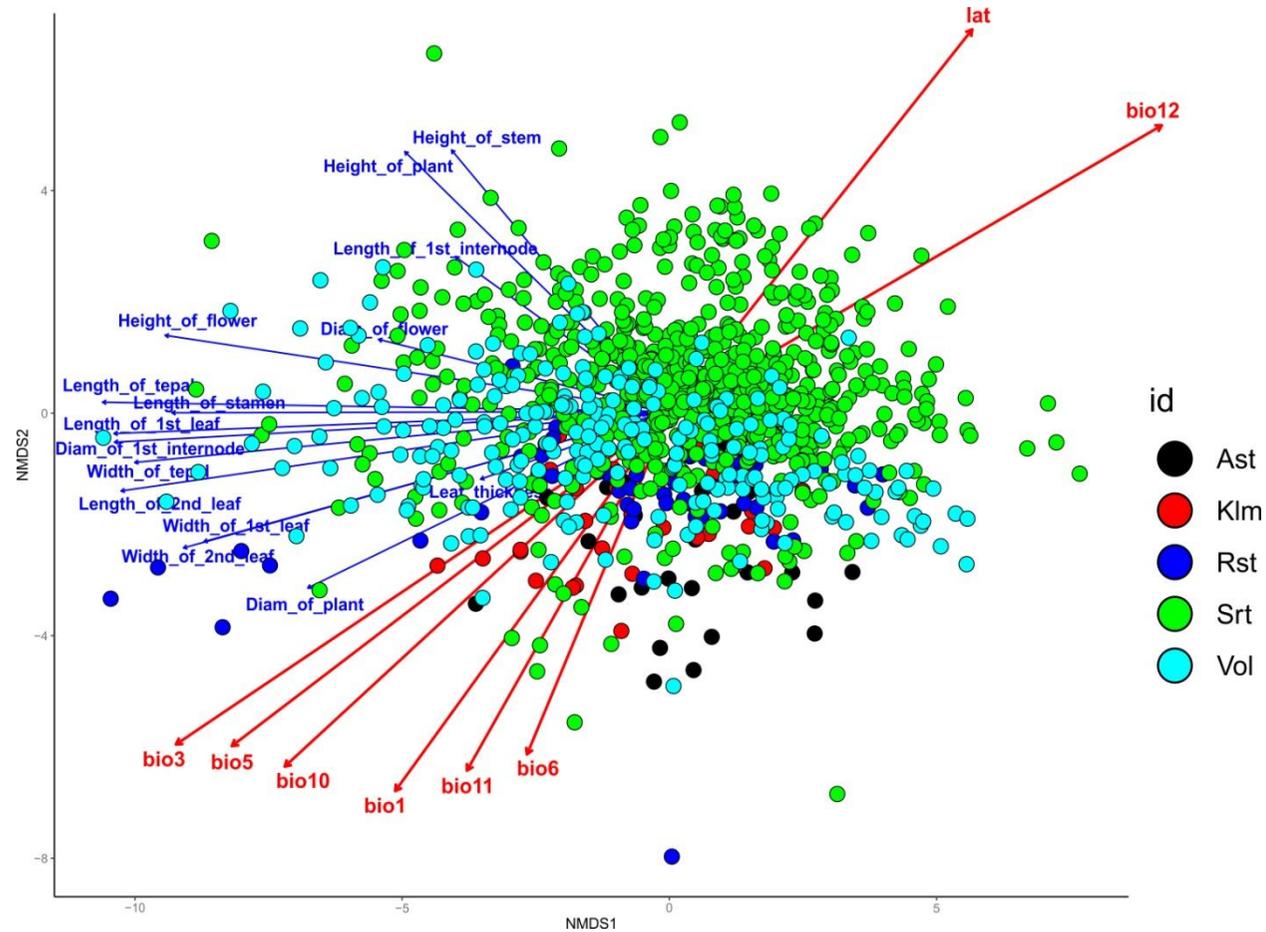


Рис. 4.28 Неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) морфологических признаков образцов популяций *Tulipa suaveolens*.  
*Ast* – Астраханская обл., *Klm* – Республика Калмыкия, *Rst* – Ростовская обл., *Srt* – Саратовская обл., *Vol* – Волгоградская обл.

Несколько обособленно от остальных расположились популяции Калмыкии, Астраханской и Ростовской областей. Популяции Саратовской и Волгоградской областей имеют довольно широкий разброс, как вдоль первой, так и вдоль второй главной компоненты.

Таким образом, в верхней части факторного пространства сосредоточены популяции, находящиеся в пределах исследованной территории севернее, а в нижней части – популяции, расположенные южнее и юго-восточнее. Первая ось NMDS отражает градиент от популяций с крупными цветками и широкими, длинными, широко расставленными листьями к популяциям с мелкими цветками и узкими прижатыми к стеблю листьями (горизонтальные признаки и цветок). Вторая ось отражает градиент увеличения высоты растений за счет удлинения стебля независимо от высоты цветка (Кашин и др., 2017).

Из факторов окружающей среды с наблюдаемым паттерном изменчивости оказались связаны следующие переменные: среднегодовая температура, изотермальность, максимальная температура наиболее теплого месяца, минимальная температура наиболее холодного месяца, средняя температура наиболее теплого квартала, средняя температура самого холодного квартала, среднегодовые осадки и географическая широта (табл. 4.20).

То есть за морфологическое обособление популяций Калмыкии, Астраханской и Ростовской областей в большей мере отвечают температурные факторы, причем, не только периода вегетации, но и всего года, включая зимние месяцы, и среднегодовое количество осадков.

Распределение популяций по географической широте отражает изменение морфологической структуры в них и по зонам растительности (Кашин и др., 2016а). В северных типах степей (луговые, богато- и разнотравно-ковыльные и др.) с большими проективным покрытием и высотой травостоя развиваются растения с более длинным стеблем и более прижатыми к стеблю листьями. В более разреженных типчаково-ковыльных

и пустынных степях развивается короткий побег, выносящий цветок над низким травостоем, при этом листья растений оказываются расставленными в сторону далеко от стебля. В совокупности всё это подчёркивает своеобразие географической изменчивости внутри вида.

Таблица 4.20 Связь факторов окружающей среды с основными направлениями изменчивости *Tulipa suaveolens*

Фактор окружающей среды	Обозначение	r <sup>2</sup>	Pr(>r)
Среднегодовая температура	bio1	0.3287	0.022
Среднемесячная суточная амплитуда температуры	bio2	0.0232	0.022
Изотермальность	bio3	0.2655	0.022
Сезонность температуры (коэффициент вариации)	bio4	0.1803	0.022
Максимальная температура наиболее теплого месяца	bio5	0.2644	0.022
Минимальная температура наиболее холодного месяца	bio6	0.2654	0.022
Среднегодовая амплитуда колебания температуры	bio7	0.1252	0.022
Средняя температура наиболее влажного квартала	bio8	0.0258	0.022
Средняя температура наиболее сухого квартала	bio9	0.0539	0.022
Средняя температура наиболее теплого квартала	bio10	0.2932	0.022
Средняя температура самого холодного квартала	bio11	0.2923	0.022
Среднегодовые осадки	bio12	0.2009	0.022
Осадки самого влажного месяца	bio13	0.1303	0.022
Осадки самого сухого месяца	bio14	0.1247	0.022
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации)	bio15	0.0402	0.022
Осадки самого влажного квартала	bio16	0.1532	0.022
Осадки самого сухого квартала	bio17	0.1284	0.022
Осадки самого теплого квартала	bio18	0.1738	0.022
Осадки самого холодного квартала	bio19	0.1757	0.022
Высота над уровнем моря	alt	0.0250	0.022
Географическая широта	lon	0.1519	0.022
Географическая долгота	lat	0.3349	0.022

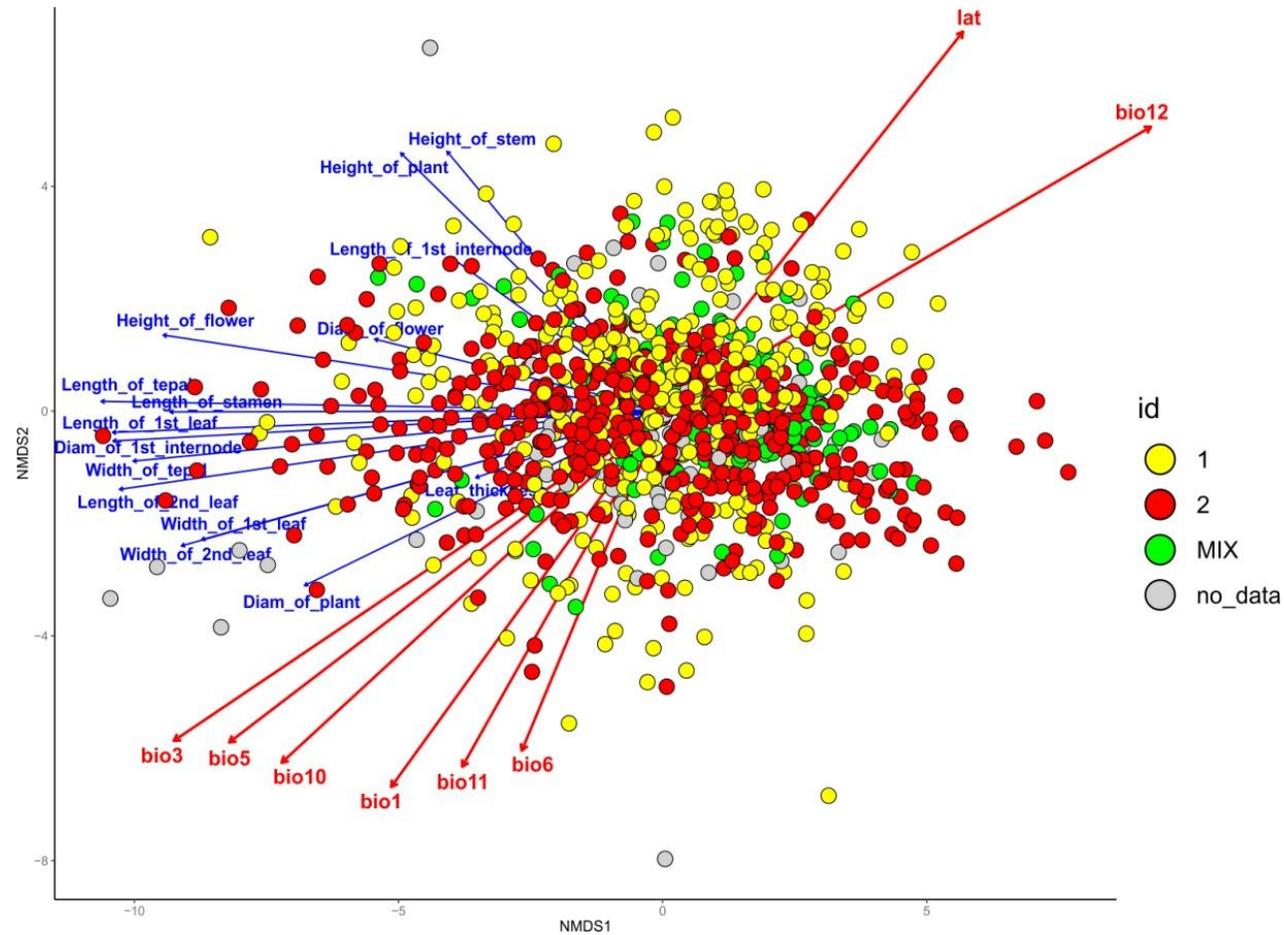


Рис. 4.29 Неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) морфологических признаков образцов популяций *Tulipa suaveolens* с учетом их генотипа на основании данных ISSR-маркирования.

1, 2 – генетическая группа, MIX – образцы имеют смешанную генетическую природу, no\_data – данные о генотипе отсутствуют

**Связь с генотипом.** При выборе в качестве группирующего фактора для визуализации генетической группы, к которой были отнесены изученные популяции согласно данным ISSR-маркирования, закономерностей в распределении не выявлено (рис. 4.29).

#### 4.4 Географические особенности распределения растений

##### *Tulipa suaveolens* по окраске цветка

В настоящем разделе выявлена географическая закономерность распределения окраски цветков *T. suaveolens* по всему европейскому ареалу видов и изучили роль абиотических факторов на особенности этого пространственного распределения.

Анализ 56 локальных популяций *T. suaveolens* показал, что во всем европейском ареале вида *T. suaveolens* демонстрирует широкий спектр окраски цветов (см. рис. 4.26). Средние значения хроматических составляющих приведены для каждой популяции в табл. 4.21. Географическое распределение окраски цветка *T. suaveolens* по популяциям отражено на рис. 4.30. Из рисунка видно, что особи с жёлтой окраской цветка доминируют на севере, а также распространены на крайнем востоке и крайнем юге исследованной части ареала. Особи же с красной окраской цветка доминируют на юго-западе. Однако анализ распределения хроматических компонентов показал, что только хроматическая компонента *a* демонстрирует выраженный пространственный градиент, тогда как для хроматической компоненты *b* он сомнителен (рис. 4.31) (Кашин и др., 2022).

Глобальный тест Морана I показал, что хроматическая компонента *a* имеет сильную пространственную автокорреляцию ( $z = 3,8306$ ,  $p = 6.392e-05$ ), тогда как хроматическая компонента *b* распределена случайным образом ( $z = -0.0013$ ,  $p = 0.5005$ ). Принимая во внимание результаты теста Морана I, последующий анализ пространственной регрессии был выполнен только для хроматического компонента *a*\* (Кашин и др., 2022).

Таблица 4.21 Средние значения хроматических составляющих окраски околоцветника в локальных популяциях *Tulipa suaveolens*

№ поп.	Место произрастания популяции	Географические координаты		Высота над у.м., м	Хроматические компоненты (усредненные)	
		широта, с.ш.	долгота, в.д.		<i>a</i>	<i>b</i>
1	2	3	4	5	6	7
1	Р. Дагестан, Кумторкалинский р-он, окр. бархана Сарыкум	42.99583	47.21125	275.00	63.1	53.4
2	Р. Дагестан, Кизилюртовский р-он, с. Новый Гельбах	43.14903	46.92839	225.00	-0.9	54.9
3	Р. Крым, окр. г. Балаклава, плато Инжир	44.48571	33.62071	598.00	-6.6	80.6
4	Р. Крым, окр. г. Ялта, Ай-Петринская яйла, вершина Ставри-Кая	44.49861	34.09944	547.16	-5	74
5	Краснодарский край, окр. пос. Кабардинка	44.68267	37.91261	224.00	-3.5	76.1
6	Р. Крым, окр. г. Коктебель, Тихая бухта	44.97333	35.31556	55.17	62.3	31.6
7	Р. Крым, Керченский полуостров, берег оз. Узунлар	45.06005	36.14495	5.49	45.1	51.3
8	Р. Крым, Керченский полуостров, Приазовье, Караларская степь	45.45028	36.18528	46.14	59.2	51.1
9	Краснодарский край, окр. г. Новороссийск, гора Маркотх	45.72611	37.86667	479.69	67.2	26.1
10	Р. Калмыкия, Приютненский р-он, с. Приютное	46.14329	43.30573	20.30	59.3	40.7
11	Ростовская обл., Орловский р-он, пос. Маныч, оз. Грузское	46.42897	42.72749	11.00	39.7	43.8
12	Ростовская обл., Орловский р-он, хут. Островянский	46.60565	42.50530	18.00	66.3	52.8
13	Ростовская обл., Ремонтненский р-он, с. Ремонтное	46.80916	43.15451	148.83	20.7	58.6
14	Ростовская обл., Дубовский р-он, хут. Хуторской	46.89667	43.02668	74.65	45.3	36.1
15	Р. Калмыкия, Яшкульский р-он, пос. Хулхута	47.29410	46.59533	-01.00	2.7	76.8
16	Р. Калмыкия, Юстинский р-он, пос. Цаган-Аман	47.52493	46.62867	-04.00	4.1	75.8
17	Ростовская обл., Октябрьский р-он, хут. Суворовка	47.58227	40.07978	57.00	68.9	59
18	Волгоградская обл., Котельниковский р-он, хут. Захаров	47.80037	42.98359	53.89	57.7	30.9
19	Астраханская обл., Ахтубинский р-он, оз. Баскунчак	48.15412	46.79805	11.62	30.5	47

Продолжение табл. 4.21

1	2	3	4	5	6	7
20	Волгоградская обл., Светлоярский р-он, пос. Тингута	48.28901	44.38388	103.96	54.4	50.1
21	Волгоградская обл., г. Ленинск	48.78429	45.25273	3.50	24.2	43.1
22	Волгоградская обл., оз. Эльтон	49.22758	46.68075	13.98	56	33
23	Волгоградская обл., Быковский р-он, с. В. Балыклей	49.56962	45.22902	56.34	40.2	42.7
24	Волгоградская обл., Палласовский р-он, с. Гончары	49.76391	46.59170	26.00	3.9	53.4
25	Саратовская обл., Алтайский р-он, окр. хут. Тюлюнев	50.12810	48.56750	24.55	24.5	36.5
26	Волгоградская обл., Михайловский р-он, хут. Б. Орешкин	50.13443	43.32866	114.58	45	13.6
27	Волгоградская обл., Палласовский р-он, с. Коршуновка	50.18482	46.88461	49.38	-1	62.4
28	Волгоградская обл., Даниловский р-он, с. Орехово	50.50875	44.32844	239.42	-2.2	48
29	Саратовская обл., Питерский р-он, пос. Трудовик	50.67670	47.82387	70.70	1.7	67.3
30	Саратовская обл., Красноармейский р-он, с. Каменка	50.68414	45.21844	271.10	-10.7	76.4
31	Саратовская обл., Новоузенский р-он, с. Куриловка	50.70997	48.19899	51.14	12	35.7
32	Саратовская обл., Ровенский р-он, пос. Лиманный	50.71128	46.11988	33.59	21.2	55.2
33	Саратовская обл., Дергачёвский р-он, хут. Песчаный Мар	50.76599	48.84904	106.68	43.3	38.8
34	Саратовская обл., Фёдоровский р-он, урочище Иваново поле	50.99456	47.50141	75.96	6.7	53
35	Саратовская обл., Красноармейский р-он, с. Ахмат	51.06992	45.89126	83.80	13.8	35.2
36	Казахстан, Западно-Казахстанская обл., с. Усихино	51.11488	50.55714	111.63	1.3	36.6
37	Саратовская обл., Энгельский р-он, с. Красноармейское	51.18691	46.06225	57.65	1.7	66.6
38	Саратовская обл., п.г.т. Дергачи	51.24100	48.83522	80.08	0.5	70.6
39	Казахстан, Западно-Казахстанская обл., пос. Долинный	51.26543	52.18179	88.71	2.1	28.7
40	Саратовская обл., Озинский р-он, окр. с. Непряхино	51.29777	49.81248	94.28	5.7	56.4
41	Саратовская обл., Советский р-он, пос. Степное	51.35949	46.88935	70.12	30.5	37.7
42	Саратовская обл., Ершовский р-он, с. Новоряженка	51.48933	48.07589	84.16	6.1	56.3
43	Саратовская обл., Саратов, пос. Елшанка	51.63427	45.87958	97.96	-4.3	71.2
44	Саратовская обл., Балашовский р-он, с. Ключи	51.66076	43.34537	165.29	-3.3	70.5

Окончание табл. 4.21

1	2	3	4	5	6	7
45	Саратовская обл., Перелюбский р-он, с. Натальин Яр	51.76080	50.61770	113.69	3	70.7
46	Саратовская обл., Балаковский р-он, с. Б. Кушум	51.77339	48.07111	34.46	1.7	68.1
47	Саратовская обл., Перелюбский р-он, с. Бригадировка	51.81430	50.42612	99.15	0.7	64.4
48	Самарская обл., Большечерниговский р-он, с. Грызлы	51.81720	50.79396	169.00	-15.4	77.2
49	Саратовская обл., Воскресенский р-он, с. Славянка	51.84077	46.25151	50.00	-7	65.6
50	Саратовская обл., Пугачевский р-он, с. Максютово	51.84572	49.63029	85.12	-1.2	69.8
51	Саратовская обл., Пугачевский р-он, пос. Солянский	52.03747	48.32847	55.98	-1.5	70.8
52	Саратовская обл., Ивантеевский р-он, пгт Ивантеевка	52.26872	49.15485	70.20	1.9	63.9
53	Саратовская обл., Вольский р-он, с. Н. Чернавка	52.28618	47.28517	79.47	-3.5	76.9
54	Оренбургская обл., Переволоцкий р-он, с. Абрамовка	52.33744	54.24413	205.00	-17.6	77.4
55	Саратовская обл., Хвалынский р-он, урочище Цыганский дол	52.54050	48.10072	112.62	26.8	37.7
56	Саратовская обл., Хвалынский р-он, окр. пос. Возрождение	52.64050	48.20872	161.54	27.5	36.5

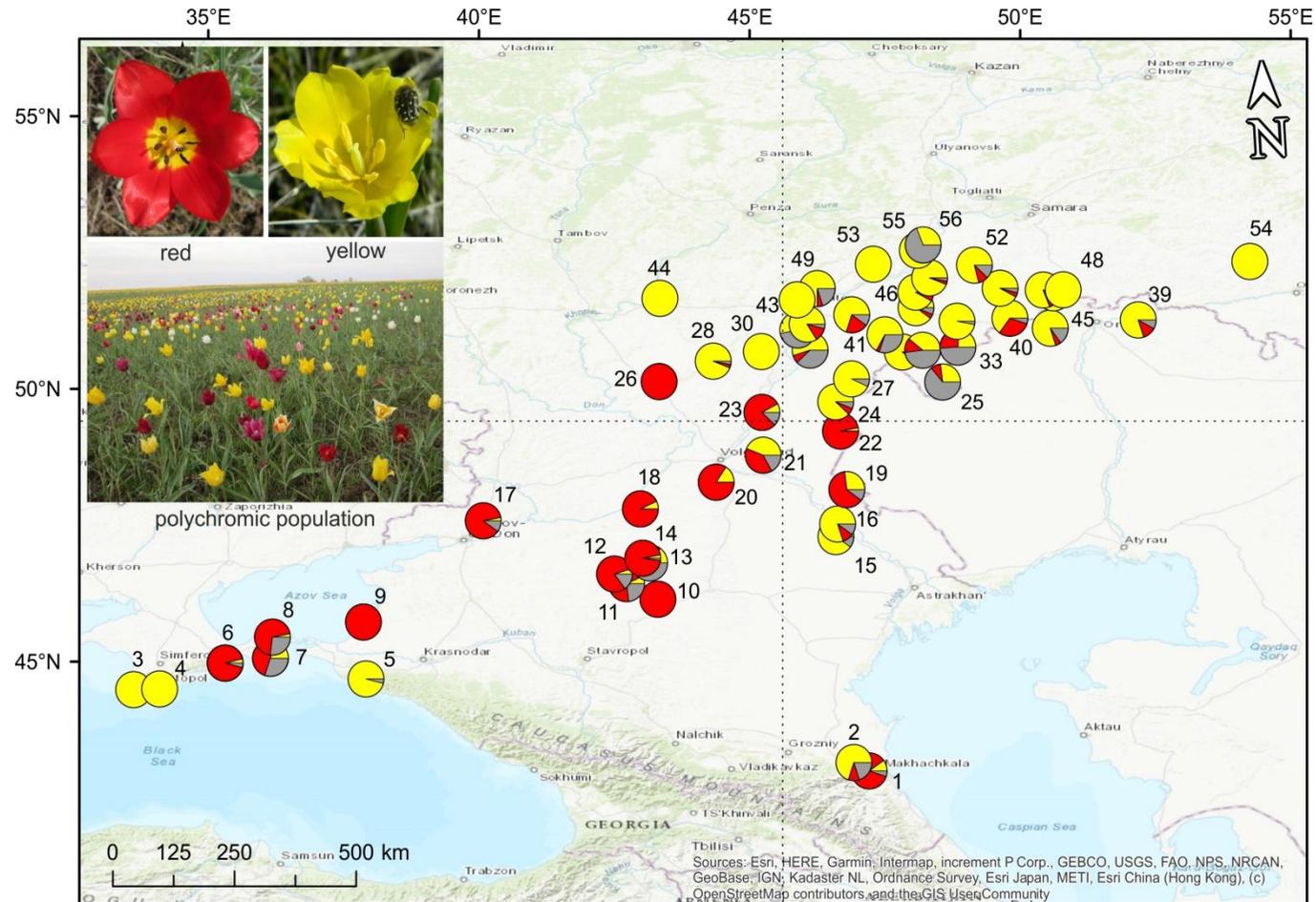


Рис. 4.30 Красная, желтая и другие формы *Tulipa suaveolens* и их доли в популяциях на всем европейском ареале вида: «желтая» категория – экземпляры со значениями  $a$  от -30 до 22 и  $b$  от 60 до 100; «красная» категория – растения со значениями  $a$  от 47 до 100 и значениями  $b$  от 45 до 70; категория «другие» – экземпляры с другими сочетаниями значений  $a$  и  $b$ , а также экземпляры с неоднородной окраской листочков околоцветника

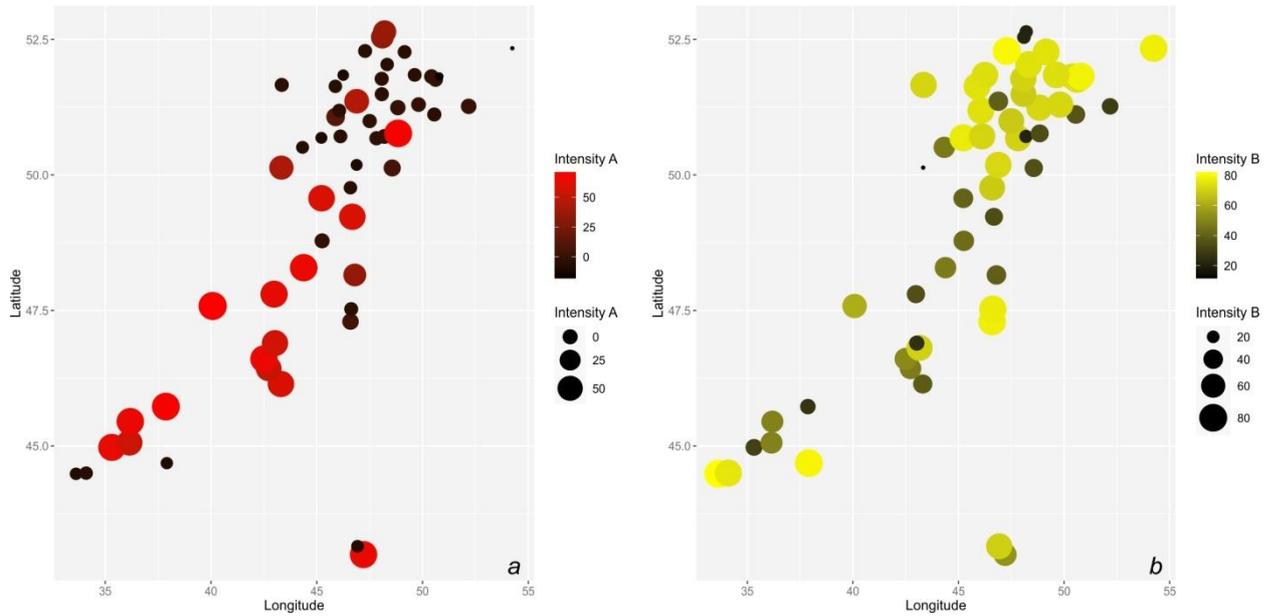


Рис. 4.31 Распределение интенсивности хроматических составляющих в координатной сетке: *a* – красная хроматическая составляющая; *b* – желтая хроматическая компонента

После процедуры исключения сильно скоррелированных переменных, в набор предикторов вошли: высота над уровнем моря (*alt*), широта (*lat*), долгота (*long*), количество солнечной радиации в апреле, среднемесячная суточная амплитуда температуры (*bio2*), изотермальность (*bio3*), максимальная температура наиболее теплого месяца (*bio5*), средняя температура наиболее влажного квартала (*bio8*), средняя температура наиболее сухого квартала (*bio9*), средняя температура наиболее теплого квартала (*bio10*), среднегодовое количество осадков (*bio12*), сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации, *bio15*) (Кашин и др., 2022).

Таким образом, полная модель, с хроматической переменной *a* в виде отклика и всеми оставленными предикторами описывалась формулой:

$a \sim \text{bio2} + \text{bio3} + \text{bio5} + \text{bio8} + \text{bio9} + \text{bio10} + \text{bio12} + \text{bio15} + \text{long} + \text{lat} + \text{alt} +$  количество солнечной радиации в апреле.

В результате обратного пошагового отбора, была получена наиболее экономная модель. Сводная статистика по полной и оптимальной модели (с минимальным AIC) представлена в табл. 4.22. Из неё следует, что только три предиктора были включены в оптимальную модель: bio2, bio5 и bio15. При этом все коэффициенты статистически значимы. Доля объясненной дисперсии составила 56.1%, что не многим меньше, чем у полной модели (59.2%), при этом значения стандартной ошибки остатков и AIC уменьшились. Таким образом, мы можем утверждать, что влияние удаленных в ходе процедуры пошагового исключения предикторов существенно не влияет на качество модели, и позволяет использовать более простую модель для описательных и предсказательных целей (Кашин и др., 2022).

Согласно рассчитанным коэффициентам регрессии, значение интенсивности красной компоненты возрастает с увеличением максимальной температуры самого теплого месяца (bio5), и убывает с увеличением среднемесячной суточной амплитуды температуры (bio2) и сезонности осадков (bio15) (рис. 4.32) (Кашин и др., 2022).

Диагностика модели (не показано) подтвердила, что модель соответствует всем допущениям, включая нормальность распределения и гомоскедастичность остатков модели, а так же пространственную независимость: тест Морана не выявил присутствия пространственной автокорреляции в остатках ( $z = 1.2581, p = 0.104$ ).

Выявлен градиент в географическом распределении цветового полиморфизма *T. suaveolens*. В соответствии с ним в направлении с северо-востока на юго-запад в популяциях увеличивается интенсивность красной хроматической составляющей и доля красноцветковых особей (Кашин и др., 2022).

Этот градиент нельзя объяснить изменениями в фауне опылителей или их цветовыми предпочтениями, поскольку на исследованной части ареала тюльпаны опыляются одними и теми же насекомыми (Петрова и др., 2019). По всему региону основными видами-опылителями являются жуки

семейства Scarabaeidae (*Amphicoma vulpes*, *Epicometis hirta* и др.) и пчелы рода *Andrena* (*Andrena gravida*, *Andrena nanula* и др.). Большинство пчел не обладают рецепторами красного цвета (Chittka, Waser, 1997; Briscoe, Chittka, 2001). Однако это не означает, что они не различают красные оттенки (Rodríguez-Gironés, Santamaría, 2004); они просто различают их хуже, чем желтые оттенки, которые они видят очень хорошо (Кашин и др., 2022, 2023).

Таблица 4.22 Сводная статистика полной и оптимальной моделей множественной регрессии

Предиктор	Зависимая переменная: $a^*$	
	Полная	Оптимальная
Bio2	-16.796 (22.781)	-22.541*** (3.215)
Bio3	-3.323 (6.880)	–
Bio5	14.618 (19.208)	11.860*** (2.117)
Bio8	0.286 (0.363)	–
Bio9	-0.979 (0.917)	–
Bio10	-8.841 (20.544)	–
Bio12	0.056 (0.068)	–
Bio15	-3.026* (1.534)	-1.790** (0.799)
Долгота	-0.215 (3.865)	–
Широта	-5.054 (5.208)	–
Высота над у.м.	-0.007 (0.033)	–
Солнечная радиация в апреле	0.004 (0.024)	–
Постоянная	251.521 (509.152)	-73.625 (60.801)
Наблюдения	56	56
$R^2$	0.592	0.561
Скорректированное $R^2$	0.479	0.536
Остатки стандартной ошибки	18.383	17.343
AIC	337.29	323.41
F-статистика	5.209*** (df = 12; 43)	22.184*** (df = 3; 52)

Примечание: \* $p < 0.1$ ; \*\* $p < 0.05$ ; \*\*\* $p < 0.01$ .

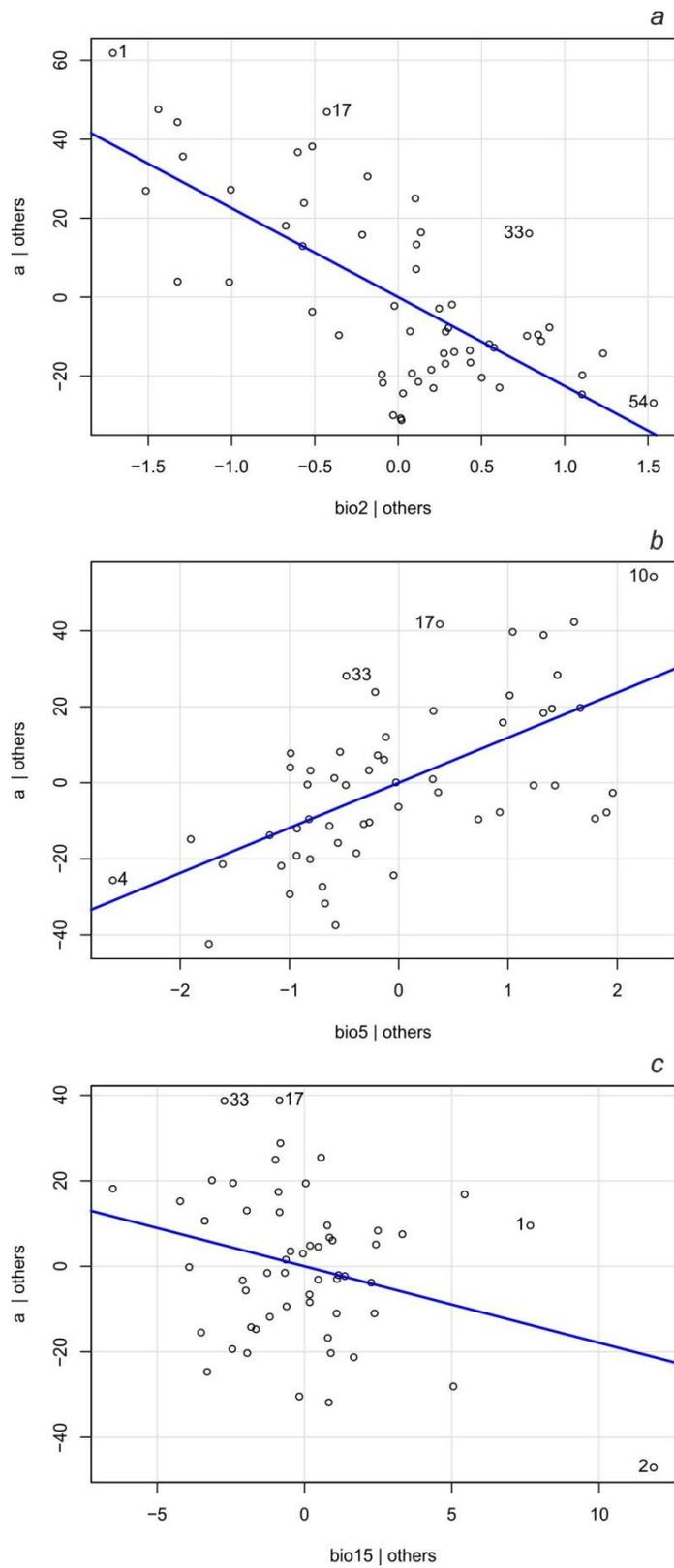


Рис. 4.32 Связь интенсивности хроматической компоненты *a* с биоклиматическими переменными по данным регрессионного анализа. *a*. bio2 – среднесуточные колебания температуры; *b*. bio5 – максимальная температура самого теплого месяца; *c*. bio15 – сезонность осадков (коэффициент вариации)

Тем не менее, в исследовании Н. А. Петровой с соавторами (2019) пчелы отлавливались как с желтых, так и с красных цветков *T. suaveolens*. Это может быть связано с уникальной способностью листочков околоцветника тюльпана отражать свет (Vignolini et al., 2013). Учитывая, что оптическая сигнатура клеток эпидермиса околоцветника похожа на дифракционную решетку, солнечный свет не только зеркально отражается, но и делает поверхность околоцветника радужной (Vignolini et al., 2013). Последнее, в свою очередь, может привлекать жуков-опылителей, которые способны видеть поляризованный свет (Warrant, 2010; Carter et al., 2016). Следовательно, уникальные оптические свойства листочков околоцветника *Tulipa* (Vignolini et al., 2013) позволяют всем возможным вариантам окраски быть одинаково привлекательными для основных групп опылителей.

Характер географического распределения цветового полиморфизма у *T. suaveolens* можно было бы объяснить следствием флуктуаций уровня Понто-Каспия и особенностями вторичного заселения данных территорий после регрессий в Четвертичном периоде. Отпечаток этих исторических событий был выявлен в результате филогеографических исследований популяций этого вида с использованием ISSR маркеров и секвенирования пластидной ДНК и ITS региона рибосомальной ДНК (см. разделы 4.1 и 4.2). Однако предпринятая в последней работе попытка связать пластидные или ядерные гаплотипы с окраской цветка у образцов оказалась безуспешной. К тому же, трансгрессии Каспийского и Черного морей имели более или менее четкую географическую локализацию, не совпадающую с современным пространственным распределением цветового полиморфизма *T. suaveolens*.

Выявленный географический градиент также невозможно объяснить прямым или косвенным воздействием антропогенного фактора. А priori очевидно, что ни избирательность изъятия из популяций цветков на букеты или луковиц для декоративного садоводства, ни выпас разной интенсивности, ни разная степень распашки земель в пределах

исследованной территории не могли так своеобразно сказаться на распределении цветового полиморфизма (Кашин и др., 2022, 2023).

Согласно полученным нами результатам на своеобразии пространственного распределения хроматического полиморфизма цветков *T. suaveolens* прежде всего сказываются абиотические факторы. Из результатов анализа очевидно, что значение интенсивности красной компоненты в окраске цветков вида увеличивается по выявленному географическому градиенту с увеличением максимальной температуры самого теплого месяца, но уменьшается с увеличением среднемесячных суточных колебаний температуры и сезонности выпадения осадков. Под сезонностью выпадения осадков (коэффициент вариации) понимается стандартное отклонение значений месячных осадков, выраженное в процентах от среднего этих значений (т.е. среднегодового). Все эти факторы имеют четко выраженный географический градиент в направлении с северо-востока на юго-запад. При этом очевидно, что увеличение максимальной температуры самого тёплого месяца является для растений мощным стрессовым фактором. Напротив, как уменьшение среднемесячной суточной амплитуды температуры, так и уменьшение отклонений количества месячных осадков от среднегодового значения приводят к смещению погодных условий в сторону оптимальных для произрастания вида, т.е. максимально исключают стрессовые условия произрастания. Роль подобного рода их проявления должна возрастать именно в юго-западном направлении, так как в этом направлении в целом растут суточные колебания температур и сезонные колебания количества осадков, нередко достигая предельных значений (Кашин и др., 2022, 2023).

Считается, что абиотические факторы могут влиять на изменение окраски цветка несколькими путями (Rausher, 2008; Arista et al., 2013). Например, изменение цвета может происходить как пластическая реакция на гетерогенные абиотические условия, или цвет может изменяться из-за естественного отбора, связанного с абиотическими факторами. Учитывая,

что в случае окраски цветка *T. suaveolens* очевиден географический градиент, охватывающий значительную часть его ареала, – фактически в пределах всей его европейской части, – обоснованно полагать, что это связано, прежде всего, с естественным отбором на эволюционно значимом отрезке времени и обусловленностью этого отбора вышеуказанными абиотическими факторами.

На первый взгляд, указанному градиенту интенсивности красной компоненты в окраске цветка противоречат результатам исследований по нескольким южным популяциям, произрастающим в Горном Крыму и на Северо-Западном Кавказе. Однако это, скорее всего, связано с тем, что здесь популяции произрастают на большей, сравнительно с остальными, высоте над уровнем моря. Известно, что градиенты абиотических факторов по географической широте и высоте над уровнем моря имеют сходное проявление (Кашин и др., 2022, 2023).

Из вышеизложенного следует, что особи *T. suaveolens* с красными цветками доминируют в условиях более высоких температур, без резких суточных перепадов и более или менее равномерным увлажнением в течение года. При снижении температуры теплого периода, увеличении её суточных колебаний и неравномерности годового колебаний осадков, по географическому градиенту в обратном направлении, т.е. с юго-запада на северо-востока, их замещают особи с желтой окраской (Кашин и др., 2022).

Ряд исследований указывает на существование подобной корреляции между цветом цветка и долготой у ряда покрытосеменных растений. Например, T. Veiga с соавторами (2016) показывают, что у *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae) на Пиренейском полуострове полиморфизм цветочной окраски географически структурирован с запада на восток: в этом направлении цвет цветков меняется с оранжевого на желтый.

Выявленная в наших исследованиях закономерность полиморфизма окраски цветков *T. suaveolens* сходна с той, которая была сформулирована В. И. Талиевым (1930) для *T. turkestanica*. Основываясь на визуальных наблюдениях, В. И. Талиев описывает следующий типичный цвет цветка

*T. turkestanica*: внутренняя поверхность околоцветника кремово-белая, за исключением основания околоцветника, на котором есть желтое пятно; внешняя поверхность околоцветника имеет различные оттенки красного, красно-зеленого или фиолетового. Описанная окраска характерна для *T. turkestanica*, собранного из самых разных точек Средней Азии. Однако, по наблюдениям автора, в северной части ареала, выходящей за пределы туркестанского региона, распространены особи этого вида с полностью желтой окраской цветка.

Для *Primula vulgaris* Huds. был также описан географически структурированный и сходный с выявленным нами по географическому градиенту полиморфизм цвета листочков околоцветника, по крайней мере, от жёлтых к полиморфным цветкам. На большей части ареала (на севере и в центральной части Европы) растения вида имеют желтые цветки, а в южной (Кавказ, Турция, Иран) наблюдается ярко выраженный цветовой полиморфизм: помимо желтых цветков в большинстве популяций встречаются растения с венчиками белого цвета и всех оттенков розового, фиолетового и пурпурного (Richards, 2003). Более того локально в Северо-Западном Закавказье на протяжении всего 250 км преобладающий в популяции данного вида цвет венчиков изменяется от желтого до пурпурного при продвижении вдоль Черноморского побережья с севера на юг, – от Новороссийска до Пицунды (Richards, 2003; Shipunov et al., 2011). Кроме того у *P. vulgaris* наблюдался «горный сдвиг», выражающийся в значительных цветовых различиях между популяциями с различных высот над уровнем моря в пределах переходной зоны. При этом более светлые цвета в окраске были характерны для более холодных (более высоких или более северных) зон. (Shipunov et al., 2011). Однако авторы признают, что природа пространственного распределения цветового полиморфизма остаётся неясной (Shipunov et al., 2011; Volkova et al., 2013). Скрининг генома *P. vulgaris* с помощью AFLP-анализа не выявил действия естественного отбора на трансектах разной высоты (Volkova et al., 2021).

Резюмируя вышесказанное, мы полагаем, что исторически сложившиеся условия температуры и влажности, т. е. абиотические факторы, являются наиболее вероятными факторами отбора, определяющими пространственный паттерн окраски околоцветника *T. suaveolens*. Доля образцов с красными цветами и интенсивность красной хроматической компоненты *a* возрастает в направлении с северо-востока на юго-запад и с увеличением засушливости климата. Это объясняется тем фактом, что красная окраска цветков формируется антоцианами, которые также защищают растения от засухи и теплового стресса (Schemske, Bierzychudek, 2001; Coberly, Rausher, 2003; Rausher, 2008). Поэтому, по сравнению с другими вариантами, образцы с более высоким содержанием антоцианов в листочках околоцветника более устойчивы и продуктивны в жарком засушливом климате. Тогда как особи с жёлтыми цветками оказываются более выносливыми в условиях более низких температур и более равномерного годового распределения осадков (Кашин и др., 2022, 2023).

#### 4.4 Заключение

Таким образом, в результате ISSR-анализа и таргетного секвенирования хлДНК и спейсеров ITS рДНК *T. suaveolens* выявлен достаточно четкий филогеографический паттерн, разделяющий исследованные локальные популяции на две основные группы. Популяции, представляющие первую генетическую группу, располагаются преимущественно на высотах выше 50 м н.у.м. (Горный Крым, Северо-Западный и Северный Кавказ, Медведицкие Яры, Калачская, Ергенинская и Приволжская возвышенности, Донецкий Кряж, Общий и Каменный Сырт, холм Большое Богдо). Популяции, представляющие вторую генетическую группу, занимают территории в понижениях рельефа от –9 до 26 м н.у.м., совпадающих с очертаниями границ Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря, включая затопление Кумо-Маньчской впадины. При этом первая генетическая группа представляет собой объединение двух

дифференцированных друг от друга прапопуляций (А – Горный Крым, Северо-Западный и Северный Кавказ, Ергенинская возвышенность, Общий Сырт; В – Медведицкие Яры, Калачская и восточный склон Приволжской возвышенности, Донецкий Кряж, Каменный Сырт, холм Большое Богдо), вторая – продуктов скрещивания между ними (главным образом, результаты возвратного скрещивания гибридов F1 к прапопуляции А, в меньшей мере – к прапопуляции В). Анализ молекулярного датирования позволил оценить время дивергенции ядерных риботипов в диапазоне от 1.6 до 0.25 млн лет назад, что соответствует глобальному изменению климата в конце плиоцена и плейстоценовым макроциклам холодных и теплых периодов. Во время последнего ледникового максимума (24–17 тыс. лет назад) и Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря, происходившей синхронно с ним, возникшие ранее эволюционные единицы *T. suaveolens* могли сохраниться изолировано в отдельных степных рефугиумах. Для одной прапопуляции такими рефугиумами могли стать Крым, Кавказ, Ергенинская возвышенность и Общий Сырт, для второй – Каменный Сырт, Калачская возвышенность, Медведицкие Яры, Донецкий кряж и холм Большое Богдо. Контакт между этими группами возобновился в ходе Енотаевской регрессии Каспия по мере отступления ледника. Расселение, вероятно, шло с различных сторон незатапливаемой части ареала.

Гаплотипы хлДНК и риботипы ITS культурных сортов *T. × gesneriana* ранней селекции оказались идентичны таковым *T. suaveolens*. Показано, что *T. gesneriana* описан Карлом Линнеем по образцам, по крайней мере, близким к *T. suaveolens*, как например сорт ‘Silver Standart’ (1760), имеющий пестрые цветки и голые цветоножки и обладающий гаплотипом А хлДНК и ITS-риботипом 1, самыми распространенными у *T. suaveolens* на исследованной части ареала.

Морфологическая изменчивость линейных параметров *T. suaveolens* отражает широтный градиент от популяций с крупными цветками и широкими, длинными, широко расставленными листьями к популяциям с

мелкими цветками и узкими прижатыми к стеблю листьями (горизонтальные признаки и цветок). Из факторов окружающей среды с наблюдаемым паттерном изменчивости оказались связаны среднегодовая температура (включая зимние месяцы) и количество осадков.

На равнинной части ареала у *T. suaveolens* выявлен градиент, в соответствии с которым в направлении с северо-востока на юго-запад в популяциях увеличивается доля красноцветковых особей и интенсивность красной хроматической составляющей. В качестве наиболее вероятных факторов отбора, определяющих пространственный паттерн окраски околоцветника *T. suaveolens*, выступают исторически сложившиеся условия температуры и влажности, т. е. абиотические факторы.

Пространственные паттерны морфологической изменчивости линейных параметров и окраски околоцветника *T. suaveolens* не коррелируют с выявленными генетическими группами.

## ГЛАВА 5. БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ *FRITILLARIA* ЮГА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

### 5.1 Филогеографический анализ *Fritillaria meleagroides* и связь с эндемичными видами *Fritillaria* Северного Кавказа

#### 5.1.1 Варибельность хлоропластной ДНК

Для секвенирования использовали восемь маркеров хлДНК (*atpB-rbcL*, *matK*, *trnH-psbA*, *trnL-trnF*, *trnS-trnM*, *rpoC1*, *rbcL* и *ycf1*) и межгенный транскрибируемый спейсер рДНК (ITS1-5.8S-ITS2). Выбор маркеров обусловлен рекомендациями других исследователей (Day et al., 2014; Bi et al., 2018; Zhang et al., 2021; Chen et al., 2022) и доступностью в GenBank последовательностей именно этих регионов у ближайших сородичей и самого *F. meleagroides* из неохваченной нами части ареала (MG946144, Китай). С каждой популяции секвенировали по три особи.

Полученные последовательности хлДНК оказались малоинформативными для построения филогеографии, т.к. содержали единичные замены. Доля замен на общую длину выравнивания в 5960 п.н. составила менее 0.2% (Приложение Е).

В результате анализа методом статистической парсимонии выявлено, что *F. meleagroides* и кавказские эндемичные виды *Fritillaria* (*F. armena* Boiss., *F. kurdica* Boiss. & Noë, *F. latifolia* Willd., *F. orientalis* и *F. pinardii* Boiss.) произошли от одного общего предка, по-видимому, произраставшего на Кавказе или Предкавказье (рис. 5.1). Наиболее эволюционно близким таксоном для *F. meleagroides* является *F. orientalis* Adams – эндемик Кавказа. При этом восточно-европейские гаплотипы *F. meleagroides* являются корневыми по отношению к азиатским (Крицкая, 2023).

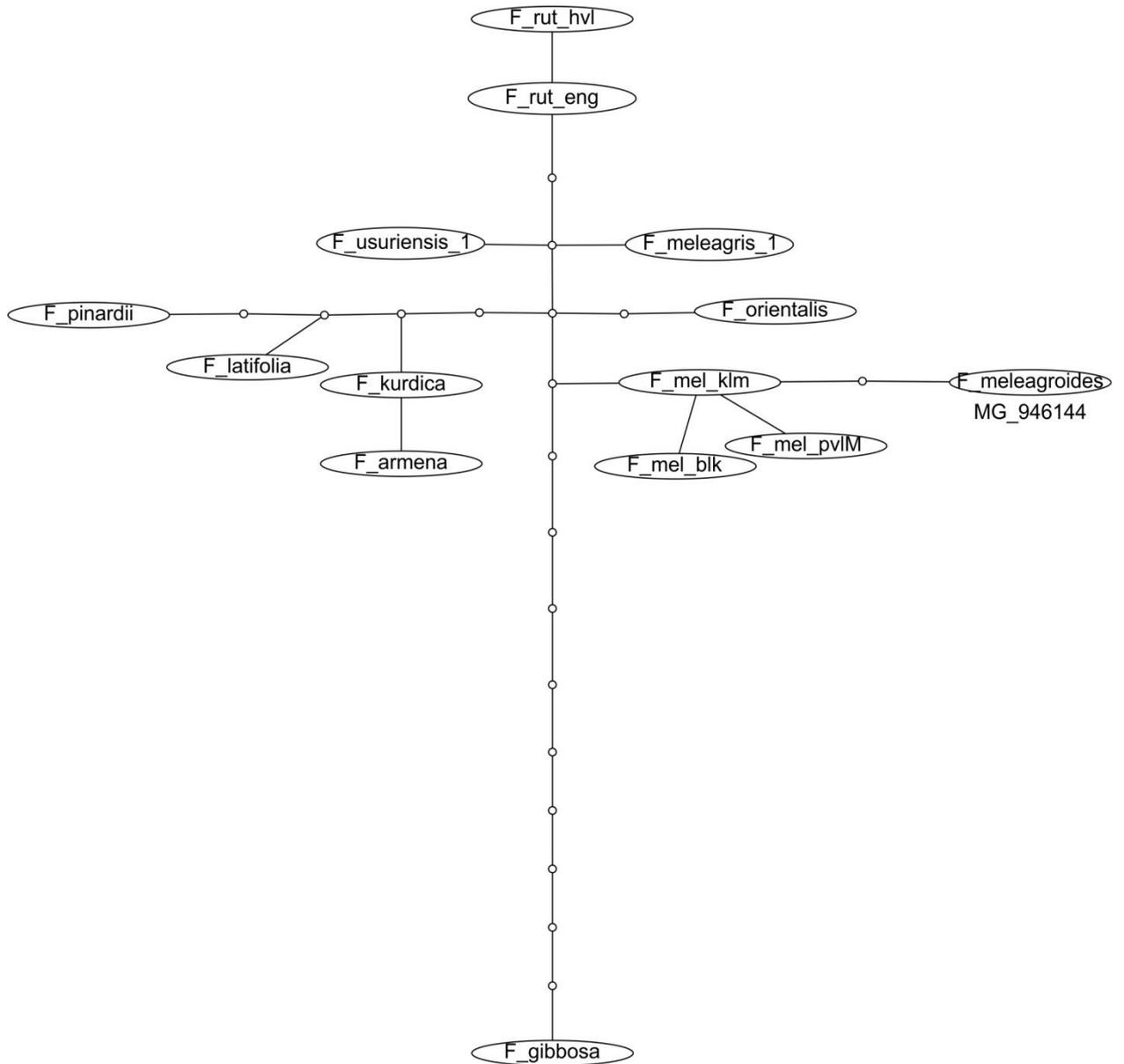


Рис. 5.1 Сеть гаплотипов хлДНК *Fritillaria meleagroides*, *F. ruthenica* и их ближайших сородичей, построенная методом статистической парсимонии.

Условные обозначения см. табл. 3.2

Выявленная топология сети фактически полностью конгруэнтна филогенетическому дереву, построенному методом Байеса (рис. 3.2). Последовательности *F. meleagroides* образовали на полученном дереве монофилетическую группу со 100% бутстреп поддержкой.

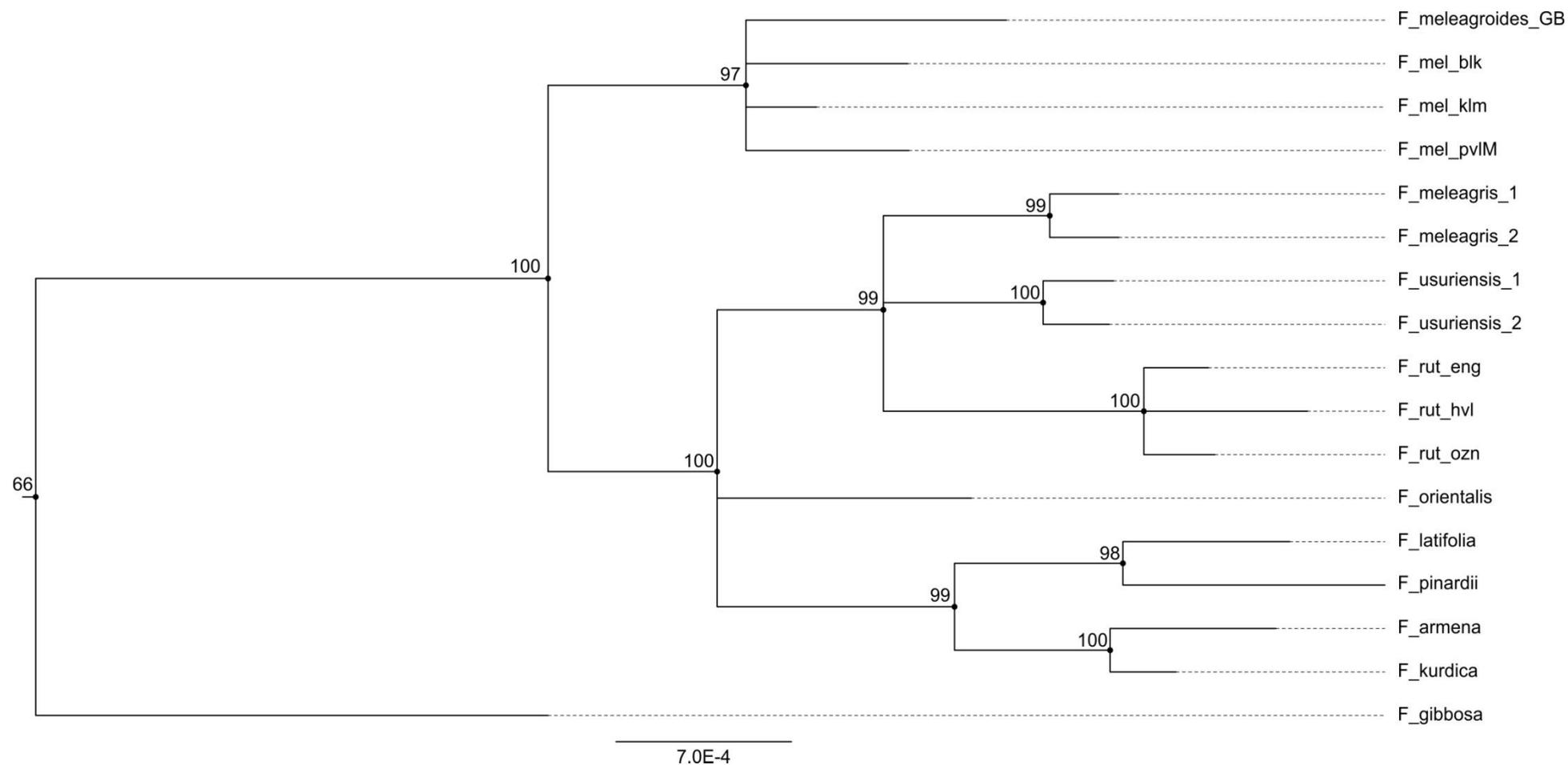


Рис. 5.2 Консенсусное филогенетическое дерево, построенное методом Байеса, на основе объединенных последовательностей хлДНК *Fritillaria meleagroides*, *F. ruthenica* и их ближайших сородичей. Условные обозначения см. табл. 3.2  
Подписи к узлам: бутстреп-поддержка (%). Масштабная линейка: 0.001 наблюдаемых изменений на сайт

В своей филогенетической реконструкции рода *Fritillaria*, основанной на пластидных маркерах, P. Day с соавт. (2014) так же обратили внимание на то, что гаплотип *F. meleagroides* вошел в «европейскую» кладу «А» подрода *Fritillaria*, а не в «азиатскую» – «В», как ожидалось, поскольку вид был впервые описан на Алтае (Артюшенко, 1979; Мордак, 2006). При этом авторы только констатируют этот факт, но никак не обсуждают в дальнейшем.

### 5.1.2 Вариабельность ядерной ДНК (ITS)

Матрица выравниваний ITS-последовательностей состояла из 656 позиций, семь из которых оказались информативными (Приложение Ж). При реконструкции генеалогии методом статистической парсимонии все последовательности *F. meleagroides* объединились в одну сеть (рис. 5.3а), состоящую из восьми риботипов, один из которых отсутствовал в нашей выборке и представлял собой гипотетический промежуточный риботип между восточно-европейскими образцами *F. meleagroides* и образцом из Китая (MG946144).

Картирование географического распространения ядерных риботипов выявило достаточно определенный пространственный паттерн (рис. 5.3б). Корневой риботип 1 обнаружен только у отдельных образцов Еланского (Eln) и Иловлинского (Ilv) районов Волгоградской обл., производные от него риботипы 2 и 3 выявлены в популяциях Ростовской обл. (Rost), Калмыкии (Klm), южной и центральной части Волгоградской обл. (Eln, Ilv) и у одного образца из Воронежской обл. (PvlM). Риботип 4 распространен более или менее равномерно в широтном направлении от Воронежской до Самарской обл., производный от него риботип 5 выявлен только в популяциях Саратовской обл., при том, как правобережных (BlсM, LsgM), так и левобережной (Blк). Производный от него риботип 6 обнаружен лишь у одного образца Алексеевского района Волгоградской обл. (Alk).

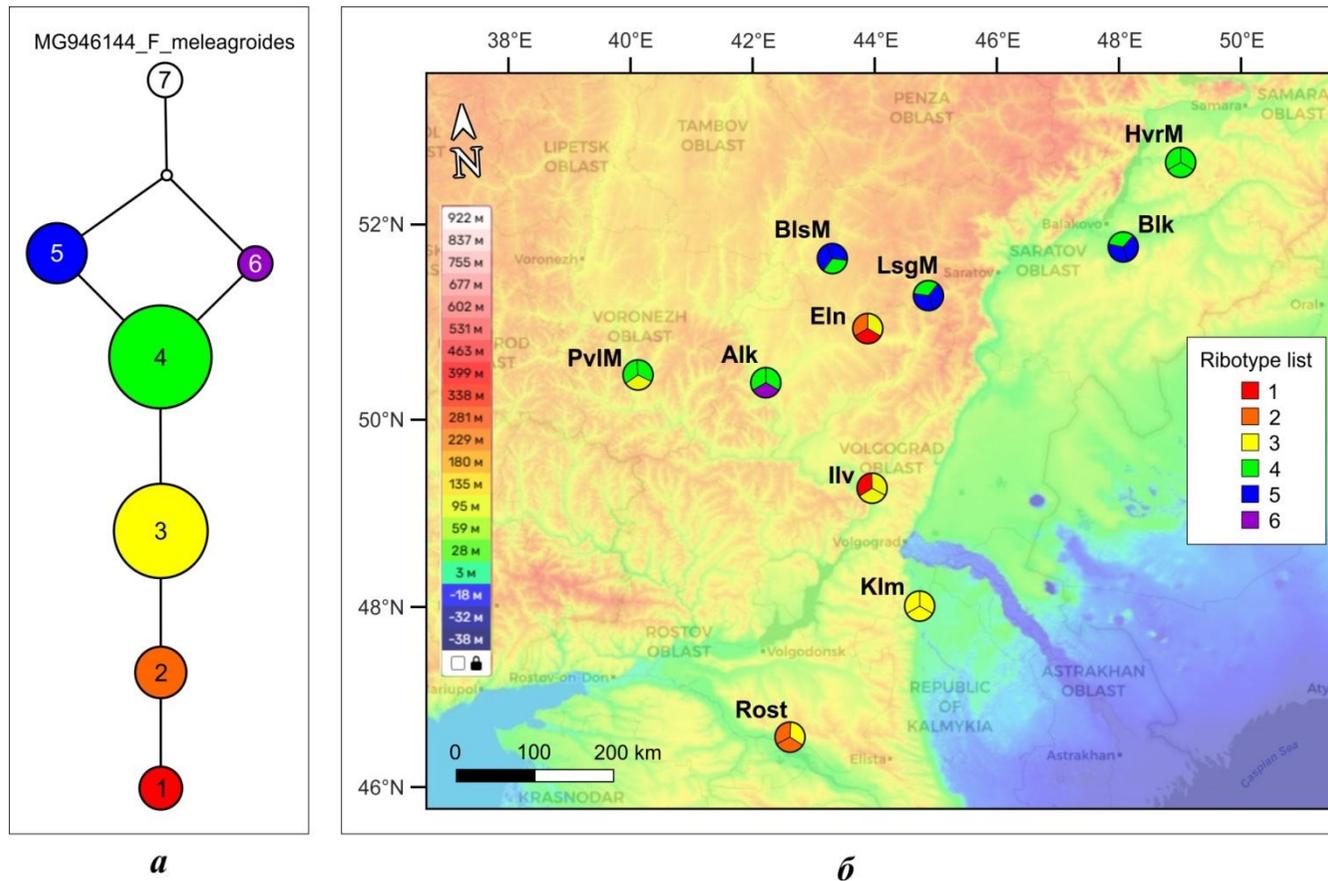


Рис. 5.3 Результаты филогеографической реконструкции *Fritillaria meleagroides*: *a* – сеть, построенная методом статистической парсимонии (уровень достоверности 95%; линии представляют собой мутационный путь, соединяющий риботипы; пустая точка – предполагаемый промежуточный риботип, отсутствующий в выборке); *б* – географическое распределение риботипов на территории исследования (каждая круговая диаграмма представляет собой популяцию, каждый сектор – особь). Условные обозначения см. табл. 3.2. Шкала – высота над уровнем моря

Риботип 7 является производным гипотетического отсутствующего риботипа, полученного в результате рекомбинации или гибридизации гаплотипов 5 и 6, и соответствует образцу из Китая, загруженному из GenBank (MG946144).

Таким образом, филогенетически более древние риботипы (1–3) распространены в южных областях исследованной территории, тогда как более молодые риботипы (4–6) – по северной границе. Риботип, обнаруженный в Китае (7), является рекомбинантным или гибридным, что свидетельствует в пользу гипотезы, сформировавшейся по результатам изучения хлДНК, о происхождении вида *F. meleagroides* на Кавказе или Предкавказье (Крицкая, 2023), а не в Средней Азии, как предполагалось ранее (Артюшенко, 1979; Мордак, 2006).

Согласно данным молекулярного датирования на основании полных хлоропластных геномов возраст ствола подрода *Fritillaria* клада «А», к которому относятся *F. meleagroides* и один из его ближайших сородичей – *F. usuriensis*, оценивается в ~ 10 млн. лет, что соответствует второй половине миоцена, время их дивергенции – в ~ 5.1 млн. лет, что соответствует периоду примерно от позднего миоцена до позднего плиоцена (Li et al., 2022). В качестве предкового ареала *F. meleagroides* и *F. usuriensis* реконструирован ирано-туранский регион и Средиземноморье (Li et al., 2022). Поскольку, согласно полученным нами результатам, *F. meleagroides* и *F. usuriensis* происходят от одного общего предка, то они имеют и общий предковый ареал.

С одной стороны, этот предок мог возникнуть непосредственно на Кавказе или Предкавказье, где в эти эпохи складывались благоприятные условия для видообразования (Иванов, 1998), и куда его предковые формы могли мигрировать из Средней Азии в середине-конце плиоцена (Агаханянц, 1981). С другой стороны, он мог возникнуть в Средиземноморье и трансформироваться по мере продвижения на восток в процессе миграции средиземноморской флоры на Кавказ, так же датируемой поздним плиоценом

(Кузнецов, 1891; Гроссгейм, 1936; Фёдоров, 1958; Гагнидзе, 1966, 1974, 1976; Гаджиев, 1966; Алтухов, 1966, 1974; Тахтаджян, Фёдоров, 1972; Колаковский, 1974, 1975; Львов, 1976; Галушко, 1976 и др.).

Этот вопрос требует дальнейшего изучения на уровне полных хлопчатных геномов *F. meleagroides* и кавказских эндемичных видов *Fritillaria*.

### 5.1.3 ISSR-анализ популяций *Fritillaria meleagroides* европейской части ареала

В результате ISSR анализа апробировано десять праймеров, тех же, что давали хорошие результаты на *Tulipa suaveolens* (см. табл. 4.15), четыре из которых оказались информативными и обладали высокой разрешающей способностью (табл. 5.1).

Таблица 5.1 Разрешающая способность и уровень полиморфизма ISSR маркеров для *Fritillaria meleagroides*

Праймер	Последовательность	PВ	PIC	RP	MRP	MI	H'
UBC811	(GA) <sub>8</sub> C	32	0.22	11.3	0.35	0.26	0.34
UBC824	(TC) <sub>8</sub> G	25	0.28	11.6	0.47	0.32	0.39
UBC843	(CT) <sub>8</sub> RA	18	0.44	13.3	0.74	0.50	0.52
UBC845	(CT) <sub>8</sub> RG	39	0.24	15.5	0.40	0.27	0.36
<b>Среднее</b>		<b>28.5</b>	<b>0.29</b>	<b>12.90</b>	<b>0.49</b>	<b>0.34</b>	<b>0.40</b>

Примечание: PВ – количество полиморфных фрагментов, PIC – содержание полиморфной информации, RP – разрешающая способность геля, MRP – средняя разрешающая способность, MI – индекс маркера, H' – индекс разнообразия Шеннона

По результатам AMOVA доля изменчивости, которая приходится на межпопуляционные различия, составляет всего 14.2%. Большая часть изменчивости (85.8%) приходится на внутривидовой полиморфизм (табл. 5.2). Индекс фиксации ( $F_{ST}$ ) составил 0.142 ( $p < 0.0001$ ), средний поток генов ( $Nm$ ) – 3.090.

Таблица 5.2 Результат анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) популяций *Fritillaria meleagroides*

Изменчивость	<i>d.f.</i>	Сумма квадратов	Доля изменчивости, %	Индекс фиксации	<i>p</i>
Между популяциями	8	350.22	14.18	$F_{ST} = 0.142$	< 0.001
Внутри популяций	81	1337.00	85.82	—	—

Примечание: 1000 пермутаций матрицы

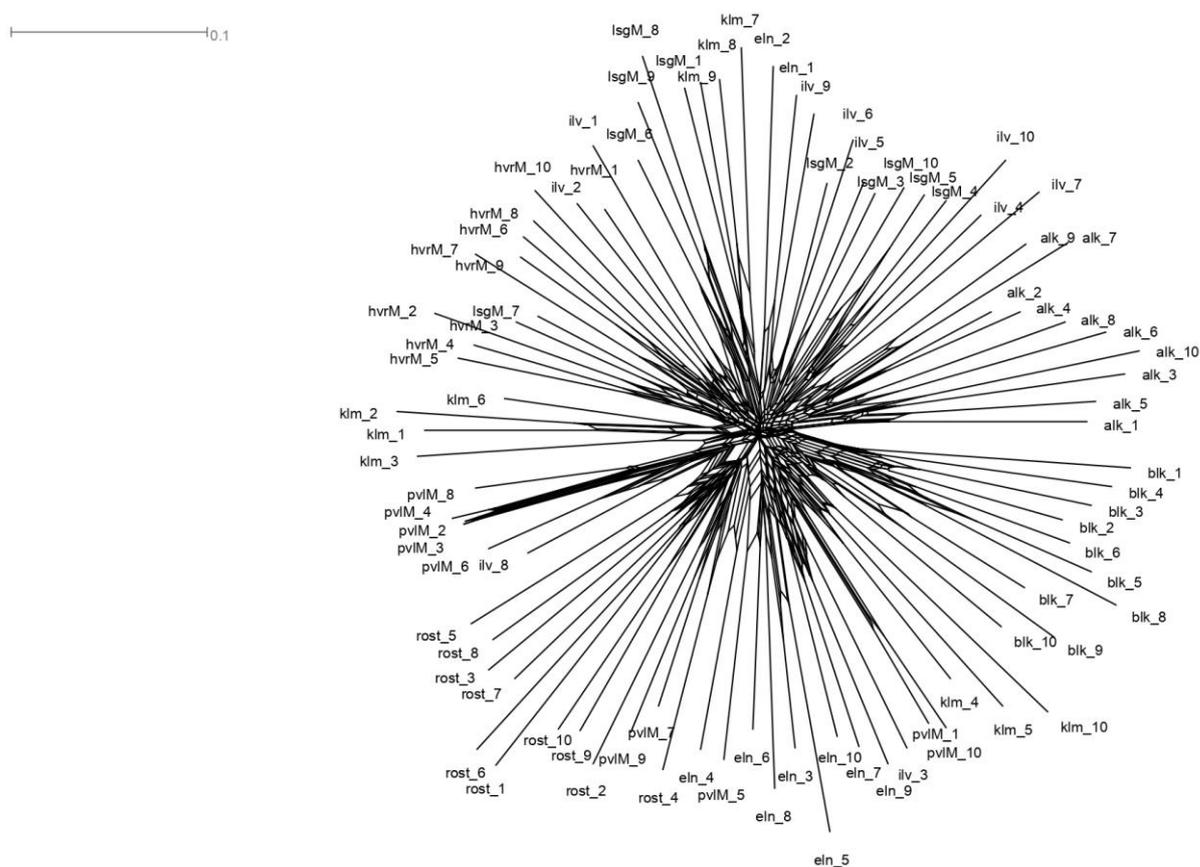


Рис. 5.4 Дендрограмма, построенная методом Neighbour Net для 90 образцов *Fritillaria meleagroides* на основе ISSR данных

Тест Мантеля показал отсутствие корреляции между матрицей попарных значений  $F_{ST}$  и матрицей попарных географических расстояний между популяциями, результаты статистически недостоверны ( $r = 0.297$ ;  $p = 0.089$ ).

Неукорененное дерево, построенное методом Neighbour Net, имеет звездчатое строение без четкого обособления каких-либо групп популяций (рис. 5.4).

На основании результатов STRUCTURE (рис. 5.5), идентифицировано шесть генетических групп или кластеров (*K*). Большинство изученных популяций имеет смешанную генетическую природу, за исключением популяций Балаковского р-на Саратовской обл. (blk), Хворостянского р-на Самарской обл. (hvrM) и Ростовской обл. (rost). Наиболее распространенными являются кластеры 1, 4 и 6. Кластеры 2 и 5 составили, главным образом, отдельные особи Лысогорского р-на Саратовской обл. В кластер 3 вошли отдельные особи популяции Воронежской обл. (рис. 5.6).

В целом, результаты, полученные в результате ISSR анализа, не противоречат результатам секвенирования спейсеров ITS, а дополняют их. Низкое значение индекса фиксации (0.142) указывает на панмиксию и отсутствие препятствий для потока генов. Мономорфность отдельных популяций может быть связана с в подходящие незанятые местообитания. В таких случаях генетическая структура новых популяций оказывается сильно обедненной за счет эффекта основателя.

Таким образом, большинство локальных популяций *F. meleagroides* в пределах европейской части России характеризуются высоким уровнем генетического разнообразия на уровне ядерной ДНК. Популяции с низким уровнем генетического полиморфизма приурочены к понижениям рельефа ниже  $\leq 50$  м н.у.м., что, скорее всего, связано с палеогеографической историей этой местности и более поздним заселением этих местообитаний особями вида.

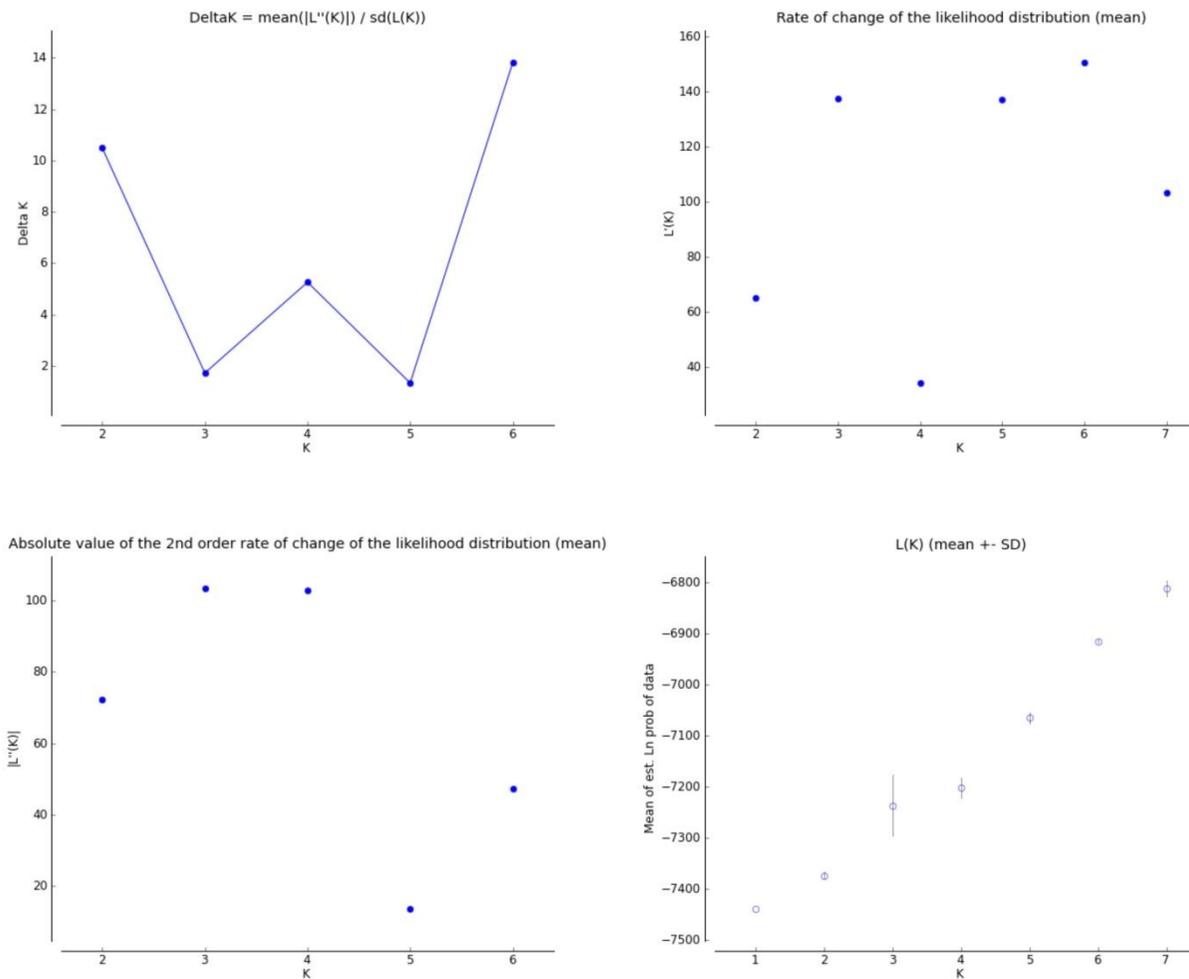


Рис. 5.5 Графическое представление средней вероятности  $L(K)$  и значений дисперсии  $K$ , сгенерированных STRUCTURE, в наборе данных, содержащем 90 образцов *Fritillaria meleagroides*. **a** – Значения дельта  $K$ ; **b** и **c** – Графики для определения количества групп  $K$ , которые лучше всего соответствуют данным; **d** – График средней вероятности  $L(K)$  и дисперсии для каждого значения  $K$

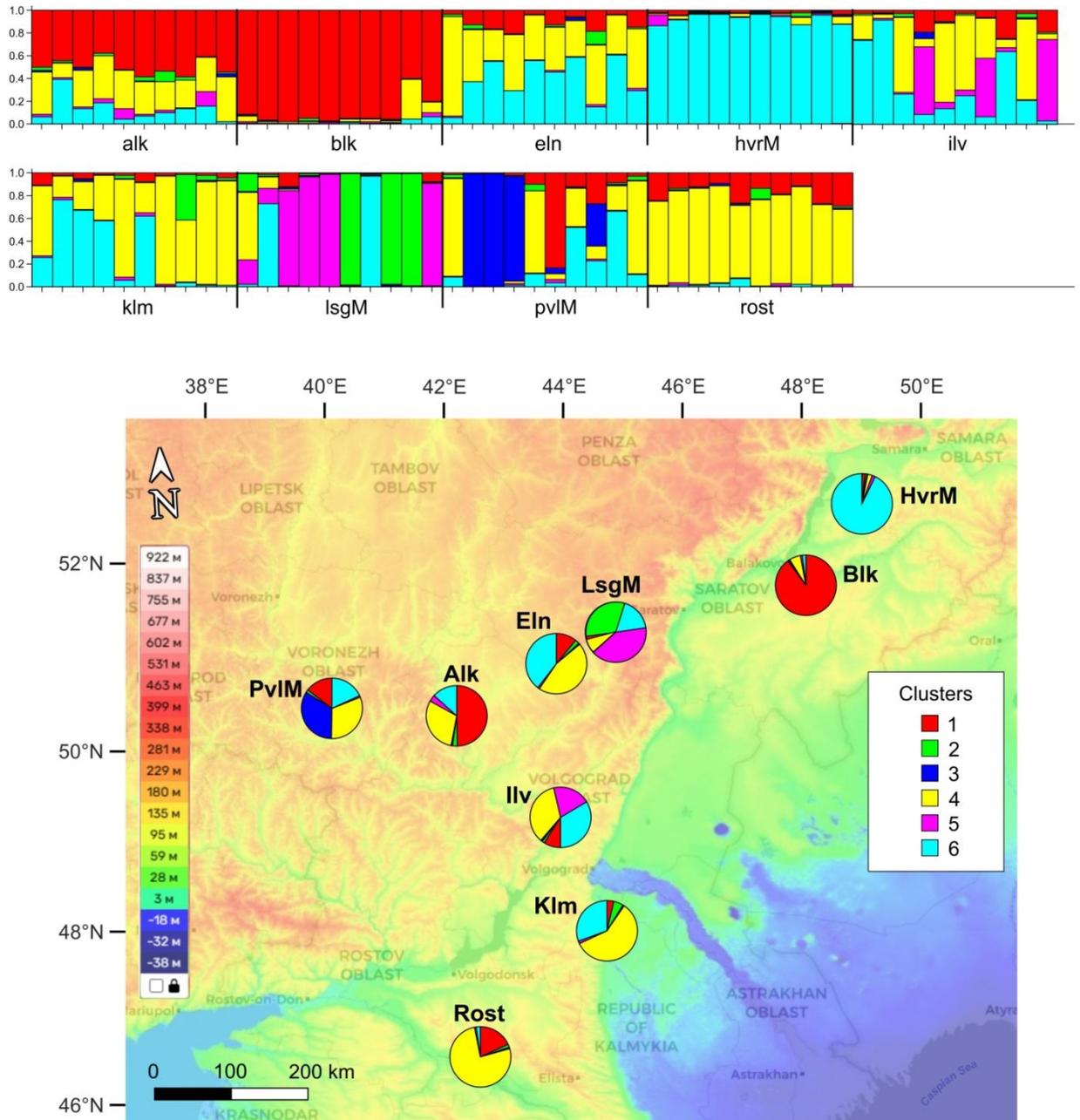


Рис. 5.6 Результаты байесовского анализа в программе STRUCTURE. Столбчатая диаграмма: вероятность отнесения 90 исследованных образцов *Fritillaria meleagroides* к одной из групп по составу ISSR маркеров для  $K = 6$  (по горизонтальной оси – номера популяций, по вертикальной – апостериорная вероятность). Географическая карта: соотношение шести генетических групп в отдельных локальных популяциях. Шкала – высота над уровнем моря. Условные обозначения см. табл. 3.2.

1–6 – генетические группы

### 5.1.4 Структура морфологической изменчивости в популяциях

#### *Fritillaria meleagroides*

Средние значения и доверительные интервалы морфологических параметров в исследованных локальных популяциях *F. meleagroides* представлены в Приложении 3.

Результаты NMDS-ординации с наиболее биологически значимыми климатическими и топографическими факторами окружающей среды показали, что из морфологических параметров *F. meleagroides* наибольшую силу связи с осями изменчивости имеют параметры: диаметр стебля, длина нижнего листа, высота цветка, длина и ширина листочка околоцветника (табл. 5.3).

Таблица 5.3 Связь морфометрических параметров *Fritillaria meleagroides* с осями NMDS

Параметр	$r^2$	Pr(>r)
Высота растения, см	<b>0.4600</b>	0.012
Диаметр растения, см	<b>0.3249</b>	0.012
Число листьев, шт.	<b>0.4277</b>	0.012
Длина нижнего листа, см	<b>0.6517</b>	0.012
Ширина нижнего листа, мм	<b>0.5295</b>	0.012
Толщина листовой пластинки, мм	<b>0.5129</b>	0.012
Диаметр стебля, мм	<b>0.7846</b>	0.012
Высота цветка, мм	<b>0.6466</b>	0.012
Диаметр цветка, мм	<b>0.4680</b>	0.012
Длина листочка околоцветника, мм	<b>0.6615</b>	0.012
Ширина листочка околоцветника, мм	<b>0.6124</b>	0.012
Число цветков, шт.	<b>0.5830</b>	0.012

Примечание.  $R^2$  – коэффициент детерминации, Pr (> r) – уровень значимости. Значения  $R^2 > 0.3$  выделены жирным шрифтом

В пространстве первых двух главных осей изменчивости морфологических параметров наблюдается некоторое обособление популяций в зависимости от региона произрастания (рис. 5.7).

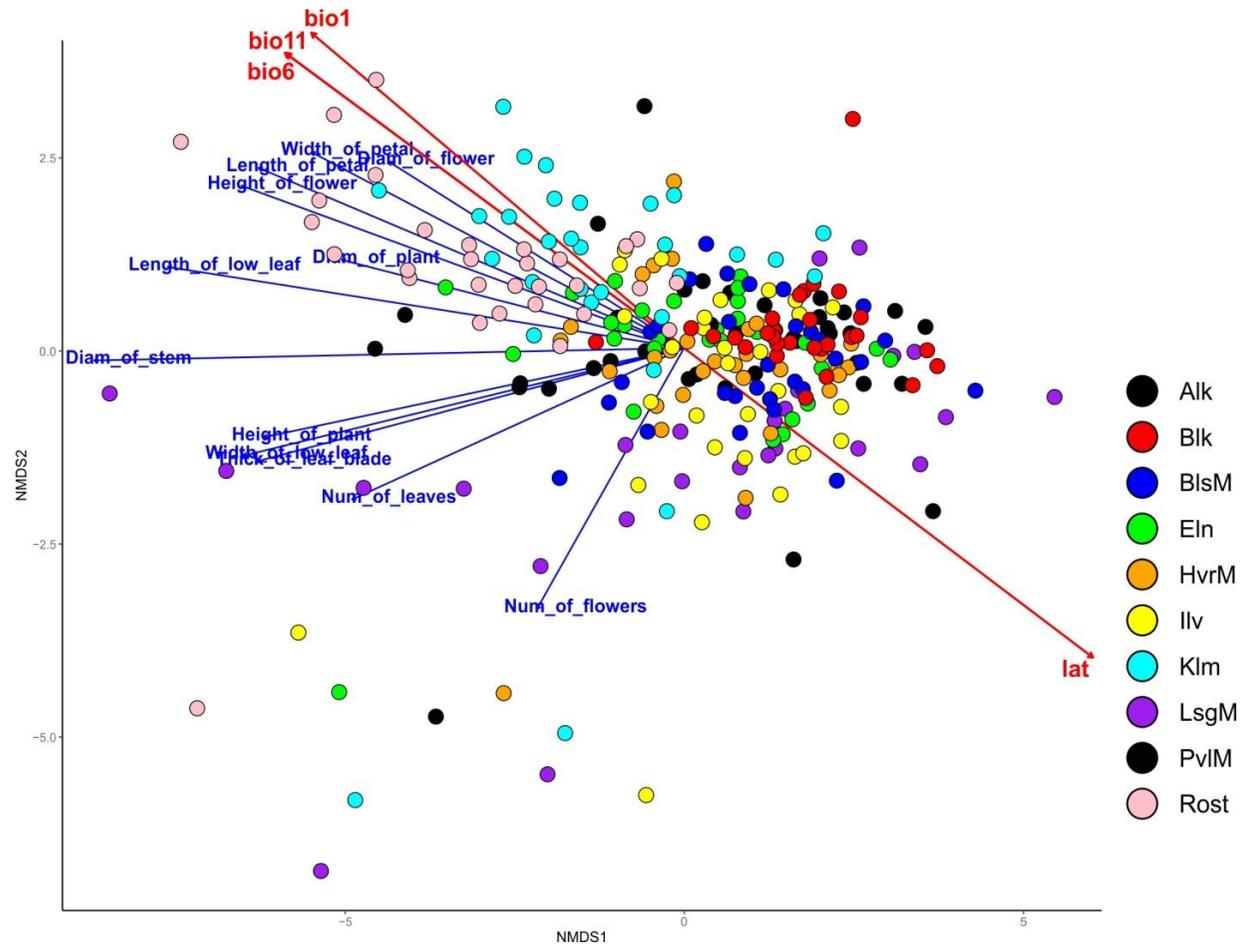


Рис. 5.7 Неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) морфологических признаков образцов популяций *Fritillaria meleagroides*. Условные обозначения см. табл. 3.2

Несколько обособленно от остальных расположились популяции Калмыкии и Ростовской области. Популяции Волгоградской, Воронежской, Самарской и Саратовской областей имеют довольно широкий разброс, как вдоль первой, так и вдоль второй главной компоненты. За данное обособление ответственны по большей части параметры генеративной сферы: высота и диаметр цветка, длина и ширина листочка околоцветника, а так же некоторые вегетативные параметры – диаметр растения и длина нижнего листа.

Таблица 5.4 Связь факторов окружающей среды с основными направлениями изменчивости *Fritillaria meleagroides*

Фактор окружающей среды	Обозначение	$r^2$	Pr(>r)
Среднегодовая температура	bio1	<b>0.3180</b>	0.022
Среднемесячная суточная амплитуда температуры	bio2	0.0246	0.052
Изотермальность	bio3	0.2944	0.022
Сезонность температуры (коэффициент вариации)	bio4	0.2153	0.022
Максимальная температура наиболее теплого месяца	bio5	0.2290	0.022
Минимальная температура наиболее холодного месяца	bio6	<b>0.3196</b>	0.022
Среднегодовая амплитуда колебания температуры	bio7	0.2025	0.022
Средняя температура наиболее влажного квартала	bio8	0.0758	0.022
Средняя температура наиболее сухого квартала	bio9	0.0121	0.204
Средняя температура наиболее теплого квартала	bio10	0.2423	0.022
Средняя температура самого холодного квартала	bio11	<b>0.3218</b>	0.022
Среднегодовые осадки	bio12	0.1306	0.022
Осадки самого влажного месяца	bio13	0.0806	0.022
Осадки самого сухого месяца	bio14	0.0537	0.022
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации)	bio15	0.1747	0.022
Осадки самого влажного квартала	bio16	0.1008	0.022
Осадки самого сухого квартала	bio17	0.0316	0.030
Осадки самого теплого квартала	bio18	0.1129	0.022
Осадки самого холодного квартала	bio19	0.1329	0.022
Высота над уровнем моря	alt	0.1367	0.022
Географическая широта	lon	0.0602	0.022
Географическая долгота	lat	<b>0.3295</b>	0.022

Примечание.  $R^2$  – коэффициент детерминации, Pr (> r) – уровень значимости. Значения  $R^2 > 0.3$  выделены жирным шрифтом.

Из факторов окружающей среды с наблюдаемым паттерном изменчивости оказались связаны следующие переменные: среднегодовая температура, минимальная температура наиболее холодного месяца, средняя температура самого холодного квартала и географическая широта (табл. 5.4).

Особи из популяций Ростовской обл. и Калмыкии, местообитания которых характеризуются наиболее высокой среднегодовой температурой (bio1), минимальной температурой наиболее холодного месяца (bio6) и средней температурой самого холодного квартала (bio11) имеют больший диаметр и более крупные цветки, чем особи из популяций других районов произрастания.

То есть наблюдаемый паттерн морфологической изменчивости сходен с таковым у *T. suaveolens* (см. раздел 4.3). В обоих случаях за обособление южных популяций в большей мере отвечают температурные факторы не только периода вегетации, но и всего года, включая зимние месяцы. Но, в отличие от тюльпана, у *F. meleagroides* не выявлено связи морфологических параметров с количеством осадков, что вполне ожидаемо для лугового вида, местообитания которого сами по себе характеризуются условиями достаточного или избыточного увлажнения.

**Связи** наблюдаемого паттерна морфологической изменчивости с **генотипом**, выявленным на основании результатов секвенирования и ISSR-маркирования, не выявлено.

### 5.1.5 Заключение

В результате анализа хлДНК выявлено, что *F. meleagroides* и кавказские эндемичные виды *Fritillaria* (*F. armena* Boiss., *F. kurdica* Boiss. & Noë, *F. latifolia* Willd., *F. orientalis* и *F. pinardii* Boiss.) произошли от одного общего предка, по-видимому, произраставшего на Кавказе или Предкавказье. Время дивергенции *F. meleagroides* оценивается в ~ 5.1 млн. лет, что соответствует диапазону от позднего миоцена до позднего плиоцена. Поэтому с одной стороны, этот предок мог возникнуть непосредственно на

Кавказе или Предкавказье, где в эти эпохи складывались благоприятные условия для видообразования, и куда его предковые формы могли мигрировать из Средней Азии в середине-конце плиоцена (Иванов, 1998; Kim et al., 2018). С другой стороны, он мог возникнуть в Средиземноморье и трансформироваться по мере продвижения на восток в процессе миграции средиземноморской флоры на Кавказ, так же датируемой поздним плиоценом (Иванов, 1998; Day et al., 2014).

Наиболее эволюционно близким таксоном для *F. meleagroides* является *F. orientalis* Adams – эндемик Кавказа. При этом восточно-европейские гаплотипы *F. meleagroides* являются корневыми по отношению к азиатским.

На уровне ядерной ДНК большинство популяций *F. meleagroides* в пределах европейской части России характеризуются высоким уровнем генетического разнообразия. Низкое значение индекса фиксации (0.142) указывает на панмиксию и отсутствие барьеров для потока генов. Мономорфность отдельных популяций может быть связана с их более поздним возникновением в результате единичного заноса семян в подходящие незанятые местообитания. В таких случаях генетическая структура новых популяций оказывается сильно обедненной за счет эффекта основателя. Популяции с низким уровнем генетического полиморфизма приурочены к понижениям рельефа ниже  $\leq 50$  м н.у.м., коррелирующим с границами затопления этой территории Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря.

Последовательная смена риботипов ITS по географической широте может свидетельствовать в пользу адаптивной эволюции в ходе продвижения вида с юга на север и северо-восток.

Паттерн морфологической изменчивости сходен с таковым у *T. suaveolens*, т.е. отражает широтный градиент от популяций с крупными цветками и широкими, длинными листьями к популяциям с мелкими цветками и узкими листьями. В обоих случаях за обособление южных популяций в большей мере отвечают температурные факторы не только

периода вегетации, но и всего года, включая зимние месяцы. Но, в отличие от тюльпана, у *F. meleagroides* не выявлено связи морфологических параметров с количеством осадков, что вполне ожидаемо для лугового вида, местообитания которого сами по себе характеризуются условиями достаточного или избыточного увлажнения.

Корреляции наблюдаемого паттерна морфологической изменчивости с генетическими группами, выявленными на основании результатов секвенирования и ISSR-маркирования, не выявлено.

## 5.2 Оценка генетического и морфологического разнообразия популяций *Fritillaria ruthenica* юго-востока России

### 5.2.1 Географические особенности распределения генетического полиморфизма *Fritillaria ruthenica*

Для секвенирования использовали восемь маркеров хлДНК (*atpB-rbcL*, *matK*, *trnH-psbA*, *trnL-trnF*, *trnS-trnM*, *rpoC1*, *rbcL* и *ycf1*) и межгенный транскрибируемый спейсер рДНК (ITS1-5.8S-ITS2). Выбор маркеров обусловлен рекомендациями других исследователей (Day et al., 2014; Bi et al., 2018; Zhang et al., 2021; Chen et al., 2022). С каждой локальной популяции секвенировали по три особи, исключение составила точка Вкв, где был найдена только одна особь (см. табл. 3.3).

Полученные последовательности хлДНК анализировали вместе с *F. meleagroides* (Приложение Е). В результате анализа методом статистической парсимонии выявлено, что, как и *F. meleagroides*, *F. ruthenica* происходит от общего предка, по-видимому, произраставшего на Кавказе или в Предкавказье (см. рис. 5.1, 5.2). Но, в отличие от *F. meleagroides*, для *F. ruthenica* именно этот регион и указывался флористами в качестве предполагаемого предкового ареала (Артюшенко, 1979; Мордак, 2006). Наиболее эволюционно близкими таксонами для *F. ruthenica* являются *F. meleagris*, *F. orientalis* (= *F. tenella*) и *F. usuriensis*.

Матрица выравниваний ITS-последовательностей состояла из 695 позиций, из которых информативными оказались только две: в позиции 541 и 671 (Приложение Ж). При реконструкции генеалогии методом статистической парсимонии все последовательности *F. ruthenica* объединились в одну сеть (рис. 5.8а), состоящую из трех последовательных риботипов.

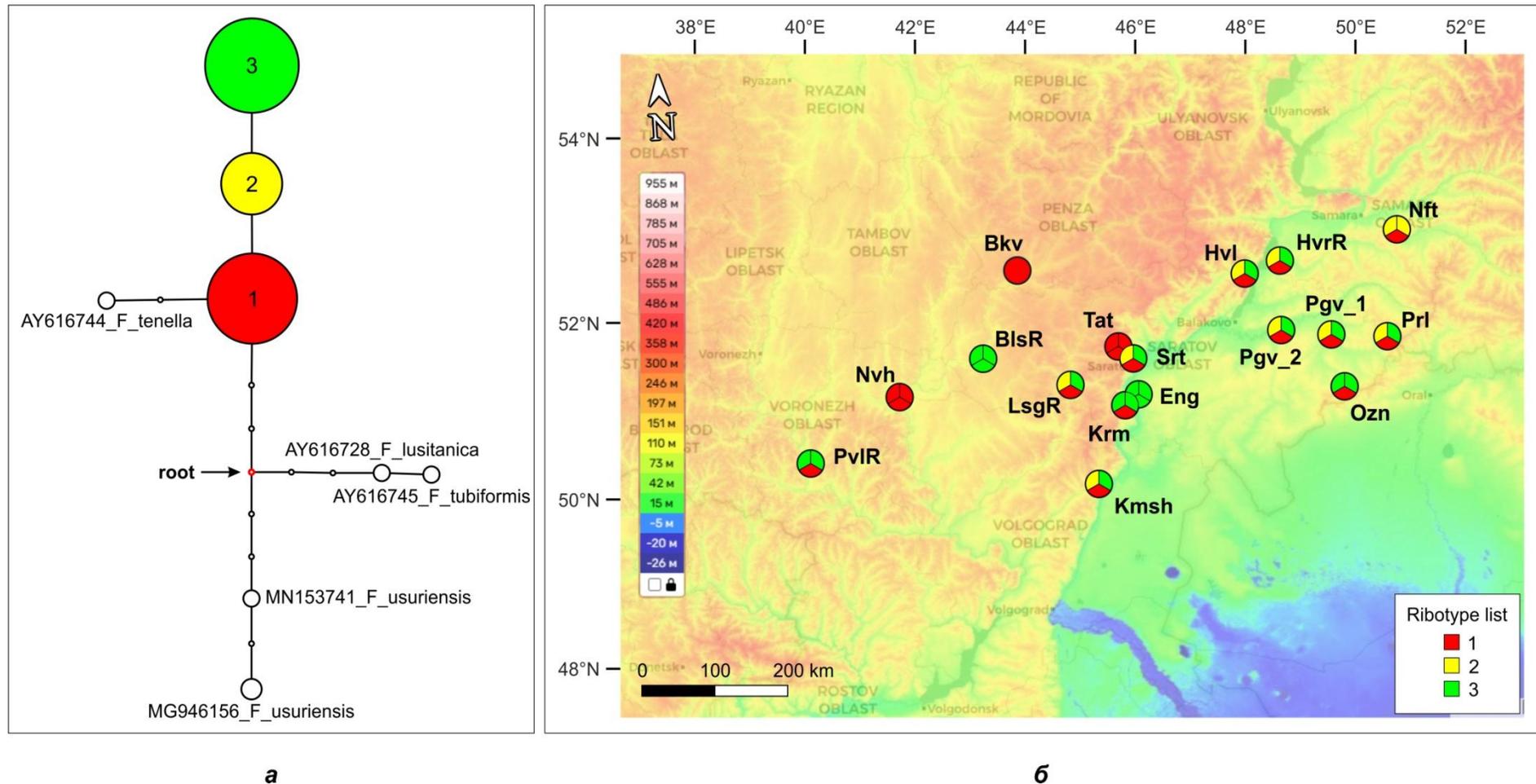


Рис. 5.8 Результаты филогеографической реконструкции *Fritillaria ruthenica*: а – эволюционная сеть, построенная методом статистической парсимонии (уровень достоверности 95%; линии представляют собой мутационный путь, соединяющий риботипы; пустая точка – предполагаемый промежуточный риботип, отсутствующий в выборке); б – географическое распределение риботипов на территории исследования (каждая круговая диаграмма представляет собой популяцию, каждый сектор – особь). Условные обозначения см. табл. 3.3. Шкала – высота над уровнем моря

Картирование географического распространения ядерных риботипов выявило достаточно определенный пространственный паттерн (рис. 5.8б). Корневой риботип 1 равномерно распределен по исследованной территории. Производный от него риботип 2 встречается в популяциях, располагающихся на восточных склонах Приволжской возвышенности (Srt, LsgM, Kmsh) и отрогах Каменного Сырта (Hv1, HvR, Nft, Pgv\_1, Pgv\_2, Pr1), т. е. приурочены к элементам рельефа выше 50 м н.у.м. На этих же элементах рельефа располагаются точки с прапопуляцией В *T. suaveolens*. Производный от него риботип 3, как и риботип 1, распространен равномерно. Все риботипы встречаются как в Правобережье, так и в Левобережье, из чего можно сделать вывод о том, что река не является географическим барьером для потока генов. Большинство исследованных популяций имеет смешанную генетическую природу, 8 из 17 – содержат все три риботипа. Мономорфность отдельных популяций (BlR, Eng и Tat) может быть связана с их возникновением в результате единичного заноса семян с близлежащих популяций.

Согласно последним молекулярным датировкам (Chen et al., 2022) триба *Lilieae* возникла примерно в эоцене (~ 53–36 млн. лет назад), причем родовое и видовое разнообразие в трибе значительно увеличилось с миоцена (~ 23–5 млн. лет назад). Диверсификацию этой таксономической группы принято связывать с поднятием Тибетского нагорья, которое началось в эоцене (55–50 млн. лет назад) и достигло высоты около 4000 м уже в середине эоцена (Wang et al., 2008; Lippert et al., 2014). Миоценовое поднятие Памира, Тянь-Шаня и Алтая (Caves et al., 2016; 2017; Vougeois et al., 2018) создало границу сезонности с преимущественно весенними и осенними осадками на западе (Казахстан) и преимущественно летними осадками на востоке (северо-запад Китая и Монголии) и сопровождалось аридизацией Центральной Азии (Deng, Ding, 2015; Favre et al., 2015; Renner, 2016). Считается, что изменения климата, вызвавшие поднятие горных систем, оказали важное влияние на эволюцию видов в Евразии (Favre et al., 2015;

Renner, 2016; Xing, Ree, 2017; Peterson et al., 2019; Xie et al., 2020), в том числе на расширение экологической группы эфемероидов.

Возраст ствола подрода *Fritillaria* клада «А», к которому относятся *F. ruthenica*, *F. meleagroides* и *F. usuriensis*, оценивается в ~ 10 млн. лет, что соответствует второй половине миоцена, возраст кроны – в ~ 5.1 млн. лет, что соответствует интервалу примерно от позднего миоцена до среднего плиоцена (Chen et al., 2022). В качестве предкового ареала *F. meleagroides* и *F. usuriensis* реконструирован ирано-туранский регион и Средиземноморье (Chen et al., 2022). Поскольку, согласно полученным нами результатам, *F. ruthenica* и *F. usuriensis* происходят от одного общего предка, то они имеют и общий предковый ареал.

С одной стороны, этот предок мог возникнуть непосредственно на Кавказе или Предкавказье, где в эти эпохи складывались благоприятные условия для видообразования (Иванов, 1998), и куда его предковые формы могли мигрировать из Средней Азии в середине-конце плиоцена (Агаханянц, 1981). С другой стороны, он мог возникнуть в Средиземноморье и трансформироваться по мере продвижения на восток в процессе миграции средиземноморской флоры на Кавказ, так же датируемой поздним плиоценом (Кузнецов, 1891; Гроссгейм, 1936; Фёдоров, 1958; Гагнидзе, 1966, 1974, 1976; Гаджиев, 1966; Алтухов, 1966, 1974; Тахтаджян, Фёдоров, 1972; Колаковский, 1974, 1975; Львов, 1976; Галушко, 1976 и др.).

Для подтверждения или опровержения выдвинутых гипотез требуется изучение полных хлоропластных геномов объекта с вовлечением в анализ образцов эндемичных видов *Fritillaria* Кавказа и Предкавказья и поиск возможных предковых форм, которые не были найдены по причине низкого разрешения использованных маркеров.

## 5.2.2 Морфологическая изменчивость в популяциях *Fritillaria ruthenica* юго-востока России

Средние значения и доверительные интервалы морфологических параметров в исследованных локальных популяциях *F. ruthenica* представлены в Приложении И.

Результаты NMDS-ординации с наиболее биологически значимыми климатическими и топографическими факторами окружающей среды показали, что из морфологических параметров *F. ruthenica* наибольшую силу связи с осями изменчивости имеют параметры высоты и диаметра растения, а также длина листочка околоцветника (табл. 5.5)

Таблица 5.5 Связь морфометрических параметров *Fritillaria ruthenica* с осями NMDS

Параметр	$r^2$	Pr(>r)
Высота растения	<b>0.7268</b>	0.012
Диаметр растения	<b>0.6184</b>	0.012
Число листьев	<b>0.5268</b>	0.012
Длина нижнего листа	<b>0.6426</b>	0.012
Ширина нижнего листа	<b>0.5987</b>	0.012
Толщина листовой пластинки	0.1762	0.012
Диаметр стебля	<b>0.5463</b>	0.012
Высота цветка	<b>0.5604</b>	0.012
Диаметр цветка	<b>0.4597</b>	0.012
Длина листочка околоцветника	<b>0.6130</b>	0.012
Ширина листочка околоцветника	<b>0.3654</b>	0.012
Число цветков	<b>0.4098</b>	0.012

Примечание.  $R^2$  – коэффициент детерминации, Pr (>r) – уровень значимости. Значения  $R^2 > 0.3$  выделены жирным шрифтом.

Четкого обособления популяций в пространстве первых двух главных осей изменчивости морфологических параметров не наблюдается (рис. 5.9).

Наибольшую связь с изменчивостью вдоль первой оси имеют: высота растения, число листьев, высота и диаметр цветка, длина листочка околоцветника. В популяциях Nft, Pgv-2, PvlR значения данных параметров больше, чем в популяциях Krm, BlsR, Ozn, LsgR, Eng.

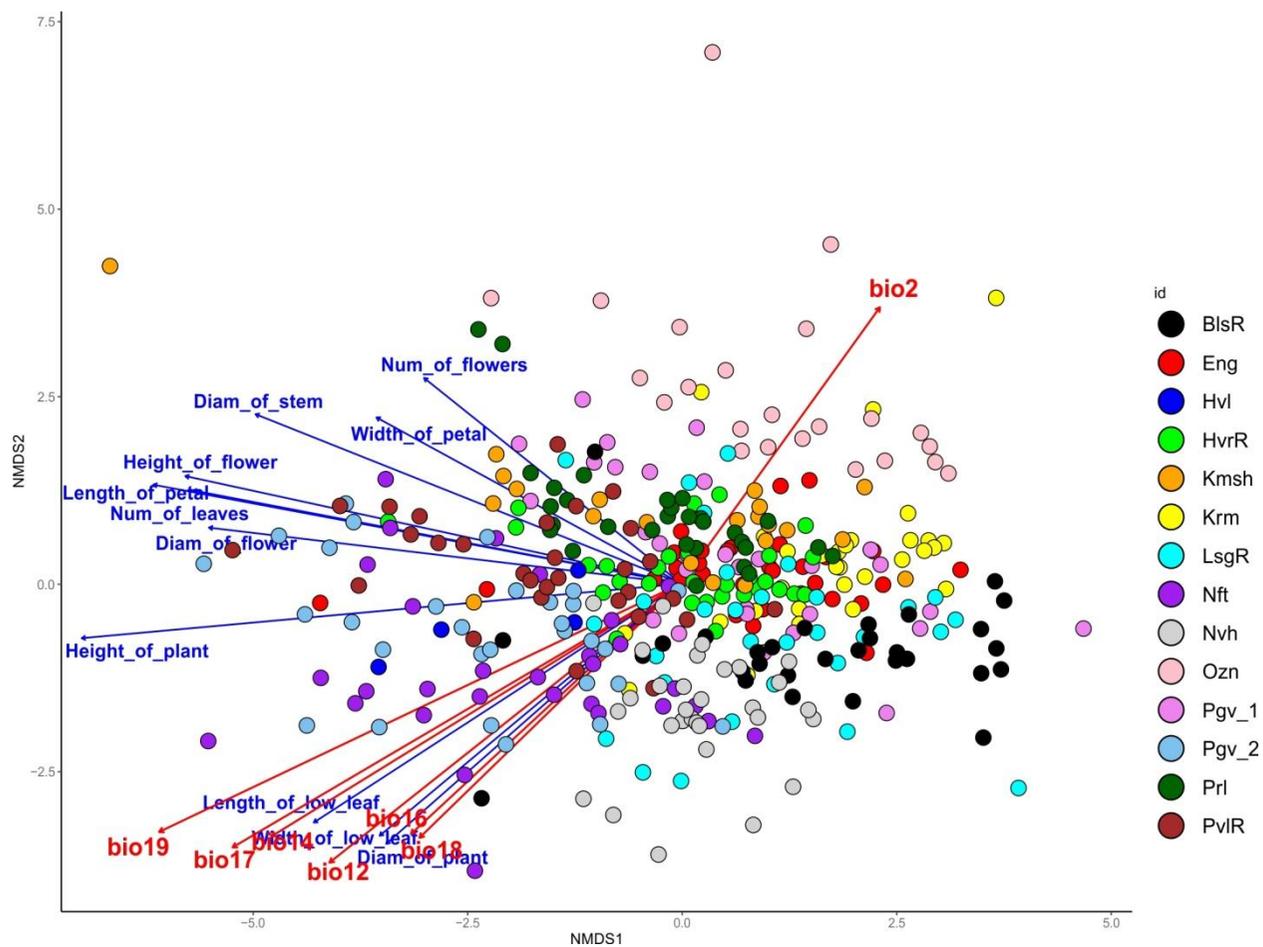


Рис. 5.9 Неметрическое многомерное шкалирование морфологических признаков образцов *Fritillaria ruthenica*.

Условные обозначения см. табл. 3.3

В остальных популяциях по данному направлению изменчивости разброс довольно широкий. За изменчивость вдоль второй оси ответственны: диаметр растения, длина и ширина нижнего листа, число цветков, диаметр стебля, ширина листочка околоцветника. По данному направлению большинство популяций имеют широкий разброс. Однако стоит отметить обособленность популяций Ozn, Kmsh, Prl, имеющих большее число цветков, но меньший диаметр растения и размер нижнего листа от Nvh, BlsR, Nft с меньшим количеством цветков, но большим диаметром растения и размером нижнего листа.

Таблица 5.6 Связь факторов окружающей среды с основными направлениями изменчивости *Fritillaria ruthenica*

Фактор окружающей среды	Обозначение	r <sup>2</sup>	Pr(>r)
Среднегодовая температура	bio1	0.0196	0.046
Среднемесячная суточная амплитуда температуры	bio2	<b>0.3574</b>	0.022
Изотермальность	bio3	0.1548	0.022
Сезонность температуры (коэффициент вариации)	bio4	0.1383	0.022
Максимальная температура наиболее теплого месяца	bio5	0.2948	0.022
Минимальная температура наиболее холодного месяца	bio6	0.0786	0.022
Среднегодовая амплитуда колебания температуры	bio7	0.1923	0.022
Средняя температура наиболее влажного квартала	bio8	0.1178	0.022
Средняя температура наиболее сухого квартала	bio9	0.0864	0.022
Средняя температура наиболее теплого квартала	bio10	0.1918	0.022
Средняя температура самого холодного квартала	bio11	0.0614	0.022
Среднегодовые осадки	bio12	<b>0.3964</b>	0.022
Осадки самого влажного месяца	bio13	0.2715	0.022
Осадки самого сухого месяца	bio14	<b>0.3503</b>	0.022
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации)	bio15	0.0112	0.118
Осадки самого влажного квартала	bio16	<b>0.3090</b>	0.022
Осадки самого сухого квартала	bio17	<b>0.3887</b>	0.022
Осадки самого теплого квартала	bio18	<b>0.3160</b>	0.022
Осадки самого холодного квартала	bio19	<b>0.3803</b>	0.022
Высота над уровнем моря	alt	0.0663	0.022
Географическая широта	lon	0.0881	0.022
Географическая долгота	lat	0.0734	0.022

Примечание. R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации, Pr (>r) – уровень значимости. Значения R<sup>2</sup>>0.3 выделены жирным шрифтом.

Среди факторов окружающей среды, рассмотренных в данном исследовании, наибольшую связь с наблюдаемым паттерном изменчивости продемонстрировали показатели увлажнения: среднемесячная суточная амплитуда температуры, среднегодовые осадки, осадки самого сухого месяца, осадки самого влажного квартала, осадки самого сухого квартала, осадки самого теплого квартала, осадки самого холодного квартала (рис. 5.9). При этом, большинство температурных (кроме bio2) и топографических факторов, несмотря на статистическую значимость эффектов, имели значительно более низкие показатели связи с осями.

Как видно на диаграмме рассеяния (рис. 5.9), направление изменений показателей увлажнения и среднемесячной суточной амплитуды температуры наиболее тесно связано с изменчивостью параметров длины и ширины нижнего листа, а так же диаметра растения. То есть в более влажных местообитаниях с меньшей амплитудой температур растения крупнее.

### 5.2.3 Заключение

Таким образом, в результате анализа хлДНК выявлено, что *F. ruthenica*, как и *F. meleagroides*, произошел от общей предковой формы, по-видимому, произраставшей на Кавказе или Предкавказье. Но, в отличие от *F. meleagroides*, для *F. ruthenica* именно этот регион и указывался флористами в качестве предполагаемого предкового ареала. Наиболее эволюционно близкими таксонами для *F. ruthenica* являются *F. meleagris*, *F. orientalis* (= *F. tenella*) и *F. usuriensis*.

На уровне ядерной ДНК выявлено три риботипа, один из которых встречается только на восточных склонах Приволжской возвышенности и отрогах Каменного Сырта, т. е. приурочены к элементам рельефа выше 50 м н.у.м. На этих же возвышенностях располагаются точки с прапопуляцией *Tulipa suaveolens*, что свидетельствует в пользу существования общих ледниковых и межледниковых рефугиумов для этих двух видов.

Установлена связь морфологических параметров *F. ruthenica* (длина и ширина листа) с переменными увлажнения и суточного перепада температур. То есть в более влажных местообитаниях с меньшей амплитудой температур, таких как опушки леса, растения были крупнее, чем на открытых местообитаниях, таких как остепненные луга и склоны.

Корреляции наблюдаемого паттерна морфологической изменчивости с генетическими группами, выявленными на основании результатов секвенирования ДНК, не выявлено.

## ГЛАВА 6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *COLCHICUM BULBOCODIUM* SUBSP. *VERSICOLOR* ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

### 6.1 Полиморфизм хлоропластной ДНК

Матрица выравнивания последовательностей межгенного спейсера *atpB-rbcL* состояла из 902 позиций (коды доступа в GenBank – OQ785355, OQ785356, OQ785357). В матрицу также включили образец *C. bulbocodium* subsp. *bulbocodium* (JF933951) из Франции и *C. vernum* subsp. *vernum* (EU237025, место сбора не указано). Последовательности оказались неинформативными, т.к. не содержали замен или инделов как на уровне *C. bulbocodium*, так и между *C. bulbocodium* и *C. vernum* (Приложение К).

Выравнивание последовательностей межгенного спейсера *psbA-trnH* состояло из 402 позиций и помимо секвенированных нами образцов включало последовательности *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (JF934078) из Украины и *C. bulbocodium* subsp. *bulbocodium* (JF933951) из Франции. Выявлено две замены А на Т позициях 90 и 91 в последовательностях особей из Губкинского р-на Белгородской области, Иловлинского, Нехайловского и Петропавловского р-нов Волгоградской области, Воробьевского р-на Воронежской области и образца *C. bulbocodium* subsp. *bulbocodium* из GenBank (Приложение Л). Полученные нами последовательности зарегистрированы в GenBank с кодами доступа: OQ785398–OQ785400.

Матрица выравнивания последовательностей межгенного спейсера *trnL-trnF* состояла из 1053 позиций (коды доступа в GenBank OQ785401–OQ785405). Выравнивание было дополнено секвенированными нами образцами видов, относящихся ранее к роду *Merendera* (Oganezova, 2014), *C. eichleri* (Regel) K. Perss. и *C. trigynum* (Steven ex Adams) Stearn из Дагестана и последовательностью *C. vernum*, загруженной из GenBank (AJ551348, место сбора не указано). Выявлено пять замен, отличающих *C.*

*eichleri* и *C. trigynum* от *C. bulbocodium* и *C. vernum*, что могло бы соответствовать различиям между родами *Merendera* и *Bulbocodium* по старой классификации. В пределах изученной нами выборки *C. bulbocodium* обнаружены единичные замены: G на T – в популяциях из Ровенского р-на Саратовской области и Старополтавского р-на Волгоградской области; A на T – в популяциях из Богучаровского р-на Воронежской области и Инжавинского р-на Тамбовской области. Различий между *C. bulbocodium* и *C. vernum* не зафиксировано (Приложение М).

Выравнивание последовательностей межгенного спейсера *trnY-trnD* состояло из 410 позиций и помимо секвенированных нами образцов включало последовательности *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* (JF934581) из Украины, *C. bulbocodium* subsp. *bulbocodium* (JF934580) из Франции и *C. vernum* (AY622767, место сбора не указано). Обнаружен индел длиной 19 п.н. в позициях 163–181 во всех секвенированных нами последовательностях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Последовательность *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* из Украины содержала индел, отличающий её от всех остальных образцов в матрице, длиной 3 п.н. в позициях 144–146. Последовательности *C. bulbocodium* subsp. *bulbocodium* и *C. vernum* оказались идентичными (Приложение Н). Полученные нами последовательности зарегистрированы в GenBank с кодами доступа: OQ785406–OQ785408.

Матрица выравнивания последовательностей гена *rbcL*, кодирующего большую субъединицу рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы, состояла из 700 позиций (коды доступа в GenBank OQ785358–OQ785360). Выравнивание было дополнено секвенированными нами образцами видов *C. eichleri* и *C. trigynum* из Дагестана и последовательностями *C. vernum* (JQ404748, место сбора не указано) и *C. robustum* (KC899460, место сбора не указано), загруженными из GenBank. Обнаружена одна замена, уникальная для *Merendera* (*C. eichleri* и *C. trigynum*) – T на C в позиции 153. Две замены (C на A в позиции 407 и A на G в позиции 536) отличают *C. robustum* от остальных образцов в матрице. В пределах *C. bulbocodium* subsp. *bulbocodium*

регион оказался неинформативным. Шесть замен в последовательности из Камышинского р-на Волгоградской области интерпретированы как ошибки прочтения, вызванные низким качеством ДНК в этом образце (Приложение О).

Наиболее информативными оказались последовательности гена *rpS16*. Выравнивание состояло из 890 позиций и охватывало всю выборку *C. bulbocodium* (Приложение П), включая западноевропейские образцы (JF934203 и JF934204). Выравнивание было дополнено секвенированными нами образцами видов *C. eichleri* и *C. trigynum* из Дагестана, *C. laetum* из Калачёвского р-на Волгоградской области (klch) и последовательностью *C. vernum*, загруженной из GenBank (AJ551202). У части (30.38%) исследованных нами особей (OQ785371–3, OQ785378, OQ785381, OQ785392, OQ785394–7) выявлен дублированный фрагмент размером 19 п.н. (AGAAAGAAAGAAAAAAAAA), который присутствует в последовательностях некоторых популяций других видов *Colchicum*: *C. bivonae* Guss. (JF934200, Халхидики, Греция), *C. macedonicum* Košanin (JF934252, Струмица, Македония), *C. parnassicum* Sart., Orph. & Heldr. (JF934266, Беотия, Греция), *C. szovitsii* Fisch. & C.A.Mey. (JF934291, Стара Загора, Болгария) и *C. trigynum* (JF934295, Эрзурум, Турция). При этом в других популяциях *C. bivonae* (JF934199, о. Сицилия, Италия), *C. szovitsii* (JF934293, Армения) и *C. trigynum* (JF934296, Грузия) этот индел отсутствует. А в некоторых случаях (*C. szovitsii* – JF934294, Турция; *C. imperatoris-friderici* Siehe ex K.Perss. – JF934238, Турция) встречается частично (5–7 п.н. вместо 19). У западноевропейских образцов *C. bulbocodium*, доступных в GenBank, указанный дублированный фрагмент отсутствует. Помимо индела обнаружены уникальные замены у части образцов из Балашовского р-на Саратовской области, Даниловского и Нехаевского р-нов Волгоградской области, отличающие их от всех остальных популяций вида (Крицкая и др., 2023).

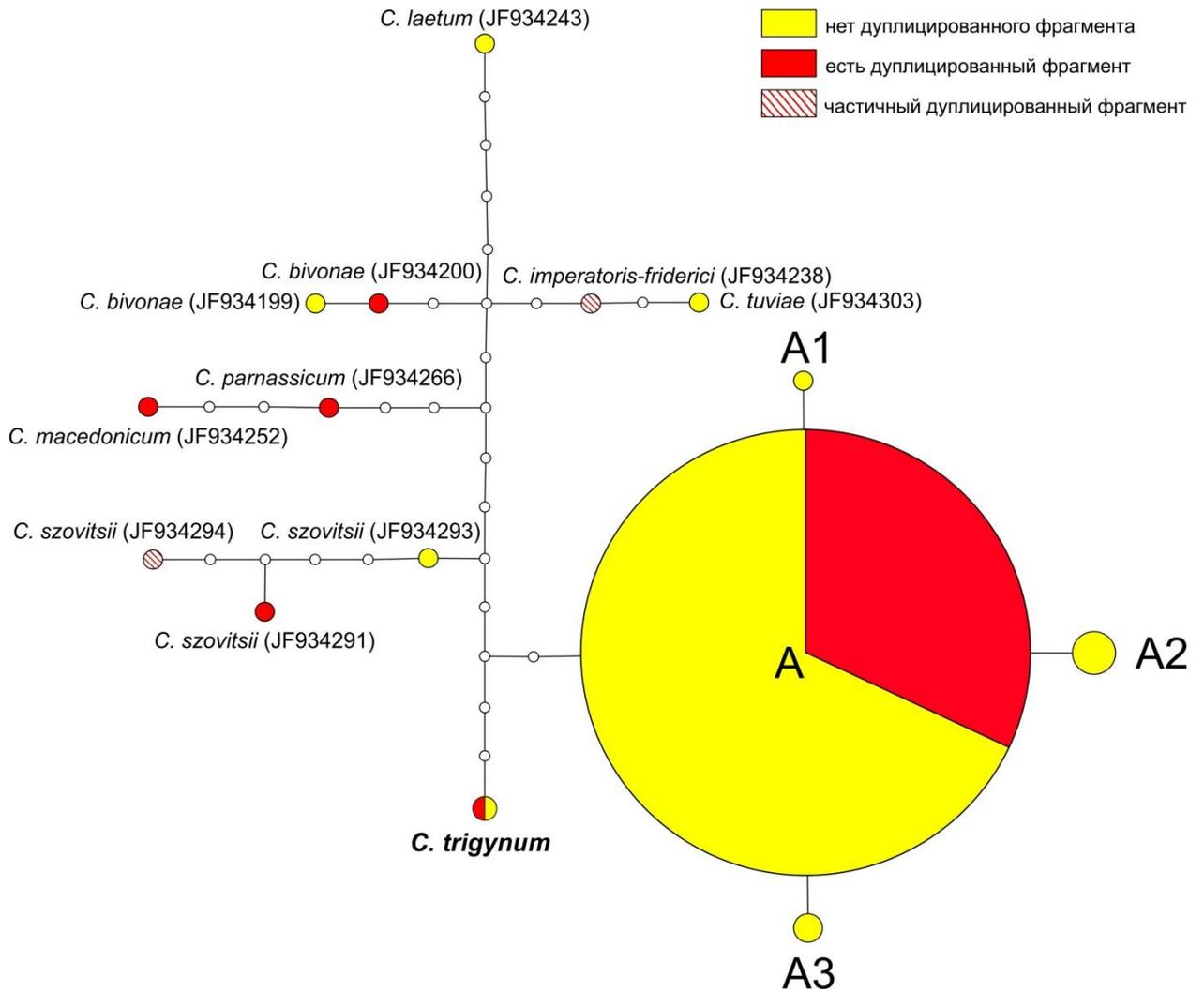


Рис. 6.1 Сеть гаплотипов хлДНК *C. bulbocodium* и внешних групп, построенная методом статистической парсимонии (уровень достоверности 95%). Линии представляют собой мутационный путь, соединяющий гаплотипы; точки представляют предполагаемые промежуточные гаплотипы, отсутствующие в данных

По результатам анализа методом статистической парсимонии в программе TCS все последовательности были объединены в 15 гаплотипов, четыре из которых принадлежали образцам *C. bulbocodium*. Все гаплотипы были объединены в одну сеть, в пределах которой образцы *C. bulbocodium* составили отдельную группу из центрального внутреннего гаплотипа A и дочерних по отношению к нему конечных гаплотипов A1, A2 и A3 (рис. 6.1). Так как при анализе учитывались только нуклеотидные замены, а инделы рассматривались, как пропущенные данные, особи с интересующим нас

дуплицированным фрагментом объединились в те же гаплотипы, что и особи без него. Их доля показана красным цветом (рис. 6.1).

Гаплотип А1 содержит замену С на Т в позиции 637 общего выравнивания и обнаружен лишь у одной особи *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* из популяции Даниловского р-на Волгоградской области (Dnl). В гаплотип А2 вошли отдельные особи из популяций Балашовского р-на Саратовской области (Blс-1 и Blс-2) и одна из популяций Нехаевского р-на Волгоградской области (Nech-2), отличающиеся наличием замены G на T в позиции 318. Гаплотип А3 содержит замену С на А в позиции 804 и обнаружен у особей из двух популяций Балашовского р-на Саратовской области (Blс-1 и Blс-2), не вошедших в гаплотип А2. Самый многочисленный гаплотип А объединил все остальные особи *C. bulbocodium* (табл. 3.5), включая западноевропейские образцы и *C. vernum*, что поддерживает предположение об их синонимичности (Sramkó et al., 2008).

По результатам анализа методом Байеса построено 1502 дерева, из них 1487 имели достоверность 99%, 15 остались неразрешенными. На консенсусном филогенетическом дереве (рис. 6.2) образцы *C. bulbocodium* образовали на одну генетическую группу меньше, чем в результате TCS.

В корневую кладу со 100% бутстреп-поддержкой вошли неразделившиеся гаплотипы А и А1. При этом гаплотип А1 на дереве имеет заметно более длинную ветвь по сравнению с остальными образцами, несущими гаплотип А. Образцы с гаплотипами А2 и А3 образовали дочерние субклады по отношению к кладе А+А1. Топология дерева и сети полностью соответствуют друг другу, при этом в качестве корневого выделен гаплотип А как самый близкий к, по-видимому, вымершему общему предку *C. bulbocodium* и *C. trigynum*. Расположение *C. bulbocodium* относительно остальных внешних групп топологически согласуется с филогенетическими обобщениями, сделанными ранее другими исследователями (Persson et al., 2011).

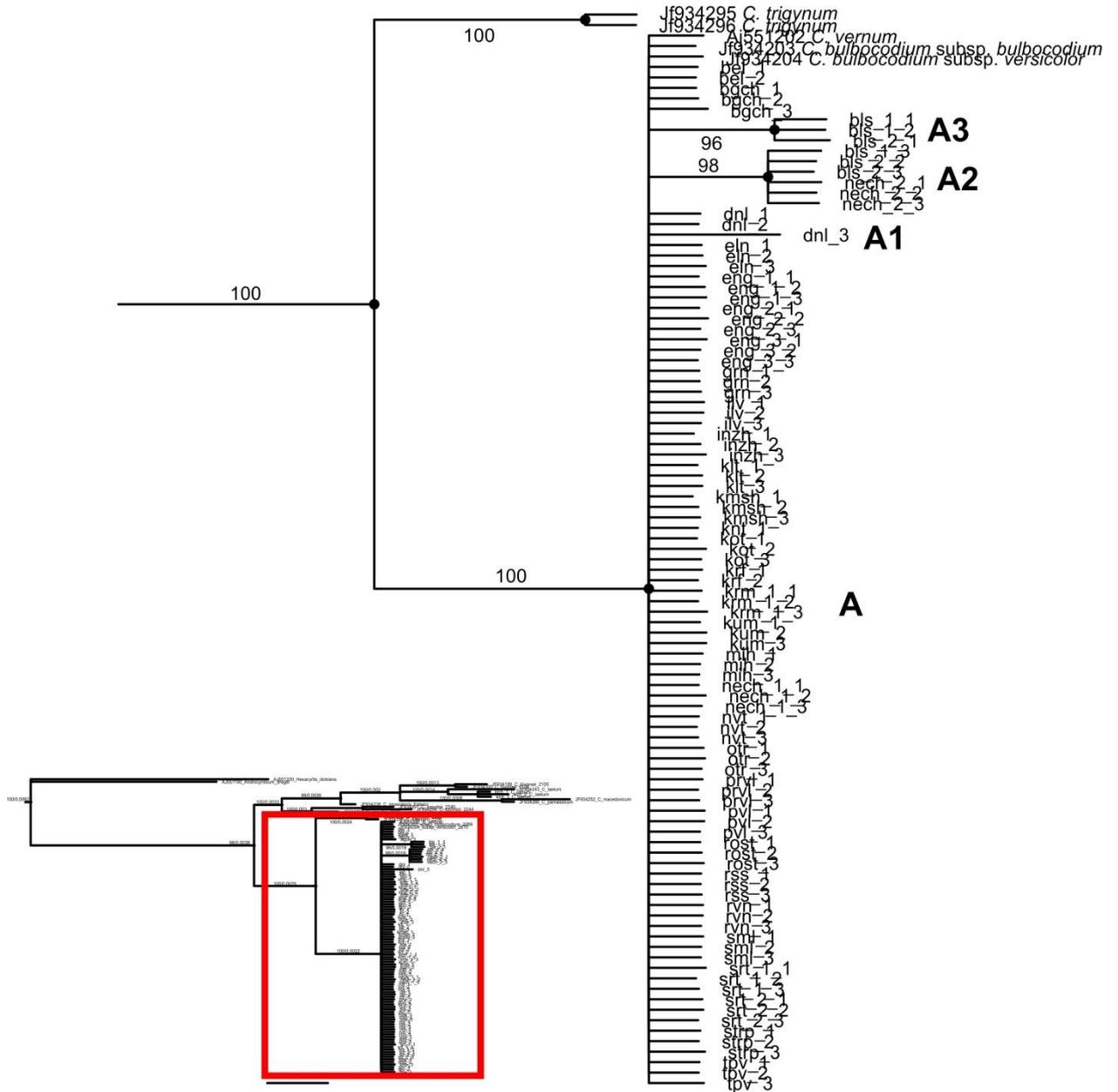


Рис. 6.2 Консенсусное филогенетическое дерево, построенное методом Байеса, на основе объединенных последовательностей *rpS16 + trnY-trnD* хлДНК *C. bulbocodium*. Подписи к узлам: бутстреп-поддержка (%). Масштабная линейка: 0.001 наблюдаемых изменений на сайт

При нанесении полученных результатов на географическую карту популяции, содержащие дублицированный фрагмент в гене *rpS16*, образуют четкий паттерн на восточной границе ареала (рис. 6.3). При этом они располагаются как на левом, так и на правом берегу р. Волги, из чего можно

сделать вывод о том, что река не является географическим барьером для потока генов (Крицкая и др., 2023).

Картирование гаплотипов других видов *Colchicum*, включенных в анализ (рис. 6.4), показало, что особи, несущие полный дублицированный фрагмент AGAAAGAAAGAAAAAAAAA, произрастают преимущественно на Балканском полуострове (*C. bivonae*, *C. macedonicum*, *C. parnassicum* и *C. szovitsii*). Популяции, в которых обнаружен частичный индел (5–7 п.н. вместо 19), расположены на юге Турции (*C. imperatoris-friderici* и *C. szovitsii*). Учитывая то, что дублицированный фрагмент обнаружен у особей *C. trigynum*, чей генотип близок к корневому для рода *Colchicum* в целом (Persson, 2011), и то, что *C. macedonicum* и *C. parnassicum* являются узколокальными реликтовыми эндемиками (<https://powo.science.kew.org>), есть основания предполагать, что гаплотипы с ним являются более древними, чем гаплотипы без него.

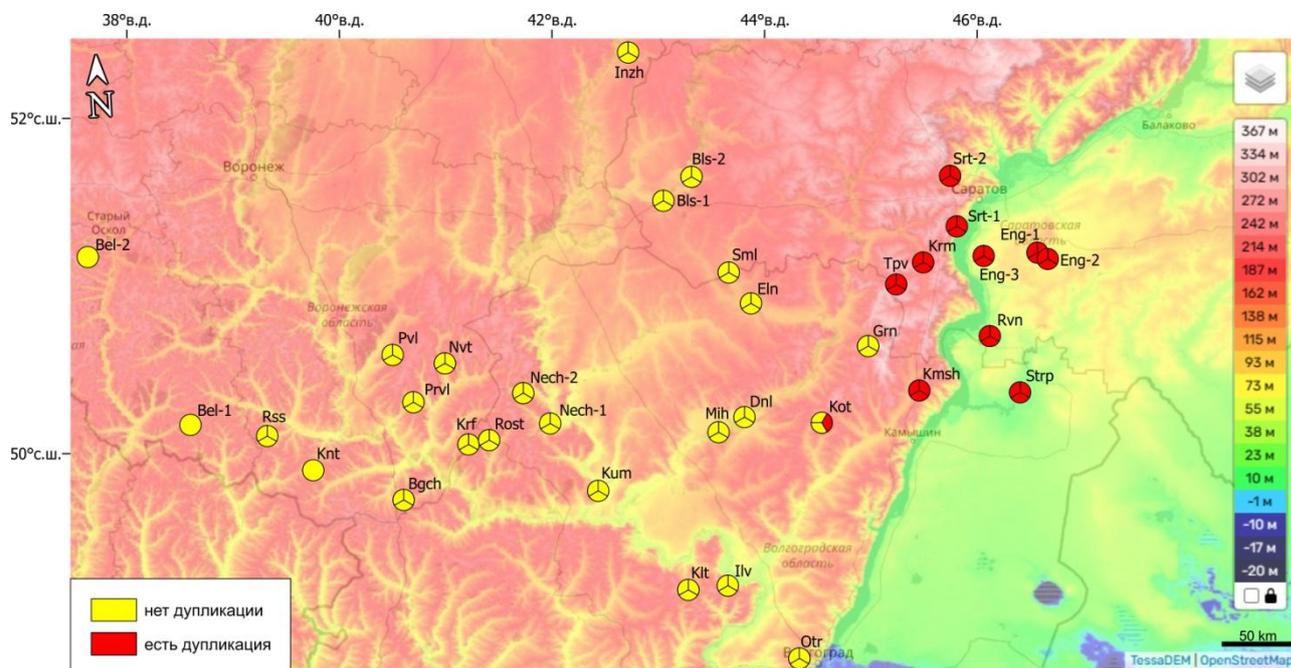


Рис. 6.3 Географическое распределение гаплотипов хлДНК *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* в пределах европейской части России. Каждая круговая диаграмма представляет собой популяцию, каждый сектор – особь. Шкала – высота над уровнем моря

В пределах европейской части России наблюдаемый паттерн может быть связан с палеогеографической историей этой местности. Большинство локальных популяций, несущих дублицированный фрагмент, объединяющий их со средиземноморскими видами *Colchicum*, расположены в Левобережье Волги и приурочены к понижениям рельефа  $\leq 50$  м н.у.м., что совпадает с очертаниями границ Раннехвалынской трансгрессии (~ 30–12 тыс. лет назад) Каспийского моря в позднем плейстоцене (Янина, 2009; Yanina, 2014). Меньшая их часть расположена на восточных склонах Приволжской возвышенности, там же, где встречаются прапопуляция В *Tulipa suaveolens* (см. раздел 4) и риботип 2 *Fritillaria ruthenica* (см. раздел 5). Последнее свидетельствует в пользу существования общего ледникового или межледникового степного рефугиума для этих видов.

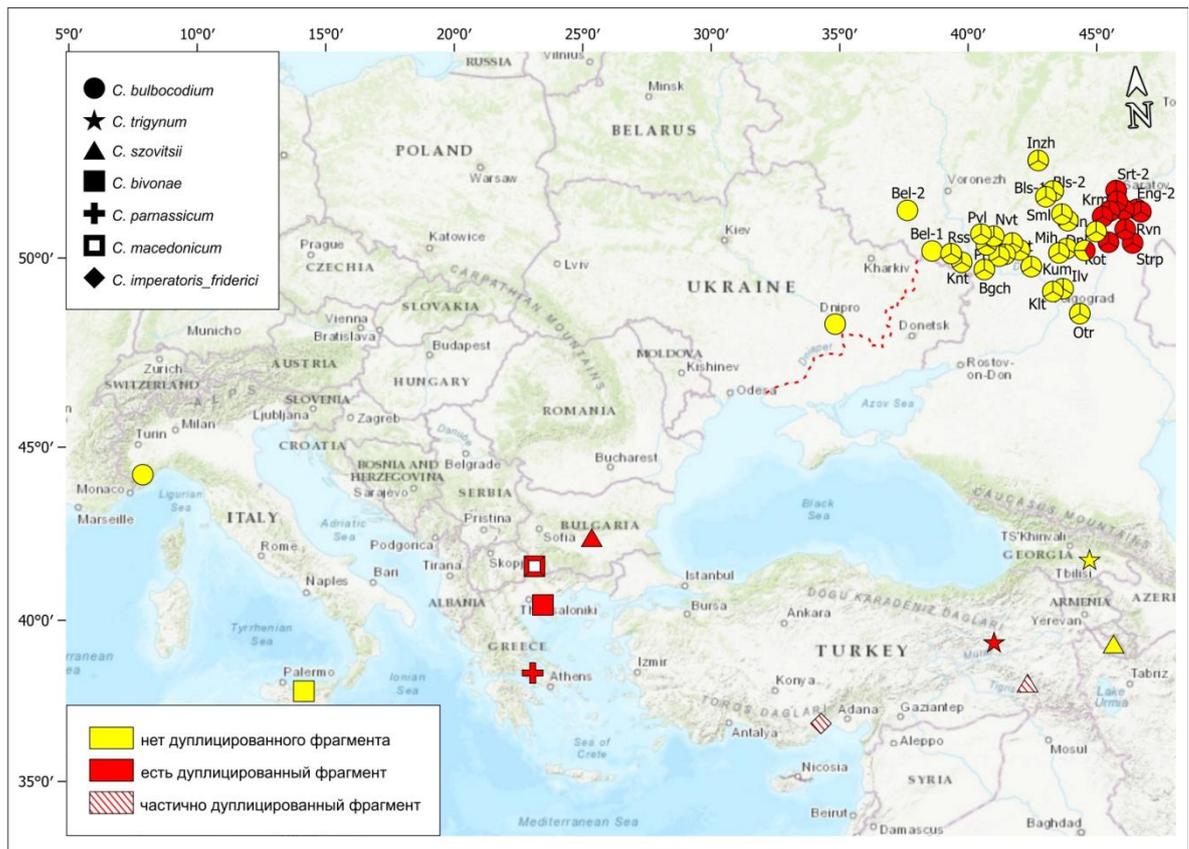


Рис. 6.4 Географическое распределение гаплотипов хлДНК *C. bulbocodium* с частичным или полным дублицированным фрагментом в гене *rpS16*. Каждая круговая диаграмма представляет собой популяцию, каждый сектор – особь

## 6.2 Генеалогический анализ риботипов ITS1

Матрица выравнивания межгенного транскрибируемого спейсера ITS1 включала 71 последовательность, длина выравнивания составила 192 позиции. Помимо полученных нами последовательностей *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*, анализ включал последовательности: западноевропейских образцов *C. bulbocodium* (зарегистрированных как *Bulbocodium versicolor* (10)), близкородственных (согласно данным хлДНК) видов *Colchicum* (*C. bivonae* (9), *C. macedonicum* (1), *C. trigynum* (2), *C. szovitsii* (14) и *C. vernum* (1)) и *Androcymbium dregei* в качестве предполагаемой корневой группы, – взятые из GenBank. При построении филогенетических деревьев один из образцов *C. trigynum* (MF596468) вызвал сомнения в правильности его видовой идентификации, поэтому мы заменили его видовой эпитет на «*sp*» или «?»». У некоторых секвенированных нами образцов обнаружено два варианта последовательностей ITS1 в пределах одной особи. В этом случае к названиям последовательностей добавляли условные обозначения «*var1*» и «*var2*».

В результате анализа методом статистической парсимонии в программе TCS все последовательности были объединены в 26 риботипов, девять из которых принадлежали образцам *C. bulbocodium*. Большинство риботипов объединились в одну сеть, состоящую из 8 риботипов *C. bulbocodium*, 8 риботипов *C. szovitsii*, 3 риботипов *C. bivonae* и по одному риботипу *A. dregei*, *C. macedonicum* и *C. trigynum* (рис. 6. 5). Два образца *C. szovitsii* (MF596463 и MF596465), соответствующие двум отдельным риботипам, и один гипотетический риботип между ними объединились в самостоятельную эволюционную сеть. По одному из минорных риботипов *C. bulbocodium* (3) и *C. szovitsii* (MF596464) не вошли ни в одну из сетей и расположились отдельно.

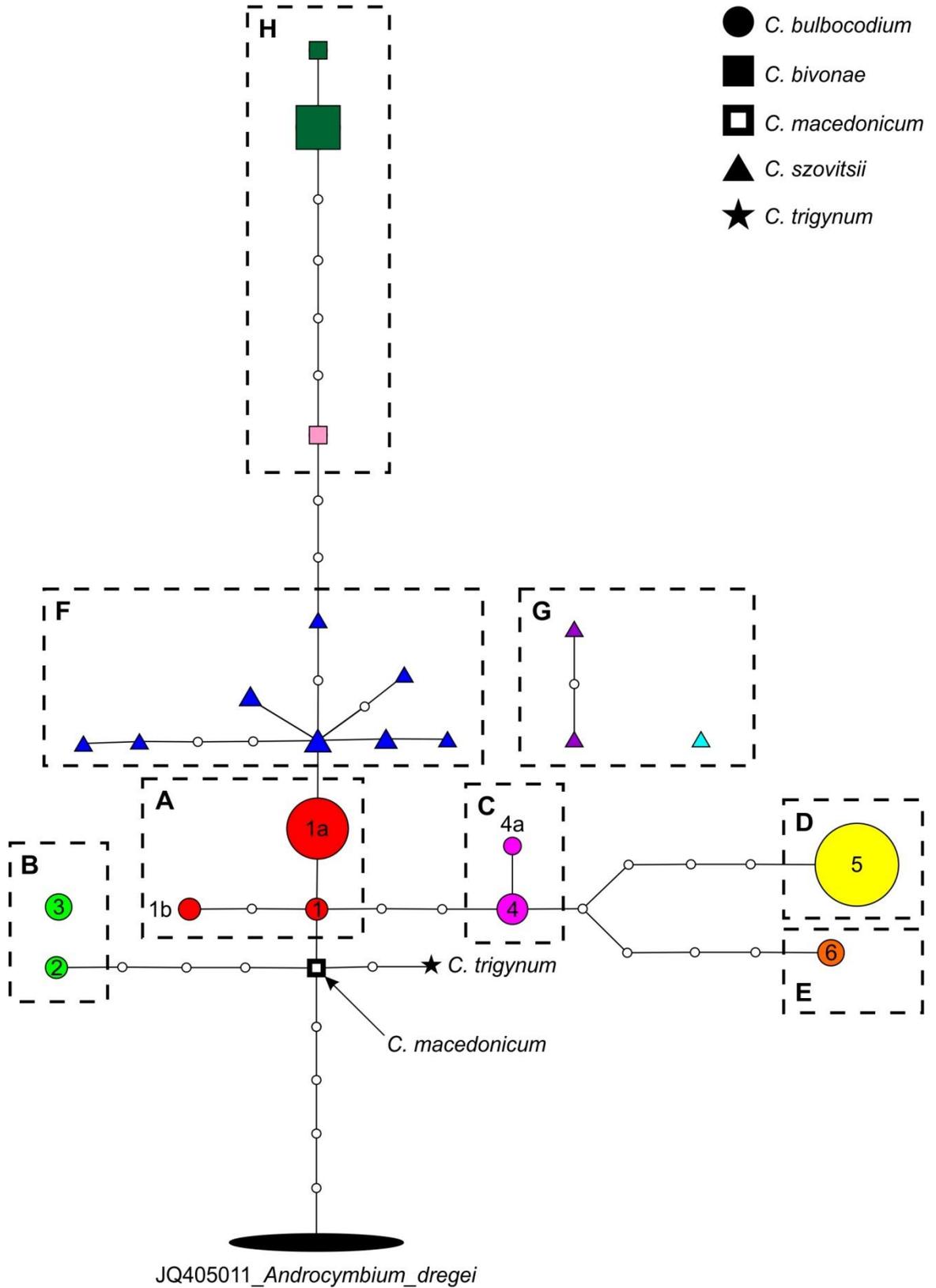


Рис. 6.5 Сеть риботипов ITS1, построенная методом статистической парсимонии, *C. bulbocodium* и внешних групп. Уровень достоверности 95%. Пунктирными линиями очерчены клады, выявляемые в результате байесовского анализа (см. рис. 6.6)

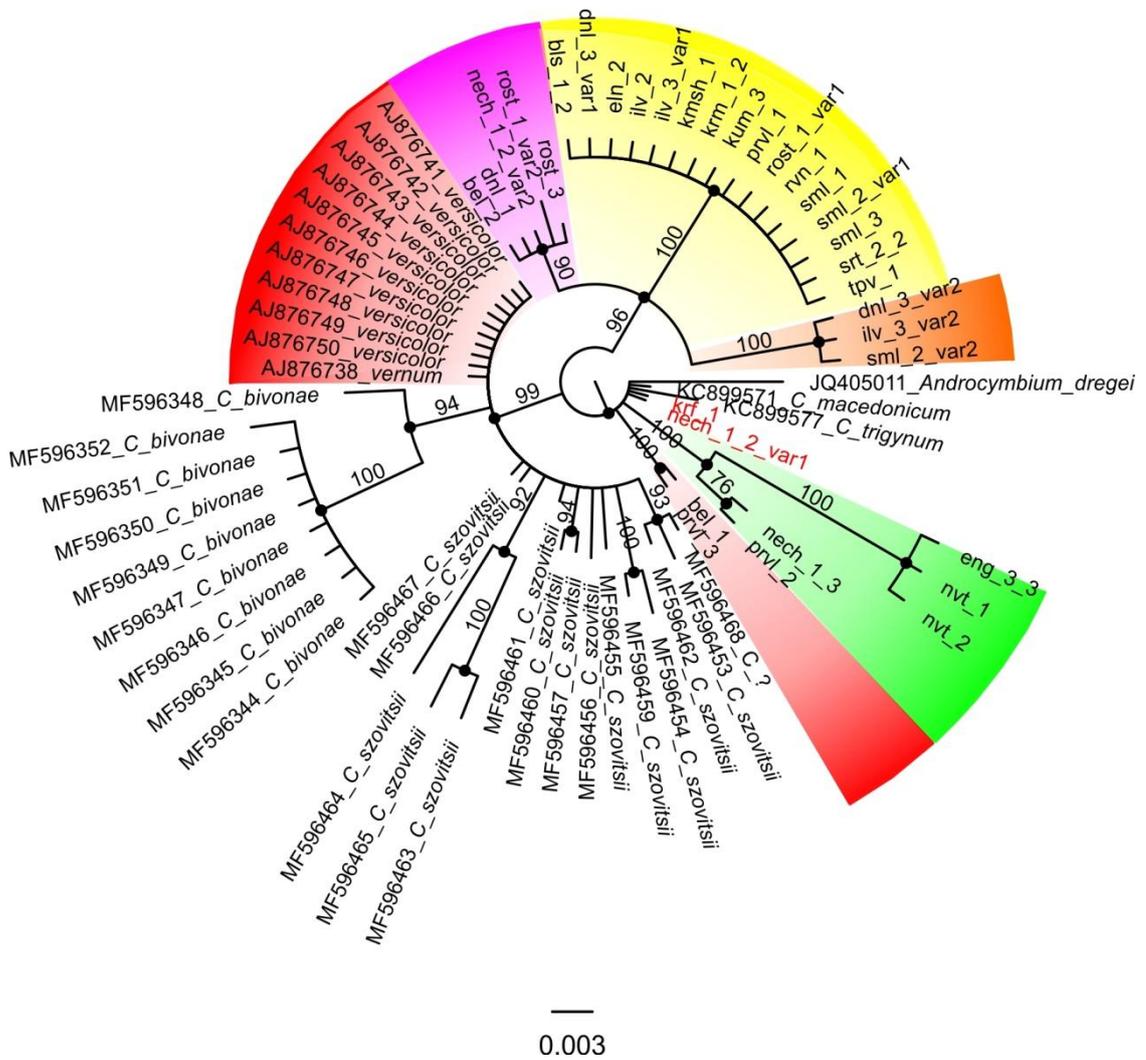


Рис. 6.6 Консенсусное филогенетическое дерево, построенное методом Байеса, на основе последовательностей ITS1 *C. bulbocodium*. Подписи к узлам – бутстреп-поддержка. Масштабная линейка – доля наблюдаемых изменений на сайт

Укоренение основной генеалогической сети и установление группы родства отдельно отстоящих от неё риботипов провели на основе результатов байесовского анализа. На консенсусном филогенетическом дереве (рис. 6.6) большинство образцов *C. bulbocodium* вошли в 2 клады 2-го уровня и 5 субклад 3-го уровня с высокими бутстреп-поддержками (76–100%). Выявленные клады позволили очертить 8 групп наиболее родственных риботипов как в пределах *C. bulbocodium* (А–Е), так и в *C. szovitsii* (F–G) и *C. bivonae* (H).

Группа А включает центральный корневой риботип 1, образованный образцами из Нехаевского р-на Волгоградской обл. (Nech-1-2-var1) и Петропавловского р-на Воронежской обл. (Krf-1), и производные от него риботипы 1а, объединивший все западноевропейские образцы *C. bulbocodium* (AJ876741– AJ876750) и *C. vernum* (AJ876738), и 1b, в который вошли образец из Вейделевского р-на Белгородской обл. (Bel-1) и один из образцов Калачевского р-на Воронежской обл. (Prvl-3).

Группа В включает риботип 2 и оторванный от основной сети риботип 3, объединенные в результате байесовского анализа в одну кладу 2-го уровня. В риботип 2 вошли образец из Нехаевского р-на Волгоградской обл. (Nech-1-3) и один из образцов Калачеевского р-на Воронежской обл. (Prvl-2). Риботип 3 составили образцы из Воробьевского р-на Воронежской обл. (Nvt) и Энгельсского р-на Саратовской обл. (Eng-3).

Группа С образована риботипами 4 и 4а, связанными с центральным риботипом 1, и включает в себя образцы из Губкинского р-на Воронежской обл. (Bel-2), Ростовской обл. (Rost-1-var1 и Rost-3), один из образцов Даниловского р-на Волгоградской обл. (Dnl-1) и один из образцов Нехаевского р-на Волгоградской обл. (Nech-1-2-var2).

Блоки D и E включают по одному риботипу – 5 и 6 соответственно, производных от одного общего гипотетического риботипа, отсутствующего в нашей выборке и отличающегося от риботипа 4 одной заменой, и отстоящие от него на одинаковое число не совпадающих друг с другом шагов. В риботип 5 вошло большинство образцов из Волгоградской и Саратовской областей, и по одному из образцов Калачеевского р-на Воронежской обл. (Prvl-1) и Ростовской обл. (Rost-1-var2). Риботип 6 не встретился ни у одной из исследованных нами особей в качестве основного. Его составили варианты последовательностей *ITS1*, присутствующие наряду с вариантами, вошедшими в риботип 5, в пределах одних особей Даниловского (Dnl-3-var2) и Иловлинского (Ilv-3-var2) р-нов Волгоградской обл. и Самойловского р-на Саратовской обл. (Sml-2-var2).

В группу F вошло большинство образцов *C. szovitsii*, более или менее равномерно распределенных по территории Турции. Группа G образована не включенными в основную сеть риботипами *C. szovitsii*, обнаруженными у особей (MF596463–MF596465), произрастающих вблизи западных и восточных границ Турции.

Группа H объединила три риботипа *C. bivonae*, при этом корневой риботип встречен только у одного образца, тогда как остальные восемь образцов, равномерно распределенных на северо-западе Турции, составили более молодые риботипы, отдалённые от корневого на пять шагов.

Анализ молекулярного датирования показал, что расхождение риботипов *C. bulbocodium* произошло ~ 3.95 млн. лет назад (рис. 6.7), что соответствует середине плиоцена. Подкластеры 1+1a+1b и 4+4a на хронологическом дереве статистически не поддерживаются, что свидетельствует в пользу более или менее одновременного расхождения всех риботипов.

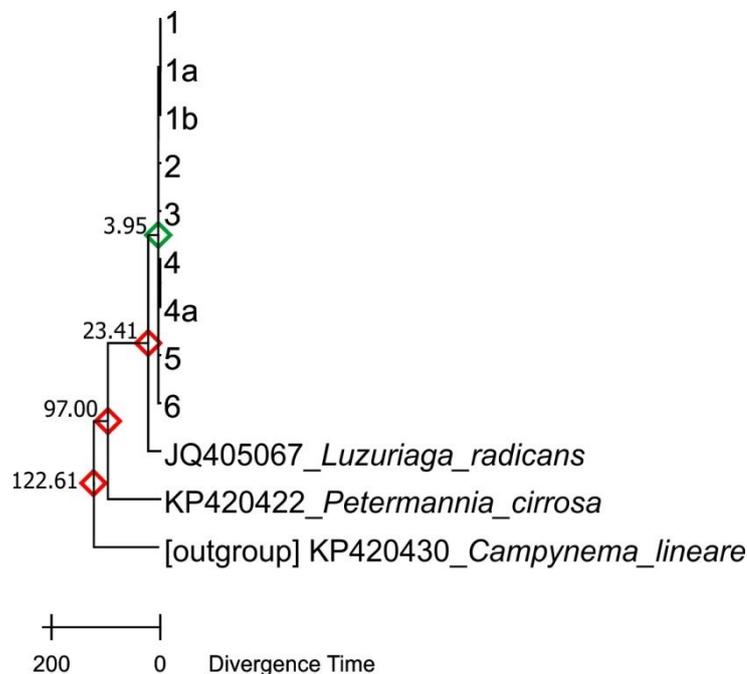


Рис. 6.7 Оценка времени дивергенции *C. bulbocodium* на основе последовательностей ITS. Красным цветом выделены калибровочные узлы. Калибровка узлов проведена по данным Li et al., 2022

В целом, вариабельность по данным последовательностей ITS1 на внутривидовом уровне оказалась выше, чем на межвидовом. Центральные риботипы *C. bulbocodium*, *C. macedonicum*, *C. szovitsii* и *C. trigynum* отличаются друг от друга одной-двумя заменами, в то время как расстояние между крайними риботипами в пределах *C. bulbocodium* и *C. szovitsii* составило 9 и 7 замен соответственно. Два последних вида объединяет и наличие риботипов, не включенных в основную сеть.

При нанесении полученных результатов на географическую карту, прослеживаются и сходные закономерности и в их распределении (рис. 6.8). Популяции, несущие уникальные риботипы, как оказалось, значительно разобщены географически. Так, популяции *C. bulbocodium*, составившие риботип 3, произрастают на разных берегах Волги и удалены друг от друга на расстояние более 350 км. Расстояние между особями *C. szovitsii* (MF596463 и MF596465), вошедшими в самостоятельную эволюционную сеть, составило более 1000 км. При этом популяции с уникальными риботипами произрастают в окружении доминирующих риботипов, распределенных более-менее равномерно по обширной территории, что ставит под сомнение возможность случайного заноса семян с ближайших локальных популяций.

Семь из девяти выявленных нами риботипов *C. bulbocodium*, включая корневой риботип 1 и группу риботипов В, сосредоточены на Калачской возвышенности, располагающейся в левобережье Дона, между реками Битюг и Хопер, в пределах Воронежской, Волгоградской, Ростовской областей, и представляющей собой юго-восточные отроги Среднерусской возвышенности (рис. 6.9). Три риботипа (1, 2, 4а) эндемичны для данной территории. Другие три риботипа (1b, 4, 6) обнаружены только на Калачской возвышенности и прилегающих к ней территориях Белгородской, Волгоградской и Саратовской областей (рис. 6.8).

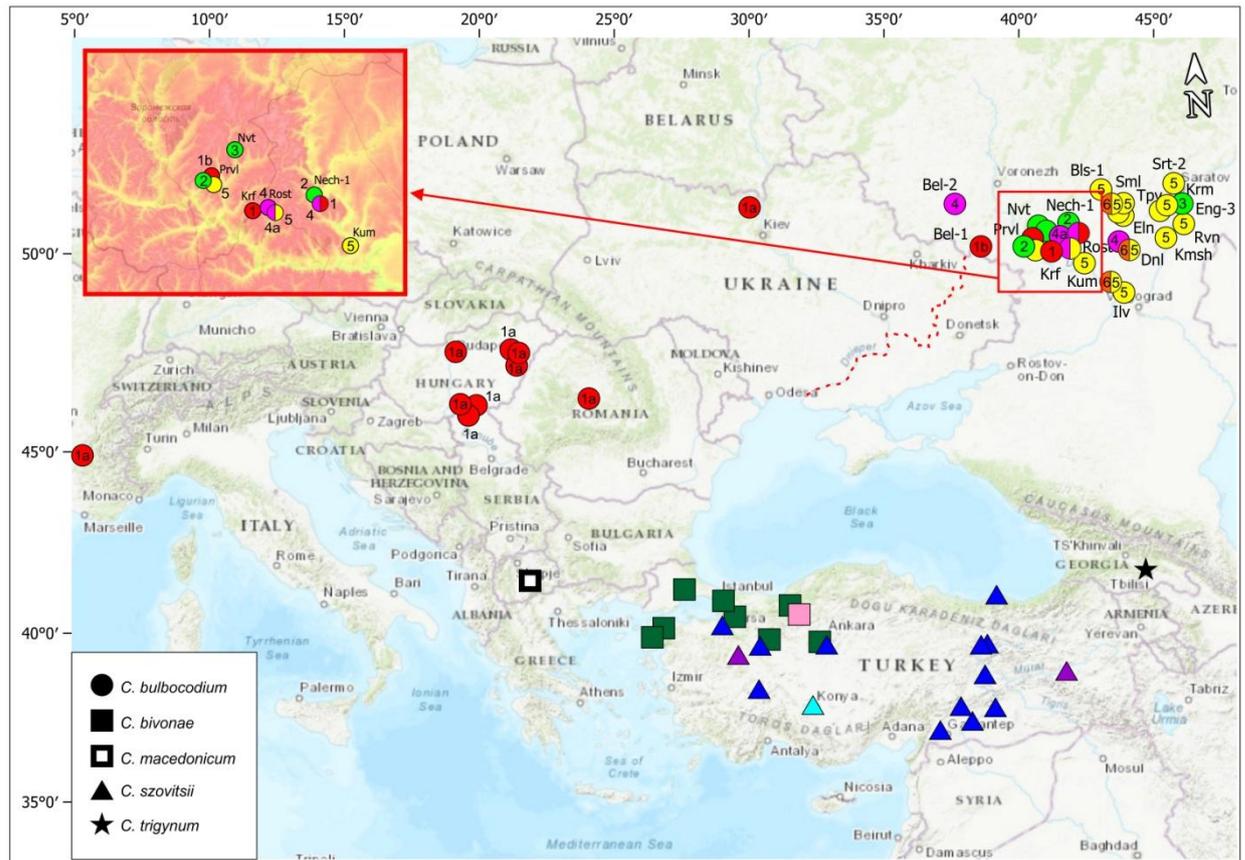


Рис. 6.8 Географическое распределение риботипов ITS1 *C. bulbocodium*. Каждая геометрическая фигура представляет собой одну особь. Территория Калачской возвышенности выделена прямоугольником

Высокая концентрация различных вариантов последовательностей ITS1 в пределах узкой локации может быть результатом существования ледникового или межледникового степного рефугиума в этом месте. Факт нахождения в пределах этой же территории прапопуляции В *T. suaveolens* свидетельствует в пользу последнего предположения.

Что касается *C. szovitsii*, то в последнем филогенетическом обобщении (Persson et al., 2011), сделанном на основании морфологических, кариологических и молекулярно-генетических (хлДНК) данных, авторы пришли к заключению в пользу его немонафилетичности. Выявлено две эволюционные ветви с уникальным происхождением: одна из них объединяет образцы, собранные в Армении и вблизи восточной границы Турции, вторая – образцы из Болгарии и со средиземноморского побережья Турции.

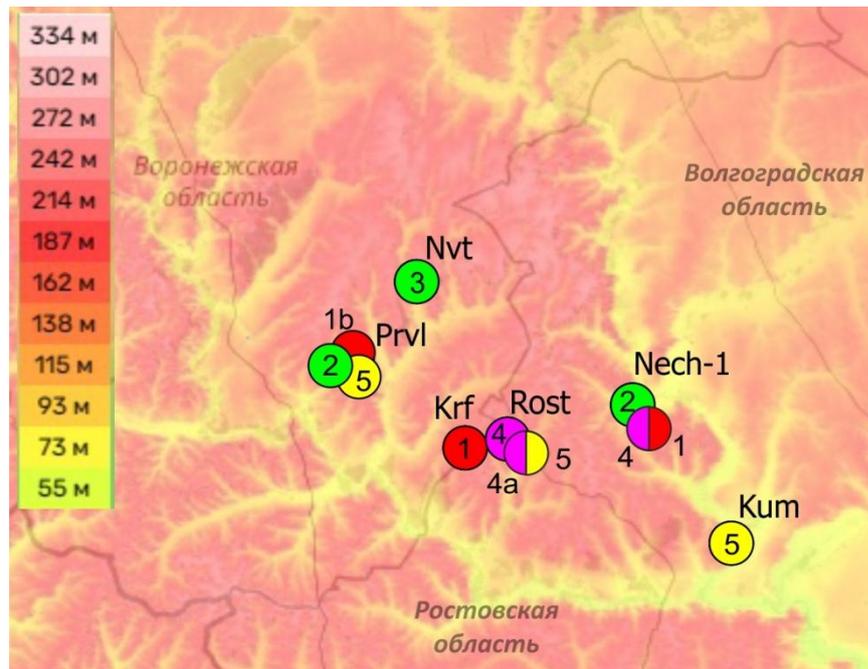


Рис. 6.9 Географическое распределение риботипов ITS1 *C. bulbocodium* на территории Калачской возвышенности. Каждая геометрическая фигура представляет собой одну особь. Топографическая карта предоставлена электронным ресурсом: <https://ru-ru.topographic-map.com>

Обобщая результаты секвенирования хлДНК и рДНК *C. bulbocodium*, можно сделать следующее заключение. Рассчитанное нами время дивергенции риботипов ITS (~ 3.95 млн. лет назад) согласуется с данными, полученными А. Ноуо с соавторами (2009) на основе секвенирования хлДНК и соответствует третьей волне экспансии предковых форм *Colchicum* s. l. в сторону средиземноморского бассейна на восток и на север (~ 4 млн. лет назад) в среднем плиоцене. Предположительно именно в это время формировался очаг многообразия диплоидных синантных видов рода (включая *Bulbocodium* и *Merendera*) на Армянском нагорье (Оганезова, 2019).

Середина плиоцена характеризовалась высыханием Паратетиса и последовавшей за ним периодов засухи, в результате которых лесные экосистемы стали вытесняться прогрессивно развивающимися ксерофильными травянистыми формациями (Абрамова, 1977; Palcu et al., 2021). Появление открытых местообитаний могло дать толчок для адаптивной радиации (Choi et al., 2021) предковых форм *Colchicum* s. l.

Адаптивная радиация растений является парадоксом эволюционной биологии, при котором генетически бедные популяции-основатели дают начало впечатляющему фенотипическому и экологическому разнообразию (Schluter, 2000; Simpson, 1953; Givnish, 1997; Losos, 2009). Дивергентный отбор – основной механизм, лежащий в основе адаптивной радиации, отдает предпочтение экстремальным фенотипам (Rundle, Nosil, 2005) и отбирает аллели, которые обеспечивают адаптацию к незанятым или недостаточно используемым экологическим нишам. Дифференциальная адаптация приводит к дивергенции и, в конечном итоге, к репродуктивной изоляции между популяциями (Schluter, 2009). На уровне однонуклеотидных замен дивергентный отбор приводит к образованию «выбросов» разнообразия в парных таксонах, представляющих ранние стадии видообразования (Choi et al., 2021). Последующий балансирующий отбор сохраняет возникшие эволюционные единицы для адаптации к изменяющимся условиям (Sicard et al., 2015; Kapun et al., 2023).

Об адаптивной эволюции *Colchicum s. str.*, *Merendera* и *Bulbocodium* свидетельствуют и данные макро- и микроморфологии, географии, биологии, экологии, кариологии (Оганезова, 2019). Полученные нами результаты поддерживают мнение Г. Г. Оганезовой (2019) о том, что *Colchicum*, *Merendera* и *Bulbocodium* являются результатом эволюции, подчиненной закону гомологических рядов наследственной изменчивости Вавилова (1935).

По-видимому, общий предок *C. bulbocodium*, *C. macedonicum* и *C. tryginum* возник в Анатолии и содержал дублированный фрагмент в гене *rpS16* хлДНК. В результате экспансии предковой формы на освобождающиеся от лесных формаций территории происходила его трансформация и дивергенция на отдельные эволюционные линии, которые в дальнейшем развивались параллельно. Так, в популяциях *C. szovitsii* наблюдается постепенная «потеря» этого фрагмента в направлении от Балканского полуострова на юго-восток: Болгария – 19 п.н., Турция – 5 п.н., Азербайджан – фрагмент отсутствует.

Расселение *C. bulbocodium* по территории Восточно-Европейской равнины могло идти как со стороны Балканского полуострова, так и со стороны Кавказа и Предкавказья, где в результате ритмики ледниковых и межледниковых эпох происходили периодические смещения высотных поясов.

Сконцентрированность большого количества уникальных риботипов ITS плиоценового времени на территории Калачской возвышенности свидетельствует в пользу существования степного рефугиума в этом месте на протяжении всего позднего плейстоцена и голоцена.

Отсутствие на Восточно-Европейской равнине риботипа 1а, доминирующего в Западной Европе, указывает на его сохранение и дальнейшее расселения из другого степного рефугиума. В качестве последнего с большой долей вероятности может выступать Трансильванский бассейн, не покрывавшийся ледниковым щитом в эпоху LGM, где сохранились уникальные генотипы *Adonis vogensis* (Kajtoch et al., 2016) и *A. vernalis* (Kropf et al., 2019) – степных видов, произрастающих в одних растительных сообществах с *C. bulbocodium* (Shilova et al., 2023). Генетическую мономорфность западноевропейских популяций *C. bulbocodium* в отсутствие четких географических разрывов с полиморфными восточноевропейскими можно объяснить эффектом дрейфа генов (т.е. случайным изменением частоты аллелей в популяции) либо эффектом основателя (т.е. созданием местных популяций ограниченным числом генетически близких особей).

Эффектом основателя можно объяснить и доминирование гаплотипа, содержащего дублицированный фрагмент в гене *rpS16* хлДНК, на восточных склонах Приволжской возвышенности и в Заволжье. Наличие общего риботипа 3 у популяций Калачской возвышенности и Энгельсского района Саратовской области, которые произрастают на разных берегах Волги и удалены друг от друга на расстояние более 350 км, указывает на существование непрерывного ареала между ними в прошлом. Учитывая то,

что в Заволжье все популяции располагаются на территории, затапливаемой Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря во время LGM, есть основания полагать, что их расселение происходило позже со стороны популяций Приволжской возвышенности. Из этого следует, что риботип 3 должен присутствовать и в популяциях Приволжской возвышенности, но, по-видимому, не попал в нашу выборку.

Дизъюнкция между популяциями Калачской и Приволжской возвышенностей, с одной стороны, может быть результатом замещения степных местообитаний тундровыми и лесными формациями в ледниковые и плювиальные межледниковые эпохи соответственно, с другой стороны – может являться следствием распашки степей и хозяйственной деятельности человека. И в том, и в другом случае Приволжскую (восточные склоны), как и Калачскую, возвышенность следует рассматривать в качестве рефугиума, существовавшего на протяжении всего позднего плейстоцена и голоцена.

### 6.3 Структура морфологической изменчивости *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*

Средние значения и доверительные интервалы морфологических параметров в исследованных локальных популяциях *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* представлены в Приложении Р.

Результаты NMDS-ординации с наиболее биологически значимыми климатическими и топографическими факторами окружающей среды показали, что из морфологических параметров *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* наибольшую силу связи с осями изменчивости имеют параметры высоты растения, длина и ширина первого листа (табл. 6.1).

Наиболее тесно связанными признаками с первой осью изменчивости являются длина отгиба, ширина нижнего листа, число цветков. За разброс вдоль второй оси по большей части отвечают длина листа, высота растения, диаметр трубки, число листьев (рис. 6.10).

Таблица 6.1 Связь морфометрических параметров *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* с осями NMDS

Параметр	R <sup>2</sup>	Pr(>r)
Высота растения, см	<b>0.6988</b>	0.008
Количество листьев, шт	0.2111	0.008
Длина нижнего листа, см	<b>0.7280</b>	0.008
Ширина нижнего листа, мм	<b>0.6270</b>	0.008
Количество цветков, шт	0.4786	0.008
Длина отгиба околоцветника, мм	0.3887	0.008
Ширина отгиба околоцветника, мм	0.4638	0.008
Диаметр «трубки», мм	0.3676	0.008

Примечание. R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации, Pr (> r) – уровень значимости. Значения R<sup>2</sup> > 0.7 выделены жирным шрифтом.

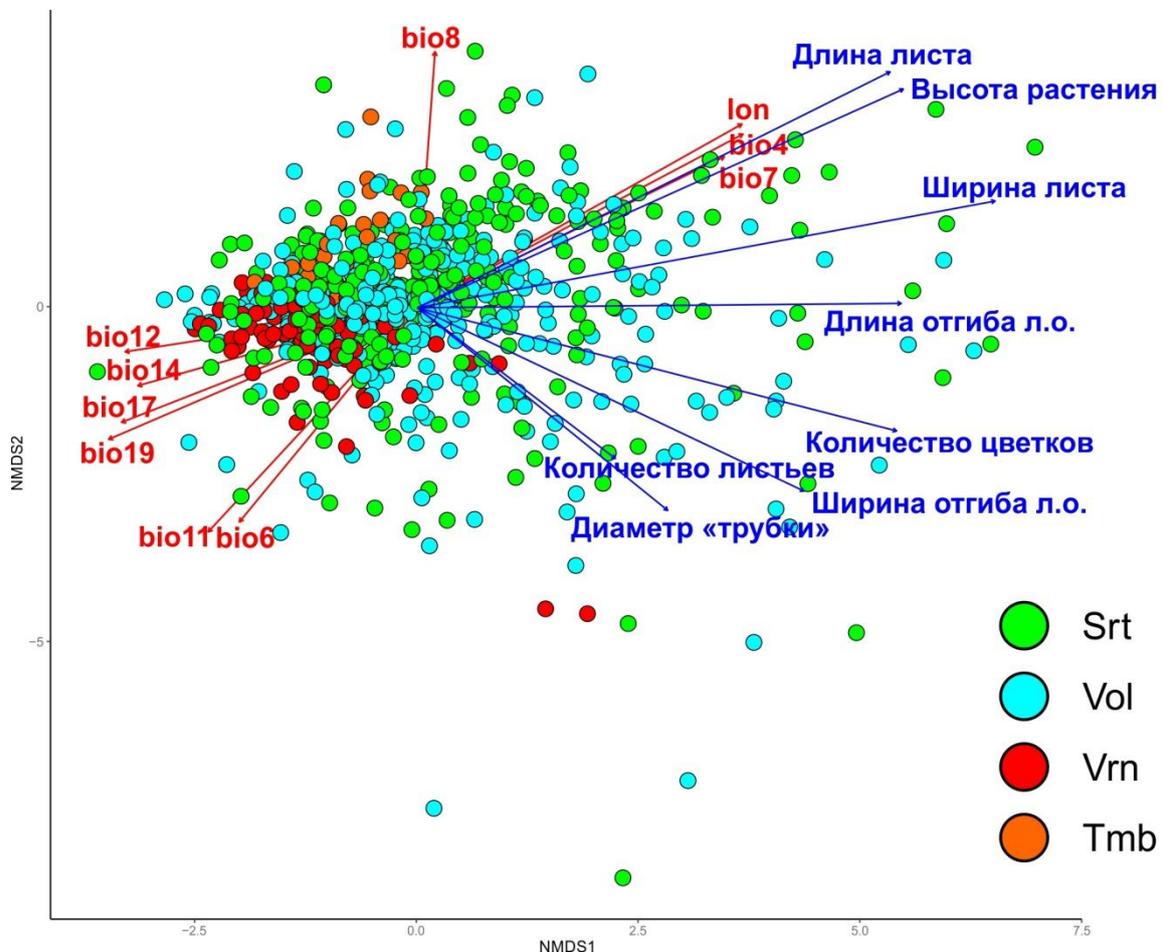


Рис. 6.10 Неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) морфологических признаков образцов популяций *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*. Условные обозначения локальных популяций см. табл. 3.5. *Srt* – Саратовская, *Vol* – Волгоградская, *Vrn* – Воронежская, *Tmb* – Тамбовская области

Все факторы окружающей среды показали крайне слабую связь с наблюдаемым паттерном изменчивости *C. bulbocodium* (табл. 6.2).

Таблица 6.2 Связь факторов окружающей среды с основными направлениями изменчивости *C. bulbocodium* subsp. *versicolor*

Фактор окружающей среды	Обозначение	r <sup>2</sup>	Pr(>r)
Среднегодовая температура	bio1	0.0245	0.022
Среднемесячная суточная амплитуда температуры	bio2	0.0464	0.022
Изотермальность	bio3	0.0051	0.322
Сезонность температуры (коэффициент вариации)	bio4	<b>0.0931</b>	0.022
Максимальная температура наиболее теплого месяца	bio5	0.0327	0.022
Минимальная температура наиболее холодного месяца	bio6	<b>0.0614</b>	0.022
Среднегодовая амплитуда колебания температуры	bio7	<b>0.0791</b>	0.022
Средняя температура наиболее влажного квартала	bio8	<b>0.0595</b>	0.022
Средняя температура наиболее сухого квартала	bio9	0.0494	0.022
Средняя температура наиболее теплого квартала	bio10	0.0260	0.022
Средняя температура самого холодного квартала	bio11	<b>0.0728</b>	0.022
Среднегодовые осадки	bio12	<b>0.0542</b>	0.022
Осадки самого влажного месяца	bio13	0.0364	0.022
Осадки самого сухого месяца	bio14	<b>0.0536</b>	0.022
Сезонность выпадения осадков (коэффициент вариации)	bio15	0.0218	0.022
Осадки самого влажного квартала	bio16	0.0414	0.022
Осадки самого сухого квартала	bio17	<b>0.0658</b>	0.022
Осадки самого теплого квартала	bio18	0.0355	0.022
Осадки самого холодного квартала	bio19	<b>0.0744</b>	0.022
Высота над уровнем моря	alt	0.0050	0.322
Географическая долгота	lon	<b>0.0959</b>	0.022
Географическая широта	lat	0.0331	0.022

Примечание. R<sup>2</sup> – коэффициент детерминации, Pr (>r) – уровень значимости. Значения R<sup>2</sup>>0.05 выделены жирным шрифтом.

Из климатических факторов с изменчивостью вдоль первой оси оказались связаны факторы увлажнения (среднегодовые осадки, осадки самого сухого месяца, осадки самого сухого квартала, осадки самого холодного квартала), а также температурные факторы (сезонность

температуры (коэффициент вариации), среднегодовая амплитуда колебания температуры) и географическая долгота (рис. 6.10).

Изменчивость вдоль второй оси наиболее связана с температурными параметрами, такими как: средняя температура наиболее влажного квартала, средняя температура самого холодного квартала, минимальная температура наиболее холодного месяца. Несмотря на статистическую достоверность, эти связи слишком малы, чтобы можно было сделать вывод о какой-либо закономерности. Можно лишь отметить более компактное расположение точек в части факторного пространства с бóльшими значениями влажностных факторов и меньшими колебаниями температуры. С уменьшением влажностных факторов и увеличением вариации температуры облако точек рассеивается.

**Связь с генотипом.** При выборе в качестве группирующего фактора для визуализации генетической группы, к которой были отнесены изученные популяции по наличию/отсутствию дублированного фрагмента в гене *rpS16* хлДНК, закономерностей в распределении не выявлено (рис. 6.11).

## 6.4 Заключение

Таким образом, в результате анализа последовательностей хлДНК и рДНК *C. bulbocodium* выявлен достаточно четкий филогеографический паттерн, разделяющий исследованные популяции на три группы. Первую группу составили высокополиморфные по ITS маркерам локальные популяции, располагающиеся на территории Калачской возвышенности. Вторая группа мономорфна по всем типам маркеров и объединяет образцы *C. bulbocodium* из Западной Европы (от Франции до Западной Украины) и *C. vernum*. В третью группу вошли популяции, располагающиеся на территории Приволжской возвышенности и Саратовского Заволжья, отличающиеся от первых двух групп наличием дублированного фрагмента в гене *rpS16* хлДНК, найденного у некоторых других видов *Colchicum* (*C. bivonae*, *C. macedonicum*, *C. parnassicum*, *C. szovitsii*, *C. trigynum*)

Балканского полуострова и Восточного Средиземноморья. Учитывая то, что в Заволжье все популяции располагаются на территории, затопляемой Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря во время LGM, есть основания полагать, что их расселение происходило позже со стороны популяций Приволжской возвышенности.

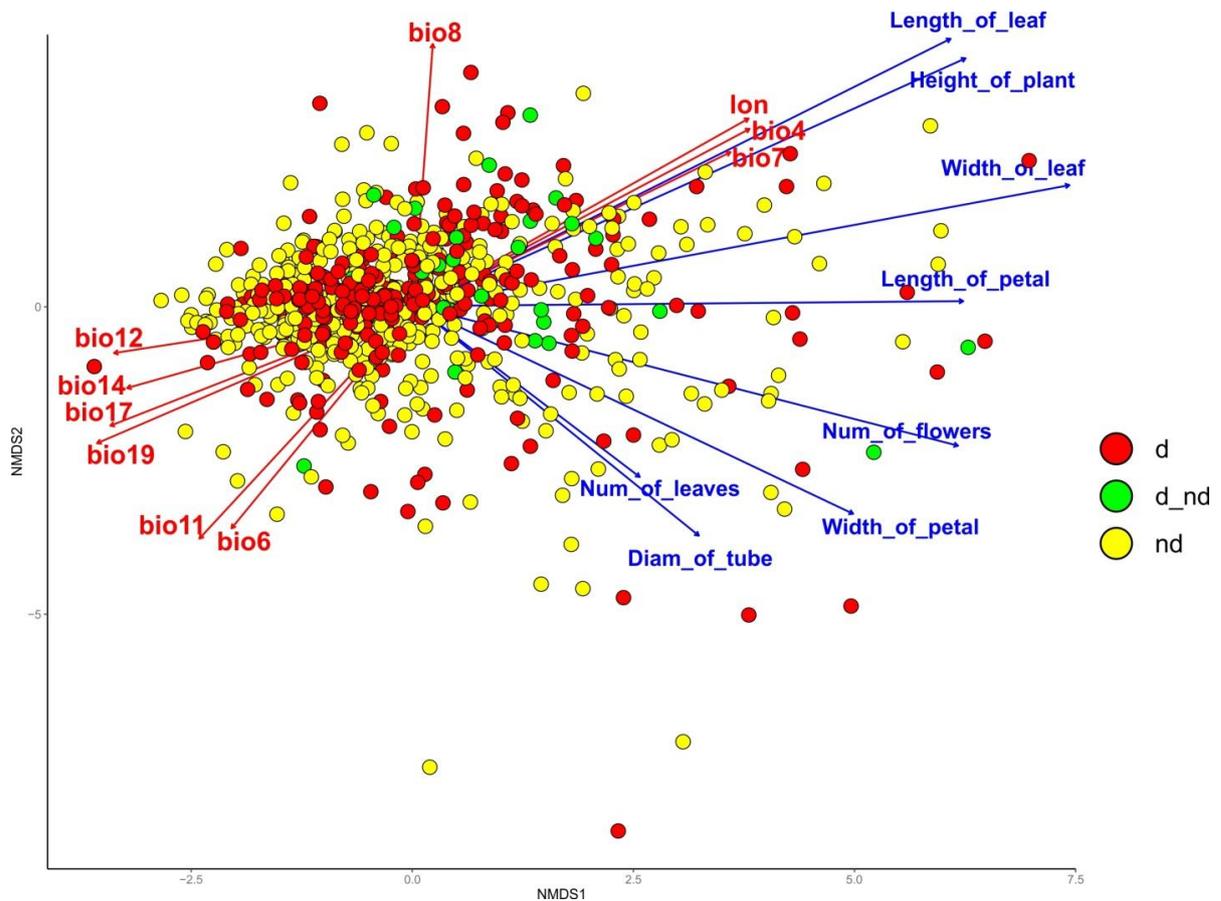


Рис. 6.11 Неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) морфологических признаков образцов локальных популяций *C. bulbocodium* subsp. *versicolor* с учетом их генотипа на основании данных секвенирования хлДНК.

*d* – есть дублированный фрагмент, *d\_nd* – образцы смешанной популяции, *nd* – нет дублированного фрагмент

Анализ молекулярного датирования показал, что расхождение риботипов *C. bulbocodium* произошло ~ 3.95 млн. лет назад, что соответствует середине плиоцена, характеризующейся аридизацией климата в Европе и стремительным вытеснением лесных экосистем степными

ландшафтами. Расселение *C. bulbocodium* по территории Восточно-Европейской равнины могло идти как со стороны Балканского полуострова, так и со стороны Кавказа и Предкавказья, где в результате ритмики ледниковых и межледниковых эпох происходили периодические смещения высотных поясов.

Сконцентрированность большого количества уникальных риботипов ITS плиоценового времени на территории Калачской возвышенности свидетельствует в пользу существования степного рефугиума в этом месте на протяжении всего позднего плейстоцена и голоцена. Дизъюнкция между популяциями Калачской и Приволжской возвышенностей, с одной стороны, может быть результатом замещения степных местообитаний тундровыми и лесными формациями в ледниковые и плювиальные межледниковые эпохи соответственно, с другой стороны – может являться следствием распашки степей и хозяйственной деятельности человека. Генетическую мономорфность западноевропейских популяций *C. bulbocodium* можно объяснить эффектом дрейфа генов либо эффектом основателя.

Установлена прямая связь вариабельности морфологических параметров *C. bulbocodium* с переменными увлажнения и суточного перепада температур. То есть в более влажных местообитаниях с меньшей амплитудой температур признаки были стабильнее.

Пространственные паттерны морфологической изменчивости линейных параметров *C. bulbocodium* не коррелируют с выявленными генетическими группами.

## ГЛАВА 7. ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОВ РОДА *DELPHINIUM* ЮГО-ВОСТОКА РОССИИ

### 7.1 Полиморфизм хлоропластной ДНК и риботипов ITS2

Работа с ITS регионом представителей рода *Delphinium* была осложнена их колоссальной заинфицированностью сапрофитными и паразитическими грибами, бэнды ДНК которых в некоторых случаях было невозможно отделить даже с помощью электрофореза. Наиболее часто в результате секвенирования выявлялись *Alternaria tenuissima*, *Cladosporium herbarum*, *Erysiphe aquilegiae*, *Filobasidium wieringae*, *Metschnikowia sp.*, *Ramularia sp.* и *Stemphylium sp.* В работе с кавказскими видами возникли трудности со спейсером ITS1, поскольку эта область не амплифицировалась ни одним из возможных праймеров (ITS-1, ITS-5, (White et al., 1990); ITS-A, ITS-SF (Blattner, 1999); NNC-18S10 (Wen, Zimmer 1996); ITS-FD (von Balthazar et al., 2000)). По-видимому, у этих видов (кроме *D. caucasicum*, *D. macropogon* Prokh. и *D. mariae*, у которых весь регион ITS1-5.8S-ITS2 воспроизводился нормально) ITS1 содержит протяженную делецию, которая препятствует отжигу праймера. Поэтому для работы с этими видами использовали только область ITS2, которую амплифицировали при помощи праймеров ITS-3 и ITS-4 (White et al., 1990).

Секвенирование десяти некодирующих и потенциально высоко варьируемых фрагментов хлДНК (cpDNA): *ndhC-trnV*, *ndhF*, *petA-psbJ*, *psbE-petL*, *trnT-psbD* (Dong et al., 2012), *trnC-petN* (Lee, Wen, 2004) и *trnL-trnF*, *trnH-psbA*, *trnS-trnG*, *matK* (Jabbour et al., 2012) оказалось малоинформативным: перечисленные фрагменты содержали единичные замены либо не содержали замен совсем. Для кавказских видов более половины перечисленных фрагментов хлДНК не воспроизводилось, поэтому эти виды были исключены из анализа.

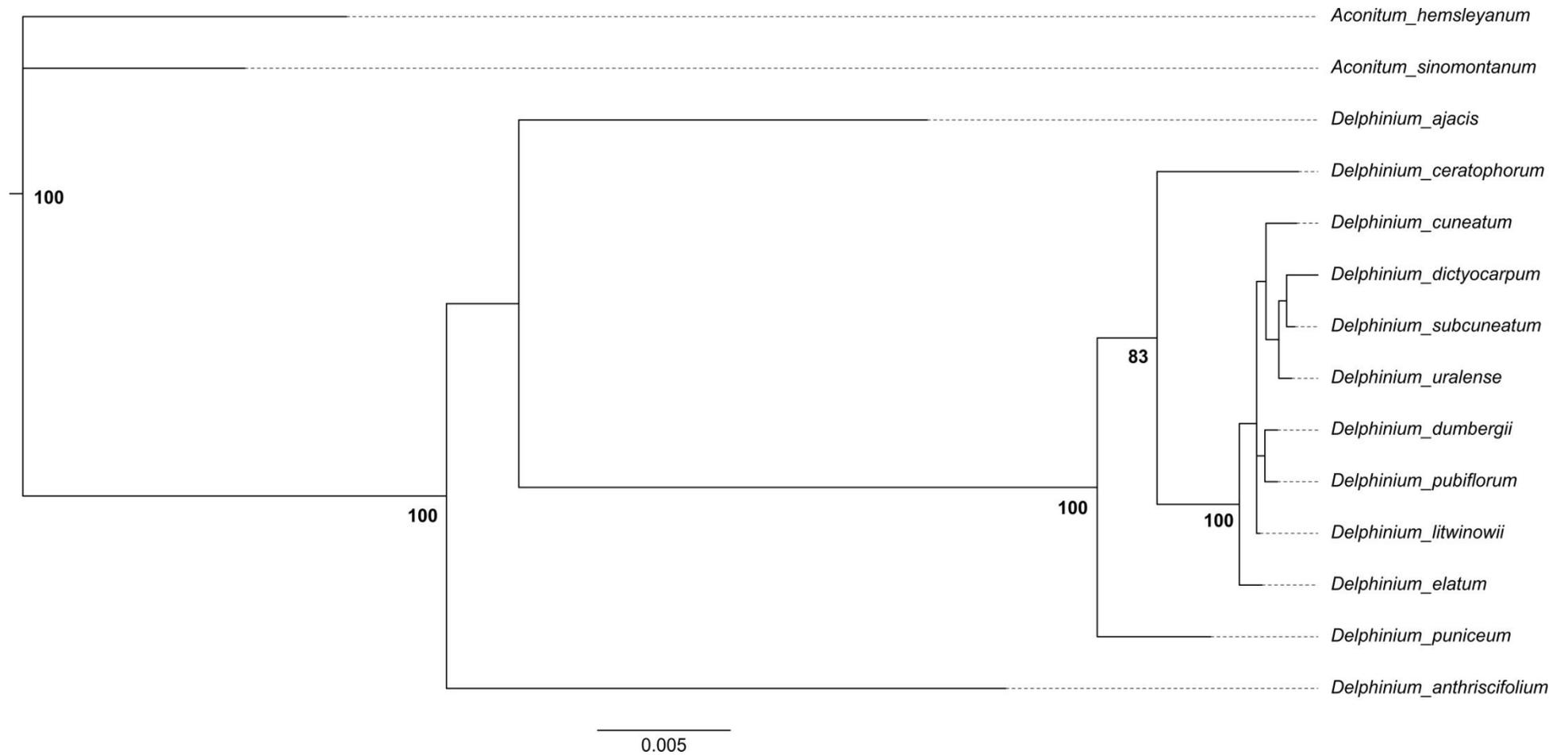
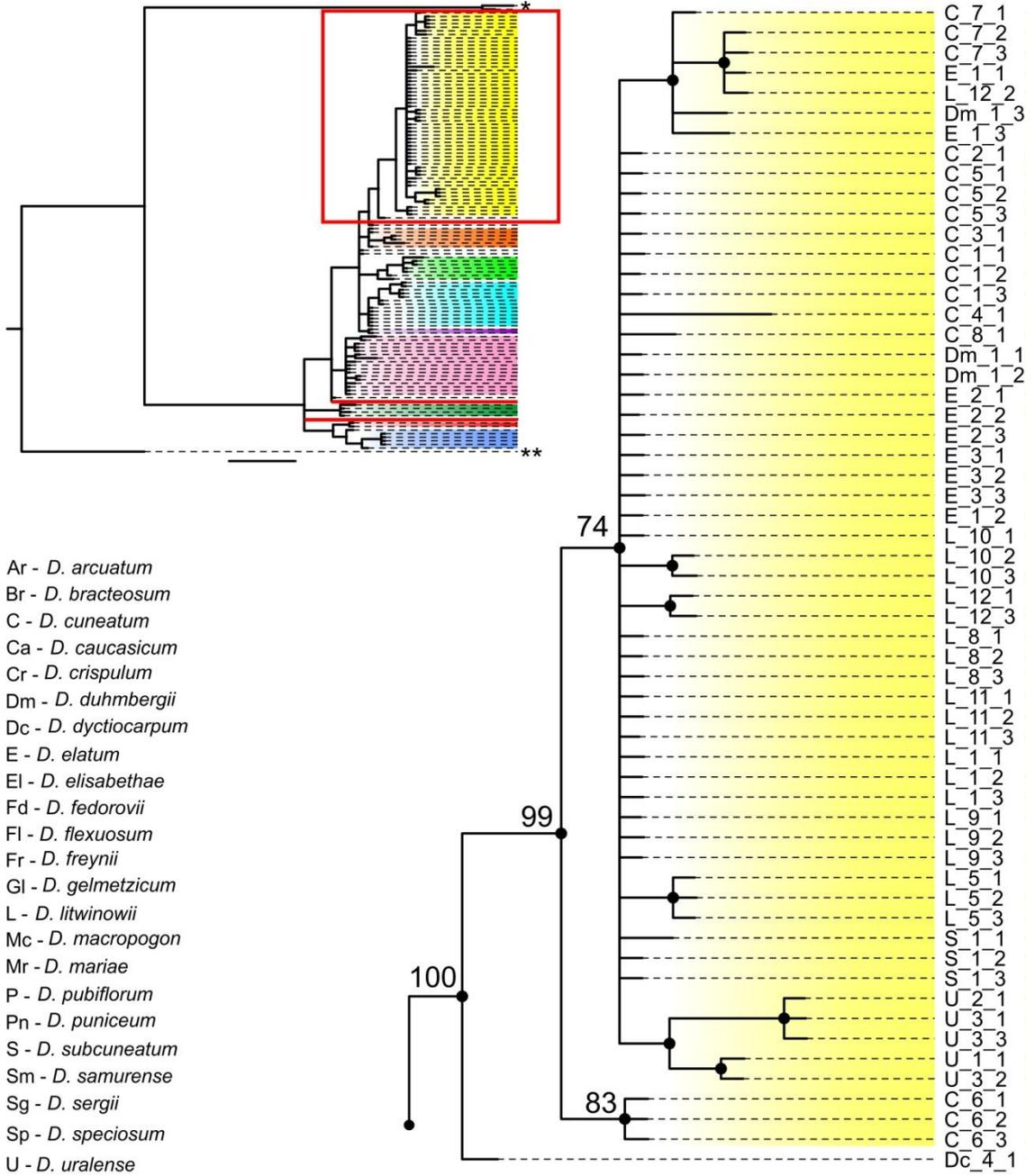


Рис. 7.1 Консенсусное филогенетическое дерево, построенное методом Байеса, на основе объединенных последовательностей хлДНК

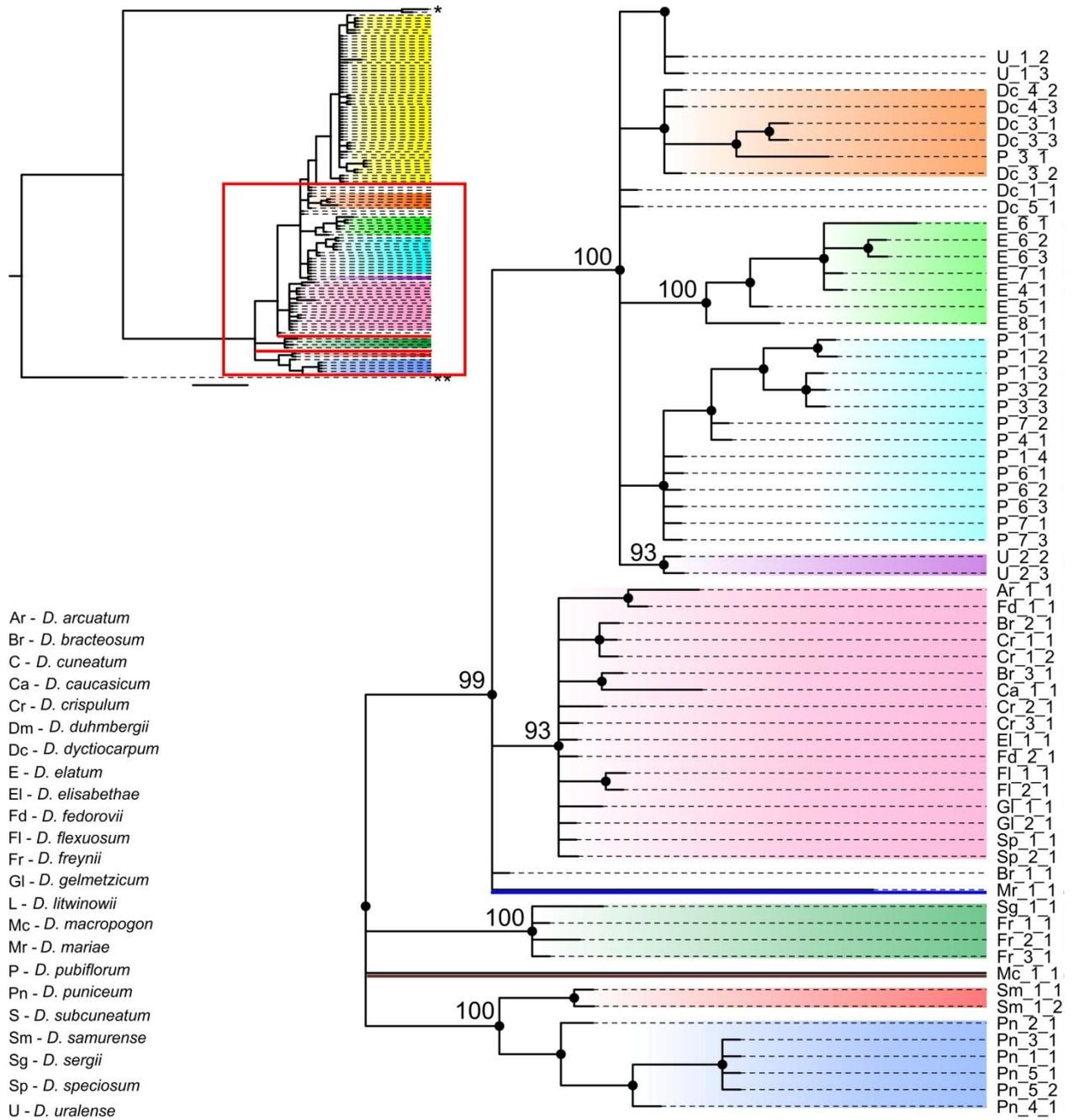
*Delphinium* европейской части России и их ближайших сородичей. Условные обозначения см. табл. П.3

Подписи к узлам жирным шрифтом: бутстреп-поддержка, % (если она выше 70%).

Масштабная линейка: 0.005 наблюдаемых изменений на сайт



a



b

Рис. 7.2 Филогенетическое дерево, построенное методом Байеса на основании последовательностей ITS2 24 исследуемых таксонов *Delphinium*. Условные обозначения см. табл. П.3. Внешние группы: \* – *Consolida armeniaca* (JF331883) + *C. olopetala* (JF331895); \*\* – *Aconitum kusnezoffii* (KR082763). Подписи к узлам: бутстреп-поддержка, % (если она выше 70%). Масштаб: 0,02 (наблюдаемых изменений на сайт)

На филогенетическом дереве, построенном в результате анализа методом Байеса, таксоны *Delphinium* европейской части России объединились в одну монофилетическую группу, в пределах которой *D. puniceum* четко отделился в самостоятельную (бустреп 100%), не связанную с другими таксонами, ветвь (рис. 7.1). Последние образовали одну кладу с образцом *Delphinium ceratophorum* Franch. – эндемиком Тибетского нагорья, последовательности хлДНК которого были загружены из GenBank (код доступа MK253460), в качестве сестринской группы по отношению к нему. В пределах этой группы уральские популяции *D. elatum* образовали самостоятельную ветвь (бустреп 100%), остальные таксоны имели низкую поддержку (бустреп ниже 70%).

Анализ молекулярного датирования хлДНК оказался неинформативным в виду статистической недостоверности полученных результатов (не показано).

На филогенетическом дереве, построенном в результате анализа гаплотипов межгенного транскрибируемого спейсера ITS2 методом Байеса, все образцы *Delphinium* подразделились на две клады (рис. 7.2). Первая из них распалась на две клады 2-го уровня и одну отдельную ветвь, образованную образцом *D. macropogon*. Одна кладка 2-го уровня объединяет образцы неразделившихся *D. freynii* и *D. sergii*. Вторая кладка 2-го уровня разделяется на две кладки 3-го уровня, одна из которых объединяет все образцы *D. puniceum*, вторая – образцы *D. samurense* Murtazaliev et Lufarov.

Вторая кладка распалась на две кладки 2-го уровня и две отдельные ветви. Первая кладка 2-го уровня распалась на три кладки 3-го уровня: 1) образцы *D. arcuatum*; 2) образцы *D. caucasicum*; 3) образцы неразделившихся остальных *D. bracteosum*, *D. crispulum*, *D. elisabethae* N. Busch, *D. fedorovii*, *D. flexuosum*, *D. gelmetzicum* и *D. speciosum* M. Vieb. Вторая кладка 2-го уровня распалась на шесть клад 3-го уровня: 1) *D. cuneatum* + *D. subcuneatum* + *D. duhmbergii* + *D. litwinovii* + образцы из первой, второй и третьей локальных популяций *D. elatum*, произрастающих на западной границе

ареала; 2) большинство образцов *D. uralense*; 3) *D. dictyocarpum* + один образец из третьей популяции *D. pubiflorum*; 4) уральские популяции *D. elatum*; 5) остальные образцы *D. pubiflorum*; 6) образцы второй локальной популяций *D. uralense*. Отдельные ветви образовали образцы *D. mariae* и один образец *D. bracteosum* (Kashin et al., 2023).

Топология внешних групп соответствует филограммам, полученным другими авторами (Jabbour, Renner, 2012).

В результате анализа методом статистической парсимонии в программе TCS все образцы были разделены на три эволюционные сети и два обособленных минорных риботипа *D. mariae* и *D. macropogon* (рис. 7.3). Первую сеть (I) составили образцы *D. freynii* и *D. sergii*, вторую (II) – *D. puniceum* и *D. samurense*, третью (III) – все остальные образцы, не вошедшие в первые две сети и отдельные минорные риботипы. Эволюционные сети соответствуют кладам первого уровня, выявленным в результате байесовского анализа (см рис. 7.2). В пределах третьей (III), самой крупной, сети можно выделить пять групп риботипов, соответствующих кладам 2-го и 3-го уровней, выявленных в результате байесовского анализа. Центральную группу А составили, главным образом, образцы *D. dictyocarpum* и отдельные особи из популяций *D. uralense*. Ближайшую производную от нее группу В образовали образцы *D. pubiflorum*. Вторую производную от центральной и самую многочисленную группу С составили образцы *D. cuneatum*, *D. subcuneatum*, *D. duhmbergii*, *D. litwinowii*, *D. elatum* европейской части России и отдельные особи из популяций *D. uralense*, никак не разделяющиеся между собой. От этой группы двумя мутациями отделен один уникальный риботип *D. uralense* (D). В третью производную от центральной группу Е вошли только образцы уральских популяций *D. elatum*. Четвертая производная от центральной группа F объединила таксоны Северного Кавказа (рис. 7.3).

Географическое распределение групп риботипов ITS2 представителей рода *Delphinium* юго-востока России представлено на рисунке 7.4.

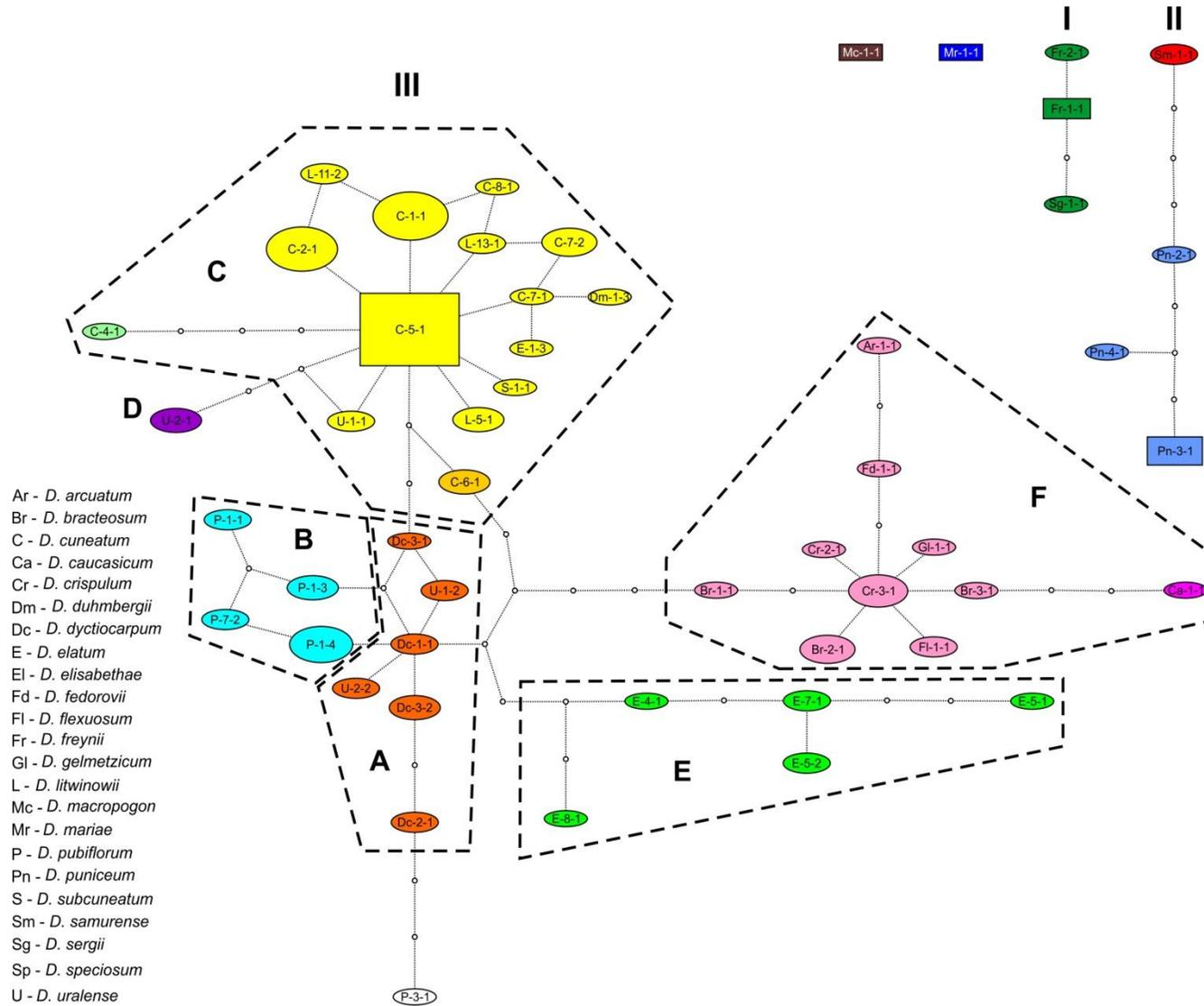


Рис. 7.3 Сети риботипов ITS2 таксонов *Delphinium* юго-востока России, построенные методом статистической парсимонии (уровень достоверности 95%)

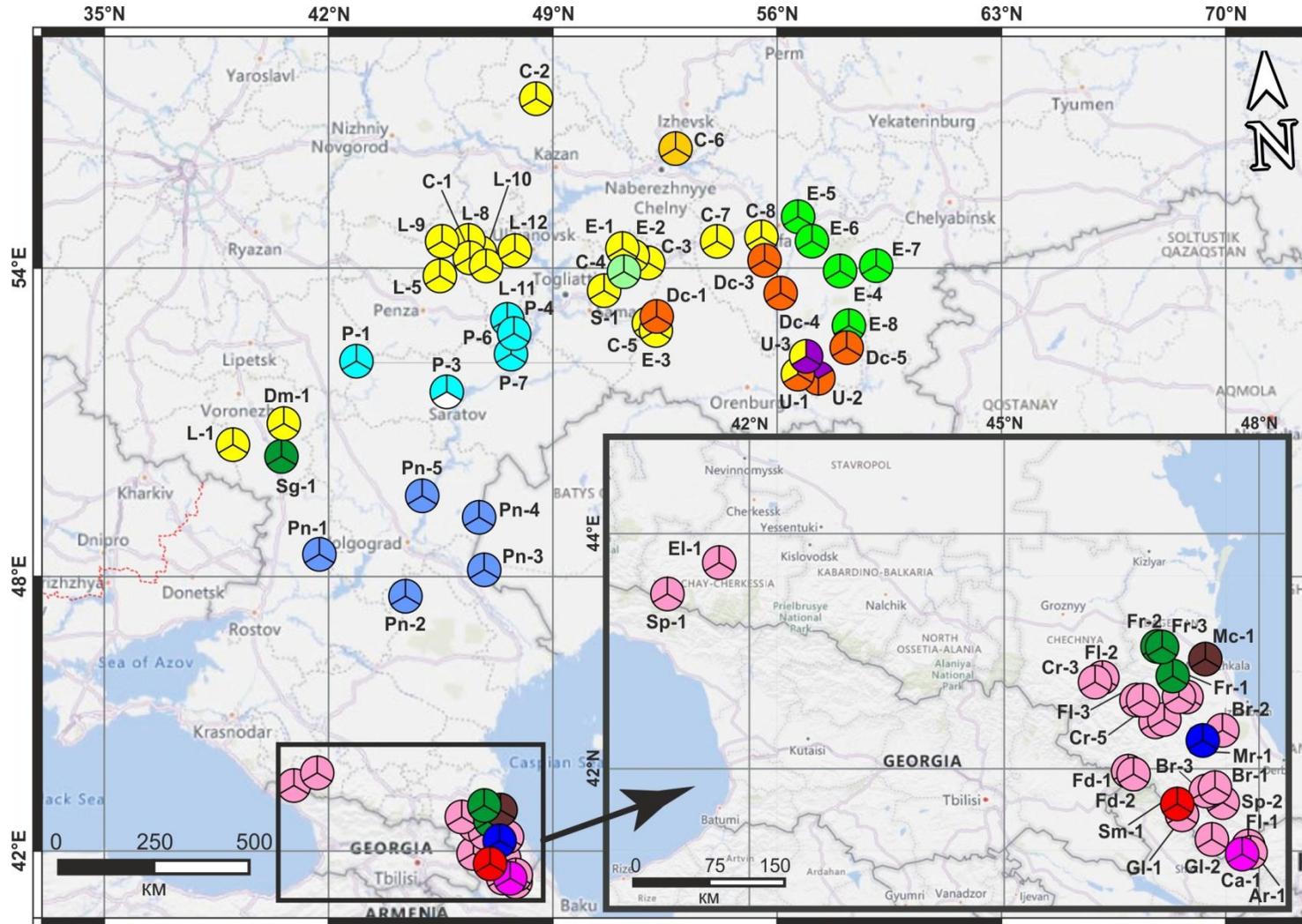


Рис. 7.4 Географическое распределение групп риботипов ITS2 таксонов *Delphinium* юго-востока России (каждая круговая диаграмма представляет собой популяцию, каждый сектор – особь). Условные обозначения см. табл. П.3

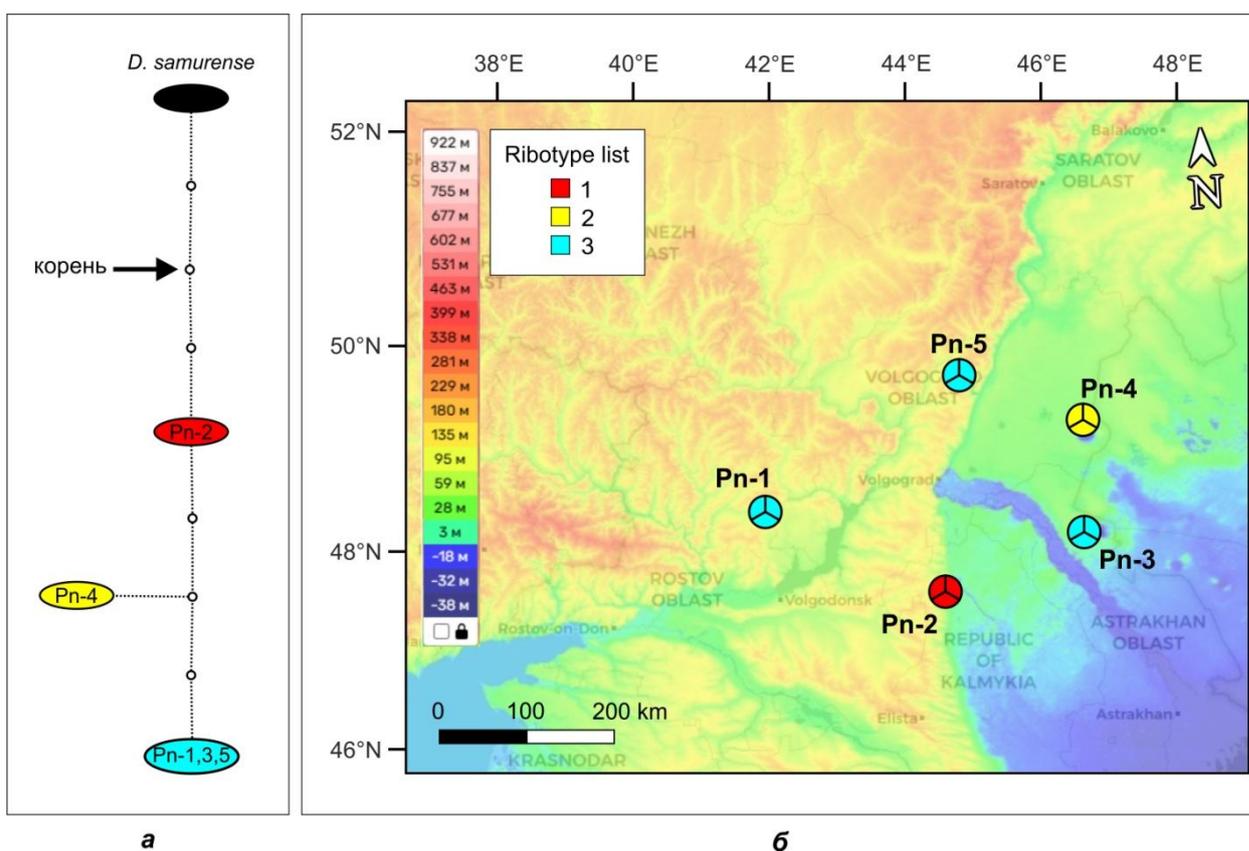


Рис. 7.5 Географическое распределение риботипов ITS2 *D. puniceum*. Условные обозначения см. табл. П.3. Шкала – высота над уровнем моря

Группы *D. dictyocarpum* (A) и *D. elatum* (E) сосредоточены, главным образом, на территории Башкирского Предуралья; группа *D. pubiflorum* (B) – в Правобережье Саратовской и Ульяновской областей; группа *D. cuneatum* + *D. subcuneatum* + *D. duhmbergii* + *D. litwinowii* + *D. elatum* (C) распространена более или менее равномерно по европейской части России от Воронежской области до Башкирского Предуралья. То есть выявленные группы имеют четкий пространственный паттерн.

Тест Мантеля показал отсутствие корреляции между матрицей попарных значений  $F_{ST}$  и матрицей попарных географических расстояний между популяциями, результаты статистически недостоверны ( $r = 0.110$ ;  $p = 0.069$ ). Высокое значение  $F_{ST} = 0.838$  указывает на крайне низкий поток генов между этими группами.

Анализ молекулярного датирования статистически достоверно оценил время дивергенции риботипов *D. puniceum* в  $\sim 0.20$  млн. лет назад (возраст

ветви ~ 0.60 млн. лет назад), таксонов секции *Delphinastrum* европейской части России – в ~ 0.08 млн. лет назад, группы таксонов Северного Кавказа – в ~ 0.00 млн. лет назад (Приложение С). Последнее следует интерпретировать как относительно недавнее выделение этой группы.

В пределах *D. puniceum* выявлено три риботипа, отделенных от риботипа *D. samurense* тремя эволюционными шагами. Картирование географического распространения ядерных риботипов показало неравномерность в их распределении (рис. 7.5). Первый риботип, наиболее близкий к *D. samurense* обнаружен в одной популяции, произрастающей в Калмыкии у подножия возвышенности Ергени. Второй риботип обнаружен в популяции, произрастающей в окрестностях озера Эльтон. Третий риботип является самым распространенным и встречается в направлении с запада на восток в Ростовской (107 м н.у.м.), Волгоградской (Приволжская возвышенность, 60 м н.у.м.) и Астраханской областях (точка расположена у подножия холма Большое Богдо, 58 м) на повышениях рельефа выше 50 м н.у.м.

Объединение риботипов *D. puniceum* в одну сеть с *D. samurense* – эндемиком южного Дагестана (Murtazaliev, Luferov, 2021) – может указывать на их происхождение от общей предковой формы, возникшей, по-видимому, на Кавказе.

Согласно имеющимся молекулярным датировкам по хлДНК (Jabbour, Renner, 2012) средний возраст близкого к *D. puniceum* сородича – *D. fissum* составляет 1,39 млн. лет, что соответствует примерно первой половине плейстоцена (сам *D. puniceum* в работе отсутствует). Возраст клады, в которую входит этот вид, датируется 3,67 млн. лет, что соответствует концу плиоцена. Предковый ареал – Средиземноморье (Jabbour, Renner, 2012).

Многие исследователи придерживаются мнения, что большое влияние на флору Кавказа оказал миграционный поток из Средиземноморья, относящийся к концу плиоцена (Кузнецов, 1891; Гроссгейм, 1936; Фёдоров, 1958; Гагнидзе, 1966, 1974, 1976; Гаджиев, 1966; Алтухов, 1966, 1974;

Тахтаджян, Фёдоров, 1972; Колаковский, 1974, 1975; Львов, 1976; Галушко, 1976 и др.). Этот поток доходил до Средней Азии через равнины и предгорья, что дало возможность открытия обратного пути миграции среднеазиатских видов на запад (Агаханянц, 1981). Последнее предположение подтверждается данными о том, что уже в начале плейстоцена в циркумгирканской области были развиты кустарниковые степи, которые во время низкого уровня Каспия могли смыкаться от Дагестана до Мугоджар и Приаралья, а далее – через Казахский мелкосопочник – до Алтая и Джунгарии (Камелин, 1996). Параллельно с миграцией происходили процессы видообразования. Имеется целый ряд работ, в которых отображены процессы трансформации средиземноморских видов по мере продвижения на восток: *Piptathenim* (Freitag, 1975), *Aegilops* (Kihara, Tanaka, 1958), *Avena* (Baum et al., 1972), *Festuca* (Алексеев, 1980).

То есть что к концу третичного периода во флоре Предкавказья сложились основные черты древнего мезофильного ядра и были заложены основы формирования ксерофильного ядра (Иванов, 1998). Последовавшие в дальнейшем многократные чередования ледниковых и межледниковых эпох в плейстоцене привели к вымиранию либо сокращению ареалов многих ксерофильных видов до небольших рефугиумов.

Наши данные позволили оценить возраст эволюционной ветви *D. puniceum* в  $\sim 0.60$  млн. лет, что сопоставимо с предполагаемым преобладанием сухих степей в Западном Прикаспии (Янина, 2009) в Раннебакинское время ( $\sim 700\text{--}500$  тыс. лет назад). Время дивергенции риботипов  $\sim 0.20$  млн. лет, что сопоставимо с датировками середины Хазарского времени (Янина, 2009). По мнению ряда авторов (Милановский, 1966; Думитрашко и др., 1977; Алескеров, 1990) в Раннехазарское время ( $\sim 300$  тыс. лет) в высокогорной зоне Большого и Малого Кавказа существовали ледники, что дает основания полагать о закономерном смещении вертикальных поясов растительности вниз и миграции ксерофитных элементов до предгорий. По данным Т. А. Абрамовой (1971,

1972, 1974) на западном побережье Каспия в это время была развита преимущественно лесная растительность, среди которой наряду с низинными гигрофильными лесами (ольха, лапина, тополь, ива) были распространены и мезофильные широколиственные и лиственные леса, при участии в растительном покрове также лугово-степных ценозов. Однако В. Н. Кононов (1974) оспаривает это положение тем, что данные отложения могли образоваться в результате сноса пыли из верховий рек Калауса и Кумы.

Ксерофит *D. puniceum* мог дивергировать от общей с *D. samurense* предковой формы на территории Кавказа в Раннебакинское время в результате нарастающей аридизации климата. Последующее похолодание Раннехазарского времени, с одной стороны, могло привести к смещению вниз вертикальных поясов растительности в результате оледенения Кавказа и миграции вида на предгорья, с другой стороны, могло ограничивать его расселение вследствие развития лесной растительности на территории западного побережья Каспия. Дивергенция отдельных риботипов ~ 0.20 млн. лет назад свидетельствует в пользу адаптивной эволюции при переходе к Позднехазарскому времени (~ 140–85 тыс. лет) и экспансии вида на освобождающиеся от лесных формаций территории Прикаспия. Полученные нами результаты поддерживают мнение ряда авторов (Дорофеев, 1960; Яхимович и др., 1986; Янина, 2009) о широком распространении травянистой растительности с группировками ксерофильного разнотравья в Позднехазарское время и не поддерживают предположение о сохранении Раннехазарского облика растительности с преобладанием лесных ценозов (Лавренко, 1956; Абрамова, 1974).

Во время последующих эпох похолодания и трансгрессий Каспийского моря популяции *D. puniceum* могли сохраниться в небольших, изолированных друг от друга, рефугиумах. Учитывая пространственный паттерн распределения ядерных риботипов *D. puniceum* и результаты, полученные нами на других объектах, такими рефугиумами могли стать: 1) восточные склоны Приволжской возвышенности, в пределах которой

отмечены уникальные генотипы *C. bulbocodium*, *F. ruthenica* и *T. suaveolens*; 2) возвышенность Ергени и подножия Общего Сырта, где встречается прапопуляция А *T. suaveolens*; 3) холм Большое Богдо, где встречается прапопуляция В *T. suaveolens*.

Дивергенция риботипов представителей *Delphinium* европейской части России из **секции *Delphinastrum***, по-видимому, произошла около ~ 80 тыс. лет назад, что поддерживает правомерность выделения Ательской эпохи Каспия, начало которой связывают с общим похолоданием и усилением континентальности климата (Ранневалдайское похолодание), а окончание – с потеплением (Внутривюрмское потепление), а также господством степных и в особенности лесостепных ландшафтов (Янина, 2009). Так как таксоны секции *Delphinastrum* занимают экотонные лесостепные сообщества логично предположить, что, по аналогии с результатами, полученными для *C. bulbocodium*, триггером для адаптивной эволюции послужило появление обширных незанятых или недостаточно занятых экологических ниш. Но, в отличие от *C. bulbocodium*, адаптивная радиация которой датируется около 4 млн. лет назад, у представителей секции *Delphinastrum* европейской части России, она произошла относительно недавно. По-видимому, видообразование внутри этой группы ещё не завершилось, поэтому они плохо разделяются молекулярно-генетическими методами. То же самое можно сказать и группе риботипов таксонов ***Delphinium* Северного Кавказа**, время дивергенции которых датируется < 10 тыс. лет назад, то есть голоценом.

Обе эти группы происходят от общей предковой формы, обитавшей в Средней или Центральной Азии (горы Памир и Тянь-Шань, Тибетское нагорье). В пользу этого предположения свидетельствует их объединение по результатам байесовского анализа в одну кладу с образцами *D. ceratophorum*, являющегося эндемиком Тибетского нагорья. В межледниковые эпохи предковые формы могли мигрировать на запад и северо-запад, трансформируясь и адаптируясь под конкретные местообитания по мере

продвижения, на что указывает современный пространственный паттерн распределения групп риботипов таксонов *Delphinium* (за исключением *D. puniceum*, *D. samurense*, *D. macropogon*, *D. freynii* и *D. sergii*, в качестве предкового ареала которых рассматривается Средиземноморье).

В современном географическом расположении обращает на себя внимание ограниченность группы риботипов *D. pubiflorum* (В) территорией Приволжской возвышенности и прерывистость ареала группы риботипов *D. cuneatum* + *D. subcuneatum* + *D. duhmbergii* + *D. litwinowii* + *D. elatum* (С) в западной его части. С одной стороны, ограниченность и фрагментация ареалов может быть связана с общей аридизацией климата и вытеснением лесостепей степными местообитаниями, с другой стороны, может быть следствием хозяйственной деятельности человека. В пользу последнего, например, свидетельствует космоснимок точки Р-1 *D. pubiflorum* в Тамбовской области, которую отделяет более 200 км от ближайшей точки Р-3 в Саратовской области (рис. 7.6). Практически все эти 200 км представляют собой сплошную распашку под сельскохозяйственные поля.

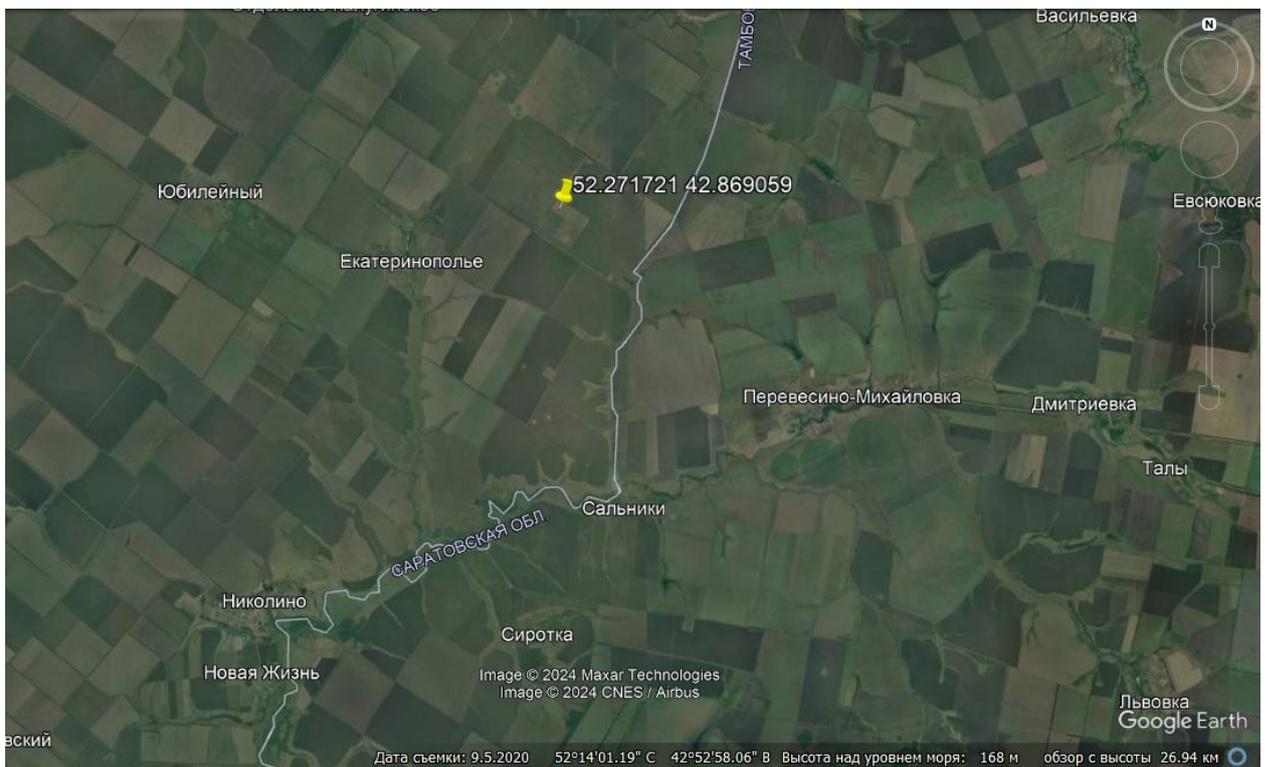


Рис. 7.6 Космоснимок точки Р-1 *D. pubiflorum* в Тамбовской области

Таким образом, можно выделить два основных направления расселения представителей рода *Delphinium* на территории юго-востока России: первое – со стороны Средиземноморья на Кавказ и Предкавказье, предположительно, в конце плиоцена (предковые формы *D. freynii*, *D. macropogon*, *D. puniceum*, *D. samurense* и *D. sergii*); второе – со стороны Средней или Центральной Азии (горы Памир и Тянь-Шань, Тибетское нагорье) на Восточно-Европейскую равнину в позднем плейстоцене (*D. cuneatum*, *D. subcuneatum*, *D. dictyocarpum*, *D. duhmbergii*, *D. litwinowii*, *D. elatum*, *D. pubiflorum*, *D. uralense*) и на Кавказ – в голоцене (*D. arcuatum*, *D. bracteosum*, *D. caucasicum*, *D. crispulum*, *D. elisabethae*, *D. fedorovii*, *D. flexuosum*, *D. gelmetzicum* и *D. speciosum*). Первое связано с миграцией ксерофитных и мезофитных форм в результате аридизации климата, второе – с распространением экотонных лесостепных сообществ в теплые межледниковые эпохи позднего плейстоцена.

С точки зрения таксономической обработки изученных представителей рода *Delphinium*, исходя из полученных результатов анализа гаплотипов ITS2, не вызывает сомнений видовая самостоятельность *D. puniceum*, *D. macropogon*, *D. mariae* и *D. samurense*. Поддерживается синонимичность *D. freynii* и *D. sergii*; в настоящее время оба эти таксона приняты в качестве синонимов *D. schmalhauseni*, согласно POWO (2023). Достаточно обособленными являются образцы *D. pubiflorum*. Объединение одного образца, идентифицированного по морфологическим ключам как *D. pubiflorum*, в подкластер с образцами *D. dictyocarpum* может свидетельствовать о гибридизации между этими таксонами. *Delphinium cuneatum*, *D. subcuneatum*, *D. duhmbergii* и *D. litwinowii* следует считать синонимами с приоритетным названием *D. cuneatum*. *Delphinium dictyocarpum*, *D. elatum* и *D. uralense*, по-видимому, легко гибридизируют с *D. cuneatum* в симпатрических популяциях в зонах перекрытия ареалов, что существенно усложняет разделение этих таксонов. Они не формируют самостоятельных клад, а отдельные образцы попадают в неразрешённую

часть дерева. *Delphinium arcuatum*, *D. bracteosum*, *D. caucasicum*, *D. crispulum*, *D. elisabethae*, *D. fedorovii*, *D. flexuosum*, *D. gelmetzicum* и *D. speciosum* плохо разделяются по результатам секвенирования. С одной стороны, это может быть следствием гибридизации этих таксонов, с другой – незавершенных процессов видообразования (Kashin et al., 2021, 2023).

## 7.2 Морфологическая изменчивость таксонов *Delphinium* европейской части России

Анализ nMDS, проведённый по 54 параметрам 790 образцов 10 видов рода *Delphinium* (*D. cuneatum*, *D. subcuneatum*, *D. dictyocarpum*, *D. duhmbergii*, *D. litwinowii*, *D. elatum*, *D. pubiflorum*, *D. puniceum*, *D. sergii*, *D. uralense*) показал, что облака рассеяния точек, соответствующих особям каждого из видов, в разной степени разделены друг с другом (рис. 7.7а). В левой верхней части пространства осей расположились обособленные облака рассеяния точек, соответствующих особям *D. puniceum*, *D. sergii* и *D. uralense*. Хорошо разделилось и облако, соответствующее особям *D. pubiflorum*. В правой части пространства осей облако рассеяния точек, соответствующих образцам *D. cuneatum*, полностью сливается с облаком рассеяния точек, соответствующих особям *D. litwinowii*. При этом облако рассеяния точек, соответствующих особям *D. subcuneatum*, имеет значительное перекрытие с облаками рассеяния точек, соответствующих образцам *D. duhmbergii* и *D. litwinowii*. В правой нижней части области ординации располагается облако рассеяния точек, соответствующих особям *D. elatum*, частично перекрывающееся с облаком рассеяния точек, соответствующих особям *D. dictyocarpum*. Облако рассеяния точек, соответствующих особям последнего вида имеет значительное перекрытие с облаком рассеяния точек, соответствующих особям *D. duhmbergii*. Расстояния между центрами облаков рассеяния представлены на рис. 7.7б (Kashin et al., 2021).

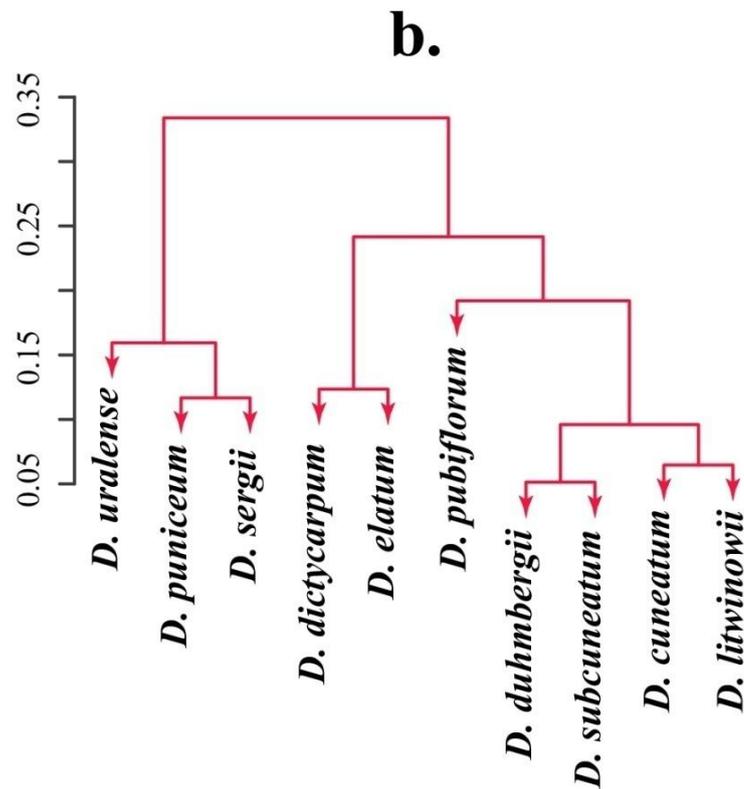
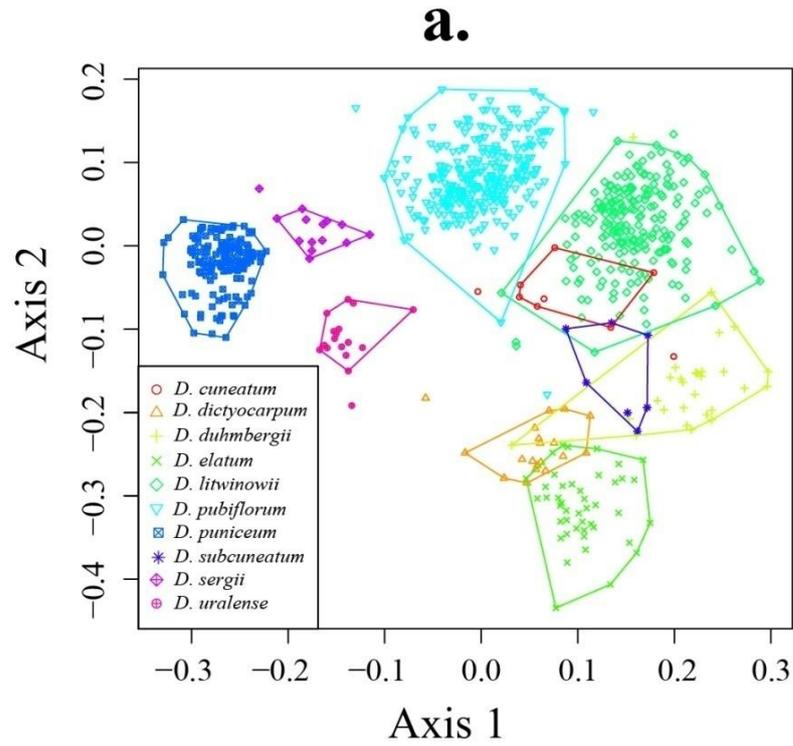


Рис. 7.7 Диаграмма рассеяния всех изученных представителей рода *Delphinium* методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) с использованием дистанции Говера по 54 морфологическим признакам (a) и расстояния между центрами облаков рассеяния (b)

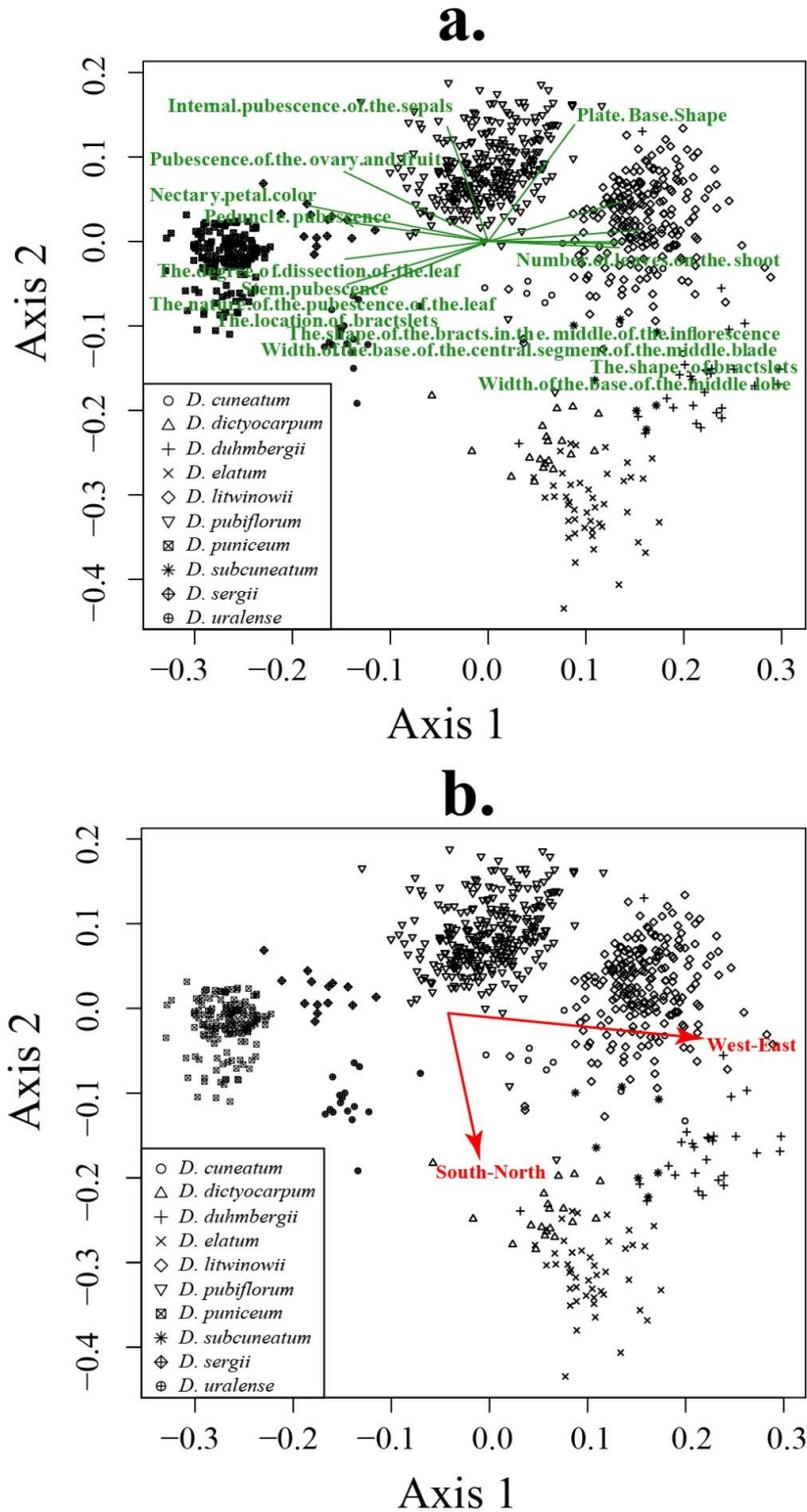


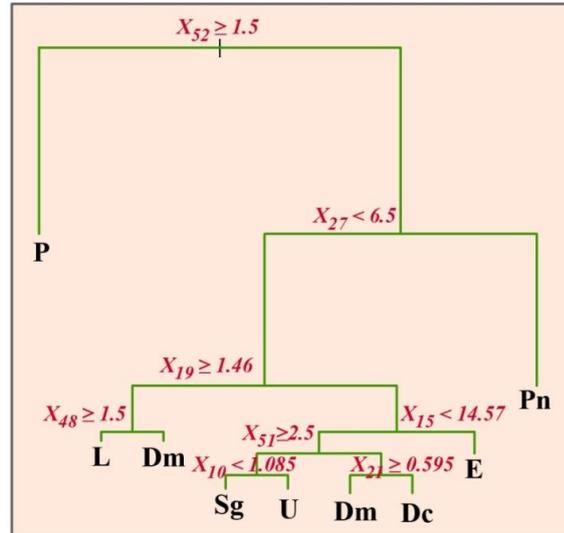
Рис. 7.8 Корреляции между осями неметрического многомерного шкалирования (nMDS) и: морфологическими показателями (а), географическими координатами (б)

Анализ корреляции с осями nMDS показал, что основную нагрузку на первую ось несут цвет нектарников, форма прицветников, опушение завязей и плодиков, степень рассечения листовой пластинки, опушение стебля,

опушение цветоножек, характер опушения листовой пластинки, форма прицветничков, положение прицветничков, количество листьев на побеге, ширина основания средней лопасти и ширина основания центрального сегмента средней лопасти листовой пластинки. Вторая ось скоррелирована с признаками формы листовой пластинки и внутреннего опушения чашелистика (рис. 7.8а). Анализ корреляции nMDS с географическими координатами выявил прямую корреляцию первой оси с широтой и обратную корреляцию второй оси с долготой (рис. 7.8б). Таким образом, полностью обособленное положение в пространстве осей nMDS занимают каждое из облаков рассеяния точек, соответствующих особям *D. puniceum*, *D. sergii*, *D. uralense* и *D. pubiflorum*. Облака рассеяния точек, соответствующих особям остальных семи видов в различной степени перекрываются (Kashin et al., 2021).

Алгоритм «Random forest» требует так называемого «учебного набора данных» («training dataset»), в качестве которого выступал наш набор «видов». После обучения (training) «Random forest» был применен ко всему набору данных, включающему 790 образцов, и смог «предсказать» идентичность вида в соответствии с идентичностью, указанной в данных обучения. Уровень ошибочной классификации данных обучения составил приблизительно 7%. Используя все количественные и качественные признаки и принимая во внимание идентичность видов, оцененную с помощью процедуры Random forest, были созданы два двоичных дерева. Первое дерево было построено в соответствии с видовой трактовкой Цвелева (2001) (рис. 7.9а), во втором – объединили *D. cuneatum*, *D. duhmbergii*, *D. litwinowii* и *D. subcuneatum* в один вид с приоритетным названием *D. cuneatum* (рис. 7.9б). Показано, что второе дерево проще и лучше различает исследованные таксоны. Оно и было в дальнейшем использовано для построения дихотомических ключей (Kashin et al., 2021).

а.



б.

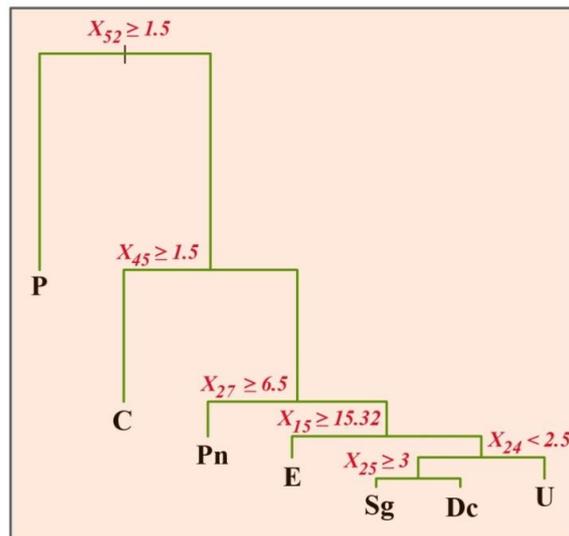


Рис. 7.9 Бинарные деревья, полученные в результате рекурсивного деления всех морфологических признаков на основе предсказанной видовой принадлежности. а – дерево, построенное согласно видовой интерпретации Цвелева (2001). б – *D. cuneatum*, *D. duhmbergii*, *D. litwinowii* и *D. subcuneatum*, объединенные в один вид с приоритетным названием *D. cuneatum*. Буквенные обозначения «С», «Dc», «Dm», «E», «L», «P», «Pn», «Sg» и «U» идентичны следующим видам: *D. cuneatum*, *D. dictyocarpum*, *D. duhmbergii*, *D. elatum*, *D. litwinowii*, *D. pubiflorum*, *D. puniceum*, *D. sergii* и *D. uralense*, соответственно. Буквенные обозначения «X» с различными нижними индексами соответствует тому или иному, применённому в анализе, количественному или качественному признаку: X10 – длина нерасчленённой части листовой пластинки (мм), X15 – ширина основания средней лопасти (мм), X19 – ширина прицветника (мм), X21 – ширина прицветника (мм), X24 – опушение стебля, X25 – опушение оси соцветия, X27 – цвет чашелистиков, X45 – форма прицветников в середине соцветия, X48 – опушение прицветников, X51 – опушение чашелистиков снаружи, X52 – внутреннее опушение чашелистиков

Следующий ключ может быть использован для определения *Delphinium* из района данного исследования:

1. Чашелистики внутри опушены ... *Delphinium pubiflorum*

– Чашелистики внутри голые ... 2

2. Прицветники в середине соцветия имеют линейную или ланцетную форму, ширина больше 1 мм ... *D. cuneatum*

– Прицветники имеют узкую линейную форму, ширина 0.5-1 мм ... 3

3. Чашелистики пурпурного цвета ... *D. puniceum*

– Чашелистики другого цвета (не пурпурные) ... 4

4. Ширина основания средней лопасти листа больше 15.32 мм ...

*D. elatum*

– Ширина основания средней лопасти листа меньше 15.32 мм ... 5

5. Стебель густо опушенный или имеет бархатистое опушение ...

*D. uralense*

– Стебель голый или имеются единичные волоски ... 6

6. Ось соцветия опушена ... *D. sergii*

– Ось соцветия голая или имеются единичные щетинки...

*D. dyctiocarpum.*

Лимиты и доверительные интервалы среднего значения подавляющего большинства из рассматриваемых признаков у шести исследуемых таксонов перекрываются (Приложение Т). Особенно это заметно у таксонов, относящихся к одной секции.

Таким образом, результаты исследования показали высокую степень морфологической изменчивости всех представленных таксонов. По количественным показателям высокодостоверны только межсекционные различия. При этом в исследованных выборках по ряду признаков значительно варьирует дисперсия их значений, что указывает на высокую степень морфологической изменчивости внутри самих таксонов. Одной из наиболее вероятных причин сложного характера отношений между

таксонами секции *Delphinastrum* может быть географическая и экотопическая подразделённость данных таксонов под влиянием природно-климатических условий произрастания. В пользу этого говорит и корреляционный анализ характера изменчивости морфологических признаков по градиентам географических координат (Кашин и др., 2019; Kashin et al., 2021, 2023).

В целом, паттерн морфологической изменчивости представленных таксонов коррелирует с паттерном распределения групп риботипов, выявленных в результате филогеографического анализа, и свидетельствует в пользу незавершенности процессов видообразования у представителей секции *Delphinastrum* европейской части России.

### 7.3 Заключение

Таким образом, можно выделить два основных направления расселения представителей рода *Delphinium* на территории юго-востока России: первое – со стороны Средиземноморья на Кавказ и Предкавказье, предположительно, в конце плиоцена (предковые формы *D. freynii*, *D. macropogon*, *D. puniceum*, *D. samurense* и *D. sergii*); второе – со стороны Средней или Центральной Азии (горы Памир и Тянь-Шань, Тибетское нагорье) на Восточно-Европейскую равнину в позднем плейстоцене (*D. cuneatum*, *D. subcuneatum*, *D. dictyocarpum*, *D. duhmbergii*, *D. litwinowii*, *D. elatum*, *D. pubiflorum*, *D. uralense*) и на Кавказ – в голоцене (*D. arcuatum*, *D. bracteosum*, *D. caucasicum*, *D. crispulum*, *D. elisabethae*, *D. fedorovii*, *D. flexuosum*, *D. gelmetzicum* и *D. speciosum*). Первое связано с миграцией ксерофитных и мезофитных форм в результате аридизации климата, второе – с распространением экотонных лесостепных сообществ в теплые межледниковые эпохи позднего плейстоцена.

Ксерофит *D. puniceum* мог дивергировать от общей с *D. samurense* предковой формы на территории Кавказа в Раннебакинское время в результате нарастающей аридизации климата. Последующее похолодание Раннехазарского времени, с одной стороны, могло привести к смещению

вниз вертикальных поясов растительности в результате оледенения Кавказа и миграции вида на предгорья, с другой стороны, могло ограничивать его расселение вследствие развития лесной растительности на территории западного побережья Каспия. Дивергенция отдельных риботипов  $\sim 0.20$  млн. лет назад свидетельствует в пользу адаптивной эволюции при переходе к Позднехазарскому времени ( $\sim 140\text{--}85$  тыс. лет) и экспансии вида на освобождающиеся от лесных формаций территории Прикаспия. Полученные нами результаты поддерживают мнение ряда авторов (Дорофеев, 1960; Яхимович и др., 1986; Янина, 2009) о широком распространении травянистой растительности с группировками ксерофильного разнотравья в Позднехазарское время и не поддерживают предположение о сохранении Раннехазарского облика растительности с преобладанием лесных ценозов (Лавренко, 1956; Абрамова, 1974).

Во время последующих эпох похолодания и трансгрессий Каспийского моря популяции *D. rupiceum* могли сохраниться в небольших, изолированных друг от друга, рефугиумах. Учитывая пространственный паттерн распределения ядерных риботипов *D. rupiceum* и результаты, полученные нами на других объектах, такими рефугиумами могли стать: 1) восточные склоны Приволжской возвышенности, в пределах которой отмечены уникальные генотипы *C. bulbocodium*, *F. ruthenica* и *T. suaveolens*; 2) возвышенность Ергени и подножия Общего Сырта, где встречается прапопуляция А *T. suaveolens*; 3) холм Большое Богдо, где встречается прапопуляция В *T. suaveolens*.

Время дивергенции риботипов представителей секции *Delphinastrum* европейской части России составило в среднем  $\sim 0.08$  млн. лет назад, что поддерживает правомерность выделения Ахтубинско-ательской эпохи Каспия, начало которой связывают с общим похолоданием и континентализацией климата (Ранневалдайское похолодание), а окончание – с потеплением (Внутривюрмское потепление) и господством степных и, в особенности, лесостепных ландшафтов (Янина, 2009). Так как таксоны

секции *Delphinastrum* занимают экотонные лесостепные сообщества логично предположить, что, по аналогии с результатами, полученными для *C. bulbocodium*, триггером для адаптивной эволюции *Delphinastrum* послужило появление обширных незанятых или недостаточно занятых экологических ниш.

С точки зрения таксономической обработки изученных представителей рода *Delphinium*, исходя из полученных результатов анализа гаплотипов ITS2, не вызывает сомнений видовая самостоятельность *D. puniceum*, *D. macropogon*, *D. mariae* и *D. samurense*. Поддерживается синонимичность *D. freynii* и *D. sergii*; в настоящее время оба эти таксона приняты в качестве синонимов *D. schmalhauseni*, согласно POWO (2023). Достаточно обособленными являются образцы *D. pubiflorum*. Объединение одного образца, идентифицированного по морфологическим ключам как *D. pubiflorum*, в подкластер с образцами *D. dictyocarpum* может свидетельствовать о гибридизации между этими таксонами. *Delphinium cuneatum*, *D. subcuneatum*, *D. duhmbergii* и *D. litwinowii* следует считать синонимами с приоритетным названием *D. cuneatum*. *Delphinium dictyocarpum*, *D. elatum* и *D. uralense*, по-видимому, легко гибридизируют с *D. cuneatum* в симпатрических популяциях в зонах перекрывания ареалов, что существенно усложняет разделение этих таксонов. Они не формируют самостоятельных кластеров, а отдельные образцы попадают в неразрешённую часть дерева. *Delphinium arcuatum*, *D. bracteosum*, *D. caucasicum*, *D. crispulum*, *D. elisabethae*, *D. fedorovii*, *D. flexuosum*, *D. gelmetzicum* и *D. speciosum* плохо разделяются по результатам секвенирования (Кашин и др., 2019; Kashin et al., 2021, 2023). С одной стороны, это может быть следствием гибридизации этих таксонов, с другой, учитывая относительно недавнее время их расхождения (< 10 тыс. лет назад) – незавершенных процессов видообразования.

В целом, результаты анализа гаплотипов соответствуют разделению исследованных таксонов методами линейной морфометрии. Одной из

наиболее вероятных причин сложного характера отношений между таксонами секции *Delphinastrum* может быть географическая и экотопическая подразделённость данных таксонов под влиянием природно-климатических условий произрастания. В пользу этого говорит и корреляционный анализ характера изменчивости морфологических признаков по градиентам географических координат. Паттерн морфологической изменчивости представленных таксонов коррелирует с паттерном распределения групп риботипов, выявленных в результате филогеографического анализа, и свидетельствует в пользу незавершенности процессов видообразования внутри этой группы.

Выравнивания, матрицы и деревья доступны в репозитории Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.k0p2ngf59> (Kashin et al. 2020).

## ГЛАВА 8. ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО И МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *GLOBULARIA BISNAGARICA* ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО ФРАГМЕНТА АРЕАЛА

### 8.1 Генетический полиморфизм в популяциях *Globularia bisnagarica*

Для анализа всей выборки (25 локальных популяций, по три образца из каждой локальной популяции) использовали три маркера хлДНК (*trnL-trnF*, *rbcL*, *rps16*) и межгенный транскрибируемый спейсер рибосомной ДНК (ITS1-5.8S-ITS2), который амплифицировали при помощи праймеров ITS-1 и ITS-4 (White et al., 1990).

Выбор маркеров хлДНК обусловлен опубликованными данными других исследователей. Так, в статье K. Hazler Pilepic et al. (2016) авторы использовали всего два маркера хлДНК – *trnL-trnF* и *rbcL* – для построения филогенетической реконструкции рода *Globularia* на подродовом уровне. При объединенном выравнивании в 2217 позиций 501 оказалась вариабельной (более 20%). Спейсеры ITS в этом же исследовании содержали 255 замен на общую длину 863 позиций. При этом *G. bisnagarica* в этом исследовании представлена одним образцом без каких-либо указаний на внутривидовой полиморфизм.

Маркер *rps16* использовали Affenzeller et al. (2018) и так же, как и предыдущие, показали его эффективность в пределах рода *Globularia*.

Поэтому, имея данные о высоком уровне полиморфизма этих маркеров для *Globularia* в целом и потенциальную возможность сравнить полученные нами последовательности ДНК с аналогичными последовательностями из недоступной нам части ареала (Франция и Хорватия), мы остановили свой выбор именно на них.

В изученных локальных популяциях *G. bisnagarica* восточноевропейского фрагмента ареала обнаружена полная генетическая однородность как по хлоропластным, так и по ядерным маркерам. Более того,

и на протяжении всего ареала этого вида, включая западноевропейские образцы (KP278480, MG428585 и MG428531), в выравниваниях ITS-региона рДНК не обнаружено ни одной замены/индела. Отличие между образцами западноевропейского (KT853056, KT853069, MG428461) и восточноевропейского (ON416865) фрагментов дизъюнктивного ареала *G. bisnagarica* обнаружено только в регионе *trnL-trnF* хлДНК в виде делеции в десять нуклетидов (AGGATGAAGG) у всех образцов восточноевропейских популяций (Кондратьева и др., 2023).

Представленная Affenzeller et al. (2018) по результатам BEAST анализа хронограмма максимальной достоверности (MCC) спейсеров ITS1, ITS2 рДНК и маркеров *atpB-rbcL*, *rpS16* и *matK* хлДНК позволила оценить возраст гапло-/риботипов *G. bisnagarica* ~ 500 тыс. лет (диапазон от 1 млн. до 250 тыс. лет), что соответствует раннему плейстоцену. Полученные результаты совпали с мнением целого ряда авторов (Comes, Kadereit, 2001; Comes, Kadereit, 2003; Kadereit et al., 2004; Kadereit, Comes, 2005) о предполагаемой скорости эволюции в роде *Globularia* – 0.33 чистых событий видообразования на миллион лет. Предковый ареал – Средиземноморье.

С учётом полученных нами данных, можно предположить, что *G. bisnagarica* получила широкое распространение в эпоху Донского оледенения (~ 800–500 тыс. лет назад; Величко и др., 1999) Восточно-Европейской равнины и имела непрерывный ареал. Ядро перигляциальных ландшафтов составляли степные растительные сообщества, приспособленные к холодным приледниковым условиям (холодные степи) (Серебряная, 1982; Величко, 2012). При этом миграция вида со стороны Балканского полуострова, как в западном, так и в восточном направлении, происходила быстро, поскольку никаких мутаций (даже в потенциально полиморфных маркерах ITS1 и ITS2 рДНК) не успело накопиться, за исключением одной делеции в регионе *trnL-trnF* хлДНК у всех образцов восточноевропейских популяций. Черное море в эту эпоху, согласно палеогеографической реконструкции (Янина, 2009), находилось в стадии

Раннечаудинской регрессии, расширяя сухопутный коридор для миграции средиземноморской флоры на восток (рис. 8.1, линия 6; рис. 8.2). Язык ледника, покрывавшего практически всю Восточно-Европейскую равнину в это время, опускался до среднего и нижнего течения Дона, и, по-видимому, являлся барьером для расселения *G. bisnagarica* на этой территории, поэтому пространственный паттерн распределения ее популяций совпадает с его очертаниями (рис. 8.1, линии 3, 5).

Дизъюнкция в прошлом непрерывного ареала, с одной стороны, может быть связана с последующим Днепровским оледенением (~ 300–250 тыс. лет назад; Величко и др., 1999) Восточно-Европейской равнины и происходившей синхронно с ним Раннехазарской трансгрессией Каспийского моря (~ 300 тыс. лет назад; Янина, 2009). Язык ледника в эту эпоху спускался до среднего течения Днепра (рис. 8.1, линии 3, 4) и мог уничтожить имеющиеся там популяции вида. То же самое можно сказать и о Раннехазарской трансгрессии Каспийского моря. Если после неё территория между Ставропольской и Приволжской возвышенностями могла быть повторно заселена популяциями вида, то последующая Раннехвалынская трансгрессия Каспийского моря привела к их окончательному вымиранию (рис. 8.1, заливка 2).

С другой стороны, фрагментация ареала может являться результатом вытеснения перигляциальной растительности стремительно развивающимися лесными и степными формациями в межледниковые эпохи и, как следствие, исчезновения подходящих для *G. bisnagarica* местообитаний.

Подобное генетическое однообразие раньше было показано для ряда видов. Однако это касалось видов со сплошным ареалом, т.е. с интенсивной панмиксией, предположительно прошедших во времена плейстоценовых оледенений стадию «бутылочного горлышка» (Tikhomirov et al., 2022), эндемичных растений с ограниченным ареалом (Трифенова и др., 2017) и на внутрипопуляционном уровне при интенсивном вегетативном размножении (Vandepitte et al., 2010).

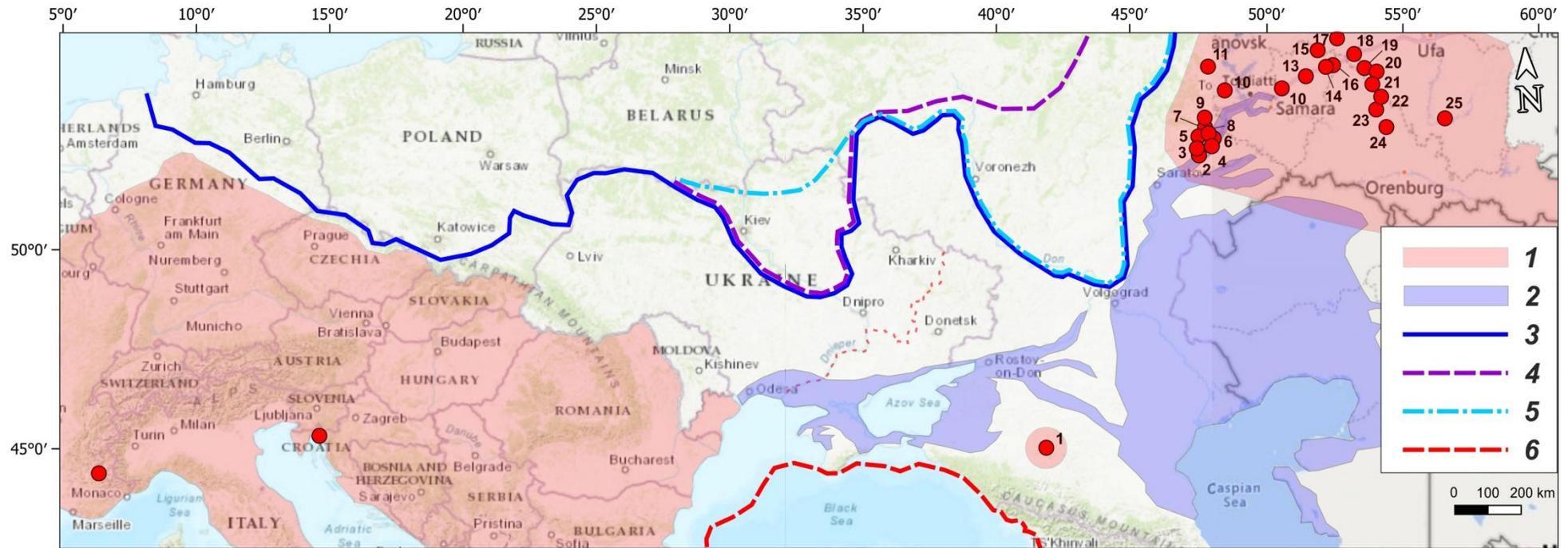


Рис. 8.1 Современный ареал *Globularia bisnagarica* и местоположение точек исследования.

Все популяции представляют собой один гаплотип по данным секвенирования маркеров *trnL-trnF*, *rbcL*, *rps16* и ITS.

1 – примерные границы современного ареала; 2 – границы затопления Понто-Каспия в эпоху Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря; 3 – граница Днепровского оледенения по Маркову и др. (1965); 4 – граница Днепровского оледенения по Величко и др. (2001); 5 – граница Донского оледенения по Величко и др. (2001); 6 – граница Раннечаудинской регрессии Черного моря (Янина, 2009). Граница Днепровского оледенения в Западной Европе (the Wolstonian Stage) приведена по Palacios et al. (2021). Условные обозначения популяций см. табл. 3.4. Образцы западноевропейских популяций загружены из GenBank



Рис. 8.2 Раннечаудинская регрессия Понта и ранний этап Бакинской трансгрессии Каспия в эпоху Донского оледенения Восточно-Европейской равнины в раннем плейстоцене (по Т. А. Яниной, 2009)

Сходные с нашими результаты были получены в результате изучения *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. – кальцефильного вида средиземноморского происхождения (Volkova et al., 2016). Выявлено две эволюционные линии в пределах вида: западная и восточная. Популяции *H. nummularium* из восточной и северной Европы демонстрировали почти полное генетическое и морфологическое однообразие. Предложена гипотеза быстрого и недавнего заселения этой территории после последнего ледникового максимума (LGM) и последующего вымирания многих популяций в результате вытеснения их лесными формациями.

Таким образом, *G. bisnagarica*, популяции которой приурочены к тем участкам, где происходит размыв почвенного слоя и выход на поверхность коренных пород, обладая морфологическими преимуществами, необходимыми для выживания в экстремальных условиях обитания, могла получить широкое распространение в эпохи Донского и/или Днепровского оледенений и занимать обширные территории между ледниковым щитом и высокими горными хребтами, такими как Кавказ, Урал, Альпы, Богемский массив и Карпаты. Последующие флуктуации климата и ритмика бассейнов

Понто-Каспия, судя по всему, привели к фрагментации ее ареала и вытеснению стремительно развивающимися лесными и степными формациями в разреженные кальцефильные сообщества.

Выравнивания доступны в репозитории Dryad Digital Repository: <https://doi.org/10.5061/dryad.pg4f4qrtr> (Kritskaya et al., 2022).

## 8.2 Морфологическая изменчивость в популяциях *G. bisnagarica* восточно-европейского фрагмента ареала

Средние значения и доверительные интервалы морфологических параметров в исследованных локальных популяциях *G. bisnagarica* представлены в Приложении У.

Основные направления изменчивости морфологических признаков в пространстве первых двух главных компонент представлены на диаграмме рассеяния (рис. 8.3).

Первая главная компонента объясняет 25.6% вариации морфометрических параметров. Наибольший вклад в первую компоненту вносят высота соцветия, длина розеточного листа, диаметр розетки, длина генеративного побега.

Популяции *G. bisnagarica* Ставропольской возвышенности (Nvm), Зилаирского плато (Prb) а также популяции Общего Сырта (Alb и Slt) и популяция Pch Приволжской возвышенности расположились в области положительных значений первой главной компоненты, т.е. для них характерны меньшие значения признаков, наиболее скоррелированных с PC1. Они расположены на юго-востоке и юго-западе исследуемого фрагмента ареала. Большинство популяций Бугульминско-Белебеевской возвышенности, расположенных в северо-западной части фрагмента ареала, за исключением одной (Mur), тяготеют к отрицательным значениям PC1 и

соответственно имеют большие значения параметров, скоррелированных с PC1. Популяции Сокских Яров и Приволжской возвышенности, занимающие северо-западную часть исследованного фрагмента ареала, имеют довольно большой разброс вдоль первой главной компоненты.

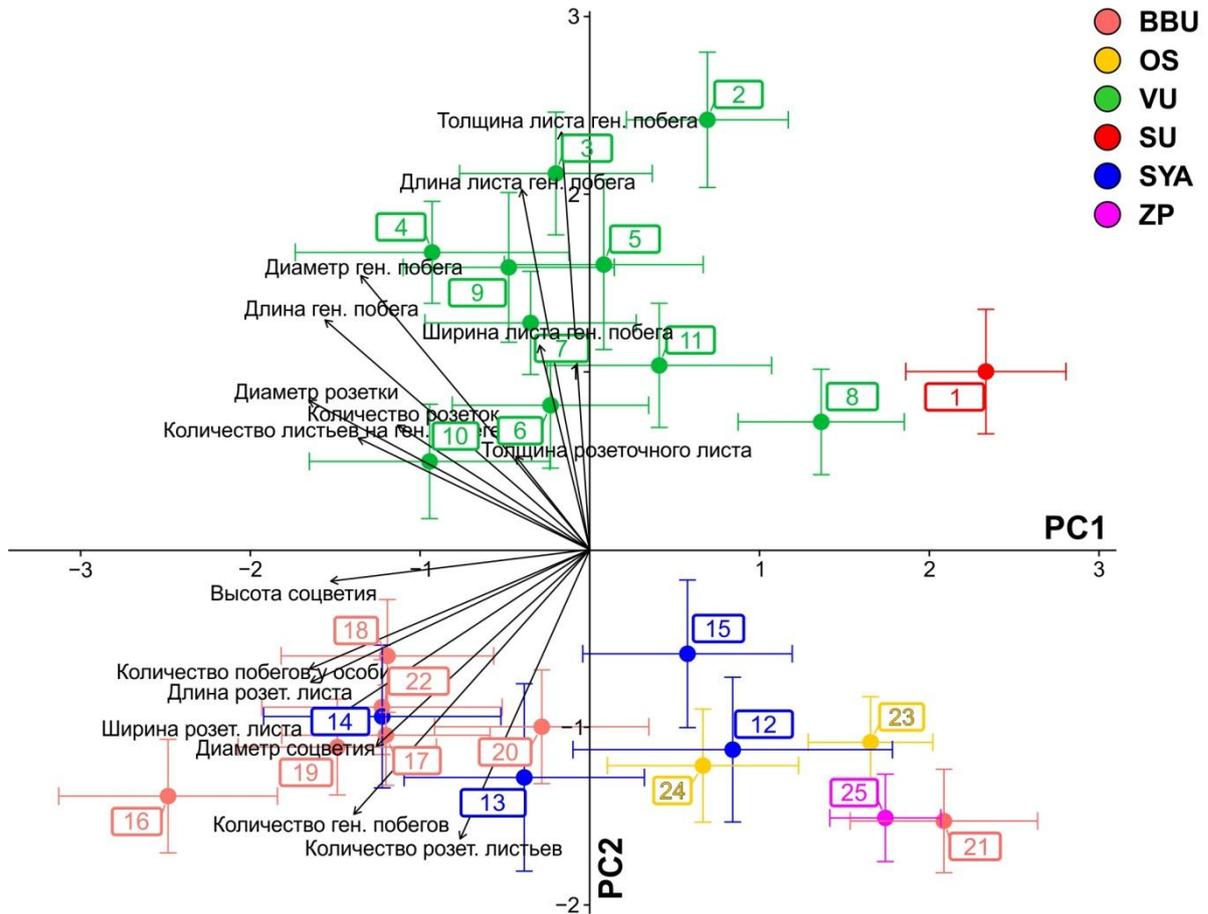


Рис. 8.3 Анализ главных компонент морфометрических параметров *G. bisnagarica*.

Локальные популяции представлены средними значениями счетов главных компонент (центроидами) и их 95% доверительными интервалами. BBU – Бугульминско-Белебеевская возвышенность, OS – Общий Сырт, VU – Приволжская возвышенность, SU – Ставропольская возвышенность, SYA – Сокские Яры, ZP – Зилаирское плато. Условные обозначения популяций см. табл. 3.4

Вторая главная компонента объясняет 15.3% вариации морфометрических параметров. Наибольшую величину факторных нагрузок на вторую главную компоненту имеют число генеративных побегов в розетке, линейные размеры листа генеративного побега, число листьев в

розетке, диаметр генеративного побега. По данному направлению изменчивости обособляются с одной стороны: популяции Приволжской (группа VU) и Ставропольской возвышенностей (SU), с другой – популяции БугульминскоБелебеевской возвышенности (BBU), Сокских Яров (SYA), Общего Сырта (OS) и Залаирского плато (ZP).

Следовательно, в пределах исследованного фрагмента ареала за обособление популяций восточной его части отвечают, прежде всего, параметры розеточного листа и соцветий, – в данных популяциях их значения больше, чем в популяциях западной части. По параметрам генеративного побега и стеблевого листа, напротив популяции западной части характеризуются большими значениями, чем популяции восточной части исследованного фрагмента ареала.

Таким образом, значения признаков в большинстве своём увеличивались в направлении с юго-востока на северо-запад исследованной части ареала, т.е. в направлении более прохладных и влажных условий произрастания. Учитывая тот факт, что изученные в нашей работе популяции *G. bisnagarica* в отношении изменчивости морфологических параметров образуют два четко очерченных географических кластера, разделенных естественным физическим барьером – рекой Волгой, обоснованно предполагать, что длительная экогеографическая, и, – как следствие, – репродуктивная изоляция могла стать причиной подобной дифференциации популяций. По-видимому, разреженные кальцефильные сообщества Право- и Левобережья представляют собой современные рефугиумы. Принимая во внимание то, что на всём протяжении исследованного фрагмента ареала *G. bisnagarica* демонстрирует отсутствие генетического разнообразия, наблюдающаяся морфологическая изменчивость, по-видимому, имеет модификационную природу, обусловленную действием природно-климатических факторов и локальных условий произрастания.

### 8.3 Заключение

Таким образом, *G. bisnagarica*, местообитания которой приурочены к тем участкам, где происходит размыв почвенного слоя и выход на поверхность коренных пород, обладая морфологическими преимуществами, необходимыми для выживания в экстремальных условиях обитания, могла получить широкое распространение в эпохи Донского и/или Днепровского оледенений и занимать обширные территории между ледниковым щитом и высокими горными хребтами, такими как Кавказ, Урал, Альпы, Богемский массив и Карпаты. Последующие флуктуации климата и ритмика бассейнов Понто-Каспия, судя по всему, привели к фрагментации ее ареала и вытеснению стремительно развивающимися лесными и степными формациями в разреженные кальцефильные сообщества.

Принимая во внимание то, что на всём протяжении исследованного фрагмента ареала *G. bisnagarica* демонстрирует отсутствие генетического разнообразия (даже в потенциально полиморфных маркерах ITS1 и ITS2 рДНК), выявленная морфологическая дифференциация популяций на правобережные и левобережные по отношению р. Волге, по-видимому, имеет модификационную природу, обусловленную действием природно-климатических факторов и локальных условий произрастания.

## ГЛАВА 9. ОТРАЖЕНИЕ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ПРИКАСПИЯ В ФИЛОГЕОГРАФИИ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ

Филогеографические реконструкции истории формирования современных ареалов изученных видов позволили прояснить отдельные дискуссионные моменты в существующих представлениях о роли природно-климатических факторов во флорогенезисе с учётом палеогеографических реконструкций бассейнов Понто-Каспия.

Поддерживается мнение о влиянии на флору Кавказа миграционного потока из Средиземноморья, относящегося к концу плиоцена, и роли Кавказа как вторичного центра видообразования (Кузнецов, 1891; Гроссгейм, 1936; Фёдоров, 1958; Гагнидзе, 1966, 1974, 1976; Гаджиев, 1966; Алтухов, 1966, 1974; Тахтаджян, Фёдоров, 1972; Колаковский, 1974, 1975; Львов, 1976; Галушко, 1976 и др.). Так, анализ молекулярного датирования показал, что дивергенция степных *C. bulbocodium*, *D. puniceum* и *T. suaveolens* от предковых форм происходила во второй половине плиоцена, которая характеризовалась фрагментацией Паратетиса и последующими за ней периодами засухи, в результате которых лесные экосистемы стали вытесняться прогрессивно развивающимися ксерофильными травянистыми формациями (Абрамова, 1977; Palcu et al., 2021). Генеалогический анализ гаплотипов хлДНК и риботипов рДНК *C. bulbocodium*, *D. puniceum*, *D. samurense*, *T. suaveolens*, *F. meleagroides* и *F. ruthenica* указывает на Кавказ или Предкавказье как источник их предковых форм.

Полученные нами результаты согласуются с данными споропыльцевого анализа о сохранении жаркого климата и преобладании сухих степей в Западном Прикаспии в Тюркянскую (~ 780 тыс. лет назад) и Раннебакинскую (~ 700 тыс. лет назад) эпохи (Чепалыга, 1980; Зубаков, 1986; Филиппова, 1997; Свиточ и др., 1998) и не поддерживают мнение о господстве перигляциальной растительности в эти эпохи (Москвитина, 1962).

На развитие перигляциальной растительности в более позднее время – в эпоху Донского оледенения Восточно-Европейской равнины (Величко и др., 1999) указывают данные молекулярного датирования (~ 500 тыс. лет назад) и современный пространственный паттерн распределения популяций *G. bisnagarica* – вида, занимающего местообитания на выходах кальций-содержащих материнских горных пород, то есть способного расти на протопочвах. Эти же данные поддерживают палеогеографическую реконструкцию, согласно которой Черное море в эту эпоху находилось в стадии Раннечаудинской регрессии (Янина, 2009), что способствовало расширению сухопутного коридора для миграции холодоустойчивой средиземноморской флоры на восток. Если принять объединение Донского и Днепровского оледенений в одно, датируемое ~ 300–250 тыс. лет назад (Марков и др., 1965), то распространение популяций *G. bisnagarica* на северо-восток ограничивалось бы не только границами ледникового щита, но и границей акватории Раннехазарской трансгрессии Каспийского моря (~ 300 тыс. лет назад) (Янина, 2009). Тогда ареал вида в восточной части, учитывая постгляциальное восстановление растительности, был бы представлен лишь Ставропольской возвышенностью.

Похолодание Раннехазарского времени, с одной стороны, могло привести к смещению вертикальных поясов растительности в результате оледенения Кавказа (Милановский, 1966; Думитрашко и др., 1977; Алескеров, 1990) и миграции ксерофитных и мезофитных элементов на предгорья, с другой стороны, – могло ограничивать их расселение вследствие развития лесной растительности на территории западного побережья Каспия (Абрамова, 1971, 1972, 1974). Дивергенция отдельных риботипов *D. puniceum* ~ 200 тыс. лет назад свидетельствует в пользу адаптивной эволюции при переходе к Позднехазарскому времени (~ 140–85 тыс. лет) и экспансии вида на освобождающиеся от лесных формаций территории Прикаспия. Полученные нами результаты поддерживают мнение ряда авторов (Дорофеев, 1960; Яхимович и др., 1986; Янина, 2009) о широком

распространении травянистой растительности с группировками ксерофильного разнотравья в Позднехазарское время и не поддерживают предположение о сохранении Раннехазарского облика растительности с преобладанием лесных ценозов (Лавренко, 1956; Абрамова, 1974).

Дивергенция риботипов представителей *Delphinium* европейской части России из **секции *Delphinastrum***, по-видимому, произошла в среднем ~ 80 тыс. лет назад, что поддерживает правомерность выделения Ахтубинско-ательской эпохи Каспия, начало которой связывают с общим похолоданием и усилением континентальности климата (Ранневалдайское похолодание), а окончание – с потеплением (Внутривюрмское потепление), а также господством степных и в особенности лесостепных ландшафтов (Янина, 2009). Так как таксоны секции *Delphinastrum* занимают экотонные лесостепные сообщества логично предположить, что, по аналогии с результатами, полученными для *C. bulbocodium*, триггером для адаптивной эволюции послужило появление обширных незанятых или недостаточно занятых экологических ниш.

Пространственная структура генетического полиморфизма степных эфемероидов *T. suaveolens* и *C. bulbocodium* позволила прояснить границы соответствующих флористических элементов, сохранившихся во время LGM (24–17 тыс. лет назад) (Чеботарева, Макарычева, 1982; Гричук, 1989; Величко и др., 1993; Эволюция..., 2008) и Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря (~ 30–9 тыс. лет назад) (Svitoch, 1999; Янина, 2009; Dolukhanov et al., 2009; Yanina, 2014), происходившей синхронно с ним.

В результате ISSR-анализа и таргетного секвенирования хлДНК и спейсеров ITS рДНК *T. suaveolens* выявлен достаточно четкий филогеографический паттерн, разделяющий исследованные популяции на две основные группы. Популяции, представляющие первую генетическую группу, располагаются преимущественно на высотах выше 50 м н.у.м. (Горный Крым, Северо-Западный и Северный Кавказ, Медведицкие Яры, Калачская, Ергенинская и Приволжская возвышенности, Донецкий Кряж,

Общий и Каменный Сырт, холм Большое Богдо). Популяции, составляющие вторую генетическую группу, занимают территории в понижениях рельефа от  $-9$  до  $26$  м н.у.м., совпадающих с очертаниями границ Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря, включая затопление Кумо-Манычской впадины. При этом первая генетическая группа выделена как объединение двух родительских прапопуляций (А – Горный Крым, Северо-Западный и Северный Кавказ, Ергенинская возвышенность, Общий Сырт; В – Медведицкие Яры, Калачская и восточный склон Приволжской возвышенности, Донецкий Кряж, Каменный Сырт, холм Большое Богдо), вторая – продуктов скрещивания между ними.

Во время последнего ледникового максимума возникшие ранее (1.6–0.25 млн. лет назад) эволюционные линии, соответствующие родительским прапопуляциям *T. suaveolens*, могли сохраниться изолированно друг от друга в отдельных степных рефугиумах. Для одной прапопуляции такими рефугиумами, по-видимому, стали Крым, Кавказ, Ергенинская возвышенность и Общий Сырт, для второй – Калачская возвышенность, Медведицкие Яры, Донецкий кряж и холм Большое Богдо. Контакт между этими группами возобновился в ходе Енотаевской регрессии Каспия по мере отступления ледника. Расселение, судя по всему, шло с различных сторон незатапливаемой части ареала.

В результате анализа последовательностей хлДНК и рДНК *C. bulbocodium* также выявлен четкий филогеографический паттерн, разделяющий исследованные популяции на три группы. Первую группу составили высокополиморфные по ITS маркерам локальные популяции, располагающиеся на территории Калачской возвышенности. Вторая группа мономорфна по всем типам маркеров и объединяет образцы *C. bulbocodium* из Западной Европы (от Франции до Западной Украины) и *C. vernum*. В третью группу вошли локальные популяции, располагающиеся на восточных склонах Приволжской возвышенности и территории Саратовского Заволжья, отличающиеся от первых двух групп наличием дублированного фрагмента

в гене *rpS16* хлДНК., Этот дублицированный фрагмент обнаружен также и у ряда других видов *Colchicum* (*C. bivonae*, *C. macedonicum*, *C. parnassicum*, *C. szovitsii*, *C. trigynum*) Балканского полуострова и Восточного Средиземноморья. Учитывая то, что в Заволжье все локальные популяции располагаются на территории, затоплявшейся Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря во время LGM, есть основания полагать, что их расселение происходило позже со стороны популяций Приволжской возвышенности.

Анализ молекулярного датирования показал, что расхождение риботипов *C. bulbocodium* произошло ~ 3.95 млн. лет назад, что соответствует середине плиоцена, характеризующейся аридизацией климата в Европе и стремительным вытеснением лесных экосистем степными ландшафтами. Расселение *C. bulbocodium* по территории Восточно-Европейской равнины могло идти как со стороны Балканского полуострова, так и со стороны Кавказа и Предкавказья, где в результате ритмики ледниковых и межледниковых эпох происходили периодические смещения вертикальных поясов вниз и миграция ксерофильных элементов на предгорья.

Сконцентрированность большого количества эндемичных риботипов ITS плиоценового времени на Калачской возвышенности и прилегающих к ней территориях свидетельствует в пользу существования степного рефугиума в этом месте на протяжении всего позднего плейстоцена и голоцена. Дизъюнкция между популяциями Калачской и Приволжской возвышенностей, с одной стороны, может быть результатом замещения степных местообитаний тундровыми и лесными формациями в ледниковые и плювиальные межледниковые эпохи соответственно, а, с другой стороны, – может являться следствием распашки степей и хозяйственной деятельности человека.

Отсутствие на Восточно-Европейской равнине риботипа, доминирующего в Западной Европе, указывает на его сохранение и

дальнейшее расселения из другого степного рефугиума. В качестве последнего с большой долей вероятности может выступить Трансильванский бассейн, не покрывавшийся ледниковым щитом в эпоху LGM, где сохранились уникальные генотипы *Adonis volgensis* (Kajtoch et al., 2016) и *A. vernalis* (Kropf et al., 2019) – степных видов, произрастающих в одних растительных сообществах с *C. bulbocodium* (Shilova et al., 2023).

У лугового *Fritillaria meleagroides* и лесостепного *F. ruthenica* корреляции филогеографических паттернов с очертаниями границ Раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря менее четкие, но тоже прослеживаются. Так, популяции *F. meleagroides* с низким уровнем генетического полиморфизма по данным ISSR-маркирования приурочены к понижениям рельефа ниже 50 м н.у.м., что может указывать на более позднее заселение этой территории в результате единичного заноса семян в подходящие незанятые местообитания. В таких случаях генетическая структура новых популяций оказывается сильно обедненной за счет эффекта основателя. На уровне ядерной ДНК *F. ruthenica* выявлено три риботипа, один из которых встречается только на восточных склонах Приволжской возвышенности и отрогах Каменного Сырта, т. е. приурочен к элементам рельефа выше 50 м н.у.м. На этих же возвышенностях располагаются точки с прапопуляцией *T. suaveolens*, что может свидетельствовать в пользу существования общих ледниковых и межледниковых рефугиумов для этих двух видов.

К элементам рельефа выше 50 м н.у.м. приурочены два из трех риботипов ITS степного *D. puniceum* – травянистого многолетника, имеющего эфемероидные черты строения. Учитывая пространственный паттерн распределения риботипов *D. puniceum* и результаты, полученные нами на других объектах, такими рефугиумами для этого вида могли стать: 1) восточные склоны Приволжской возвышенности, в пределах которой отмечены уникальные генотипы *C. bulbocodium*, *F. ruthenica* и *T. suaveolens*; 2) возвышенность Ергени и подножия Общего Сырта, где встречается

прапопуляция А *T. suaveolens*; 3) холм Большое Богдо, где встречается прапопуляция В *T. suaveolens*.

Таким образом, пространственная структура генетического полиморфизма степных эфемероидов *T. suaveolens* и *C. bulbocodium* наиболее четко коррелирует с границами Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря и указывает на существование ледниковых и межледниковых степных рефугиумов протяжением всего позднего плейстоцена и голоцена. На территории бассейнов Понто-Каспия к таким рефугиумам можно отнести: Горный Крым, Северный и Северо-Западный Кавказ, Ергенинскую и Калачскую возвышенности, восточные склоны Приволжской возвышенности, Общий Сырт, Медведицкие Яры, Донецкий кряж и холм Большое Богдо (рис. 9.1).



Рис. 9.1 Карта степных рефугиумов позднего плейстоцена и голоцена, выявленных на исследованной территории. 1 – Кавказские горы, 2 – Горный Крым, 3 – возвышенность Ергени, 4 – Донецкий кряж, 5 – холм Большое Богдо, 6 – Калачская возвышенность, 7 – Медведицкие Яры, 8 – Приволжская возвышенность, 9 – Общий Сырт. Шкала – высота над уровнем моря (относится только к территориям рефугиумов)

У всех изученных видов, кроме таксонов секции *Delphinastrum* европейской части России, пространственные паттерны морфологической изменчивости линейных параметров (и окраски околоцветника *T. suaveolens*) не коррелируют с выявленными генетическими группами или эволюционными единицами, что необходимо учитывать для грамотного планирования природоохранных мероприятий.

## ГЛАВА 10. ВОПРОСЫ ОХРАНЫ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ *IN SITU, EX SITU, IN VITRO*

Решение проблемы сохранения генетического разнообразия видов с учётом особенностей географического распределения полиморфизма в популяциях растений, выявляемого при проведении молекулярно-генетических исследований, представляется наиболее научно обоснованным и рациональным подходом к ней. Очевидно, что охранять и сохранять, прежде всего, необходимо наиболее представительную часть генофонда вида во всей совокупности контрастных генотипов, репрезентативной генеральной совокупности генотипов его генофонда. В этой связи мы посчитали оправданным и необходимым в завершении изложения полученных результатов и выявленных закономерностей по теме диссертационной работы сформулировать привести некоторые предложения по охране и сохранению выявленного полиморфизма исследованных видов и родов в пределах исследованной территории.

Как известно, существует два основных способа решения проблемы сохранения разнообразия растительного мира: *in situ* – создание особо охраняемых природных территорий (ООПТ) и сохранение экосистем в целом, – и *ex situ* – сохранение представителей исчезающих видов в коллекциях ботанических садов, а также в генетических банках семян и меристем редких растений. В идеале эти мероприятия должны осуществляться в комплексе и дополнять друг друга (Engelmann, 1997; Hammer et al. 2003; Молканова и др., 2010; Митрофанова, 2011; Иванова и др., 2022).

Преимуществом ООПТ является сохранение не отдельно взятых видов, а экосистемы в целом. К недостаткам этого подхода можно отнести то, что в условиях глобального изменения климата наиболее консервативные виды растений, чувствительные к флуктуациям факторов внешней среды, могут

выпадать из естественных фитоценозов даже в пределах ООПТ. Поэтому необходим регулярный мониторинг и создание «страхового» фонда *ex situ*.

Эффективность сохранения генофонда растений *ex situ* может быть резко повышена путём создания генетических банков растений. По классификации Международного центра генетических ресурсов различают следующие виды генетических банков: 1 – генные банки семян; 2 – полевые генные банки (специальные, обычно клоновые, посадки плодовых и лесных пород, корневищных и клубневых культур); 3 – хранение растительного материала *in vitro* (культур меристем, тканей и сеянцев в условиях замедленного роста) (Вечернина, 2006; Молканова и др., 2010; Митрофанова, 2011; Генофонд..., 2012; Молканова и др., 2015; Иванова и др., 2022).

Основу системы сохранения биоразнообразия дикорастущих растений России *ex situ* составляют ботанические сады и дендрарии. В их коллекциях представлено около 1/3 флоры страны (Молканова и др., 2010; Генофонд..., 2012).

Несмотря на успехи, достигнутые ведущими ботаническими садами в области выращивания растений в культуре, охрана исчезающих видов *ex situ* в форме сохранения образцов в искусственных условиях несет в себе ряд недостатков, которые обусловлены следующими причинами:

- небольшим числом особей, выживающих в культуре;
- методически неверным отбором образцов для переноса в культуру, не обеспечивающим достаточную репрезентативность охраняемого генофонда;
- увеличением вероятности ауткроссинга, ведущего к понижению или полной потере фертильности или к гомозиготности;
- ограниченным генетическим разнообразием материала, полученного при вегетативном размножении;
- неспособностью к выживанию многих растений в культуре, особенно в искусственно созданных условиях, например, в оранжереях (Новикова и др., 2008).

Эти недостатки почти неизбежно приводят к той или иной степени генетической эрозии сохраняемого в культуре таксона. Однако тщательный отбор исходного материала, обеспечивающий максимально возможное сохранение генотипического разнообразия, точная документация, использование в скрещиваниях различных линий и клонов, достаточная пространственная изоляция охраняемых коллекционных фондов могут обеспечить существенное снижение степени этой эрозии (Генофонд..., 2012).

Одним из крупнейших международных проектов в области долговременного хранения семян является проект «Millenium Seed Bank» [<http://www.kew.org/science-conservation/collections/millennium-seed-bank>]. Его глобальной целью является сбор и разработка технологии консервации семян растений мировой флоры. Из 1 700 ботанических садов мира долговременное хранение семян осуществляется в 200 (Молканова и др., 2010; Генофонд..., 2012). Координирует работу большинства научных центров по сохранению культур Международной институт генетических ресурсов растений (IPGRI, Италия; IPGRI..., 2003). Работа по созданию банков семян редких и исчезающих растений проводится в ряде российских научных учреждений (Всероссийский институт растениеводства имени Н.И. Вавилова, ГБС им. Н.В. Цицина РАН, Волгоградский региональный ботанический сад, Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Институт цитологии и генетики СО РАН и др.) (Генофонд..., 2012). Международным советом ботанических садов предложено 2 температурных режима хранения семян: низкие положительные температуры (+5°C) и неглубокое замораживание (до -20°C). Перспективной технологией считается криоконсервация – глубокое замораживание семян в жидком азоте (-196°C) или в парах над ним (около.. – 160°C) (Тихонова, 2003).

В ГБС РАН долговременное хранение семян дикорастущих растений (охраняемых, лекарственных, декоративных, родичей культурных видов и др.) ведется при трех режимах: +5°C, -20°C и -196°C. Хранение семян в холодильниках при +5°C ведётся с 1982 г. в стеклянной таре с герметизацией

(201 вид, 994 образца). Низкие положительные температуры увеличивают длительность жизни семян, но не могут обеспечить надежного хранения, так как метаболизм в семенах многих видов на этом режиме не прекращается, они стареют и погибают. Постоянное хранение семян в режиме неглубокого замораживания ( $-20^{\circ}\text{C}$ ) осуществляется с 1998 г. (50 видов). Постоянное хранение семян при  $-196^{\circ}\text{C}$  ведется с 1986 г. совместно с Институтом физиологии растений РАН. На хранение заложено 1320 пробирок с семенами (156 видов, 188 образцов) (Молканова и др., 2010).

Иных методов хранения требуют так называемые рекальцитратные семена, которые не сохраняют жизнеспособность при длительном хранении (около 20% покрытосеменных растений). В этом случае чаще всего прибегают к методу культуры тканей *in vitro* и сохранению полученных меристем. Достоинство этого метода состоит в возможности получения достаточно большого количества новых растений и возможности оздоровления растений от вирусов (Булавин и др., 2021), что особенно актуально для луковичных растений. Но и здесь приходится решать целый ряд частных задач, связанных с техникой клонального микроразмножения, в числе которых:

- подбор питательных сред для каждого вида растений;
- подбор температурных и световых условий на всех стадиях микроклонального размножения;
- выявление частоты соматоклональных мутаций и их влияния на изменчивость сохраняемых образцов.

Очевидно, что отбор образцов охраняемых видов растений для создания генетического банка целесообразно проводить с учетом данных об уровне и характере генетического разнообразия вида в целом, полученных с использованием молекулярно-генетических методов.

## 10.1 Рекомендации по расширению сети ООПТ

Существующая в настоящее время сеть ООПТ регионального и федерального значения достаточно полно охватывает отдельные филогенетические линии *Tulipa suaveolens*, *Fritillaria meleagroides*, *F. ruthenica*, *Globularia bisnagarica* и таксонов *Delphinium* юго-востока России.

Например, локальные популяции *Tulipa suaveolens*, представляющие прапопуляцию А, охраняются на территориях государственных заповедников «Опукский» (Крым) и «Оренбургский», урочища «Синяя гора» (Саратовская область). Представляющие прапопуляцию В локальные популяции охраняются на территориях урочища «Иваново поле» (Федоровский р-н, Саратовская обл.) и памятника природы «Тюльпанная степь у с. Максютово» (Пугачевский р-н, Саратовская обл.).

*Fritillaria ruthenica* охраняется в десяти заповедниках: «Белогорье», «Воронежский», «Галичья Гора», Жигулевский, «Оренбургский», «Приволжская лесостепь», Приокско-Террасный, Хоперский, Центрально-Черноземный, «Ростовский» и «Шульган-Таш», НП «Хвалынский», а также на ряде ООПТ в различных регионах.

*F. meleagroides* охраняются на территориях: государственного заповедника «Ростовский» (Ростовская обл.); природного парка «Аслы-Куль» (Республика Башкортостан); памятников природы «Нижне-Банновский» (Саратовская обл.), «Пойма реки Таналык» у с. Новый Зирган, «Урочище Попковские озёра», «Урочище Солонцы» к западу от с. Новокалтаево (Республика Башкортостан) и др..

*Delphinium piniceum* охраняется в Богдинско-Баскунчакском заповеднике и ПП «Эльтонский».

*Globularia bisnagarica* растёт в Жигулевском заповеднике, НП «Самарская лука», «Хвалынский» и «Башкирия», ряде памятников природы Самарской обл., памятнике природы «Урдалы-Тау» в Татарстане.

*Colchicum bulbocodium* охраняется на территориях государственных заповедников «Центрально-Черноземный» (Ямская степь в Белгородской обл.) и «Белогорье».

Тем не менее, следует отметить, что популяции *C. bulbocodium*, в которых в ходе нашего исследования обнаружены уникальные эволюционные единицы, не имеют охранного статуса. В этой связи нами предложено придать статус ООПТ регионального значения участку площадью 50 га в окр. пос. Лиманный Ровенского района Саратовской области (рис. 10.1), участку площадью 0.52 га в окр. с. Переволочное Калачеевского района Воронежской области (рис. 10.2) и расширить охранный статус участка площадью 91 га в окр. станицы Сергиевская Даниловского района Волгоградской области (рис. 10.3), расположенного на территории Государственного охотничьего заказника регионального значения «Раздорский» (Постановление..., 2016, 2020) придав ему и статус объекта ботанического назначения.

Территория в окрестностях п. Лиманный включает расположенные близко друг от друга лиманы «Боковой Кочкарный» и «Кругленький», находящиеся на юго-западе Левобережья Саратовской области. С северо-востока на юго-запад через лиманы проходит автотрасса. Блюдцеобразные неглубокие лиманы расположены на засоленной светло-каштановой почве. Увлажнение осуществляется за счёт атмосферных осадков.

Здесь произрастают самая крупная в регионе популяция *C. bulbocodium* и значительная по величине популяция *T. suaveolens*. Изученная популяция *C. bulbocodium* занимает площадь 26.4 га. Это самая крупная популяция данного вида в Саратовской области из известных на сегодняшний день. Первые указания на неё принадлежат В.В. Пискунову – 2006 г. (Гербарий SARAT). В соседних лиманах также имеются ценопопуляции этого вида. Реальная площадь, занятая брандушкой может значительно превышать 30 га.



Рис. 10.1 Участок в окр. пос. Лиманный Ровенского района Саратовской области, предлагаемый для создания ООПТ с целью сохранения *Colchicum bulbocodium*

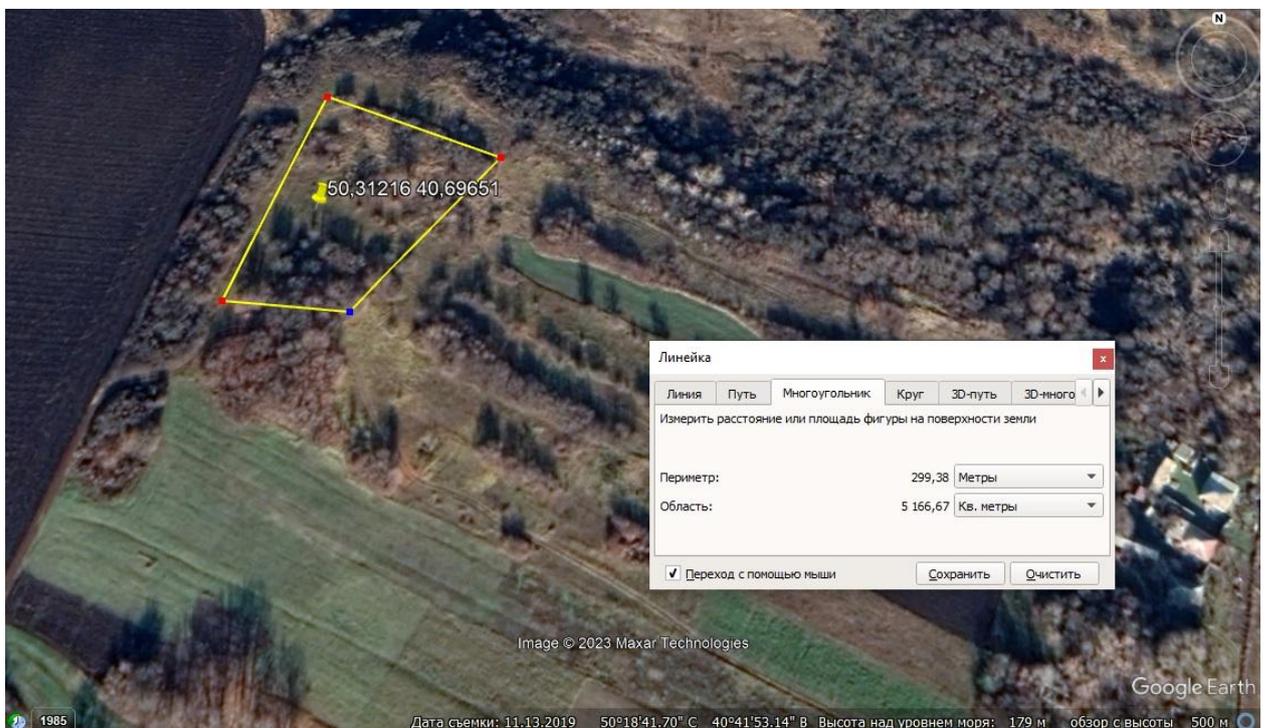


Рис. 10.2 Участок в окр. с. Переволочное Калачеевского района Воронежской области, предлагаемый для создания ООПТ с целью сохранения *Colchicum bulbocodium*

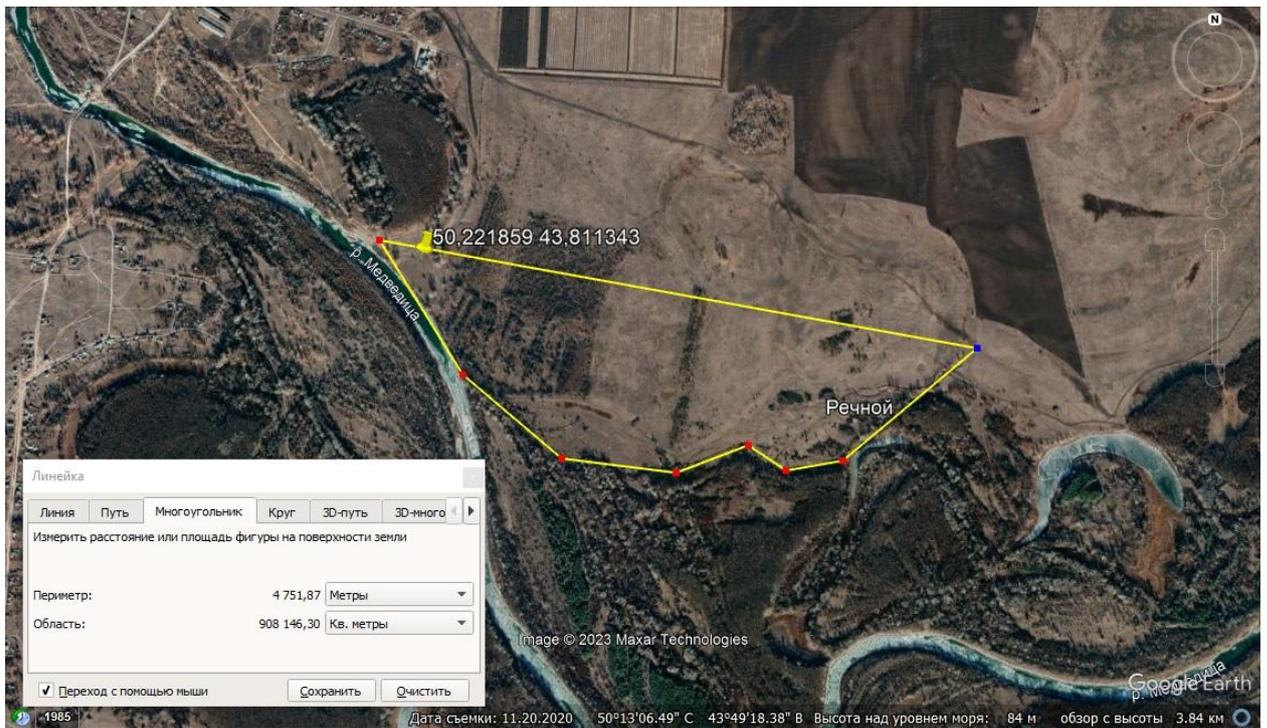


Рис. 10.3 Участок в окр. станицы Сергиевская Даниловского района Волгоградской области на территории Государственного охотничьего заказника регионального значения «Раздорский», предлагаемый для расширения статуса ООПТ с целью сохранения *Colchicum bulbocodium*

Плотность особей *C. bulbocodium* составила здесь в среднем 66 шт./м<sup>2</sup>, а плотность генеративных растений – 39.2 шт./м<sup>2</sup>.

Участки в окр. станицы Сергиевская Даниловского района Волгоградской области и в окр. с. Переволочное Калачеевского района Воронежской области могут представлять собой степные рефугиумы ледникового времени и требуют дальнейшего изучения. При этом второй из них имеет высокий риск распашки.

Статус ООПТ позволит законодательно регулировать сельскохозяйственную деятельность на данных территориях. Чередование выпаса, сенокоса и сезонов восстановления позволит развиваться данным территориям и сохранить популяции редких видов.

## 10.2 Сохранение редких генотипов *T. suaveolens in vitro*

С 2013 года в учебно-научном центре «Ботанический сад» Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского ведутся работы по сохранению редких и исчезающих видов растений Саратовской области в генетическом банке *in vitro* (Блюднева и др., 2014; Крицкая, Кашин, 2016; Крицкая, 2017). Отбор растительных объектов производится с учётом статуса редкости видов и степени экологической уязвимости.

Для каждого, закладываемого на хранение образца подбираются индивидуальные условия культивирования, в зависимости от биологических особенностей вида, его таксономической принадлежности и поставленных задач (Крицкая, 2017).

В данной главе в качестве примера предлагаемого подхода мы подробно рассмотрим способы получения растений-регенерантов *Tulipa suaveolens in vitro*.

Доля семян, свободных от инфекции, при использовании изложенной выше методики обработки (см. раздел 3.2.9) составила 100% для обеих популяций. Начало прорастания семян наблюдали на 29-е сутки стратификации. Через три месяца стратификации проростки приобретали зелёную окраску и формировали собственные корни. Всхожесть семян составила от 72 до 100%, что согласуется с предыдущими данными по лабораторной всхожести семян *T. suaveolens* (Шилова и др., 2015), полученными в результате простого проращивания их на чашках Петри. Применение бытового отбеливателя в качестве дезинфицирующего агента оказалось экономически более выгодным и безопасным по сравнению с диацидом, рекомендованным ранее для обработки семян гибридных тюльпанов (Akhmetova et al., 2007; Ахметова, Миронова, 2008). При этом выход жизнеспособных проростков тюльпана при использовании «Белизны» не уступает количеству, полученному в результате обработки диацидом.

Основные этапы морфогенеза *in vitro* у образцов из обеих выбранных популяций *T. suaveolens* выделялись в соответствии с вышеизложенным протоколом (см. раздел 3.2.9) микроразмножения (Ахметова, Миронова, 2008). На первом этапе наблюдали разрастание кроющей чешуи проростков, имеющей вид полого мешка, с последующим формированием на её внутренней поверхности множества адвентивных почек (рис. 10.4а), которые затем прорастали и развивали листовые структуры длиной 20–30 мм (рис. 10.4б). Формирующиеся микропобеги разрывали общую кроющую чешую, оставаясь при этом прикрепленными к ней. В основании микропобегов отмечалось образование веретеновидного тупо заострённого вздутия, представляющего собой новую формирующуюся микролуковицу, включающую в себя на этом этапе органогенеза стенку собственной кроющей чешуи и почку (рис. 10.4в). В некоторых случаях формирование микропобегов происходило на наружной поверхности экспланта в месте её контакта с питательной средой (рис. 10.4ж). При этом ткани контактирующей поверхности сильно разрастались и становились рыхлыми по аналогии с тканями каллусного типа. Однако анатомическое исследование показало отсутствие каллуса внутри экспланта и на его поверхности. По морфологическим признакам клетки, составляющие разросшуюся ткань, сходны с клетками кроющей чешуи, отличающейся от клеток других тканей содержанием в цитоплазме многочисленных крахмальных зёрен (рис. 10.4з). Также в тканях экспланта были обнаружены проводящие ксилемные элементы, подходящие к каждому развивающемуся микропобегу (рис. 10.4и). Микропобеги на таких эксплантах имели такое же анатомическое строение, как и описанные выше микропобеги, сформированные на внутренней стороне кроющей чешуи, то есть в обоих вариантах развитие происходит на кроющей чешуе путём прямого органогенеза (Крицкая и др., 2019).

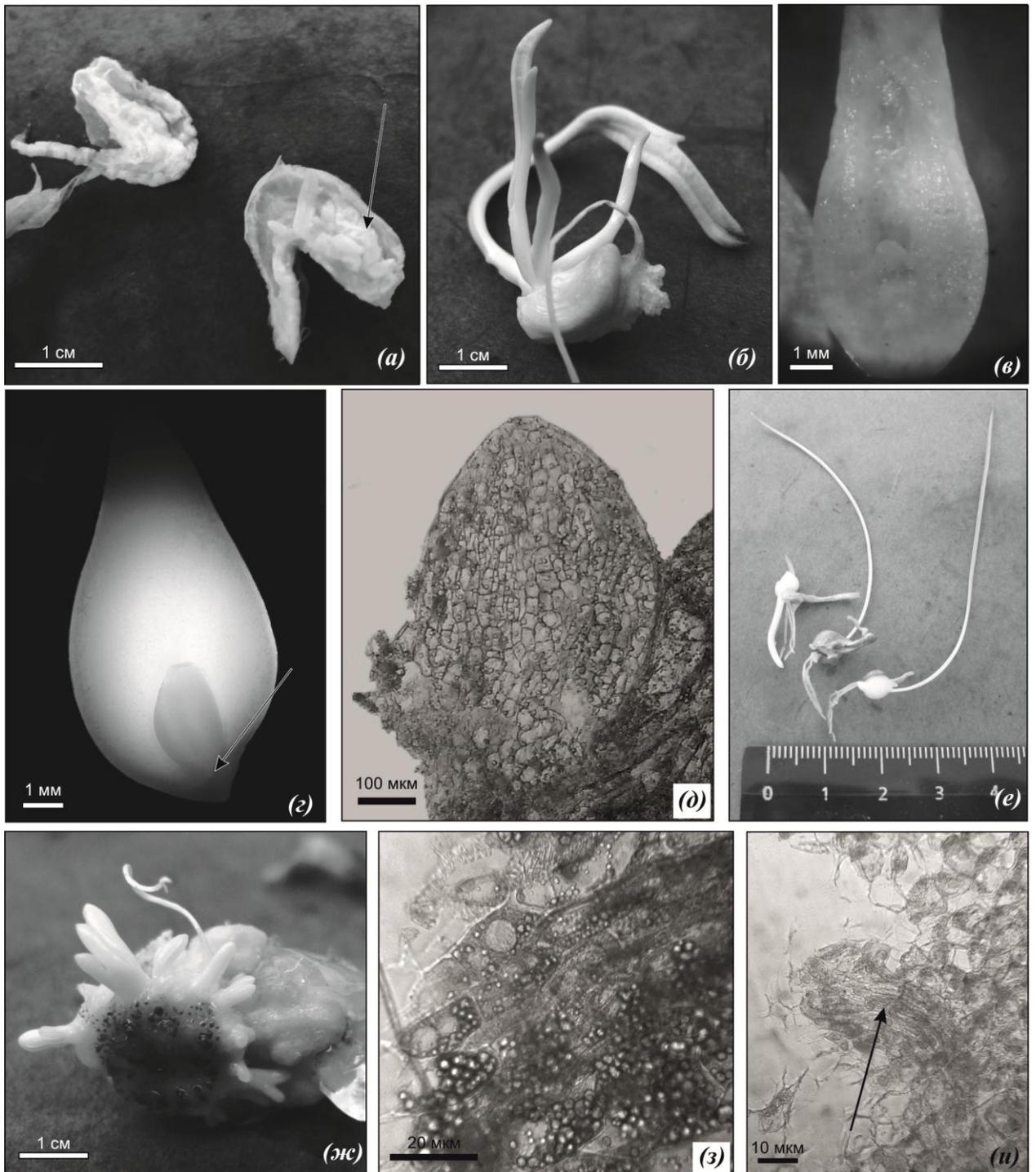


Рис. 10.4 Этапы морфогенеза *Tulipa suaveolens in vitro*: а – формирование адвентивных почек на внутренней стороне кроющей чешуи проростка; б – эксплант с микропобегами; в – начальная стадия формирования микролуковицы (продольный срез основания микропобега); г – полностью сформированная микролуковица с почкой (продольный срез); д – продольный срез покоящейся почки; е – микролуковицы с проросшей почкой и придаточными корнями; ж – эксплант с микропобегами, развивающимися в месте контакта наружной поверхности кроющей чешуи с питательной средой; з – строение клеток кроющей чешуи экспланта; и – ксилемный элемент в тканях экспланта

Среднее число побегов на один эксплант составило  $4.8 \pm 0.8$  шт. для варианта питательной среды с БАП 0.2 мг/л + НУК 0.5 мг/л, и  $7.9 \pm 0.5$  шт. – для варианта с БАП 0.5 мг/л + НУК 1.0 мг/л. Частота побегообразования 65.7%.

В течение последующих двух этапов на отсаженных микропобегах происходило окончательное формирование микролуковиц, состоящих из почки и нескольких чешуй (рис. 10.4г, д), которые прорастали к концу последнего этапа и не отличались морфологически от интактных растений ювенильного возрастного состояния (рис. 10.4е). У контрольной группы на внутренней поверхности кроющей чешуи проростка развивалась одна единственная микролуковица, которая так же по морфологии не отличалась от лукович интактных растений (Крицкая и др., 2019).

В целом, апробированный протокол клонального микроразмножения является эффективным для *T. suaveolens* и позволяет массово получать посадочный материал данного вида через прямой органогенез.

С помощью этого же протокола были получены растения-регенетанты *Fritillaria meleagroides* и *F. ruthenica* (рис. 10.5).

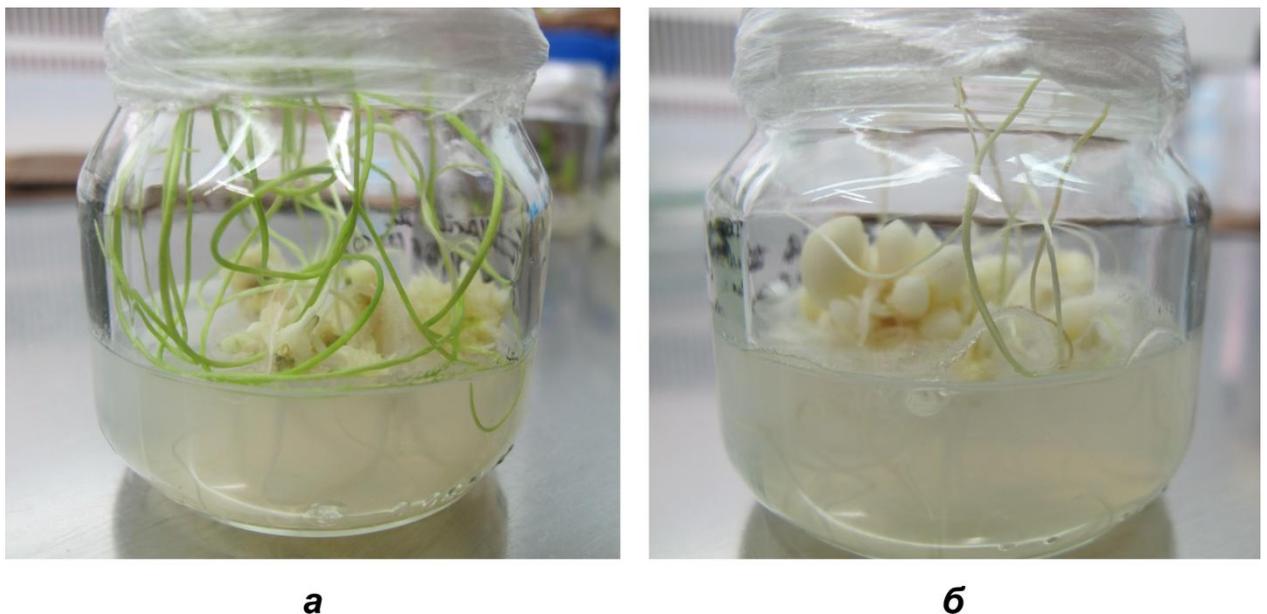


Рис. 10.5 Микролуковички *Fritillaria meleagroides* и *F. ruthenica* *in vitro*

До этапа адаптации к нестерильным условиям микролуковички *T. suaveolens*, *F. meleagroides* и *F. ruthenica* могут храниться в условиях пониженной температуры и полной темноты в течение шести месяцев на питательной среде  $\frac{1}{2}$  MS с ИУК 0.5 мг/л и концентрацией сахарозы 5% без потери жизнеспособности.

\*\*\*

Таким образом, существующая в настоящее время сеть ООПТ регионального и федерального значения достаточно полно охватывает отдельные филогенетические линии *Tulipa suaveolens*, *Fritillaria meleagroides*, *F. ruthenica*, *Globularia bisnagarica* и таксонов *Delphinium* юго-востока России.

С целью сохранения уникальных эволюционных единиц *Colchicum bulbocodium* предложено расширить охранный статус участка в окр. станицы Сергиевская Даниловского района Волгоградской области, расположенного на территории Государственного охотничьего заказника регионального значения «Раздорский» до объекта ботанического назначения и придать статус ООПТ регионального значения участкам в окр. пос. Лиманный Ровенского района Саратовской области и в окр. с. Переволочное Калачеевского района Воронежской области.

Оптимизирован протокол клонального микроклонального размножения *T. suaveolens*, *F. meleagroides* и *F. ruthenica* для массового получения посадочного материала этих видов растений через прямой органогенез в целях создания генных банков *in vitro*, реинтродукции и зелёного строительства.

## ВЫВОДЫ

1. Пространственная структура генетического полиморфизма степных эфемероидов *T. suaveolens* и *C. bulbocodium* коррелирует с границами Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря и указывает на существование ледниковых и межледниковых степных рефугиумов на протяжении всего позднего плейстоцена и голоцена. Структура генетического полиморфизма эфемероидов из других экологических групп (луговые, лесостепные), в целом, подтверждает выявленную закономерность.

2. На территории бассейнов Понто-Каспия к рефугиумам ледниковых и межледниковых стадий можно отнести: Горный Крым, Северный и Северо-Западный Кавказ, Ергенинскую и Калачскую возвышенности, восточные склоны Приволжской возвышенности, Общий Сырт, Медведицкие Яры, Донецкий кряж и холм Большое Богдо.

3. Дизъюнкция современного ареала *G. bisnagarica* коррелирует с границами Донского оледенения – в восточной части ареала, с границами Днепровского оледенения – в западной части ареала. Наши результаты указывают на то, что *G. bisnagarica* имела непрерывный ареал в эпохи оледенений и занимала обширные территории между ледниковым щитом и высокими горными хребтами (Кавказ, Урал, Альпы, Богемский массив, Карпаты). Последующие флуктуации климата и ритмика бассейнов Понто-Каспия привели к фрагментации ее ареала и вытеснению стремительно развивающимися лесными и степными формациями в разреженные кальцефильные сообщества, представляющие собой современные рефугиумы.

4. Миграции таксонов рода *Delphinium* на территории юго-востока России связаны с ледниково-межледниковой ритмикой Восточно-Европейской равнины и оледенениями Кавказа в плиоцен-четвертичное время. Современная пространственная структура генетического полиморфизма таксонов рода *Delphinium* отражает события последнего

времени, связанные с отдаленной гибридизацией и незавершенностью процессов видообразования.

5. У абсолютного большинства изученных объектов пространственная структура морфологической изменчивости линейных параметров (как и окраски околоцветника *T. suaveolens*) не коррелирует с выявленными генетическими группами или эволюционными единицами, что необходимо учитывать для грамотного планирования природоохранных мероприятий.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамова, Т. А. История развития растительного покрова Прикаспия в позднем кайнозое (по палеоботаническим данным) / Т. А. Абрамова // Вестник Московского университета. Серия. 5. География. – 1977. – Вып. 1. – С. 74–80.
2. Абрамова, Т. А. О нижнехвалынском спорово-пыльцевом комплексе Западного Прикаспия / Т. А. Абрамова // Вестник Московского университета. Серия. 5. География. – 1974. – Вып. 1. – С. 63–67.
3. Абрамова, Т. А. Результаты палеоботанического изучения четвертичных отложений западного побережья Каспийского моря / Т. А. Абрамова // Комплексные исследования Каспийского моря: сб. ст. – Вып. 3. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972. – С. 134–146.
4. Агаханянц, О. Е. Аридные горы СССР / О. Е. Агаханянц. – М.: Мысль, 1981. – 270 с.
5. Алексеев, Е. Б. Овсяницы Кавказа / Е. Б. Алексеев. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 164 с.
6. Алескеров, Б. Д. Новые данные по стратиграфии Мишовдагского разреза плейстоцена Азербайджана / Б. Д. Алескеров [и др.] // Известия Академии Наук АзССР. Серия наук о Земле. – 1987. – № 4.
7. Алпатов, И. С. Фенологическое наблюдение тюльпана Шренка в междуречье Оренбургской области / И. С. Алпатов // Наука вчера, сегодня, завтра: матер. VII междунар. науч.-практ. конф. – Новосибирск: Изд-во «СибАК», 2013. – С. 25–29.
8. Алтухов, М. Д. К характеристике высокогорной флоры, Северо-Западного Кавказа / М. Д. Алтухов // Проблемы ботаники: сб. ст. – Т. 12. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. – С. 9–14.

9. Алтухов, М. Д. О высокогорной флоре известняков Трю-Ятыргварта / М. Д. Алтухов // Проблемы ботаники: сб. ст. – Т. 8. – Л.: Наука, 1966. – 23–29.
10. Антонов, Б. А. Геоморфология и вопросы новейшей тектоники юго-восточной части Малого Кавказа / Б. А. Антонов. – Баку: Элм, 1963. – 162 с.
11. Аракелян, М.С. Микроэволюционные процессы в симпатрических популяциях некоторых видов рептилий Республики Армения и сопредельных территорий / М.С. Аракелян. – Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. – Ереван, 2012. – 43 с.
12. Артюшенко, А. Т. Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде / А.Т. Артюшенко. – Киев: Наукова думка, 1970. – 173 с.
13. Артюшенко, З. Т. Род 16. Рябчик – *Fritillaria* L. / З. Т. Артюшенко // Флора европейской части СССР. – Т. IV. – Л.: Наука. Ленигр. отд-ние, 1979. – С. 236–237.
14. Атлас СССР. – М.: Главное управление геодезии и картографии при совете министров СССР, 1985. – 259 с.
15. Атлас: Автономная республика Крым / ред. Н. В. Багрова, Л. Г. Руденко. – Киев; Симферополь: Институт географии НАН Украины, ТНУ им. В.И. Вернадского, 2003. – 80 с.
16. Ахметова, А. Ш. Клональное микроразмножение тюльпана сорта Lucky Strike / А. Ш. Ахметова, Л. Н. Миронова // Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира: матер. II Всерос. науч.-практ. конф. – Белгород: Изд-во Белгородского гос. ун-та, 2008. С. 148–152.
17. Багров, Н. В. Экология Крыма. Справочное пособие / Н. В. Багров, В. А. Боков – Симферополь: Крымское учебно-педагогическое государственное издательство, 2003. – 360с.

18. Багрова, Л. А. География Крыма: Учебное пособие для учащихся общеобразовательных учебных заведений / Л. А. Багрова, В. А. Боков, В. А. Багров – Киев: Либщь, 2001. – 304с.

19. Бадюкова, Е. Н. Возраст Хвалыньских трансгрессий Каспийского моря / Е. Н. Бадюкова // Океанология. – 2007. – Т. 47. – № 3. – С. 432–438.

20. Беляченко, Ю. А. К вопросу о проблеме разработки классификации типов окраски цветка в полиморфных ценопопуляциях тюльпана Геснера на территории урочища «Иваново поле» / Ю. А. Беляченко, А. А. Беляченко // Научные труды Национального парка «Хвалыньский»: Вып. 8: Матер. III Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием «Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее, будущее». – Саратов; Хвалыньск: «Амирит», 2016. – С. 50–55.

21. Беляченко, Ю. А. Краткая характеристика ценопопуляций тюльпана Геснера на территории урочища «Иваново поле» Федоровского района Саратовской области / Ю. А. Беляченко, А. А. Беляченко, Л. А. Серова // Экологические проблемы субъектов экономики: матер. VI междунар. науч.-практ. конф. – Пенза: Изд-во Пенз. гос. технол. ун-та, 2016. – С. 81–85.

22. Блюднева, Е. А. Сохранение видов и сортов растений в коллекции *in vitro* ботанического сада Саратовского госуниверситета / Е. А. Блюднева, Т. А. Крицкая, А. С. Кашин, И. М. Кириллова // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. – 2014. – Т. 14. – № 1. – С. 48–54.

23. Богослов, А. В. Виталитетная структура и онтогенетическая стратегия *Delphinium puniceum* (Ranunculaceae) / А. В. Богослов [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2020а. – Т. 19. – № 2. – С. 269–274.

24. Богослов, А. В. Виталитетная структура популяций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (Colchicaceae, Liliopsida) в условиях Нижнего

Поволжья / А. В. Богослов [и др.] // Поволжский экологический журнал. – 2021. – № 2. – С. 127 – 145.

25. Богослов, А. В. Морфологическая изменчивость популяций *Delphinium puniceum* (Ranunculaceae) в европейской России / А. В. Богослов [и др.] // Флора и охрана генофонда: матер. Всерос. науч. конф., посвященной 80-летию со дня рождения В. С. Новикова. – М.: Изд. дом «Типография МГУ» – 2020б. – С. 206–213.

26. Боктаева, А. П. Ценопопуляция тюльпана Геснера на участке дерновиннозлаковой степи, перспективном для создания ООПТ / А. П. Боктаева, Д. Н. Атуева, Я. М. Уланова // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных территорий: сб. ст. – Чита: Изд-во Заб. гос. ун-та, 2013. – С. 90–93.

27. Болиховская, Н. С. Корреляция лессово-почвенной формации и морских отложений Северной Евразии / Н. С. Болиховская, А. Н. Молодьков // Проблемы палеогеографии и стратиграфии плейстоцена. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2000. – С. 149–178.

28. Болиховская, Н. С. Основные закономерности развития растительности и климата Восточно-Европейской равнины в последние 900 тысяч лет / Н. С. Болиховская // Горизонты географии: к 100-летию К. К. Маркова. – М.: Типография Россельхозакадемии, 2005. – С. 159–191.

29. Болиховская, Н. С. Пространственно-временные закономерности развития растительности и климата Северной Евразии в неоплейстоцене / Н. С. Болиховская // Археология, этнография и антропология Евразии. – 2007. – № 4 (32). – С. 2–28.

30. Болиховская, Н. С. Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии / Н. С. Болиховская. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1995. – 288 с.

31. Большая Советская Энциклопедия. – 3-е изд. – Т. 20. – М.: Плата-Проб, 1975. – 608 с.

32. Бочанцева, З. П. Тюльпаны. Морфология, цитология и биология / З. П. Бочанцева. – Ташкент: Изд-во Акад. наук УзССР, 1962. – 408 с.
33. Будагов, Б. А. Геоморфология и новейшая тектоника Юго-Восточного Кавказа / Б. А. Будагов. – Баку: Элм, 1973. – 246 с.
34. Булавин, И. В. Создание на безвирусной основе и анализ полученных перспективных форм персика / И. В. Булавин, Н. П. Лесникова-Седошенко, И. В. Митрофанова // Био-Азия Алтай 2021: матер. III Междунар. биотехнол. симпозиума. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2021. – С. 161–166.
35. Бутенко, Р. Г. Биология клеток высших растений *in vitro* и биотехнологии на их основе: учеб. пособ. / Р. Г. Бутенко. – М.: ФБК-ПРЕСС, 1999. – 160 с.
36. Быков, Б. А. *Tulipa schrenkii* Regel / Б. А. Быков // Красная книга Казахской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ч. 2: Растения. – Алма-Ата: Изд-во «Наука» Казахской ССР, 1981. – С. 31–32.
37. Вавилов, Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н. И. Вавилов // Теоретические основы селекции растений. – 1935. – Вып. 1. – С. 7–128.
38. Вавилов, Н. И. Центры происхождения культурных растений / Н. И. Вавилов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1926. – Т. 16. – № 2. – 248 с.
39. Варданыц, Л. А. Постплиоценовая история Кавказско-Черноморско-Каспийской области / Л. А. Варданыц. – Ереван: АН Арм. ССР. – 1948. – 184 с.
40. Ведь, И. П.: Климатический атлас Крыма / И. П. Ведь. – Симферополь: Таврия-Плюс, 2000. – 118 с.
41. Величко, А. А. Эволюционная география: проблемы и решения / А. А. Величко. – М.: ГЕОС, 2012. – 563 с.

42. Величко, А. А. Вопросы палеогеографии плейстоцена ледниковых и перигляциальных областей / А. А. Величко, В. П. Гричук. – М: Наука, 1981. – 252 с.
43. Величко, А. А. Геохронология, распространение и объем оледенения Земли в последний ледниковый максимум в свете новых данных / А. А. Величко, Ю. М. Кононов, М. А. Фаустова // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2000. – Т. 8. – № 1. – С. 3–16.
44. Величко, А. А. Глобальные изменения климата и реакция ландшафтной оболочки / А. А. Величко // Известия Академии наук СССР. Серия. География. – 1991. – Вып. 5. – С. 5–22.
45. Вечернина, Н. А. Сохранение биологического разнообразия редких, исчезающих видов, уникальных форм и сортов растений методами биотехнологии / Н. А. Вечернина. Дис. ... д-ра биол. наук. – Барнаул, 2006. – 325 с.
46. Волкова, П. А. Использование молекулярно-генетических данных для анализа миграционных путей сосудистых растений в Восточной Европе в позднеледниковье / П. А. Волкова: дис. ... д-ра биол. наук. – Москва, 2015. – 395 с.
47. Вронский, В. А. Маринопалинология южных морей / В. А. Вронский. – Ростов н/Д: Изд-во Рост ун-та, 1976. – 200 с.
48. Вульф, Е. В. Флора Крыма. Т. 1. Вып. 3 / Е. В. Вульф. – Л: Изд-во Никит. Бот. Сада, 1930. – 127 с.
49. Габриэлян, Э. Ц. Фитогеографический анализ видов *Merendera* в связи с эволюцией рода / Э. Ц. Габриэлян // Актуальные вопросы ботаники в СССР: тез. докл. VIII съезда ВБО. – Алма-Ата: Изд-во Акад. наук СССР, 1988. – С. 14–15.
50. Гагнидзе, Р. И. Ботанико-географический анализ флороцено-тического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа / Р. И. Гагнидзе. – Тбилиси: Мецниереба, 1974. – 276 с.

51. Гагнидзе, Р. И. Географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокоотравья Кавказа / Р. И. Гагнидзе // *Ареалы растений флоры СССР: сб. ст. – Вып. 3. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1976. – 276 с.*
52. Гагнидзе, Р. И. Флористические особенности субальпийского высокоотравья в области Большого Кавказа / Р. И. Гагнидзе // *Проблемы ботаники: сб. ст. – Т. VIII. – М.; Л.: Изд. и 1-я тип. Изд-ва Акад. наук СССР в Л., 1966. – С. 30–44.*
53. Гаджиев, В. Д. Флора высокогорий Талыша / В. Д. Гаджиев, Х. Г. Кулиева, З. В. Вагабов. – Баку: Элм, 1979. – 150 с.
54. Галушко, А. И. Анализ флоры западной части Центрального Кавказа / А. И. Галушко // *Флора Северного Кавказа и вопросы её истории: сб. ст. – Вып. 1. – Ставрополь, 1976. – С. 5–130.*
55. Галушко, А. И. Флора Северного Кавказа / А. И. Галушко. – Ростов: Изд-во Ростов. ун-та, 1978–1980: – Т.1, 1978. 317с. – Т. 2, 1980. 350 с. – Т. 3, 1980. 327 с.
56. Гвоздецкий, Н. А. Кавказ. Очерк природы / Н. А. Гвоздецкий. – М.: Географгиз, 1963. – 264 с.
57. Гвоздецкий, Н. А. Физическая география Кавказа: курс лекц. / Н. А. Гвоздецкий. – Вып. I. – М: Изд-во Моск. ун-та, 1954. – 212 с.
58. Гельтман, Д. В. Шаровница точечная – *Globularia punctata* Лареуг. / Д. В. Гельтман // *Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – С. 282–283.*
59. Генофонд растений Красной книги Российской Федерации, сохраняемый в коллекциях ботанических садов и дендрариев / отв. ред. А. С. Демидов. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. – 220 с.
60. Горбунов, Ю. Н. Методические рекомендации по реинтродукции редких и исчезающих видов растений (для ботанических садов) / Ю. Н. Горбунов [и др.]. – Тула: Гриф и К, 2008. – 56 с.

61. Гричук, В. П. Гляциальные флоры и их классификация / В. П. Гричук // Последний ледниковый покров на северо-западе Европейской части СССР. – М.: Наука, 1969. – С. 57–70.
62. Гричук, В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене / В. П. Гричук. – М.: Наука, 1989. – 182 с.
63. Гричук, В. П. Материалы к палеоботанической характеристике четвертичных и плиоценовых отложений северо-западной части Прикаспийской низменности / В. П. Гричук // Материалы по геоморфологии и палеогеографии СССР. – 1954 – Вып. 11. – С. 5–79.
64. Гричук, В. П. Растительность Европы в позднем плейстоцене / В. П. Гричук // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография. – М.: Наука, 1982. – С. 92–109.
65. Гроссгейм, А. А. Анализ флоры Кавказа / А. А. Гроссгейм. – Баку [б. и.], 1936. – 260 с.
66. Гроссгейм, А. А. Растительный покров Кавказа / А. А. Гроссгейм. – М.: ф-ка дет. книги Детгиза, 1948. – 267 с.
67. Давиденко, О. Н. Биоценотический потенциал растительности памятника природы «Урочище «Иваново поле» / О. Н. Давиденко, Л. А. Серова, А. А. Беляченко // Вестник Саратовского государственного технического университета. – 2013. – Т. 4. – № 1 (73). – С. 244–248.
68. Давиденко, О. Н. Характеристика ценопопуляций некоторых охраняемых видов растений Саратовской области / О. Н. Давиденко // Новая наука: стратегии и векторы развития. – 2016. – № 1–3 [58]. – С. 4–6.
69. Давиденко, О. Н. Материалы к третьему изданию Красной книги Саратовской области / О. Н. Давиденко, С. А. Невский // Известия Саратовского госуниверситета. Новая серия. Серия химия. Биология. Экология. – 2013. – Т. 13. – № 2. – С. 40–49.
70. Давиденко, Т. Н. Состояние ценопопуляций *Fritillaria ruthenica* Wikstr. на территории памятника природы «Нижне-Банновский» /

Т. Н. Давиденко // Наукоемкие исследования как основа инновационного развития общества: сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. – Стерлитамак: АМИ, 2019. – С. 8–10.

71. Даревский, И. С. Фауна пресмыкающихся Армении и ее зоогеографический анализ / И. С. Даревский. – Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Ереван, 1957. – 21 с.

72. Демина, О. Н. Классификация растительности степей бассейна Дона / О. Н. Демина. – Ростов-на-Дону: Изд-во Южного федерального университета, 2015. – 212 с.

73. Демина, О. Н. Синтаксономия степной растительности Государственного природного биосферного заповедника «Ростовский» / О. Н. Демина [и др.] // Биоразнообразие долины Западного Маныча: Труды Государственного природного биосферного заповедника «Ростовский». – Вып. 5. – Ростов-на-Дону: Изд-во СКНЦ ВШ ЮФУ, 2012. – С. 44–79.

74. Демина, О. Н. Сказочный цветок из «Тысячи и одной ночи», или остров тюльпанов / О. Н. Демина. – Ростов-на-Дону: Издательско-полиграфическая фирма «Медиа-Полис», 2016. – 60 с.

75. Джапова, Р. Р. Эколого-биологические особенности ценопопуляции тюльпана Геснера (т. Шренка) на каштановых почвах / Р. Р. Джапова, Г. С. Хулхачиева, К. Ю. Чоникова // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов: материалы VII междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию Калмыц. гос.ун-та. Сер. Флора. Фауна. Экология. – Элиста: Изд-во гос. Калмыцкого ун-та, 2010. – С. 26–29.

76. Дженсен, У. Ботаническая гистохимия / У. Дженсен. – М.: Мир, 1965. – 377 с.

77. Дорофеев, П. И. Плейстоценовые флоры Северного Прикаспия / П. И. Дорофеев // Вопросы геологии восточной окраины Русской платформы

и Южного Урала. – В. 5. – Уфа: Акад. наук СССР. Башк. филиал. Горно-геол. ин-т, 1960. – С. 95–107.

78. Думитрашко, Н. В. Древнее оледенение Кавказа / Н. В. Думитрашко [и др.] // Геология четвертичного периода (плейстоцен). – Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1977. – С. 26–34.

79. Думитрашко, Н. В. Древнее оледенение Кавказа / Н. В. Думитрашко [и др.] // Геология четвертичного периода (плейстоцен). – Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1977. – С. 26–34.

80. Жилиев, Г. Г. Жизнеспособность популяций травянистых многолетников / Г. Г. Жилиев: Дис. ... д-ра биол. наук. – Львов, 2001. – 611 с.

81. Зволинский, В. П. Почвы солонцовых комплексов северного Прикаспия. Почвенно-мелиоративные условия развития земледелия в Нижнем Поволжье / В. П. Зволинский, В. Г. Ларешин. – М.: Изд-во РУДН, 1996. – 429 с.

82. Звягина, Н. С. Генетическая дифференциация Алтае-Саянского эндемика *Hedysarum theinum* Krasnob. (Fabaceae) по данным межмикросателлитного анализа геномной ДНК / Н. С. Звягина, О. В. Дорогина // Генетика. – 2013. – Т. 49. – № 10. – С. 1183–1189.

83. Злобин, Ю. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения / Ю. А. Злобин, В. Г. Склад, А. А. Клименко. – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.

84. Злобин, Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста / Ю. А. Злобин. – Сумы: Универ. кн., 2009. – 263 с.

85. Зубаков, В. А. Глобальные климатические события плейстоцена / В. А. Зубаков. – Л.: Гидрометеиздат, 1986. – 288 с.

86. Зубаков, В. А. Глобальные климатические события плейстоцена / В. А. Зубаков. – Л.: Гидрометеиздат, 1986. – 288 с.

87. Иванов, А. Л. Диэдропеталя пунцовая – *Diedropetala punicea* (Pall.) Galushko (*Delphinium puniceum* Pall.) / А. Л. Иванов // Красная книга

Ставропольского края. Том I. Растения. – Ставрополь: ИП Андреев Игорь Владимирович, 2018. – С. 336.

88. Иванов, А. Л. Конспект флоры Ставрополя / А. Л. Иванов. – Ставрополь: Изд-во Ставроп. гос. ун-та, 2001. – 200 с.

89. Иванов, А. Л. Редкие и исчезающие растения Ставрополя / А. Л. Иванов. – Часть II. – Ставрополь, 1995. – 128 с.

90. Иванов, А. Л. Флора Предкавказья и ее генезис / А. Л. Иванов: дис. ... д-ра биол. наук. – Ставрополь. 1998. – 478 с.

91. Иванова, Н. Н. Редкие и эндемичные виды растений флоры Горного Крыма: морфогенетический ответ на сохранение в генбанке *in vitro* / Н. Н. Иванова [и др.] // *Turczaninowia*. – 2022. – Т. 25. – № 1. – С. 24–30.

92. Иващенко, А. А. Тюльпаны и другие луковичные растения Казахстана / А. А. Иващенко. – Алматы: ИД «Две Столицы», 2005. – 192 с.

93. Ишбирдин, А. Р. Адаптивный морфогенез и экологические стратегии выживания травянистых растений / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова // *Методы популяционной биологии: материалы докл. VII Всерос. Популяционного семинара*. – Ч. 2. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2004. – С. 113–120.

94. Ишбирдин, А. Р. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского гос. заповедника / А. Р. Ишбирдин, М. М. Ишмуратова, Т. В. Жирнова // *Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Серия. Биология*. – 2005. – Вып. 1 (9). – С. 85–98.

95. Камелин, Р. В. Азиатские горные элементы во флоре Кавказа / Р. В. Камелин // *Флора и растительность Алтая*. – Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та, 1996. – С. 5–22.

96. Камелин, Р. В. Лекции по систематике растений: гл. теорет. систематики растений / Р. В. Камелин. – Барнаул: АзБука, 2004. – 226 с.

97. Кашин, А. С. Методы изучения ценопопуляций цветковых растений / А. С. Кашин [и др.]. – Саратов, 2015. – 127 с.
98. Кашин, А. С. Генетический полиморфизм *Tulipa gesneriana* L. по данным ISSR маркирования / А. С. Кашин, Т. А. Крицкая, И. А. Шанцер // Генетика. – 2016а. – Т. 52. – № 10. – С. 1134–1145.
99. Кашин, А. С. Состояние ценопопуляций и морфологическая изменчивость *Tulipa gesneriana* L. на севере Нижнего Поволжья / А. С. Кашин, Н. А. Петрова, И. В. Шилова // Ботанический журнал. – 2016б. – Т. 101. – № 12. – С. 1430–1465.
100. Кашин, А. С. Динамика жизненности популяций *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) в Нижнем Поволжье и на прилегающих территориях / А. С. Кашин [и др.] // Поволжский экологический журнал. – 2017. – № 3. – С. 206–274.
101. Кашин, А. С. Изменчивость морфологических признаков видов рода *Delphinium* (Ranunculaceae) Юго-Востока европейской части России / А. С. Кашин [и др.] // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104. – № 7. – С. 1090–1109.
102. Кашин, А. С. Географические особенности распределения растений *Tulipa suaveolens* Roth (Liliaceae, Magnoliophyta) по окраске цветка в европейской части ареала / А. С. Кашин [и др.] // Поволжский экологический журнал. – 2022. – № 2. – С. 150 – 172.
103. Кашин, А. С. Особенности биологии и экологии *Tulipa suaveolens* Roth в европейской части ареала / А. С. Кашин [и др.]. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2023. – 224 с.
104. Кирпичников, А. Н. Великий волжский путь и международная торговля и этнокультурная интеграция в эпоху раннего средневековья / А. Н. Кирпичников // Современные проблемы археологии России: сб. науч. тр. – Ч. 1. – Новосибирск: Изд-во института археологии и этнографии СО РАН, 2006. – С. 34–39.

105. Ковалевский, С. А. Континентальные толщи Аджинаура / С. А. Ковалевский. – Баку; Москва: Азнефтиздат, 1936. – 179 с.
106. Ковалевский, С. А. Континентальные толщи Аджинаура / С. А. Ковалевский. – Баку; Москва: Азнефтиздат, 1936. – 179 с.
107. Колаковский, А. А. Ботанико-географический спектр флоры Абхазии / А. А. Колаковский // Сообщения Академии наук Грузинской ССР. – 1975. – Т. 80. – Вып. 3. – С. 101–104.
108. Колаковский, А. А. Некоторые данные по палеогеографии Кавказа в связи с формированием его флоры / А. А. Колаковский // Труды Сухумского ботанического сада. – 1974. – Вып. 2. – С. 115–131.
109. Кондратьева, А. О. Генетический полиморфизм в популяциях *Globularia* L. восточно-европейского фрагмента ареала / А. О. Кондратьева [и др.] // Исследования молодых ученых в биологии и экологии – 2023: Сб. науч. ст. IV Междунар. науч. конф. молодых ученых. – Саратов: ООО «Амирит», 2023. – С. 54–55.
110. Кондратьева, А. О. Популяционный полиморфизм и экологические особенности видов *Globularia* L. Европейской России / А. О. Кондратьева: дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2023. – 260 с.
111. Конева, Н. В. Реликтовые элементы во флоре Самарской Луки: обзор работ / Н. В. Конева // Экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья. – Тольятти: Кассандра, 2011. – С. 124–131.
112. Корень, О. Г. Низкий уровень аллозимного полиморфизма реликтовых водных растений Дальнего Востока *Nelumbo komarovii* Grossh. и *Euryale ferox* Salisb. / О. Г. Корень, М. С. Яцунская, О. В. Наконечная // Генетика. – 2012. – Т. 48. – № 9. – С. 068–1076.
113. Котельникова, М. Г. Оценка уровня изменчивости биоэкологических показателей растений рябчика русского (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) в ходе мониторинга популяций в Красносамарском лесничестве / М. Г. Котельникова // Экологический сборник 6: Труды

молодых ученых Поволжья: сб. ст. Междунар. молодеж. науч. конф. – Тольятти: Кассандра, 2017. – С. 208–212.

114. Котельникова, М. Г. Предварительные итоги мониторинга биоэкологических особенностей растений рябчика русского (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) в модельных биотопах Красносамарского лесничества / М. Г. Котельникова // Самарский научный вестник. – 2016. – № 2 (15) – С. 33–38.

115. Красная книга Волгоградской области. Ч. 2. Растения и другие организмы / под ред. д.б.н., проф. О. Г. Барановой, д.б.н., проф. В. А. Сагаляева. – 2-е изд., перераб. и доп. – Воронеж: ООО «Издат-Принт», 2017. – 268 с.

116. Крицкая, Т. А. Коллекция редких и исчезающих видов растений Саратовской области в условиях замедленного роста / Т. А. Крицкая, А. С. Кашин // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. – 2016. – Т. 16. – Вып. 1. – С. 74–79.

117. Крицкая, Т. А. Формирование коллекции *in vitro* охраняемых растений Саратовской области с использованием методов клонального микроразмножения и молекулярногенетического маркирования / Т. А. Крицкая: дис. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2017. – 183 с.

118. Крицкая, Т. А. Микроразмножение и соматоклональная изменчивость *Tulipa suaveolens* (Liliaceae) *in vitro* / Т. А. Крицкая, А. С. Кашин, М. Ю. Касаткин // Онтогенез. – 2019. – Т. 50. – № 4. – С. 270–277.

119. Крицкая, Т. А. Оценка генетического разнообразия популяций *Tulipa suaveolens* Волгоградской области / Т. А. Крицкая, А. С. Кашин // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2019. – Т. 180. – № 4. – С. 88–93.

120. Крицкая, Т. А. Мониторинг состояния ценопопуляций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (Colchicaceae) в Саратовской области /

Т. А. Крицкая, В. С. Епифанов, А. С. Кашин // Живые системы – 2023: сб. науч. ст. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2023. – С. 61–62.

121. Крицкая, Т. А. Филогеографический анализ Рябчика шахматовидного (Лилейные) и его связь с эндемичными видами *Fritillaria* Северного Кавказа / Т. А. Крицкая // Живые системы – 2023: сб. науч. ст. [Электронное издание сетевого распространения] – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2023. – С. 169–172.

122. Куваев, В. Б. Живокость пунцовая – *Delphinium puniceum* Pall. / В. Б. Куваев // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – С. 481–482.

123. Кузнецов, Н. И. Элементы средиземноморской области в Западном Закавказье / Н. И. Кузнецов // Записки Императорского Русского Географического об-ва. – 1891. – Т. XXIII. – № 3. – 190 с.

124. Куликова, Л. В. Особенности прорастания семян Брандушки разноцветной (*Bulbocodium versicolor*) в лабораторных условиях / Л. В. Куликова [и др.] // Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. – 2017. – Т. 15. – № 2. – С. 53–57.

125. Кутлунина, Н. А. Морфологический и генетический (AFLP) анализы видов тюльпанов родства *Tulipa bibersteiniana* (Liliaceae) / Н. А. Кутлунина, М. А. Полежаева, М. В. Пермякова // Генетика. – 2013. – Т. 49. – № 4. – С. 461–471.

126. Куцев, М. Г. Фрагментный анализ ДНК растений: RAPD, DAF, ISSR. / М. Г. Куцев. – Барнаул: АРТИКА, 2009. – 164 с.

127. Леонова, А. А. Особенности семенного размножения рябчика русского (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) в естественных популяциях / А. А. Леонова // Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. – 2016. – Т. 14. – № 1. – С. 43–48.

128. Леонтьев, О. К. Геоморфология берегов и дна Каспийского моря / О. К. Леонтьев, Е. Г. Маев, Г. И. Рычагов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. – 210 с.
129. Леонтьев, О. К. Древние береговые линии четвертичных трансгрессий Каспийского моря / О. К. Леонтьев // Труды Научно-исследовательского института геологии Арктики Министерства геологии СССР. – 1961. – Т. 8. – С. 45–64.
130. Леонтьев, О. К. Эволюция берегов Каспия в верхнем плиоцене и четвертичном периоде / О. К. Леонтьев // Геоморфологический анализ при геологических исследованиях в Прикаспийской впадине. – М: Изд-во Моск. ун-та, 1968. – С. 106–140.
131. Леонтьев, О. К. Древние береговые формы полуострова Бузачи / О. К. Леонтьев, В. С. Мякокин, Г. И. Рычагов // Геоморфология. – 1971. – № 2. – С. 73–77.
132. Лепёхин И. И. Дневные записки путешествия доктора и Академии наук адъюнкта Ивана Лепехина по разным провинциям Российского государства в 1768-1769 году / И. И. Лепёхин. – Ч. 1. – СПб: Типография Императорской Академии наук, 1771.
133. Лилиенберг Д. А. Рельеф южного склона восточной части Большого Кавказа. М.: АН СССР, 1962.
134. Литвинская, С. А. Тюльпан Геснера / С. А. Литвинская, Е. В. Мордак // Красная книга Краснодарского края: Растения и грибы. – Краснодар: Дизайн Бюро, 2007. – С. 203.
135. Литвинская, С. А. Тюльпан Шренка – *Tulipa schrenkii* Regel / С. А. Литвинская // Красная книга Российской федерации (растения и грибы). – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – С. 333–334.
136. Лыу, Т. Н. Изменчивость признаков растений *Tulipa gesneriana* в ценопопуляции, полиморфной по окраске цветков / Т. Н. Лыу [и др.] // Вестник Калмыцкого университета. – 2013б. – № 1 (17). – С. 39–43.

137. Лыу, Т. Н. Полиморфизм ценопопуляции тюльпана Геснера по окраске околоцветника и изменчивость количественных признаков / Т. Н. Лыу, Р. В. Бадаев, Н. Ц. Лиджиева // В мире научных открытий. – 2013а. – № 11.2 (47). – С. 51–64.
138. Лыу, Т. Н. Эколого-биоморфологическая характеристика и структура ценопопуляций видов рода тюльпан (*Tulipa* L.) в государственном природном биосферном заповеднике «Чёрные земли» / Т. Н. Лыу: дис. ... канд. биол. наук. – Ростов-на-Дону, 2017. – 248 с.
139. Львов, П. Л. О некоторых замечательных фитоценозах Дагестана / П. Л. Львов // Ботанический журнал. – 1976. – Т. 61. – № 1. – С. 114–120.
140. Маевский, П. Ф. Флора средней полосы европейской части России / П. Ф. Маевский. – 11-е изд. – М: Т-во науч. изд. КМК. – 2014. – 635 с.
141. Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
142. Макаров, Б. С. Голландские садовые мастера в Санкт-Петербурге. Первая половина XVIII в. / Б. С. Макаров. – СПб; Гронинген: Российско-Нидерландский центр, 2013. – 320 с.
143. Макаров, В. З. Ландшафтное районирование Саратовского Правобережья / В. З. Макаров, Н. В. Пичугина // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Науки о Земле. – 2013. – Т. 13. – № 2. – С. 13–16.
144. МаксUTOва, Н. В. Об эколого-ценотических особенностях местообитаний *Tulipa gesneriana* L. в Урало-Илекском междуречье / Н. В. МаксUTOва, О. Г. Калмыкова // Вопросы степеведения. – 2013. – № 10. – С. 54–58.
145. Малютин, Н. И. Многолетние дельфиниумы / Н. И. Малютин. – М.: Агропромиздат, 1992. – 56 с.

146. Малютин, Н. И. Филогения и систематика рода *Delphinium* L. / Н. И. Малютин // Ботанический журнал. – 1973. – Т. 58. – № 12. – С. 1710–1722.
147. Малютин, Н. И. Система рода *Delphinium* (Ranunculaceae), основанная на морфологических признаках семян / Н. И. Малютин // Ботанический журнал. – 1987. – Т. 72. – № 5. – С. 683–693.
148. Мамедов, А. В. Палеогеография Азербайджана в раннем и среднем плейстоцене / А. В. Мамедов, Б. Д. Алескеров. – Баку: Элм, 1988. – 158 с.
149. Мамедов, А. В. Палеогеография Азербайджана в раннем и среднем плейстоцене / А. В. Мамедов, Б. Д. Алескеров. – Баку: ЭЛМ, 1988. – 158 с.
150. Марков, К. К. Четвертичный период / К. К. Марков, Г. И. Лазуков, В. А. Николаев. – Т. 2. – М.: Изд-во Моск. Ун-та, 1965. – 435 с.
151. Маркова, А. К. Экосистемы Восточной Европы в эпоху максимального похолодания валдайского оледенения (24–18 тыс. лет назад) по флористическим и териологическим данным / А. К. Маркова, А. Н. Симакова, А. Ю. Пузаченко // Доклады Академии Наук. – 2002. – Т. 386. – № 5. – С. 681–685.
152. Масленников, А. В. Рябчик русский (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) – эталонный вид лесостепных кальциевых ландшафтов Ульяновского Предволжья / А. В. Масленников, Л. А. Масленникова // Трешниковские чтения 2021: Современная географическая картина мира и технологии географического образования: Материалы всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участ. – Ульяновск: ФГБОУ ВО «УлГПУ им. И. Н. Ульянова», 2021. – С. 53–54.
153. Мельник, В. И. *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Melanthiaceae) – редкий вид флоры Европы (географическое распростра-

нение, условия обитания и структура ценопопуляций) / В. И. Мельник [и др.]. – Киев: Фитосоциоцентр, 2007. – 44 с.

154. Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан / ред. М. М. Ишмуратова. – Уфа: Башк. энцикл., 2020. – 276 с.

155. Милановский, Е. Е. Основные вопросы истории древнего оледенения Центрального Кавказа / Е. Е. Милановский // Проблемы геологии и палеогеографии антропогена. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1966.

156. Мильков, Ф. Н. Физическая география СССР. Общий обзор. Европейская часть СССР. Кавказ / Ф. Н. Мильков, Н. А. Гвоздецкий. – М.: Мысль, 1976. – 448 с.

157. Митрофанова И. В. Соматический эмбриогенез и органогенез как основа биотехнологии получения и сохранения многолетних садовых культур / И. В. Митрофанова. – Киев: Аграрна наука, 2011. – 344 с.

158. Молканова, О. И. Генетические банки растений: проблемы формирования, сохранения и использования / О. И. Молканова [и др.] // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. – 2010. – Вып. 3. – С. 33–39.

159. Молканова, О. И. Научные основы сохранения и устойчивого воспроизводства генофонда растений в культуре *in vitro* / О. И. Молканова, О. Г. Васильева, Л. Н. Коновалова // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. – 2015. – Т. 25. – № 2. – С. 95–100.

160. Мордак, Е. В. *Fritillaria* L. / Е. В. Мордак // Конспект флоры Кавказа: в 3 томах. – Т. 2. – СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2006. – С. 76–79.

161. Мордак, Е. В. Род *Tulipa* L. / Е. В. Мордак // Флора европейской части СССР. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1979. – С. 232–236.

162. Мордак, Е. В. Что такое *Tulipa schrenkii* Regel и *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? / Е. В. Мордак // Новости систематики высших растений. – 1990. – № 27. – С. 27–32.

163. Москвитин, А. И. Плейстоцен Нижнего Поволжья / А. И. Москвитин // Труды Геологического института АН СССР. – Вып. 64. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 263 с.
164. Невский, С. А. Род 524. *Delphinium* L. / С. А. Невский // Флора СССР. – Т. 7. – М; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – С. 101–183.
165. Николаева, М. Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян. / М. Г. Николаева, М. В. Разумова, В. Н. Гладкова. – Л.: Наука. Ленингр. отд., 1985. – 348 с.
166. Николаева, М. Г. Биология семян / М. Г. Николаева, И. В. Лянгузова, Л. М. Поздова. – СПб.: РАН., Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова, 1999. – 232 с.
167. Новикова, Т. И. Сохранение редких и полезных растений в коллекции *in vitro* Центрального Сибирского ботанического сада / Т. И. Новикова, А. Ю. Набиева, Т. В. Полуобоярова // Вестник ВОГиС. – 2008. – Т. 12. – № 4. – С. 564–572.
168. Оганезова, Г. Г. Проблемы рода *Colchicum* L. *Colchicum sensu lato* или *Colchicum sensu stricto* в свете категорий прерывности и непрерывности / Г. Г. Оганезова. – Ереван: НАН РА, Институт ботаники им. А. Тахтаджяна. – 2019. – 176 с.
169. Особо охраняемые природные территории Саратовской области: национальный парк, природные микрозаповедники, памятники природы, дендрарии, ботанический сад, особо охраняемые геологические объекты / ред. В. З. Макаров [и др.]. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. – 300 с.
170. Перегрим, М. М. *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae) в Україні / М. М. Перегрим [и др.]. – Київ: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2009. – 135 с.
171. Петрова, Н. А. О распространении брандушки разноцветной в Саратовской области / Н. А. Петрова [и др.] // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. – 2015. – Вып. 13. – С. 25–31.

172. Петрова, Н. А. Энтомофауна опылителей *Tulipa suaveolens* Roth в Нижнем Поволжье / Н. А. Петрова [и др.] // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. – 2019. – Т. 17. – № 1. – С. 3–17.

173. Поканинов, Л. Б. Биология и ритмы развития тюльпана Шренка на островах озера Маныч-Гудило / Л. Б. Поканинов, И. И. Куйкунов // Экология и природная среда Калмыкии: сб. науч. тр. гос. природ. биосфер. заповедника «Черные земли». – Элиста, 2005. – С. 46–50.

174. Попов, А. В. Тюльпан Геснера (Шренка) / А. В. Попов, А. В. Луконина, Н. А. Супрун // Красная книга Волгоградской области. В двух томах. Т 2. Растения и другие организмы. – Воронеж: ООО «Издат-Принт», 2017. – С. 151.

175. Природа Саратовской области (Физико-географические очерки) / ред. П. С. Кузнецов. – Саратов: Сарат. кн. изд-во, 1956. – 136 с.

176. Пряхина, С. И. Климат Саратовской области / С. И. Пряхина // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, событиях, фактах, именах). – 2-е изд. – Саратов: Приволж. изд-во, 2011. – С. 23–25.

177. Пряхина, С. И. Мониторинг климата Саратовской области / С. И. Пряхина, Ю. Н. Фридман, М. Ю. Васильева // Известия Саратовского университета. Серия: Науки о Земле. – 2006. – Т. 6. – № 1. – С. 15–18.

178. Растительность Европейской части СССР / под ред. С. А. Грибовой, Т. И. Исаченко, Е. М. Лавренко. – Л.: Наука, 1980. – 429 с.

179. Рейнгард, А. Л. Несколько слов о хронологической связи между оледенениями Кавказа и каспийскими трансгрессиями // Записки Российского минералогического общества. – 1932. – Т. 61. – № 1.

180. Рейнгард, А. Л. Несколько слов о хронологической связи между оледенениями Кавказа и каспийскими трансгрессиями / А. Л. Рейнгард // Записки Российского минералогического общества. – 1932. – Т. 61. – № 1

181. Рычагов, Г. И. Плейстоценовая история Каспийского моря / Г. И. Рычагов: автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. – Москва, 1977. – 62 с.
182. Рычагов, Г. И. Плейстоценовая история Каспийского моря / Г. И. Рычагов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1997. – 267 с.
183. Рябухина, М. В. Возможности и значение генетического анализа растений в экспертной деятельности / М. В. Рябухина, К. В. Крутовский // Систематические и флористические исследования Северной Евразии: матер. III Всерос. конф. с междунар. уч. (к 95-летию со дня рождения профессора А.Г. Еленевского) [Электронное издание сетевого распространения]. – Москва: МПГУ, 2023 – С. 301–307.
184. Сагалаев, В. А. Географический анализ аридной флоры степей и пустынь Юго-Востока европейской части России / В. А. Сагалаев // Известия Волгоградского педагогического государственного университета. – 2004. – № 4. – С. 27 – 43.
185. Сагалаев, В.А. Сем. 39. Liliaceae Juss. – Лилейные / В. А. Сагалаев, И. А. Шанцер // Флора Нижнего Поволжья. – Т. 1. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. – С. 355–368.
186. Саксонов, С. В. Жизненная стратегия и онтогенез шаровницы крапчатой (*Globularia punctata*, Globulariaceae) в условиях реликтового ареала / С. В. Саксонов [и др.]: сб. матер. конф. Четвертые Любищевские чтения. Теоретические проблемы экологии и эволюции. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. – С. 191–202.
187. Саксонов, С. В. Классификация реликтовых растений центральной части Приволжской возвышенности / С. В. Саксонов, С. А. Сенатор, Н. В. Конева // Известия Самарского научного центра РАН. – 2011. – Т. 13. – № 5. – С. 64–67.
188. Саксонов, С. В. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011) / С. В. Саксонов, С. А. Сенатор // Флора Волжского бассейна. – Тольятти: Кассандра, 2012. – Т. I. – 511 с.

189. Саксонов, С. В. Реликтовые элементы флоры Средне-Волжского биосферного резервата (Приволжская возвышенность) / С. В. Саксонов [и др.] // Экология и география растений и сообществ Среднего Поволжья. – Тольятти: Кассандра, 2014. – С. 342–348.
190. Саксонов, С. В. Ресурсы флоры Самарской луки / С. В. Саксонов. – Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2005. – 416 с.
191. Саксонов, С. В. Самаролукская популяция реликтового вида *Globularia punctata* Lapeyr. (Globulariaceae) / С. В. Саксонов, Л. В. Сидякина // Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-экологоэкономических систем: матер. III междунар. конф., посвященной 85-летию Самарского государственного экономического университета. – Самара: Самарский государственный экономический университет, 2016. – С. 92–94.
192. Саксонов, С. В. Самаролукский флористический феномен / отв. ред. Г. С. Розенберг. – М.: Наука, 2006. – 263 с.
193. Саксонов, С. В. Флористическое наследие Ивана Ивановича Спрыгина (к 140-летию со дня рождения) / С. В. Саксонов, С. А. Сенатор, Н. С. Раков // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2013. – Т. 22. – № 3. – С. 7–31.
194. Сапельникова, И. И. Сезонное развитие рябчика русского (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) в Воронежском заповеднике / И. И. Сапельникова // Труды воронежского государственного заповедника. Т. XXIX.: сб. науч. тр. – Барнаул: Новый формат, 2020. – С. 175–198.
195. Свиточ, А. А. Колебания уровня Каспийского моря в плейстоцене (классификация и систематическое описание) / А. А. Свиточ // Каспийское море. Палеогеография и геоморфология. – М.: Наука, 1991. – С. 5–100.
196. Свиточ, А. А. Палеогеография Большого Каспия / А. А. Свиточ // Вестник Московского университета. Серия. 5. География. – 2015. – № 4. – С. 69–80.

197. Свиточ, А. А. Строение и палинология опорного разреза каспийского плейстоцена Мишовдаг (Куринская депрессия) / А. А. Свиточ, Г. М. Шумова, Т. А. Янина // Доклады Академии Наук. – 1998. – Т. 363. – № 5. – С. 658–661.
198. Седайкин, В. М. Опорные разрезы четвертичных отложений Северо-Западного Прикаспия / В. М. Седайкин. – Деп. ВИНТИ, N 1594-В-88. 1988. – 190 с.
199. Сенатор, С. А. Причины дизъюнкций ареалов растений в СамарскоУльяновском Поволжье (в порядке дискуссии) / С. А. Сенатор, С. В. Саксонов: сб. матер. конф. Пятые Любичевские чтения. Теоретические проблемы экологии и эволюции. Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы. – Тольятти: Кассандра, 2010а. – С. 180–189.
200. Сенатор, С. А. Средне-Волжский биосферный резерват: раритетный флористический комплекс / С. А. Сенатор, С. В. Саксонов. – Тольятти: Кассандра, 2010б. – 251 с.
201. Серебрянная, Т. А. О динамике лесостепной зоны в центре Русской равнины в голоцене / Т. А. Серебрянная // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. – М.: Наука, 1982. – С. 179–186.
202. Силаева, Т. Б. Рябчик русский – *Fritillaria ruthenica* Wikstr. / Т. Б. Силаева // Красная книга Российской федерации (растения и грибы). – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – С. 324–325.
203. Симакова А. Н. Реконструкция растительного покрова Русской равнины во второй половине позднего неоплейстоцена и среднего голоцена / А. Н. Симакова, А. Ю. Пузаченко // Биосфера – экосистема – биота в прошлом Земли: палеобиогеографические аспекты. – М.: Наука, 2005. – С. 404–430.

204. Спиридонова, Е. А. Эволюция растительного покрова бассейна Дона в верхнем плейстоцене – голоцене / Е. А. Спиридонова. – М.: Наука, 1991. – 221 с.
205. Судакова, Н. Г. Ледниковая ритмика плейстоцена на Русской равнине. Проблемы и пути решения / Н. Г. Судакова // Горизонты географии. К 100-летию К. К. Маркова. – М.: Типография Россельхозакадемии, 2005. – С. 150–158.
206. Судакова, Н. Г. Литогенная основа палеогеографических исследований / Н. Г. Судакова // Проблемы палеогеографии и стратиграфии плейстоцена: сб. науч. тр. юбил. сессии Лаб. новейших отложений и палеогеографии плейстоцена. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 2000. – С. 11–34.
207. Талиев, В. И. Процесс видообразования в роде *Tulipa* / В. И. Талиев // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1930. – Т. 24. – № 2. – С. 57–122.
208. Тарасов, А. О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области / А. О. Тарасов. – Саратов: Изд-во Саратов. гос. ун-та, 1977. – 24 с.
209. Тахтаджян, А. Л. Флора Еревана / А. Л. Тахтаджян, А. А. Фёдоров. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. – 393 с.
210. Тимовкина, А. Е. Виды растений Богдинско-баскунчакского заповедника, включённые в Красную книгу Российской Федерации / А. Е. Тимовкина // Современные проблемы географии: межвуз. сб. науч. тр. – Астрахань: Изд-во Астрах. гос. ун-та, 2022. – Вып. 7. – С. 39–43.
211. Тихонова В. Л. Работа с семенами в ботанических садах и возможности создания семенных банков // Биологическое разнообразие растений. Интродукция растений. Матер. III Междунар. конф. СПб., 2003. С. 345–346.

212. Ткаченко, В. С. *Tulipa schrenkii* Regel (~ *T. gesneriana* L. s.l.) / В. С. Ткаченко // Червона книга України. Рослинний світ. – Киев: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 149.

213. Ткаченко, М. А. О распространении и охране в европейской части России некоторых редких представителей рода *Delphinium* L. / М. А. Ткаченко // Изучение, сохранение и восстановление естественных ландшафтов: сб. ст. V Междунар. науч.-практ. конф. – М.: Планета, 2015. – С. 108–112.

214. Толмачев, А. И. О происхождении арктической флоры. Когда, где и как возникла арктическая флора? / А. И. Толмачев // Вопросы ботаники. – 1960. – Вып. 3. – С. 72–74.

215. Трифонова, А. А. Низкий уровень подразделенности популяций редкого вида *Allium regelianum* A. K. Becker ex Pjin Волгоградской области на основе данных ISSR-анализа / А. А. Трифонова, Е. З. Кочиева, А. М. Кудрявцев // Экологическая генетика. – 2017. – Т. 15. – № 1. С. 30–37.

216. Фёдоров, А. А. О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L.) / А. А. Фёдоров // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – Вып. 3. – М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР. Напеч. в Л., 1958. – С. 230–248.

217. Федоров, А. А. История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы / А. А. Федоров // Материалы по четвертичному периоду СССР. – Вып. 3. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – С. 42–63.

218. Фёдоров, Н. И. Род *Delphinium* L. на Южном Урале: экология, популяционная структура и биохимические особенности / Н. И. Фёдоров. – Уфа: Гилем, 2003. – 149 с.

219. Филиппова, Н. Ю. Палинология верхнего плиоцена – среднего плейстоцена юга каспийской области / Н. Ю. Филиппова. – М.: ГЕОС, 1997. – 164 с.

220. Фризен, Н. Молекулярные методы, используемые в систематике растений. / Н. Фризен. – Барнаул: АзБука. 2007. – 64 с.
221. Хаин, В. Е. Геотектоническое развитие Юго-Восточного Кавказа / В. Е. Хаин. – Баку: Азнефтеиздат, 1950. – 223 с.
222. Худякова, Л. П. Брандушка разноцветная – *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. / Л. П. Худякова // Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. – Саратов: Папирус, 2021. – С. 167–168.
223. Цвелёв, Н. Н. Брандушка разноцветная – *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. / Н. Н. Цвелев // Красная книга Российской Федерации: растения и грибы. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – С. 339 – 340.
224. Цвелёв, Н. Н. О некоторых родах семейства Лютиковых (*Ranunculaceae*) в Восточной Европе / Н. Н. Цвелёв // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81. – № 12. – С. 112–122.
225. Цвелёв, Н. Н. Род 10. Живокость – *Delphinium* / Н. Н. Цвелёв // Флора Восточной Европы. – Т. 10. – СПб.: Мир и семья; Издательство СПХФА, 2001. – С. 66–74.
226. Чеботарева, Н. С. Последнее оледенение Европы и его геохронология / Н. С. Чеботарева, И. А. Макарычева. – М.: Наука. – 254 с.
227. Чепалыга, А. Л. Палеогеография и палеоэкология бассейнов Черного и Каспийского морей (Понто-Каспия) в плиоплейстоцене / А. Л. Чепалыга. – Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. – Москва, 1980. – 46 с.
228. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 992 с.
229. Чернышова, Е. И. К изучению жизненного состояния ценопопуляций *Fritillaria ruthenica* Wikstr. на территории памятника природы регионального значения Самарской области «Родник истока р. Съезжая» / Е. И. Чернышова // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Качество

воды и водные биоресурсы (VII Люблищевские чтения): матер. Междунар. науч. чтений. – Тольятти: Изд-во «Анна», 2020. – С. 194–196.

230. Чигуряева, А. А. О характере растительности в районе Волгограда в эпоху среднего палеолита / А. А. Чигуряева, Н. Я. Хвалина // Краткие сообщения Института археологии. – Вып. 2. – М.: Изд-во АН СССР, 1961.

231. Чупахин, В. М. Физическая география Северного Кавказа / В. М. Чупахин. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов. ун-та, 1974. – 200 с.

232. Шанцер, И. А. Критическое исследование шиповников (*Rosa L.*) заповедника «Хомутовская степь» / И. А. Шанцер, А. В. Вагина, В. М. Остапко // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2011. – Т. 116. – № 3. – С. 38–48.

233. Шанцер, И. А. Сколько видов, родственных *Rosa majalis*, растет в европейской части России? / И. А. Шанцер, В. Н. Войлокова // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93. – № 11. – С. 1690–1704.

234. Шаповалова, А. А. Возрастной спектр ценопопуляций рябчика русского (*Fritillaria ruthenica* Wikstr.) в Балашовском районе в 2016 г. / А. А. Шаповалова // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: естественные и технические науки. – 2017. – Вып. 11. – С. 31–35.

235. Шаповалова, А. А. Онтогенетическая характеристика тюльпана Шренка (*Tulipa schrenkii* Regel.) в Балашовском районе / А. А. Шаповалова // Биоразнообразие и антропогенная трансформация природных экосистем: сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. – Саратов: ИЦ «Наука», 2013. – С. 123–124.

236. Шилова, И. В. Особенности семенного размножения *Tulipa gesneriana* L. в естественных популяциях севера Нижнего Поволжья / И. В. Шилова, Н. А. Петрова, А. С. Кашин // Научный фонд «Биолог». – 2015. № 5(9). – С. 19–23.

237. Шитиков, В. К. Многомерный статистический анализ экологических сообществ (обзор) / В. К. Шитиков, Т. Д. Зинченко // Теоретическая и прикладная экология. – 2019. – Вып. 1. – С. 5–11.
238. Шкатова, В. К. Палеогеографическая реконструкция и хронология позднеплейстоценовых бассейнов Каспия / В. К. Шкатова // Квартер-2005: сб. науч. тр. – Сыктывкар: Геопринт, 2005. – С. 463–466.
239. Штырова, В. К. Рельеф Саратовской области / В. К. Штырова // Энциклопедия Саратовского края (в очерках, событиях, фактах, именах). – 2-е изд. – Саратов: Приволж. изд-во, 2011. – С. 7–11.
240. Эбель, А. Л. К изучению эндемичных и субэндемичных видов *Delphinium* L. (Ranunculaceae) во флоре алтайской горной страны / А. Л. Эбель // Систематические заметки по материалам Гербария им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете им. В. В. Куйбышева. – 2015. – № 12. – С. 32–45.
241. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.) / Отв. ред. А. К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 556 с.
242. Янина, Т. А. Палеогеография бассейнов Понто-Каспия в плейстоцене по результатам малакофаунистического анализа / Т. А. Янина: дис. ... д-ра геогр. наук. Москва, 2009. – 395 с.
243. Янина, Т. А. Эволюция природной среды Понто-Каспия в условиях глобальных изменений климата в позднем плейстоцене / Т. А. Янина // Вестник Московского университета. Серия. 5. География. – 2013. – Вып. 1. – С. 3–16.
244. Яхимович, В. Л. Плейстоцен нижнего течения р. Урал / В. Л. Яхимович [и др.]. – Уфа: БФАН СССР, 1986. – 135 с.
245. Abbott, R. J. Evolution in the Arctic: a phylogeographic analysis of the circumarctic plant, *Saxifraga oppositifolia* (Purple saxifrage) / R. J. Abbott, H. P. Comes // New Phytologist. – 2004. – V. 161. – № 1. – P. 211–224.

246. Affenzeller, M. Parallel bursts of recent and rapid radiation in the Mediterranean and Eritreo-Arabian biodiversity hotspots as revealed by *Globularia* and *Campylanthus* (Plantaginaceae) / M. Affenzeller, J. Kadereit, H. Comes // Journal of Biogeography. – 2018. – V. 45. – № 3. – P. 552–566.
247. Akhmetova, A. Sh. *In vitro* propagation of clones of *Tulipa* L. hybrid forms / A. Sh. Akhmetova, R. K. Baiburina, L. N. Mironova // Biotechnology in Russia. – 2007. – V. 2. – P. 1–7.
248. Al Salameen, F. Genetic diversity and population structure of *Haloxylon salicornicum* moq. in Kuwait by ISSR markers / F. Al Salameen [et al.] // PLOS ONE. – 2018. – V. 13. – № 11. – P. e0207369.
249. Albach, D. C. Piecing together the «new» Plantaginaceae / D. C. Albach, H. M. Meudt, B. Oxelman // American Journal of Botany. – 2005. – № 92. – P. 297–315.
250. Allendorf, F. W. Genetics and the conservation of natural populations: Allozymes to genomes / F. W. Allendorf // Molecular Ecology – 2017. – V. 26. – P. 420–430.
251. Ambrožová, K. Diverse retrotransposon families and an AT-rich satellite DNA revealed in giant genomes of *Fritillaria* lilies / K. Ambrožová [et al.] // Annals of Botany. – 2011. – V. 107. – № 2. – P. 255–268.
252. Anderson, E. C. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data / E. C. Anderson, E. A. Thompson // Genetics. – 2002. – V. 160. – № 3. – P. 1217–1229.
253. Anderson, E.C. Monte Carlo evaluation of the likelihood for  $N_e$  from temporally-spaced samples / E. C. Anderson, E. G. Williamson, E. A. Thompson // Genetics. – 2000. – V. 156. № 4. – P. 2109–2118.
254. Arista, M. Abiotic factors may explain the geographical distribution of flower colour morphs and the maintenance of colour polymorphism in the scarlet pimpernel / M. Arista [et al.] // Journal of Ecology. – 2013. – V. 101. – № 6. – P. 1613–1622.

255. Armbruster, W. S. Can indirect selection and genetic context contribute to trait diversification? A transition-probability study of blossom-colour evolution in two genera / W. S. Armbruster // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2002. – V. 15. – № 3. – P. 468–486.

256. Arroyo, J. Genetic structure and population differentiation of the Mediterranean pioneer spiny broom *Calicotome villosa* across the Strait of Gibraltar / J. Arroyo [et al.] // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2008. V. 93. – № 1. – 39–51.

257. Asgari, D. Biodiversity status of *Tulipa* (Liliaceae) in Iran inferred from molecular characterization / D. Asgari [et al.] // *Horticulture, Environment, and Biotechnology*. 2020. – V. 61. P. 559–567.

258. Ashcroft, M. B. Identifying refugia from climate change / M. B. Ashcroft // *Journal of Biogeography*. – 2010. – V. 37. – P. 1407–1413.

259. Avise, J. C. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics / J. C. Avise [et al.] // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 1987. – V. 18. – P. 489–522.

260. Bajc, M. Genetic differentiation of the Western Capercaillie highlights the importance of South-Eastern Europe for understanding the species phylogeography / M. Bajc [et al.] // *PLoS ONE* (2011) 6:1–15

261. Barmin, A. Key points selection for plants protected species of «Bogdinsko boskunchaksky» State nature reserve status monitoring with remote sensing data usage / A. Barmin, A. Kolotukhin, M. Valov // *Practical Geography and XXI Century Challenges. International Geographical Union Thematic Conference dedicated to the Centennial of the Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences: Conference Book. Part 1*. – Moscow: Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, 2018. – P. 123–125.

262. Barreno, E. Listado de plantas endemicas, raras o amenazadas de Espana / E. Barreno [et al.] // *Informacion Ambiental*. – 1984. – V. 3. – P. 48–71.

263. Bartha, L. A. Patterns of plastid DNA differentiation in *Erythronium* (Liliaceae) are consistent with allopatric lineage divergence in Europe across longitude and latitude / L. A. Bartha [et al.] // *Plant Systematics and Evolution*. – 2015. – V. 301. – P. 1747–1758.

264. Bartha, L. Carpathians as major geographic barriers shaping the phylogeographic history of *Erythronium dens-canis* (Liliaceae) in Europe: insights from plastid DNA sequences / L. Bartha [et al.] // *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*. – 2013. – V. 55. – Suppl. 1. – P. 39.

265. Bassett, D. *Delphiniums* / D. Basset, S. Basset // Portland: Timber Press, 2007. – 176 p.

266. Baum, B. R. Notes on the habitat and distribution of *Avena* species in the Mediterranean and Middle East / B. R. Baum [et al.] // *Canadian Journal of Botany*. – 1972. – V. 50. – № 6. – P. 1385–1397.

267. Beheregaray, L. B. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere / L. B. Beheregaray // *Molecular Ecology*. – 2008. – V. 17. – P. 3754–3774.

268. Bennett, K. D. Quaternary refugia of north European trees / K. D. Bennett, P. Tzedakis, K. Willis // *Journal of Biogeography*. – 1991. – V. 18. – P. 103–115.

269. Bennett, K. D. What do we mean by ‘refugia’? / K. D. Bennett, J. Provan // *Quaternary Science Reviews*. – 2008. – V. 27. – P. 2449–2455.

270. Berman, D. Invertebrates of the relict steppe ecosystems of Beringia, and the reconstruction of Pleistocene landscapes / D. Berman, A. Alfimov, S. Kuzmina // *Quaternary Science Reviews*. – 2011. – V. 30. – P. 2200–2219.

271. Bhagwat, S. A. Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits? / S. A. Bhagwat, K. J. Willis // *Journal of Biogeography*. – 2008. – V. 35. – P. 464–482.

272. Bi, Y. Chloroplast genomic resources for phylogeny and DNA barcoding: a case study on *Fritillaria* / Y. Bi [et al.] // *Scientific Reports*. – 2018. – V. 8. – № 1. – Article number. 1184.
273. Binney, H. Vegetation of Eurasia from the last glacial maximum to present: Key biogeographic patterns / H. Binney [et al.] // *Quaternary Science Reviews*. – 2017. – V. 157. – P. 80–97.
274. Bivand, R. Comparing implementations of global and local indicators of spatial association / R. Bivand, D. W. S. Wong // *TEST*. – 2018. – V. 27. – P. 716–748.
275. Blattner, F. R. Direct amplification of the entire ITS region from poorly preserved plant material using recombinant PCR / F. R. Blattner // *Biotechniques*. – 1999. – V. 27 – № 6. – P. 1180–1186.
276. Bougeois, L. Asian monsoons and aridification response to Paleogene sea retreat and Neogene westerly shielding indicated by seasonality in Paratethys oysters / L. Bougeois [et al.] // *Earth and Planetary Science Letters*. – 2018. – V. 485. – P. 99–110.
277. Briscoe, A. D. The evolution of color vision in insects / A. D. Briscoe, L. Chittka // *Annual Review of Entomology*. – 2001. – V. 46. – P. 471–510.
278. Brunfeld, S. J. Comparative phylogeography of northwestern North America / S. J. Brunfeld [et al.] // *Integrating Ecological and Evolutionary Processes in a Spatial Context*. – Oxford: Blackwell Science, 2001. – P. 319–339.
279. Carson, H. L. The population genetics of *Drosophila robusta* / H. L. Carson // *Advanced Genetics*. – 1958. – V. 9. – P. 1–40.
280. Carstens, B. C. Investigating the evolutionary history of the pacific north-west mesic forest ecosystem: hypothesis testing within a comparative phylogeographic framework / B. C. Carstens [et al.] // *Evolution*. – 2005. – V. 59. – P. 1639–1652.

281. Carter, I. E. Variation in the circularly polarized light reflection of *Lomaptera* (Scarabaeidae) beetles / I. E. Carter // *Journal of the Royal Society Interface*. – 2016. – V. 13. – Article number. 20160015.
282. Casimiro-Soriguer, R. Phylogeny and genetic structure of *Erophaca* (Leguminosae), a East-West Mediterranean disjunct genus from the Tertiary / R. Casimiro-Soriguer [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2010. – V. 56. – P. 441–450.
283. Caujapé-Castells, J. The influence of the Miocene Mediterranean desiccation on the geographical expansion and genetic variation of *Androcymbium gramineum* (Cav.) McBride (Colchicaceae) / J. Caujapé-Castells, R. K. Jansen // *Molecular Ecology*. – 2003. – V. 12. – P. 1515–1525.
284. Caves, J. K. Late Miocene uplift of the Tian Shan and Altai and reorganization of Central Asian climate / J. K. Caves [et al.] // *Geological Society America Today*. – 2017. – V. 27. – № 2. – P. 19–26.
285. Caves, J. K. The Neogene de-greening of Central Asia / J. K. Caves [et al.] // *Geology*. – 2016. – V. 44. – P. 887–990.
286. Chartier, M. The evolution of afro-montane *Delphinium* (Ranunculaceae): morphospecies, phylogenetics and biogeography / M. Chartier [et al.] // *Taxon*. – 2016. – V. 65. – № 5. – P. 1313–1327.
287. Chen, Q. DNA Barcoding and Phylogenomic analysis of the genus *Fritillaria* in China based on complete chloroplast genomes / Q. Chen, H. Hu, D. Zhang // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 13. – Article number. 764255.
288. Chen, Q. Phylogenetic analysis of *Fritillaria cirrhosa* D. Don and its closely related species based on complete chloroplast genomes / Q. Chen, X. B. Wu, D. Q. Zhang // *Peerj*. – 2019. – V. 7. – Article number. e7480.
289. Cheng, D. H. Color image segmentation: advances and prospects / D. H. Cheng [et al.] // *Pattern Recognition*. – 2001. – V. 34. – P. 2259–2281.
290. Chittka, L. Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision / L. Chittka [et al.] // *Cognitive ecology of*

pollination: animal behavior and floral evolution. – Cambridge: Cambridge University Press, 2001. – P. 106–126.

291. Chittka, L. Why red flowers are not invisible to bees / L. Chittka, N. M. Waser // *Israel Journal of Plant Sciences*. – 1997. – V. 45. – P. 169–183.

292. Choi, J. Y. Ancestral polymorphisms shape the adaptive radiation of *Metrosideros* across the Hawaiian Islands / J.Y. Choi [et al.] // *PNAS*. – 2021. – V. 118. – № 37. – Article number. e2023801118.

293. Christenhusz, M. J. M. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (*Liliaceae*) / M. J. M. Christenhusz [et al.] // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2013. – V. 172. – P. 280–328.

294. Clement, M. TCS: a computer program to estimate gene genealogies / M. Clement, D. Posada, K. A. Crandall // *Molecular Ecology*. – 2000. – V. 9. – P. 1657–1659.

295. Clusius, C. *Curae posteriores, seu plurimarum non ante cognitarum, aut descriptarum stirpium, peregrinorumque aliquot animalium novae descriptiones: quibus & omnia ipsius opera, aliaque ab eo versa augentur, aut illustrantur* / C. Clusius. – Antwerp: Officina Plantiniana Raphelengii, 1611.

296. Clusius, C. *Rariorum plantarum historia, quae accesserint, proxima pagina docebit* / C. Clusius. – Antwerp: Officina Plantiniana Raphelengii, 1601.

297. Coberly, L. Analysis of a chalcone synthase mutant in *Ipomoea purpurea* reveals a novel function for flavonoids: amelioration of heat stress / L. Coberly, M. Rausher // *Molecular Ecology*. – 2003. – V. 12. – P. 1113–1124.

298. Comes, H. P. Spatial and Temporal patterns in the evolution of the flora of the European Alpine System / H. P. Comes, J. W. Kadereit // *Taxon*. – 2003. – V. 52. – № 3. – P. 451–462.

299. Comes, H. P. Tests of Pleistocene speciation among alpine and montane species of *Globularia* (*Globulariaceae*) from the European high mountains / H. P. Comes, J. W. Kadereit // *Bauhinia*. – 2001. – V. 15. – 76 p.

300. Conner, J. K. Genetic mechanisms of floral trait correlations in a natural population / J. K. Conner // *Nature*. – 2002. – V. 420. – P. 407–410.
301. Cordus, V. *Annotationes in Pedacii Dioscoridis Anazarbei de Medica materia libros* / V. Cordus. – Strasbourg, 1561. – P. 213.
302. Cossard, G. Subfamilial and tribal relationships of Ranunculaceae: evidence from eight molecular markers / G. Gossard [et al.] // *Plant Systematics and Evolution*. – 2016. – V. 302. – № 4. – P. 419–431.
303. Costa, R. Comparison of RAPD, ISSR, and AFLP molecular markers to reveal and classify Orchardgrass (*Dactylis glomerata* L.) germplasm variations / R. Costa [et al.] // *PLOS ONE*. – 2016. – V. 11. – № 4. – Article number. e0152972.
304. Cremene C. Alterations of steppe-like grasslands in Eastern Europe: a threat to regional biodiversity hotspots / C. Cremene [et al.] // *Conservation Biology*. – 2005. – V. 19. – P. 1606–1618.
305. Cserkés, T. An integrative systematic revision of the European southern birch mice (Rodentia: Sminthidae, *Sicista subtilis* group) / T. Cserkés, M. Rusin, G. Sramkó // *Mammal Review*. – 2015b. – DOI:10.1111/mam.12058.
306. Cserkés, T. Rediscovery of the Hungarian birch mouse (*Sicista subtilis trizona*) in Transylvania (Romania) with molecular characterisation of its phylogenetic affinities / T. Cserkés [et al.] // *Mammalia* – 2015a. – V. 79. – P. 215–224.
307. Darriba, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing / D. Darriba [et al.] // *Nature Methods*. – 2012. – V. 9. – P. 772.
308. Day, P. D. Evolutionary relationships in the medicinally important genus *Fritillaria* L. (Liliaceae) / P. D. Day [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2014. – V. 80. – P. 11–19.
309. de Beaulieu, J.-L. The Weichselian late-glacial in southwestern Europe (Iberian Peninsula, Pyrenees, Massif Central, northern Apennines) /

J.-L. de Beaulieu [et al.] // *Journal of Quaternary Science*. – 1994. – V. 9. – P. 101–107.

310. de Woody, J. Genetic differentiation among species and populations of *Fritillaria* in northern California: identification of a possible hybrid swarm / J. de Woody, V. Hipkins. National Forest Genetics Laboratory Report for Project Number 251, Forest Service, United States Department of Agriculture, 2012.

311. Deng, T. Paleoaltimetry reconstructions of the Tibetan Plateau: progress and contradictions / T. Deng, L. Ding // *National Science Review*. – 2015. – V. 2. – P. 417–437.

312. Dengler, J. Biodiversity of Palaeartic grasslands: a synthesis / J. Dengler [et al.] // *Agriculture, Ecosystems & Environment*. – 2014. – V. 182. – P. 1–14.

313. Dimopoulos, P. Vascular plants of Greece: an annotated checklist / P. Dimopoulos [et al.]. – Berlin-Athens: Botanic Garden and Botanical Museum Berlin Dahlem and the Hellenic Botanical Society [Englera 31], 2013. – 372 p.

314. Ding, G. Molecular characterization and population diversity of *Limonium sinense* based on nuclear ribosomal DNA and ISSR / G. Ding [et al.] // *Russian Journal of Genetics*. – 2013. – V. 49. – № 5. – P. 539–544.

315. Dobzhansky, Th. Genetics and the origin of species / Th. Dobzhansky. – 3rd ed., rev. – New York: Columbia Univ. Press, 1951. – 364 p.

316. Dolukhanov, P. M. Late Quaternary Caspian: sea-levels, environments and human settlement / P. M. Dolukhanov [et al.] // *The Open Geography Journal*. – 2009. – V. 2. – P. 1–15.

317. Dong, W. Highly variable chloroplast markers for evaluating plant phylogeny at low taxonomic levels and for DNA barcoding / W. Dong [et al.] // *PLOS ONE*. – 2012. – V. 7. – № 4. – Article number. e35071.

318. Donița, N. L – Waldsteppen (Wiesensteppen im Wechsel mit sommergrünen Laubwäldern) und Trockenrasen im Wechsel mit Trockengebüschen / U. Bohn [et al.] (eds.) // *Karte der natürlichen Vegetation*

Europas/Map of the Natural Vegetation of Europe. Maßstab/Scale 1:2 500 000. Erläuterungstext. – Münster: Landwirtschaftsverlag, 2003. – P. 426–440.

319. Dragulescu, A. xlsx: read, write, format Excel 2007 and Excel 97/2000/XP/2003 files. R package version 0.6.3. / A. Dragulescu, C. Arendt. – [Internet resource] URL: <https://CRAN.R-project.org/package=xlsx>. – Published: 10.11.2020. – Date of the application: 21.05.2021.

320. Drummond, A. J. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees / A. J. Drummond, A. Rambaut // BMC Evolutionary Biology. – 2007. – V. 7. – P. 214.

321. Dupanloup, I. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations / I. Dupanloup, S. Schneider, L. Excoffier // Molecular Ecology. – 2002. – V. 11. – P. 2571–2581.

322. Duran, A. *Globularia anatolica* sp. nov. (Globulariaceae) from the Honaz Mountain National Park, southwest Turkey / A. Duran, O. Cetin, M. Ozturk // Nordic Journal of Botany. – 2009. – № 27. – P. 232–237.

323. Earl, D. A. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method / D. A. Earl, B. M. von Holdt // Conservation Genetics Resources. – 2012. – V. 4. – № 2. – P. 359–361.

324. Eckert, C. G. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond / C. G. Eckert, K. E. Samis, S. C. Loughheed // Molecular Ecology. – 2008. – V. 17. – P. 1170–1188.

325. Ehlers, J. Quaternary glaciations – extent and chronology / J. Ehlers, P. Gibbard. – London: Elsevier, 2004. – 488 p.

326. Ellison, A. M. Morphological variation in *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae): geographic, environmental, and taxonomic correlates / A. M. Ellison [et al.] // American Journal of Botany. – 2004. – V. 91. – P. 1930–1935.

327. Engelmann, F. *In vitro* conservation methods / F. Engelmann // Biotechnology and plant genetic resources: conservation and use. – Wallingford: CABI Publishing, 1997. – P. 119–162.
328. Escudero, M. Strait of Gibraltar: an effective gene-flow barrier for wind-pollinated *Carex helodes* (Cyperaceae) as revealed by DNA sequences, AFLP, and cytogenetic variation / M. Escudero [et al.] // American Journal of Botany. – 2008. – V. 95. – P. 745–755.
329. Evanno, G. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study / G. Evanno, S. Reqnaut, J. Goudet // Molecular Ecology. – 2005. – V. 14. – P. 2611–2620.
330. Everett, D. The genus *Tulipa*. Tulips of the world. Kew: Kew publishing, Royal Botanic Gardens, 2013. 380 p.
331. Excoffier, L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows / L. Excoffier, H. E. L. Lischer // Molecular Ecology Resources. – 2010. – V. 10. – P. 564–567.
332. Excoffier, L. Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration / L. Excoffier, N. Ray // Trends in Ecology and Evolution. – 2008. – V. 23. – P. 347–351.
333. Faegri, K. The principles of pollination ecology / K. Faegri, L. V. D. Pijl. – 3rd ed. – Oxford: Pergamon Press, 1979. – 256 p.
334. Favre, A. The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas / A. Favre [et al.] // Biological Reviews. – 2015. – V. 90. – P. 236–253.
335. Fekete, G. A new framework for understanding Pannonian vegetation patterns: regularities, deviations and uniqueness / G. Fekete [et al.] // Community Ecology. – 2014. – V. 15. – P. 12–26.
336. Ferchaud, A. L. Phylogeography of the *Vipera ursinii* complex (Viperidae): mitochondrial markers reveal an east–west disjunction in the

Palaeartic region / A. L. Ferchaud [et al.] // *Journal of Biogeography*. – 2012. – V. 39. – 1836–1847.

337. Fernández-Mazuecos, M. Ecological rather than geographical isolation dominates Quaternary formation of Mediterranean *Cistus* species / M. Fernández-Mazuecos, P. Vargas // *Molecular Ecology*. – 2010. – V. 19. – P. 1381–1395.

338. Fernández-Mazuecos, M. Historical isolation versus recent long distance connections between Europe and Africa in bifid toadflaxes (*Linaria* sect. *Versicolores*) / M. Fernández-Mazuecos, P. Vargas // *PLOS ONE*. – 2011. – V. 6. – Article number. e22234.

339. Fick, S. E. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas / S. E. Fick, R. J. Hijmans // *International Journal of Climatology*. – 2017. – V. 37. – P. 4302–4315.

340. Fox, J. *An R Companion to Applied Regression* / J. Fox, S. Weisberg. – 3rd ed. – Thousand Oaks: Sage, 2019. – 608 p.

341. Franiel, I. Leaf features of silver birch (*Betula pendula* Roth). Variability within and between two populations (uncontaminated vs Pb-contaminated and Zncontaminated site) / I. Franiel, K. Więski // *Trees*. – 2005. – V. 19. – P. 81–88.

342. Frankham, R. *Introduction to conservation genetics* / R. Frankham, J. D. Ballou, D. A. Briscoe – Cambridge: Cambridge University Press, 2002. – 618 p.

343. Freitag, H. The genus *Piptatherum* (Graminea) in Southwest Asia / H. Freitag // *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh*. – 1975. – V. 33. – № 3. – P. 341–408.

344. Frey, F. M. Opposing natural selection from herbivores and pathogens may maintain floral-color variation in *Claytonia virginica* (Portulacaceae) / F. M. Frey // *Evolution*. – 2004. – V. 58. – P. 2426–2437.

345. Gao, Y. D. Pleistocene glaciations, demographic expansion and subsequent isolation promoted morphological heterogeneity: A phylogeographic study of the alpine *Rosa sericea* complex (Rosaceae) / Y. D. Gao [et al.] // Scientific Reports. – 2015. – V. 5. – Article number. 11698.
346. Gesner C. De hortus germaniae liber recens, unacum descriptione Tulipae Turcanum, Chamaecerasi montani, Chamaemespili, Chamaenerii & Conizoidis / C. Gesner. – Zurich: Valete, 1561.
347. Givnish, T. Adaptive radiations and molecular systematics: Issues and approaches / T. Givnish, K. Sytsma (eds.) // Molecular Evolution and Adaptive Radiation. – Cambridge: Cambridge University Press, 1997. – P. 1–54.
348. González-Sampériz, P. Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula / P. González-Sampériz [et al.] // Review of Palaeobotany and Palynology. – 2010. – V. 162. – P.427–457.
349. Gràcia, F. Evidències geomorfològiques dels canvis del nivell marí / F. Gràcia [et al.] // Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears. – 2001. – V. 9. – P. 91–119.
350. Grichuk, V. P. Map of main types of vegetation ecosystems during maximum cooling of the last glaciation about 20.000 to 18.000 yr B. P. and explanatory notes to the map / V. P. Grichuk // Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironments of the Northern Hemisphere, Late Pleistocene – Holocene. – Budapest; Stuttgart: Gustav-Fischer Verlag, 1992. – P. 57, 123–124.
351. Griffiths, H. I. Balkan biodiversity: pattern and process in the european hotspot / H. I. Griffiths, B. Krystufek, J. M. Reed. – Kluwer; Dordrecht; Boston; London, 2004. – 358 p.
352. Grimm, G.W. The Colchic region as refuge for relict tree lineages: cryptic speciation in field maples / G.W. Grimm, T. Denk // Turkish Journal of Botany. – 2014. – V. 38. – P. 1050–1066.
353. Gupta, S. D. Plant image analysis: fundamentals and applications / S. D. Gupta, Y. Ibaraki. – Boca Raton: CRC Press, 2015. – 400 p.

354. Guzmán, B. Long-distance colonization of the Western Mediterranean by *Cistus ladanifer* (Cistaceae) despite the absence of special dispersal mechanisms / B. Guzmán, P. Vargas // *Journal of Biogeography*. – 2009. – V. 36. P. 954–968.
355. Gvozdik V, Jandzik D, Cordos B, Rehak I, Koltik P A mitochondrial DANN phylogeny of the endangered vipers of the *Vipera ursinii* complex // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2012. – V. 62. – P.1019–1024.
356. Hadidchi, A. Using microscopic techniques for taxonomic implications of seed and fruits of *Delphinium* L. (sensu lato) (Ranunculaceae) / A. Hadidchi, F. Attar, F. Ullah // *Microscopy Research and Technique*. – 2019. – V. 83. – № 2. – 2019. – P. 1–19.
357. Hall A. D. The genus *Tulipa* / A. D. Hall. – London: Royal Horticultural Society, 1940. – 221 p.
358. Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T. A. Hall // *Nucleic Acids Symposium Series*. – 1999. – V. 41. – P. 95–98.
359. Hammer, K. Agrobiodiversity with emphasis on plant genetic resources / K. Hammer, N. Arrowsmith, T. Gladis // *Naturwissenschaften*. – 2003. – V. 90. – № 6. – P. 241–250.
360. Hammer, O. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis / O. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Palaeontological Electronica*. – 2001. – V. 4. – № 1. – P. 1–9.
361. Hampe, A. Fecundity limits in *Frangula alnus* (Rhamnaceae) relict populations at the species? Southern range margin / A. Hampe // *Oecologia*. – 2005. – V. 143. – P. 377 – 386.
362. Hampe, A. Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia / A. Hampe [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2003. – V. 12. – P. 3415–3426.
363. Harzhauser, M. Benchmark data of a changing sea – palaeogeography, palaeobiogeography and events in the Central Paratethys during the Miocene /

M. Harzhauser, W. E. Piller // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2007. – V. 253. – P. 8–31.

364. Hazler Pilepić, K. Contribution to *Globularia* phylogeny based on nuclear ribosomal spacer and two chloroplast DNA regions / K. Hazler Pilepić [et al.] // *Periodicum Biologorum*. – 2016. – V. 118. – P. 417–424.

365. Heuertz, M. Chloroplast DNA variation and postglacial recolonization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Europe / M. Heuertz [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2004. – V. 13. – P. 3437–3452.

366. Hewitt, G. M. Genetic consequences of climatic oscillation in the Quaternary / G. M. Hewitt // *Philosophical Transactions of the Royal Society*. – 2004. – V. 359. – P. 183–195.

367. Hewitt, G. M. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time / G. M. Hewitt // *Molecular Ecology*. – 2001. – V. 10. – P. 537–549.

368. Hewitt, G. M. The genetic legacy of Quaternary ice ages / G. M. Hewitt // *Nature*. – 2000. – V. 405. – P. 907–913.

369. Hewitt, G. M., *Mediterranean peninsulas: the evolution of hotspots* / G. M. Hewitt // *Biodiversity Hotspots*. – Berlin; Heidelberg: Springer, 2011. – P.123–147.

370. Hitchcock, A. S. *Species lectotypicae generum Linnaei* / A. S. Hitchcock, M. L. Green // *Brittonia*. – 1947. – V. 6. – P. 114–118.

371. Hohenlohe, P. A. Population genomics for wildlife conservation and management / P. A. Hohenlohe, W. C. Funk, O. P. Rajora // *Molecular Ecology*. – 2021. – V. 30. – P. 62–82.

372. Holderegger, R. A discussion of different types of glacial refugia used in mountain biogeography and phylogeography / R. Holderegger, C. Thiel-Egenter // *Journal of Biogeography*. – 2008. – V. 36. – P. 476–480.

373. Holländer, K. Morphologie, Biologie und ökogeographische Differenzierung von *Globularia* / K. Holländer, E. J. Jäger // *Flora*. – 1994. – V. 189. – P. 223–254.
374. Hoog, M. On the origon of *Tulipa* / M. Hoog // *Lilies and other Liliaceae*. – London: Royal Horticultural Society, 1973. – P. 47–64.
375. Hoyo, A. Temporal and spatial diversification of the African disjunct genus *Androcymbium* (Colchicaceae) / A. Hoyo, J. L. Garcia-Marin, J. Pedrola-Monfort // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2009. – V. 53. – P. 848–861.
376. Hurka, H. The Eurasian steppe belt: status quo, origin and evolutionary history / H. Hurka [et al.] // *Turczaninowia*. – 2019. – V. 22. – № 3. – P. 5–71.
377. Huson, D. H. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies / D. H. Huson, D. Bryant // *Molecular Biology and Evolution*. – 2006. – V. 23. – № 2. – P. 254–267.
378. Ibadlı, O. V. *Tulipa gesneriana* / O. V. Ibadlı, P. X. Qaraxani // *Red Book of the Republic of Azerbaijan. Rare and Endangered Plant and Mushroom Species*. – 2<sup>nd</sup> edn. – Baku: Şərq-Qərb, 2013. – P. 94–95.
379. IPGRI Handbooks for Genebanks № 6: A guide to effective management of germplasm collections / eds. J. M. M. Engels, L. Visser. – Rome, Italy: IPGRI, 2003. – 174 p.
380. Irwin, R. E. Flower color microevolution in wild radish: evolutionary response to pollinator mediated selection / R. E. Irwin, S. Y. Strauss // *The American Naturalist*. – 2005. – V. 165. – P. 225–237.
381. Jabbarzadeh Z., Khosh-khui M., Salehi H., Saberivand A. Inter simple sequence repeat (ISSR) markers as reproducible and specific tools for genetic diversity analysis of rose species / Z. Jabbarzadeh [et al.] // *African Journal of Biotechnology*. – 2010. – V. 9. – № 37. – P. 6091–6095.
382. Jabbour, F. A phylogeny of Delphinieae (Ranunculaceae) shows that *Aconitum* is nested within *Delphinium* and that Late Miocene transitions to long

life cycles in the Himalayas and Southwest China coincide with bursts in diversification / F. Jabbour, S. S. Renner // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2012. – V. 62. – № 3. – P. 928–942.

383. Jabbour, F. *Consolida* and *Aconitella* are an annual clade of *Delphinium* (Ranunculaceae) that diversified in the Mediterranean basin and the Irano-Turanian region / F. Jabbour, S. S. Renner // *Taxon*. – 2011. – V. 60. – № 4. – P. 1029–1040.

384. Jakobsson, M. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure / M. Jakobsson, N. A. Rosenberg // *Bioinformatics*. – 2007. – V. 23. – № 14. – P. 1801–1806.

385. Janišová, M. Advances in the conservation of dry grasslands – Introduction to contributions from the 7th European Dry Grassland Meeting / M. Janišová [et al.] // *Plant Biosystems*. – 2011. – V. 145. – P. 507–513.

386. Jaramillo-Correa, J. P. The Strait of Gibraltar as a major biogeographic barrier in Mediterranean conifers: a comparative phylogeographic survey / J. P. Jaramillo-Correa [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2010. – V. 19. – P. 5452–5468.

387. Kadereit, G. *Microcnemum coralloides* (Chenopodiaceae, Salicornioideae): an example of intraspecific East–West disjunctions in the Mediterranean region / G. Kadereit, A. E. Yaprak // *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. – 2008. – V. 65. – P. 415–426.

388. Kadereit, J. W. Quaternary diversification in European alpine plants – pattern and process / J. W. Kadereit, E. M. Griebeler, H. P. Comes // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2004. – V. 359. – P. 265–274.

389. Kadereit, J. W. The temporal course of alpine plant diversification in the Quaternary / J. W. Kadereit, H. P. Comes // *Plant Species-level Systematics*:

New Perspectives on Pattern and Process. – Tubingen: Gantar Verlag, 2005. – P. 117–130.

390. Kahl, S. M. Phylogeography of a widely distributed plant species reveals cryptic genetic lineages with parallel phenotypic responses to warming and drought conditions / S. M. Kahl [et al.] // *Ecology and Evolution*. – 2021. – V. 11. – P. 13986–14002.

391. Kajtoch, Ł. Conservation genetics of endangered leaf-beetle *Cheilotoma musciformis* populations in Poland / Ł. Kajtoch [et al.] // *Journal of Insect Conservation*. – 2013. – V.17. – P. 67–77.

392. Kajtoch, Ł. Evolutionary units of *Coraebus elatus* (Coleoptera: Buprestidae) in central and eastern Europe – implications for origin and conservation / Ł. Kajtoch [et al.] // *Insect Conservation and Diversity*. – 2014. – V. 7. – P. 41–54.

393. Kajtoch, Ł. Phylogeographic patterns of steppe species in Eastern Central Europe: a review and the implications for conservation / Ł. Kajtoch [et al.] // *Biodiversity Conservation*. – 2016 – V. 25. – P. 2309–2339.

394. Kapun, M. An Ancestral balanced inversion polymorphism confers global adaptation / M. Kapun [et al.] // *Molecular Biology and Evolution*. – 2023. – V. 40. – № 6. – Article number. msad118.

395. Kashin, A. S. Vitality dynamics of *Tulipa gesneriana* L. (Liliaceae, Liliopsida) populations in the Lower Volga region and adjacent territories / A. S. Kashin [et al.] // *Biology Bulletin*. – 2018. – V. 45. – № 10. – P. 1225–1234.

396. Kashin, A. S. Taxonomic revision of *Delphinium* (Ranunculaceae) in the South-East of European Russia [Dataset] / A. S. Kashin [et al.]. – Dryad Digital Repository, 2020. – <https://doi.org/10.5061/dryad.k0p2ngf59>

397. Kashin, A. S. Taxonomic revision of *Delphinium* (Ranunculaceae) in the South-East of European Russia / A. S. Kashin [et al.] // *Plant Systematics and Evolution*. – 2021. – V. 307. – № 5. – Article number. 59.

398. Kashin, A. S. Geometric morphometrics and phylogenetic analysis of *Delphinium* taxa from south of Russia / A. S. Kashin [et al.] // *Turczaninowia*. – 2023. – V. 26. – № 2. – P. 59–81.
399. Kay, K. A survey of nuclear ribosomal internal transcribed spacer substitution rates across angiosperms: an approximate molecular clock with life history effects / K. Kay, J. B. Whittall, S. A. Hodges // *BMC Evolutionary Biology*. – 2006. – V. 6. – P. 36.
400. Kelly, L. J. Exploring giant plant genomes with next-generation sequencing technology / L. J. Kelly, I. J. Leitch // *Chromosome Research*. – 2011. – V. 19. – P. 939–953.
401. Khadeeva, N. V. Characterization of the *Bellevalia sarmatica* (Georgi) Woronov populations from Volgograd oblast using molecular genetic identification / N. V. Khadeeva [et al.] // *Russian Journal of Genetics*. – 2012. – V. 48. – № 6. – P. 599–604.
402. Khadeeva, N. V. Genetic monitoring of populations of *Matthiola fragrans* (Bunge) using RAPD and AFLP analysis / N. V. Khadeeva [et al.] // *Biology Bulletin*. – 2011. – V. 38. – № 4. – P. 325–331.
403. Kihara, H. Morphological and physiological variation among *Aegilops squarrosa* strains collected in Pakistan, Afganistan and Iran / H. Kihara, M. Tanaka // *Preslia*. – 1958. – V. 30. – P. 241–251.
404. Kim, J. S. Updated molecular phylogenetic analysis, dating and biogeographical history of the lily family (Liliaceae: Liliales) / J. S. Kim, J. H. Kim // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2018. – V. 187. – № 4. – P. 579–593.
405. Körner, C. The use of ‘altitude’ in ecological research / C. Körner // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2007. – V. 22. – № 11. – P. 569–574. DOI: 10.1016/j.tree.2007.09.006
406. Kritskaya, T. A. Genetic diversity of *Tulipa suaveolens* (Liliaceae) and its evolutionary relationship with early cultivars of *T. gesneriana* /

T. A. Kritskaya [et al.] // *Plant Systematics and Evolution*. – 2020. – V. 306. – Article number. 33.

407. Kritskaya, T. A. ISSR analysis of *Tulipa suaveolens* (Liliaceae) populations in the European part of the species range / T. A. Kritskaya [et al.] // *Nordic Journal of Botany*. – 2021. – V. 39. – № 9. – Article number NJB12575.

408. Kritskaya, T. *Globularia bisnagarica* L. (Plantaginaceae) shows genetic uniformity throughout its disjunctive range [Dataset] / T. A. Kritskaya [et al.]. – Dryad Digital Repository, 2022. – <https://doi.org/10.5061/dryad.pg4f4qrtr>

409. Kritskaya, T. Genetic diversity of *Tulipa suaveolens* Roth in the Crimea based on ISSR data / T. Kritskaya, A. S. Kashin // *Acta Horticulturae*. – 2021. – V. 1324. – P. 297–304.

410. Kropf, M. Causes of the genetic architecture of south-west European high mountain disjuncts / M. Kropf, H. P. Comes, J. W. Kadereit // *Plant Ecology and Diversity*. – 2008. – V. 1. – P. 217–228.

411. Kropf, M. Long-distance dispersal vs. vicariance: the origin and genetic diversity of alpine plants in the Spanish Sierra Nevada / M. Kropf, H. P. Comes, J. W. Kadereit // *New Phytologist*. – 2006. – V. 172. – P. 169–184.

412. Kropf, M. Phylogeographical structure and genetic diversity of *Adonis vernalis* L. (Ranunculaceae) across and beyond the Pannonian region / M. Kropf [et al.] // *Flora*. – 2020. – V. 262. – Article number. 151497.

413. Kulicova, L. V. Some ecological peculiarities of *Bulbocodium versicolor* (Ker-Gawl.) Spreng. (Colchicaceae, Magnoliophyta) in the Lower Volga region / L. V. Kulicova [et al.] // *Biology Bulletin*. – 2019. – V. 47. – № 10. – P. 96 – 103.

414. Kumar S. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms / S. Kumar [et al.] // *Molecular Biology and Evolution*. – 2018. – V. 35. – № 6. – P. 1547–1549.

415. Kumar, R. A review of phylogeography: biotic and abiotic factors / R. Kumar, V. Kumar // *Geology, Ecology and Landscapes*. – 2018. – V. 2. – № 4. – P. 268–274.
416. Lambeck, K. Links between climate and sea levels for the past three million years / K. Lambeck, T. M. Esat, E. K. Potter // *Nature*. – 2002. – V. 419. – P. 199–206.
417. Lan, Y. Physical mapping of rDNA and karyotype analysis in *Tulipa sinkiangensis* and *T. schrenkii* / Y. Lan [et al.] // *Scientia Horticulturae*. – 2018. – V. 240. – P. 638–644.
418. Lee, C. Phylogeny of *Panax* using chloroplast *trnC–trnD* intergenic region and the utility of *trnC–trnD* in interspecific studies of plants / C. Lee, J. Wen // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2004. – V. 31. – P. 894–903.
419. Leitch, I. J. Punctuated genome size evolution in Liliaceae / I. J. Leitch [et al.] // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2007. – V. 20. – P. 2296–2308.
420. Lesica, P. When are peripheral populations valuable for conservation? / P. Lesica, F. W. Allendorf // *Conservation Biology*. – 1995. – V. 9. – P. 753–760.
421. Li, J. Phylogeny, Age, and Evolution of tribe Lilieae (Liliaceae) based on whole plastid genomes / J. Li [et al.] // *Frontiers in Plant Science*. – 2022. – V. 12. – Article number. 699226.
422. Li, Y. Complete chloroplast genome of seven *Fritillaria* species, variable DNA markers identification and phylogenetic relationships within the genus / Y. Li [et al.] // *PLOS ONE*. – 2018. – V.13. – Article number. e0194613.
423. Liaw, A. Classification and regression by randomForest / A. Liaw, M. Wiener // *R News*. – 2002. – V. 2. – № 3. – P. 18–22.
424. Linnaeus, C. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus secundum systema sexuale digestas L.* / C. Linnaeus. – Stockholm: Salvius, 1753.

425. Lippert, P. C. Early Cretaceous to present latitude of the central Tibetan Plateau: a paleomagnetic synthesis with implications for Cenozoic tectonics, paleogeography, and climate of Asia / P. C. Lippert, D. J. J. van Hinsbergen, G. Dupont-Nivet // *Toward an improved understanding of uplift mechanisms and the elevation history of the Tibetan Plateau.* – Geological Society of America, Special Paper 507. – 2014. – P. 1–21.

426. Liu, G. Analyzing the genetic relationships in *Tulipa* based on karyotypes and 5S rDNA sequences / G. Liu [et al.] // *Scientia Horticulturae.* – 2022. – V. 302. – Article number. 111178.

427. Lo Presti, R. M. The central Mediterranean as a phytodiversity hotchpotch: phylogeographical patterns of the *Anthemis secundiramea* group (Compositae, Anthemideae) across the Sicilian Channel / Lo Presti R. M., Oberprieler C. // *Journal of Biogeography.* – 2011. – V. 38. – P. 1109–1124.

428. Losos, J. *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles* / J. Losos. – Oakland: University of California Press, 2009. – 528 p.

429. Mansion, G. Phylogenetic analysis informed by geological history supports multiple, sequential invasions of the Mediterranean Basin by the angiosperm family Araceae / G. Mansion [et al.] // *Systematic Biology.* – 2008. – V. 57. – P. 269–285.

430. Marasek-Ciolakowska, A. Breeding of lilies and tulips – Interspecific hybridization and genetic background / A. Marasek-Ciolakowska [et al.] // *Breeding Science.* – 2018. – V. 68. – № 1. – P. 35–52.

431. Markova, A. K. Ecosystems of Eastern Europe at the time of maximum cooling of the Valdai glaciation (24–18 kyr BP) inferred from data on plant communities and mammal assemblages / A. K. Markova, A. N. Simakova, A. Y. Puzachenko // *Quaternary International.* – 2009. – V. 201. – P. 53–59.

432. Mateos, M. A. A new species of *Globularia* (Globulariaceae) from the Talassemtane National Park, N. Morocco / M. A. Mateos, B. Valdes // *Willdenowia*. – 2006. – V. 36. – P. 409–412.

433. Mateu-Andrés, I. Geographical patterns of genetic variation in rosemary (*Rosmarinus officinalis*) in the Mediterranean basin / I. Mateu-Andrés [et al.] // *Botanical Journal of the Linnean Society*. – 2013. – V. 171. – P. 700–712.

434. Mazur, M. Distribution and migration of the xerothermic beetles (Coleoptera) in the Vistula River valley. Monografie Faunistyczne 26 / M. Mazur, D. Kubisz. – Kraków: ISEZ PAN, 2013.

435. Médail, F. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin / F. Médail, K. Diadema // *Journal of Biogeography*. – 2009. – V. 36. – P. 1333–1345.

436. Mello, B. Estimating TimeTrees with MEGA and the TimeTree Resource / B. Mello // *Molecular Biology and Evolution*. – 2018. – V. 35. – № 9. P. 2334–2342.

437. Minina, N. N. Distribution of rare species of the genus *Fritillaria* L. in the Republic of Bashkortostan / N. N. Minina // *Journal of Agriculture and Environment*. – 2021. – V. 1. – № 17. – [Электронный ресурс] URL: <https://jae.cifra.science/archive/1-17-2021-april/distribution-of-rare-species-of-the-genus-fritillaria-1-in-the-republic-of-bashkortostan> (accessed: 11.01.2024). – DOI. 10.23649/jae.2021.1.17.9

438. Misiewicz, T. M. Evidence for ecological divergence across a mosaic of soil types in an Amazonian tropical tree: *Protium subserratum* (Burseraceae) / T. M. Misiewicz, P. V. A. Fine // *Molecular Ecology*. – 2014. – V. 23. – № 10. – P. 2543–2558.

439. Mokni, E. L. On the distribution and subspecific variation of the TunisianAlgerian endemic *Delphinium sylvaticum* (Ranunculaceae) / E. L. Mokni [et al.] // *Nordic Journal of Botany*. – 2015. – V. 33. – № 5. – P. 548–554.

440. Moritz, C. Defining “Evolutionarily significant units” for conservation / C. Moritz // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1994. – V. 9. – P.373–375.
441. Morris, A. B. Markers in time and space: A review of the last decade of plant phylogeographic approaches / A. B. Morris, J. Shaw // *Molecular Ecology*. – 2018. – V. 27. – P. 2317–2333.
442. Mudelsee, M. Cenozoic climate changes: a review based on time series analysis of marine benthic  $\delta^{18}\text{O}$  records / M. Mudelsee [et al.] // *Reviews of Geophysics*. – 2014. – V. 52. – P. 333–374.
443. Murashige, T. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures / T. Murashige, F. Skoog // *Plant Physiology*. – 1962. – V. 15. – № 13. – P. 473–497.
444. Murtazaliev, R. A. A new species of *Delphinium* L. (Ranunculaceae) from Dagestan (Eastern Caucasus) / R. A. Murtazaliev, A. N. Luferov // *Turczaninowia*. – 2021. – V. 24. – № 4. – P. 114–122.
445. Naciri, Y. *Silene patula* (Siphonomorpha, Caryophyllaceae) in North Africa: a test of colonisation routes using chloroplast markers / Y. Naciri, F. Cavat, D. Jeanmonod // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2010. – V. 54. – P. 922–932.
446. Nakayama, M. Coloration and anthocyanin profile in tulip flowers / M. Nakayama [et al.] // *Japan Agricultural Research Quarterly*. – 2004. – V. 38. – P. 185–190.
447. Nei, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals / M. Nei // *Genetics*. – 1978. – V. 89. – P. 583–590.
448. Németh, A. Old views and new insights—taxonomic revision of the Bukovina Blind Mole Rat, *Spalax graecus* (Rodentia: Spalacidae) / A. Németh [et al.] // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 2013. – V. 169. – P. 903–914.

449. Ng, W. L. Inter-Simple Sequence Repeat (ISSR) markers: Are we doing it right? / W. L. Ng, S. Tan // *ASM Science Journal*. – 2015. – V. 9. – P. 30–39.
450. Nieuwhof, M. Pigment composition of flowers of *Tulipa* species as a parameter for biosystematic research / M. Nieuwhof, L. W. D. van Raamsdonk, J. P. van Eijk // *Biochemical Systematics and Ecology*. – 1990. – V. 18. – P. 399–404.
451. Nieuwhof, M. Relation between flower colour and pigment composition of tulip (*Tulipa* L.) / M. Nieuwhof, J. P. van Eijk, W. Eikelboom // *Netherlands Journal of Agricultural Science*. – 1989. – V. 37. – P. 365–370.
452. Nybom, H. Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants / H. Nybom, I. Bartish // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2000. – V. 3. – P. 93–114.
453. Oganezova, G. H. On the treatment of *Merendera* and *Bulbocodium* (Colchicaceae) as separate genera / G. H. Oganezova // *Flora Mediterranea*. – 2014. – V. 24. – P. 79–92.
454. Oksanen, J. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7 / J. Oksanen [et al.]. – 2020. – <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> (accessed 15.10.2022).
455. Orellana, M. R. Genetic diversity within and among disjunct populations of the Mediterranean island endemic *Delphinium pictum* and *D. requienii* (Ranunculaceae) / M. R. Orellana [et al.] // *Folia Geobotanica*. – 2009. – V. 44. – № 1. – P. 47–63.
456. Ortiz, M. A. Population structure of *Hypochaeris salzmanniana* DC (Asteraceae), an endemic species to the Atlantic coast on both sides of the Strait of Gibraltar, in relation to Quaternary sea level changes / M. A. Ortiz [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2007. – V. 16. – P. 541–552.

457. Ortíz-Gamino, D. Population genetics and diversity structure of an invasive earthworm in tropical and temperate pastures from Veracruz, Mexico / D. Ortíz-Gamino [et al.] // *ZooKeys*. – 2020. – V. 941. – P. 49–69.
458. Osipova, E. S. Analysis of specific RAPD and ISSR fragments in maize (*Zea mays* L.) somaclones and development of SCAR markers on their basis / E. S. Osipova [et al.] // *Russian Journal of Genetics*. – 2003. – V. 39. – № 12. – P. 1412–1419.
459. Palacios, D. European glacial landscapes: maximum extent of glaciations / D. Palacios [et al.]. – Elsevier Inc., 2021. – 546 p.
460. Palcu, D. V. Late Miocene megalake regressions in Eurasia / D. V. Palcu [et al.] // *Scientific Reports*. – 2021. – V. 11. – Article number. 11471.
461. Palm, S. Reduced genetic diversity and low effective size in peripheral northern European catfish *Silurus glanis* populations / S. Palm [et al.] // *Journal of Fish Biology*. – 2019. – V. 95. – P. 1407–1421.
462. Pärtel, M. Biodiversity in temperate European grasslands: origin and conservation / R. Lillak [et al.] (eds.) // *Integrating efficient grassland farming and biodiversity*. – Tartu: Estonian Grassland Society, 2005. – P. 1–14.
463. Paule, J. Arctic-alpine and serpentine differentiation in polyploid *Potentilla crantzii* / J. Paule, F. Kolář, C. Dobeš // *Preslia*. – 2015. – V. 87. – P. 195–215.
464. Pecsénye, K. A populációstruktúra és a genetikai variabilitás kapcsolata védett nappalilepke-fajainknál / L. Forró (ed.) // *A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása*. – Budapest: Magyar Természettudományi Múzeum, 2007. – P. 241–260.
465. Persson, K. A phylogenetic analysis of the genus *Colchicum* L. (Colchicaceae) based on sequences from six plastid regions / K. Persson [et al.] // *Taxon*. – 2011. – V. 60. – P. 1349–1365.

466. Peterson, A. A preMiocene Irano-Turanian cradle: origin and diversification of the species-rich monocot genus *Gagea* (Liliaceae) / A. Peterson [et al.] // *Ecology and Evolution*. – 2019. – V. 9. – P. 5870–5890.
467. Petit, R. J. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity / R. J. Petit [et al.] // *Science*. – 2003. – V. 300. – P. 1563–1565.
468. Petit, R. J. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence / R. J. Petit [et al.] // *Forest Ecology and Management*. – 2002. – V. 156. – P. 49–74.
469. Podani, J. Introduction to the exploration of multivariate biological data / J. Podani. – Leiden: Backhuys Publishers, 2000. – 407 p.
470. Podwyszyńska, M. Effects of thidiazuron and paclobutrazol on regeneration potential of tulip flower stalk explants *in vitro* and subsequent shoot multiplication / M. Podwyszyńska, A. Marasek // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. – 2003. – V. 72. – P. 181–190.
471. Podwyszyńska, M. Somaclonal variation in micropropagated tulips based on phenotype observation / M. Podwyszyńska // *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*. – 2005. – V. 13. – P. 109–122.
472. Pokorný, P. Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: did steppe survive the forest optimum in northern Bohemia, Czech Republic? / P. Pokorný [et al.] // *The Holocene*. – 2015. – V. 25. – P. 716–726.
473. Popov, S. V. Late Miocene to Pliocene palaeogeography of the Paratethys and its relation to the Mediterranean / S. V. Popov [et al.] // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. – 2006. – V. 238. – P. 91–106.
474. Popov, S. V. Lithological-palaeogeographic maps of the Paratethys / S. V. Popov [et al.]. – Frankfurt am Main: Courier Forschungs-Institut Senckenberg, 2004. – 250 p.

475. Pourkhaloee, A. Molecular analysis of genetic diversity, population structure, and phylogeny of wild and cultivated tulips (*Tulipa* L.) by genic microsatellites / A. Pourkhaloee [et al.] // Horticulture, Environment, and Biotechnology. – 2018. – V. 59. – P. 875–888.

476. POWO: Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew [электронный ресурс]. – URL: <https://powo.science.kew.org/> (дата обращения 11. 01. 2024).

477. Prevost, A. A new system of comparing PCR primers applied to ISSR fingerprinting of potato cultivars / A. Prevost, M. J. Wilkinson // Theoretical and Applied Genetics. – 1999. – V. 98. – P. 107–112.

478. Pritchard, J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // Genetics. – 2000. – V. 155. – P. 945–959.

479. Provan, J. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia / J. Provan, K. D. Bennett // Trends in Ecology and Evolution. – 2008. – V. 23. – P. 564–571.

480. Qiao, Q. Population genetics and breeding system of *Tupistra pingbianensis* (Liliaceae), a naturally rare plant endemic to SW China / Q. Qiao, C. Q. Zhang, R. I. Milne // Journal of Systematics and Evolution. – 2010. – V. 48. – №. 1. – P. 47–57.

481. Qiu, Y. X. Plant molecular phylogeography in China and adjacent regions: tracing the genetic imprints of Quaternary climate and environmental change in the world's most diverse temperate flora / Y. X. Qiu, C. X. Fu, H. P. Comes // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2011. – V. 59. – P. 225–244.

482. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. – Austria: Vienna, 2023. – URL: <https://www.R-project.org/>

483. Rausher, M. D. Evolutionary transitions in flower color / M. D. Rausher // *International Journal of Plant Sciences*. – 2008. – V. 169. – P. 7–21.
484. Regel, E. A. Enumeratio specierum hucusque cognitarum generis *Tulipae* / E. A. Regel // *Труды Императорского Санкт-Петербургского ботанического сада*. – 1973. – V. 2. – P. 437–457.
485. Reid, K. Restoration-mediated secondary contact leads to introgression of alewife ecotypes separated by a colonial-eradicator / K. Reid [et al.] // *Evolutionary Applications*. – 2020. – V. 13. – P. 653–665.
486. Renner, S. S. Available data point to a 4-km-high Tibetan Plateau by 40 ma, but 100 molecular-clock papers have linked supposed recent uplift to young node ages / S. S. Renner // *Journal of Biogeography*. – 2016. – V. 43. – P. 1479–1487.
487. Ribera, I. Biogeographical links between steppe insects in the Monegros region (Aragon, NE Spain), the eastern Mediterranean, and central Asia / I. Ribera, J. Blasco-Zumeta // *Journal of Biogeography*. – 1998. – V. 25. – P. 969–986.
488. Richards, A. J. *Primula* / A. J. Richards. – Portland: Timber Press, 2003. – 346 p.
489. Rodríguez-Gironés, M. A. Why are so many bird flowers red? / M. A. Rodríguez-Gironés, L. Santamaría // *PLOS Biology*. – 2004. – V. 2. – Article number. e350.
490. Rodríguez-Sánchez, F. The Strait of Gibraltar as a melting pot for plant biodiversity / F. Rodríguez-Sánchez [et al.] // *Quaternary Science Reviews*. – 2008. – V. 27. – P. 2100–2117.
491. Rögl, F. Mediterranean and Paratethys, facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene Paleogeography short overview / F. Rögl // *Geologica Carpathica*. – 1999. – V. 50. – P. 339–349.

492. Rögl, F. Palaeogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways Oligocene to Miocene / F. Rögl // *Annalen Naturhistorisches Museum Wien*. – 1998. – V. 99A. – P. 279–310.

493. Ronquist, F. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. / F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck // *Bioinformatics*. – 2003. – V. 19. – № 12. – P. 1572–1574.

494. Rosselló, J. A. A phylogeographic split in *Buxus balearica* (Buxaceae) as evidenced by nuclear ribosomal markers: when ITS paralogues are welcome / J. A. Rosselló [et al.] // *Journal of Molecular Evolution*. – 2007. – V. 64. – P. 143–157.

495. Rosselló, J. A. Nuclear and chloroplast DNA variation in *Cephalaria squamiflora* (Dipsacaceae), a disjunct Mediterranean species / J. A. Rosselló [et al.] // *Taxon*. – 2009. – V. 58. – P. 1242–1253.

496. Rundle, H. D. Ecological speciation / H. D. Rundle, P. Nosil // *Ecology Letters*. – 2005. – V. 8. – P. 336–352.

497. Schanzer, I. A. Molecular phylogeny and phylogeography of *Potentilla multifida* L. agg. (Rosaceae) in Northern Eurasia with special focus on two rare and critically endangered endemic species, *P. volgarica* and *P. eversmanniana* / I. A. Schanzer [et al.] // *Plants*. – 2020. – V. 9. – № 12. – Article number. 1798.

498. Schemske, D. W. Spatial differentiation for flower color in the desert annual *Linanthus parryae*: was Wright right? / D. W. Schemske, P. Bierzychudek // *Evolution*. – 2007. – V. 61. – P. 2528–2543.

499. Schluter, D. Evidence for ecological speciation and its alternative / D. Schluter // *Science*. – 2009. – V. 323. – P. 737–741.

500. Schluter, D. *The Ecology of Adaptive Radiation* / D. Schluter. – Oxford: Oxford University Press, 2000. – 296 p.

501. Schmidt, K. Genetic structure and AFLP variation of remnant populations in the rare plant *Pedicularis palustris* (Scrophulariaceae) and its

relation to population size and reproductive components / K. Schmidt, K. Jensen // American Journal of Botany. – 2000. – V. 87. – № 5. – P. 678–689.

502. Schmitt, T. Extra-Mediterranean refugia: the rule and not the exception? / T. Schmitt, Z. Varga // Frontiers in Zoology. – 2012. – V. 9. – P. 1–12.

503. Schmitt, T. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends / T. Schmitt // Frontiers in Zoology. – 2007. – V. 4. – P. 1–13.

504. Schmitt, T. The genetic structure of the mountain forest butterfly *Erebia euryale* unravels the late Pleistocene and Postglacial history of the mountain forest biome in Europe / T. Schmitt, K. Haubrich // Molecular Ecology. – 2008. – V. 17. – P. 2194–2207.

505. Schnute, J. T. PBSmapping: mapping fisheries data and spatial analysis tools. R package version 2.72.1. / J. T. Schnute, N. Boers, R. Haigh. – [Internet resource] URL: <https://CRAN.R-project.org/package=PBSmapping>. – Published: 13. 01. 2021. – Date of the application: 21.05.2021.

506. Schönswetter, P. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps / P. Schönswetter [et al.] // Molecular Ecology. – 2005. – V. 14. – P. 3547–3555.

507. Schönswetter, P. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps / P. Schönswetter [et al.] // Molecular Ecology. – 2005. – V. 14. – P.3547–3555.

508. Shannon, C. E. The Mathematical theory of communication / C. E. Shannon, W. Weaver. – Urbana: Univ. Illinois, 1949. – 125 p.

509. Shilova, I. V. The ecological and coenotic features of plant communities containing *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (Colchicaceae) in the Lower Volga region / I. V. Shilova [et al.] // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. – 2023. – Т. 23. – № 1. – С. 110–123.

510. Shipunov, A. “Northern tetraploids” clarified: a study of dactylorchids (*Dactylorhiza*, Orchidaceae) from North European Russia / A. Shipunov, P. Efimov // *Flora*. – 2015. – V. 215. – P. 40–45.
511. Shipunov, A. Floral polymorphism in common primrose (*Primula vulgaris*, Primulaceae) of the Northeastern Black sea coast / A. Shipunov, Y. Kosenko, P. Volkova // *Plant Systematics and Evolution*. – 2011. – V. 296. – P. 167–178.
512. Shipunov, A. shipunov: miscellaneous functions from Alexey Shipunov. R package version 1.8. / A. Shipunov [et al.]. – [Internet resource] URL: <https://CRAN.R-project.org/package=shipunov>. – Published: 26. 06. 2021. – Date of the application: 21.05.2021.
513. Sicard, A. Divergent sorting of a balanced ancestral polymorphism underlies the establishment of gene-flow barriers in *Capsella* / A. Sicard [et al.] // *Nature Communications*. – 2015. – V. 6. – Article number. 7960.
514. Simpson, G. G. *The Major Features of Evolution* / G. G. Simpson. – New York: Columbia University Press, 1953. – 434 p.
515. Sneath, P. H. *A Numerical taxonomy* / P. H. Sneath, R. R. Sokal. – San Francisco: W. H. Freeman and Co., 1973. – 573 p.
516. Soltis, D. E. Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America / D. E. Soltis [et al.] // *Molecular Ecology*. – 2006. – V. 15. – P. 4261–4293.
517. Sramkó, G. Evolutionary history of the Pasque-flowers (*Pulsatilla*, Ranunculaceae): Molecular phylogenetics, systematics and rDNA evolution / G. Sramkó [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2019. – V. 135. – P. 45–61.
518. Sramkó, G. Leaf width, nrDNA and cpDNA its sequence variation within central European *Bulbocodium vernum* and *B. versicolor* (Colchicaceae) populations: are there really two taxa? / G. Sramkó [et al.] // *Acta Biologica Hungarica*. – 2008. – V. 59. – № 1. – P. 103–114.

519. Sramkó, G. A deep dive into evolutionary genomics and its use in conservation science / G. Sramkó // *Conservation Biology*. – 2023. – V. 37. – Article number: e14111.
520. STATISTICA (data analysis software system), ver. 13 // StatSoft, Inc., 2001. – [Internet resource] URL: <http://statsoft.ru>. – Date of the application: 21.12.2020.
521. Stewart, J. R. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota / J. R. Stewart, A. M. Lister // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2001. – V. 16. – P. 608–613.
522. Stewart, J. R. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time / JR Stewart [et al.] // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2010. – V. 277. – P. 661–671.
523. Streisfeld, M. Environment and pollinator-mediated selection on parapatric floral races of *Mimulus aurantiacus* / M. Streisfeld, J. R. Kohn // *Journal of Evolutionary Biology*. – 2007. – V. 20. – P. 122–132.
524. Svitoch, A. A. Caspian Sea level in the Pleistocene: hierarchy and position in the palioecographic and chronological records / A. A. Svitoch // *Oceanology*. – 1999. – V. 39. – № 1. – P. 94–101.
525. Taberlet, P. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe / P. Taberlet [et al.] // *Molecular Ecology*. – 1998. – V. 7. – P. 453–464.
526. Tamura, M. Ranunculaceae / M. Tamura // *The families and genera of vascular plants. Vol. 11. Flowering plants. Dicotyledons*. – Berlin: Springer, 1993. – P. 563–583.
527. Tang, N. Genetic diversity and structure in a collection of tulip cultivars assessed by SNP markers / N. Tang [et al.] // *Scientia Horticulturae*. – 2013. – V. 161. – P. 286–292.
528. Tarkhnishvili, D. Palaeoclimatic models help to understand current distribution of Caucasian forest species / D. Tarkhnishvili, A. Gavashelishvili,

L. Mumladze // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2012. – V. 105. – P. 231–248.

529. Templeton, A. R. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation / A. R. Templeton, K. A. Crandall, C. F. Sing // *Genetics*. – 1992. – V. 132. – P. 619–633.

530. Terrab, A. Genetic diversity at chloroplast microsatellites (cpSSRs) and geographic structure in endangered West Mediterranean firs (*Abies* spp., Pinaceae) / A. Terrab [et al.] // *Taxon*. – 2007. – V. 56. – P. 409–416.

531. Terrab, A. Range-wide phylogeography of *Juniperus thurifera* L., a presumptive keystone species of western Mediterranean vegetation during cold stages of the Pleistocene / A. Terrab [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2008. – V. 48. – P. 94–102.

532. Therneau, T. rpart: recursive partitioning and regression trees. R package version 4.1-15. / T. Therneau, B. Atkinson. – [Internet resource] URL: <https://CRAN.R-project.org/package=rpart>. – Published: 12. 04. 2019. – Date of the application: 21.05.2021.

533. Thompson, J. N. The geographic mosaic of coevolution / J. N. Thompson. – Chicago: University of Chicago Press, 2005. – 443 p.

534. Tikhomirov, N. P. The poor cousin: contrasting patterns of intraspecific variation among co-occurring species of *Vaccinium* L. / N. P. Tikhomirov [et al.] // *Flora*. – 2022. – V. 293. – Article number. 152103.

535. Tribsch, A. Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeoenvironmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps / A. Tribsch, P. Schönswetter // *Taxon*. – 2003. – V. 52. – P. 477–497.

536. Tudryn, A. Late Quaternary Caspian Sea environment: Late Khazarian and Early Khvalynian transgressions from the lower reaches of the Volga River / A. Tudryn [et al.] // *Quaternary International*. – 2013. – V. 292. – P. 193–204.

537. Tuniev, B. S. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian isthmus and its main xerophilous refugia / B. S. Tuniev // *Russian Journal of Herpetology*. – 1995. – V. 2. – № 2. – P. 95–119.
538. Tutin, T. G. *Flora Europaea*. V. 1: Psilotaceae to Platanaceae / T. G. Tutin [et al.]. – Cambridge University Press, New York, 1993. – 629 p.
539. Tzedakis, P. C. The Balkans as prime glacial refugial territory of European temperate trees / P. C. Tzedakis // *Balkan Biodiversity*. – Kluwer; Dordrecht; Boston; London, 2004. – P. 49–68.
540. van Eijk, J. P. Flower colour analyses in tulip (*Tulipa* L.). The occurrence of carotenoids and flavonoids in tulip tepals / J. P. van Eijk [et al.] // *Euphytica*. – 1987. – V. 36. – P. 855–862.
541. van Raamsdonk, L. W. D. Species relationships and taxonomy in *Tulipa* subg. *Tulipa* (Liliaceae) / L. W. D. van Raamsdonk, T. de Vries // *Plant Systematics and Evolution*. – 1995. – V. 195. – P. 13–44.
542. van Raamsdonk, L. W. D. The systematics of the genus *Tulipa* L. / L. W. D. van Raamsdonk [et al.] // *Acta Horticulturae*. – 1997. – V. 430. – P. 821–828.
543. Vandepitte, K. Extremely low genotypic diversity and sexual reproduction in isolated populations of the self-incompatible lily-of-the-valley (*Convallaria majalis*) and the role of the local forest environment / K. Vandepitte [et al.] // *Annals of Botany*. – 2010. – V. 105. – P. 769–776.
544. Varga, Z. Extra-Mediterranean refugia, post-glacial vegetation history and area dynamics in Eastern Central Europe / J. C. Habel, T. Assmann (eds.) // *Relict species: phylogeography and conservation biology*. – Berlin: Springer-Verlag, 2010. – P. 57–87.
545. Varga, Z. S. Types of orcal and oreotundral disjunction in the western Palearctic / Z. S. Varga, T. Schmitt // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2008. – V. 93. – P. 415–430.

546. Varshney, R. K. Comparative assessment of EST-SSR, EST-SNP and AFLP markers for evaluation of genetic diversity and conservation of genetic resources using wild, cultivated and elite barleys / Varshney [et al.] // *Plant Science*. – 2007. – V. 173. – P. 638–649.

547. Veiga, T. Flower colour variation in the montane plant *Gentiana lutea* L. (Gentianaceae) is unrelated to abiotic factors / T. Veiga [et al.] // *Plant Ecology and Diversity*. – 2016. – V. 9. – № 1. – P. 105–112.

548. Velichko, A. A. Cenozoic climatic and environmental changes in Russia: special paper 382 / A. A. Velichko, V. P. Nechaev. – Boulder: Geological Society of America, 2005. – 226 p.

549. Venables W. N. Modern applied statistics with S. / W. N. Venables, B. D. Ripley. – New York: Springer, 2002. – 498 p.

550. Vesica, P. L. Late Pleistocene paleoclimates and sea-level change in the Mediterranean as inferred from stable isotope and U-series studies of overgrowths on speleothems Mallorca, Spain / P. L. Vesica [et al.] // *Quaternary Science Reviews*. – 2000. – V. 19. – P. 865–879.

551. Vignolini, S. Analysing photonic structures in plants / S. Vignolini [et al.] // *Journal of the Royal Society Interface*. – 2013. – V. 10. – № 87. – Article number. 20130394.

552. Vinnersten, A. A new classification of Colchicaceae / A. Vinnersten, Jo. Manning // *Taxon*. – 2007. – V. 56. – P. 171–178.

553. Vinnersten, A. Phylogenetic relationships within Colchicaceae / A. Vinnersten, G. Reeves // *American Journal of Botany*. – 2003. – V. 90. – P. 1455–1462.

554. Vogler, A. Diagnosing units of conservation management / A. Vogler, R. DeSalle // *Conservation Biology*. – 1994. – V. 8. – P. 354–363.

555. Volkova, P. A. Colour polymorphism in common primrose (*Primula vulgaris* Huds.): many colours – many species? / P. A. Volkova, I. A. Schanzer,

I. V. Meschersky // *Plant Systematics and Evolution*. – 2013. – V. 299. – № 6. – P. 1075–1087.

556. Volkova, P. A. Elevation does not matter? Genome screening using AFLP fails to reveal selection along elevational transects: a case study of Caucasian *Primula vulgaris* Huds. (Primulaceae) / P. A. Volkova [et al.] // *Flora*. – 2021. – V. 274. – Article number. 151726.

557. Volkova, P. Out of Colchis: The Colonization of Europe by *Primula vulgaris* Huds. (Primulaceae) / P. Volkova [et al.] // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. – 2020. – V. 89. – № 3. – Article number. 89313.

558. von Balthazar, M. Phylogenetic relationships in Buxaceae based on nuclear internal transcribed spacers and plastid *ndhF* sequences / M. von Balthazar, P. K. Endress, Y.-L. Qiu // *International Journal of Plant Sciences*. – 2000. – V. 161. – № 5. – P. 785–792.

559. Wang, C. Constraints on the early uplift history of the Tibetan Plateau / C. Wang [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2008. – V. 105. – P. 4987–4992.

560. Wang, Q. M. An evolutionary view of plant tissue culture: somaclonal variation and selection / Q. M. Wang, L. Wang // *Plant Cell Reports*. – 2012. – V. 31. – № 9. – P. 1535–1547.

561. Wang, W. T. *Delphinium* / W. T. Wang, M. J. Warnock // *Flora of China*. V. 6. – Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2001. – P. 223–274.

562. Wang, Y. New insight into the pigment composition and molecular mechanism of flower coloration in tulip (*Tulipa gesneriana* L.) cultivars with various petal colors / Y. Wang [et al.] // *Plant Science*. – 2022. – V. 317. – Article number. 111193.

563. Wang, Y. The coupling of treeline elevation and temperature is mediated by non-thermal factors on the Tibetan plateau / Y. Wang [et al.] // *Forests*. – 2017. – V. 8. – Article number. 109.

564. Warnock, M. J. *Delphinium* L. / M. J. Warnock // Flora of North America. North of Mexico. V. 3. – NY: Oxford University Press, Inc., 1997. – P. 196–240.
565. Warrant, E. J. Polarisation vision: beetles see circularly polarised light / E. J. Warrant // Current Biology. – 2010. – V. 20. – № 14. – P. R610–R612.
566. Warren, J. Why are all colour combinations not equally represented as flower-colour polymorphisms? / J. Warren, S. Mackenzie // New Phytologist. – 2001. – V. 151. – P. 237–241.
567. Wegulo, S. N. Diseases of *Delphinium* / S. N. Wegulo // Handbook of florists crops diseases. – Springer, 2018. – P. 503–532.
568. Wen, J. Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, Araliaceae): inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA / J. Wen, E. Zimmer // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 1996. – V. 6. – P. 167–177.
569. White, T. J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / T. J. White [et al.] // PCR Protocols: a guide to methods and applications. – San Diego: Academic Press, 1990. – P. 315–322.
570. Willis, K. J. Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation / K. J. Willis, T. A. van Andel // Quaternary Science Reviews. – 2004. – V. 23. – P. 2369–2387.
571. Wolfe, A. D. Assessing hybridization in natural populations of *Penstemon* (Scrophulariaceae) using hypervariable inter-simple sequence repeat (ISSR) bands / A. D. Wolfe, Q.-Y. Xiang, S. R. Kephart // Molecular Ecology. – 1998. – V. 7. – № 9. – P. 1107–1125.
572. Xie, D. F. Phylogeny and highland adaptation of chinese species in *Allium* section *Daghestanica* (Amaryllidaceae) revealed by transcriptome sequencing / D. F. Xie [et al.] // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2020. – V. 146. – Article number. 106737.

573. Xing, G. Collection and evaluation of wild tulip (*Tulipa* spp.) resources in China / G. Xing [et al.] // Genetic Resources and Crop Evolution. – 2017. – V. 64. – № 4. – P. 641–652.
574. Xing, Y. W. Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot / Y. W. Xing, R. H. Ree // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. – 2017. – V. 114. – P. E3444–E3451.
575. Yanagisawa, R. Phylogenetic analysis of wild and garden tulips using sequences of chloroplast DNA / R. Yanagisawa [et al.] // Acta Horticulturae. – 2012. – V. 953. – P. 103–110.
576. Yanina, T. A. The Ponto-Caspian region: Environmental consequences of climate change during the Late Pleistocene / T. A. Yanina // Quaternary International. – 2014. – V. 345. – P. 88–99.
577. Yeh, F. C. Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits / F. C. Yeh // Belgian Journal of Botany. – 1997. – V. 129. – P. 157.
578. Yuan, Y. Isolation and expression analysis of six putative structural genes involved in anthocyanin biosynthesis in *Tulipa fosteriana* / Y. Yuan [et al.] // Scientia Horticulturae. – 2013. – V. 153. – P. 93–102.
579. Yurtsev, B. A. Relics of the xerophyte vegetation of Beringia in northeastern Asia. / D. M. Hopkins, J. V. Matthews, C. E. Schweger (eds.) // Palaeoecology of Beringia. – London: Academic Press, 1982. – P. 157–177.
580. Yurtsev, B. A. The Pleistocene “Tundra-Steppe” and the productivity paradox: the landscape approach / B. A. Yurtsev // Quaternary Science Reviews. – 2000. – V. 20. – P. 165–174.
581. Zachos, J. C. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics / J. C. Zachos, G. R. Dickens, R. E. Zeebe // Nature. – 2008. – V. 451. – P. 279–283.
582. Zachos, J. C. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present / J. C. Zachos [et al.] // Science. – 2001. – V. 292. – P. 686–693.

583. Zhai, W. Chloroplast genomic data provide new and robust insights into the phylogeny and evolution of the Ranunculaceae / W. Zhai [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2019. – V. 135. – P. 12–21.
584. Zhang, D. Genetic diversity and structure of a traditional Chinese medicinal plant species, *Fritillaria cirrhosa* (Liliaceae) in southwest China and implications for its conservation / D. Zhang, L. Gao, Y.-P. Yang // *Biochemical Systematics and Ecology*. – 2010. – V. 38. – P. 236–242.
585. Zhang, H. J. Molecular phylogeography and ecological niche modeling of *Sibbaldia procumbens* s.l. (Rosaceae) / H. J. Zhang [et al.] // *Frontiers in Genetics*. – 2019. – V. 10. – Article number. 201.
586. Zhang, T. Identification of evolutionary relationships and DNA markers in the medicinally important genus *Fritillaria* based on chloroplast genomics / T. Zhang [et al.] // *PeerJ*. – 2021. – V. 9. – Article number. e12612.
587. Zhao, D. Recent advances on the development and regulation of flower color in ornamental plants / D. Zhao, J. Tao // *Frontiers in Plant Science*. – 2015. – V. 6. – Article number. 261.
588. Zinenko, O. Mitochondrial phylogeny shows multiple independent ecological transitions and northern dispersion despite of Pleistocene glaciations in meadow and steppe vipers (*Vipera ursinii* and *Vipera renardi*) / O. Zinenko [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2015. – V. 84. – P. 85–100.
589. Zitari, A. The disjointed distribution of *Anacamptis longicornu* in the West Mediterranean: the role of vicariance versus long-distance seed dispersal / A. Zitari [et al.] // *Taxon*. – 2011. – V. 60. – P. 1041–1049.
590. Zonneveld, B. The systematic value of nuclear genome size for «all» species of *Tulipa* L. (Liliaceae). / B. Zonneveld // *Plant Systematics and Evolution*. – 2009. – V. 281. – P. 217–245.

## ПРИЛОЖЕНИЕ А

Таблица П.1 – Местоположение, ITS и хлДНК гаплотипы и окраска цветка осследованных особей *Tulipa suaveolens*

Усл. обозн.	Местоположение / номер гербарного листа	Координаты		Гаплотип / номер доступа GenBank		Цвет
		широта	долгота	ITS	ср	
1	2	3	4	5	6	7
<b>Иран</b>						
Iran-1***	Миане, Азербайджанешаргы / E00329774	37.68333	47.50000	1d / MK334365	–	Красный
<b>Казахстан</b>						
Kz-1-1 Kz-1-2 Kz-1-3	Хан Ордасы, Западно-Казахстанская область	48.84298	47.26155	1b / MK334492 1c / MK334493 1c / MK334494	A / MK361346 A / MK361347 A / MK361348	– – –
Kz-2-1 Kz-2-2 Kz-2-3	Оз. Аралсор, Западно-Казахстанская область	48.97092	48.31658	2 / MK334495 2 / MK334496 2 / MK334497	C / MK361349 C / MK361350 C / MK361351	– – –
Kz-3-1 Kz-3-2 Kz-3-3	Уральск, Западно-Казахстанская область	51.11488	50.55714	1c / MK334570 1c / MK334571 3 / MK334572	A / MK361421 A / MK361422 A / MK361423	Желтый Желтый Малиновый
Kz-4-1 Kz-4-2 Kz-4-3	Долинное, Западно-Казахстанская область	51.26543	52.18129	2 / MK334573 2 / MK334574 2 / MK334575	A / MK361424 A / MK361425 A / MK361426	Желтый Желтый Желтый
Kz-5*	Уил, Актюбинская область / MW 0815 750	49.07345	54.66318	1 / MK334360	A / MK361222	Красный
Kz-6-1** Kz-6-2**	Торгай, Костанайская область / KSPI_7787	49.80957	63.58062	2 / MK334346 1 / MK334347	D / MK361217 –	Желтый Желтый
Kz-7-1** Kz-7-2**	Оз. Сор, Костанайская область / KSPI_7788	49.78263	64.14858	1 / MK334353 1 / MK334354	– –	Желтый Желтый
Kz-8-1** Kz-8-2**	Оз. Коскопа, Костанайская область / KSPI_7782	50.85659	64.61669	1 / MK334348 1 / MK334349	– E / MK361218	Малиновый Малиновый
Kz-9*	Койлыбай, Костанайская область / MW 0815 748	52.04212	60.91426	1 / MK334357	–	Розовый
Kz-10-1** Kz-10-2*	Наурузум, Костанайская область / KSPI_2186 / MW 0815 751	51.68128	64.50923	1 / MK334351 1 / MK334356	– A / MK361220	Красный Розовый

Продолжение табл. П.1

1	2	3	4	5	6	7
Kz-11**	Караменды, Костанайская область / KSPI_7764	51.98333	64.58476	2 / МК334352	–	Желтый
Kz-12**	Кушмурун, Костанайская область / KSPI_7780	52.38482	64.89575	2 / МК334350	–	Малиновый
Kz-13-1 Kz-13-2 Kz-13-3	Оз. Индер, Атырауская область	48.50659	52.004419	1с / МК334458 1 / МК334459 3 / МК334460	А / МК361312 А / МК361313 А / МК361314	Желто-розовый Розовый Желто-красный
<b>Россия</b>						
Ast-1-1 Ast-1-2 Ast-1-3 Ast-1-4	г. Большое Богдо, Ахтубинский р-н, Астраханская область	48.15412	46.79805	2 / МК334376 2 / МК334377 2 / МК334378 1с / МК334379	А / МК361233 D / МК361234 D / МК361235 D / МК361236	Красный Желтый Розовый Желтый
Dgs-1-1 Dgs-1-2 Dgs-1-3	Новый Гельбах, Республика Дагестан	43.14903	46.92839	1 / МК334400 2 / МК334401 3 / МК334402	А / МК361257 Е / МК361258 А / МК361259	– – –
Dgs-2-1 Dgs-2-2 Dgs-2-3	Сарыкум, Республика Дагестан	42.99583	47.21125	3 / МК334528 2 / МК334529 2 / МК334530	А / МК361382 А / МК361383 А / МК361384	Желтый Красный Красный
Сrm-1-1 Сrm-1-2 Сrm-1-3 Сrm-1-4 Сrm-1-5 Сrm-1-6 Сrm-1-7 Сrm-1-8 Сrm-1-9 Сrm-1-10	Оз. Узунлар, Керченский п-ов, Крым	45.06005	36.14495	2 / МК334380 1с / МК334381 1 / МК334382 2 / МК334383 3 / МК334384 1 / МК334385 1 / МК334386 1 / МК334387 1 / МК334388 1 / МК334389	А / МК361237 А / МК361238 А / МК361239 Е / МК361240 Е / МК361241 Е / МК361242 Е / МК361243 Е / МК361244 Е / МК361245 Е / МК361246	Красный Красный Желтый Белый Красный Желто-красный Красный Розовый Пурпурно-белый Красный
Сrm-2-1 Сrm-2-2 Сrm-2-3	Караларская степь, Керченский п-ов, Крым	45.45028	36.18528	1 / МК334390 1 / МК334391 1 / МК334392	Е / МК361247 А / МК361248 D / МК361249	Красный Желтый Красно-желтый

Продолжение табл. П.1

1	2	3	4	5	6	7
Crm-3-1 Crm-3-2 Crm-3-3	Тихая бухта, Коктебель, Крым	44.97333	35.31556	3 / МК334393 2 / МК334394 2 / МК334395	A1 / МК361250 A / МК361251 A / МК361252	Красный Желтый Красно-желтый
Crm-4-1 Crm-4-2 Crm-4-3 Crm-4-4	Вершина Ставри-Кая, Ялта, Крым	44.49861	34.09944	3 / МК334396 2 / МК334397 2 / МК334398 2 / МК334399	A / МК361253 A1 / МК361254 C / МК361255 A / МК361256	Желтый Желтый Желтый Желтый
Klm-1-1 Klm-1-2 Klm-1-3	Приютное, Приютненский р-н, Республика Калмыкия	46.14329	43.30573	2 / МК334403 2 / МК334404 2 / МК334405	D / МК361260 D / МК361261 D / МК361262	Красный Красный Красный
Klm-2-1 Klm-2-2 Klm-2-3	Хулхута, Яшкульский р-н, Республика Калмыкия	47.29410	46.59533	2 / МК334451 2 / МК334452 2 / МК334453	A / МК361305 C / МК361306 A1 / МК361307	Желтый Желтый Желтый
Klm-3-1 Klm-3-2 Klm-3-3 Klm-3-4	Цаган Аман, Юстинский р-н, Республика Калмыкия	47.52493	46.62867	2 / МК334454 1c / МК334455 2 / МК334456 3 / МК334457	A / МК361308 A / МК361309 A / МК361310 A / МК361311	Желтый Желто-оранжевый Малиновый Красный
Krk-1-1 Krk-1-2 Krk-1-3	г. Маркотх, Краснодарский край	44.72611	37.86667	1c / МК334415 1c / МК334416 1c / МК334417	E / МК361269 D / МК361270 D / МК361271	Красный Красный Красный
Krk-2-1 Krk-2-2 Krk-2-3	Кабардинка, Краснодарский край	44.68267	37.91261	1 / МК334448 1 / МК334449 2 / МК334450	D / МК361302 A / МК361303 A / МК361304	Красный Розовый Желтый
Orb-1-1 Orb-1-2 Orb-1-3	Гаршино, Курманаевский р-н, Оренбургская область	52.16636	51.79941	1a / МК334498 1c / МК334499 1 / МК334500	A / МК361352 A / МК361353 A / МК361354	Желтый Желтый Желтый
Orb-2-1 Orb-2-2 Orb-2-3	Абрамовка, Переволоцкий р-н, Оренбургская область	52.33744	54.24413	2 / МК334501 1 / МК334502 1 / МК334503	A / МК361355 A / МК361356 A / МК361357	Желтый Желтый Желтый
Orb-3-1 Orb-3-2	Кунакбай, Переволоцкий р-н, Оренбургская область	52.32605	54.24682	1c / МК334504 2 / МК334505	A / МК361358 A / МК361359	Желтый Желтый

Продолжение табл. П.1

1	2	3	4	5	6	7
Orb-3-3	То же	То же	То же	1 / МК334506	А / МК361360	Желтый
Orb-4*	Васильевка, Беляевский р-н, Оренбургская область / MW 0230 692	51.24749	56.24754	3 / МК334358	Е / МК361221	Желтый
Rst-1-1 Rst-1-2 Rst-1-3	Хуторской, Дубовский р-н, Ростовская область	46.89667	43.02668	2 / МК334424 2 / МК334425 2 / МК334426	А / МК361278 А / МК361279 А / МК361280	Красный Красный Желтый
Rst-2-1 Rst-2-2 Rst-2-3	Ремонтное, Ремонтненский р-н, Ростовская область	46.80916	43.15451	1 / МК334427 2 / МК334428 2 / МК334429	А / МК361281 А / МК361282 А / МК361283	Желто-красный Желто-красный Красный
Rst-3-1 Rst-3-2 Rst-3-3	Персиановский, Октябрьский р-н, Ростовская область	47.58227	40.07978	2 / МК334467 2 / МК334468 1с / МК334469	А / МК361321 А / МК361322 D / МК361323	Желтый Красный Красный
Rst-4-1 Rst-4-2 Rst-4-3	Чабрецы, Орловский р-н, Ростовская область	46.60565	42.50530	2 / МК334470 1b / МК334471 2 / МК334472	А / МК361324 А / МК361325 А / МК361326	Красный Красный Красный
Rst-5-1 Rst-5-2 Rst-5-3 Rst-5-4	Маныч, Орловский р-н, Ростовская область	46.42897	42.72749	2 / МК334473 2 / МК334474 2 / МК334475 2 / МК334476	А / МК361327 А / МК361328 D / МК361329 А / МК361330	Красный Белый Желтый Лиловый
Rst-6*	Недвиговка, Мясниковский р-н, Ростовская область / MW 0291357	47.26838	39.35196	1 / МК334361	D / МК361223	Красный
Rst-7*	Добровольческий, Цимлянский р-н, Ростовская область / MW 0291369	47.79868	42.13527	1 / МК334362	–	Желтый
Sam-1-1 Sam-1-2 Sam-1-3	Славинка, Алексеевский р-н, Самарская область	52.52644	50.97288	2 / МК334430 1b / МК334431 2 / МК334432	D / МК361284 D / МК361285 D / МК361286	Желтый Желтый Желтый
Sam-2-1 Sam-2-2 Sam-2-3	Кошкин, Большечерниговский р-н, Самарская область	51.81720	50.79396	1b / МК334433 1a / МК334434 1a / МК334435	D / МК361287 D / МК361288 D / МК361289	Желтый Желтый Желтый
Srt-1-1 Srt-1-2	Тюленев, Александрово-Гайский р-н, Саратовская область	50.12810	48.56750	2 / МК334519 2 / МК334520	Е / МК361373 А2 / МК361374	Красный Белый

Продолжение табл. П.1

1	2	3	4	5	6	7
Srt-1-3	То же	То же	То же	2 / МК334521	Е / МК361375	Красный
Srt-2-1 Srt-2-2 Srt-2-3	Куриловка, Новоузенский р-н, Саратовская область	50.70997	48.19899	2 / МК334546 2 / МК334547 2 / МК334548	А / МК361400 Е / МК361401 Е / МК361402	Коралловый Красный Бело-лиловый
Srt-3-1 Srt-3-2 Srt-3-3	Прудовый, Питерский р-н, Саратовская область	50.67670	47.82387	2 / МК334510 2 / МК334511 2 / МК334512	Е / МК361364 Е / МК361365 Е / МК361366	– – –
Srt-4-1 Srt-4-2 Srt-4-3	Долина, Фёдоровский р-н, Саратовская область	50.99456	47.50141	1а / МК334480 1а / МК334481 2 / МК334482	Д / МК361334 Д / МК361335 Д / МК361336	Красный Бордово-розовый Розово-белый
Srt-5-1 Srt-5-2 Srt-5-3	Лиманный, Ровенский р-н, Саратовская область	50.71128	46.11988	3 / МК334558 3 / МК334559 2 / МК334560	А / МК361409 А / МК361410 А / МК361411	Бордовый Бело-розовый Малиновый
Srt-6-1 Srt-6-2 Srt-6-3	Степное, Советский р-н, Саратовская область	51.35949	46.88935	2 / МК334561 1а / МК334562 1а / МК334563	А / МК361412 А / МК361413 А / МК361414	Желтый Красный Красный
Srt-7-1 Srt-7-2 Srt-7-3	Ахмат, Красноармейский р-н, Саратовская область	51.06992	45.89126	2 / МК334489 1а / МК334490 2 / МК334491	А / МК361343 А / МК361344 А / МК361345	Розовый Белый Желтый
Srt-8-1 Srt-8-2 Srt-8-3	Каменка, Красноармейский р-н, Саратовская область	50.68414	45.21844	2 / МК334409 3 / МК334410 1 / МК334411	А / МК361266 А / МК361267 А / МК361268	Желтый Белый Желтый
Srt-9-1 Srt-9-2 Srt-9-3	Ключи, Балашовский р-н, Саратовская область	51.66076	43.34537	1а / МК334522 1а / МК334523 1а / МК334524	А / МК361376 А / МК361377 А / МК361378	– – –
Srt-10-1 Srt-10-2 Srt-10-3	Красноармейское, Энгельсский р-н, Саратовская область	51.18691	46.06225	2 / МК334540 2 / МК334541 2 / МК334542	А / МК361394 А / МК361395 А / МК361396	Желтый Желтый Малиновый
Srt-11-1 Srt-11-2 Srt-11-3	Прилужный, Энгельсский р-н, Саратовская область	51.23810	46.47923	1а / МК334567 1а / МК334568 2 / МК334569	А / МК361418 А / МК361419 А / МК361420	– – –

Продолжение табл. П.1

1	2	3	4	5	6	7
Srt-12-1 Srt-12-2 Srt-12-3	Елшанка, Саратовский р-н, Саратовская область	52.58369	45.87958	3 / МК334513 2 / МК334514 2 / МК334515	А / МК361367 А / МК361368 А / МК361369	Желтый Желтый Желтый
Srt-13-1 Srt-13-2 Srt-13-3	Славянка, Воскресенский р-н, Саратовская область	51.83870	46.22808	1а / МК334582 1с / МК334583 2 / МК334584	Е / МК361433 Е / МК361434 D / МК361435	– – –
Srt-14-1 Srt-14-2 Srt-14-3	Дергачи, Дергачёвский р-н, Саратовская область	51.24100	48.83522	2 / МК334534 1а / МК334535 2 / МК334536	Е / МК361388 Е / МК361389 Е / МК361390	Желтый Желтый Белый
Srt-15-1 Srt-15-2 Srt-15-3	Песчаный Мар, Дергачёвский р-н, Саратовская область	50.76599	48.84904	1а / МК334436 2 / МК334437 1с / МК334438	А / МК361290 А / МК361291 А / МК361292	– – –
Srt-16-1 Srt-16-2 Srt-16-3	Новоряженка, Ершовский р-н, Саратовская область	51.48933	48.07589	1с / МК334439 2 / МК334440 1с / МК334441	А / МК361293 А / МК361294 А / МК361295	– – –
Srt-17-1 Srt-17-2 Srt-17-3	Большой Кушум, Балаковский р-н, Саратовская область	51.77339	48.07111	1а / МК334477 1а / МК334478 1а / МК334479	А / МК361331 А / МК361332 А / МК361333	Желтый Малиновый Красный
Srt-18-1 Srt-18-2 Srt-18-3	Нижняя Чернавка, Вольский р-н, Саратовская область	52.28618	47.28517	1с / МК334516 2 / МК334517 1b / МК334518	А / МК361370 А / МК361371 А / МК361372	Желтый Желтый Желтый
Srt-19-1 Srt-19-2 Srt-19-3	Цыганский дол, Хвалынский р-н, Саратовская область	52.54050	48.10072	2 / МК334483 1b / МК334484 2 / МК334485	D / МК361337 D / МК361338 А / МК361339	– – Желтый
Srt-20-1 Srt-20-2 Srt-20-3	Возрождение, Хвалынский р-н, Саратовская область	52.64050	48.20872	2 / МК334486 2 / МК334487 1а / МК334488	А / МК361340 А / МК361341 А / МК361342	– – –
Srt-21-1 Srt-21-2 Srt-21-3	Восточный, Ивантеевский р-н, Саратовская область	52.17100	49.15485	1 / МК334442 1а / МК334443 1 / МК334444	А / МК361296 А / МК361297 А / МК361298	Желтый Желтый Желтый

Продолжение табл. П.1

1	2	3	4	5	6	7
Srt-22-1 Srt-22-2 Srt-22-3	Ивантеевка, Ивантеевский р-н, Саратовская область	52.26872	49.15485	1b / МК334445 1a / МК334446 1b / МК334447	A / МК361299 A / МК361300 A / МК361301	Желтый Желтый Желтый
Srt-23-1 Srt-23-2 Srt-23-3	Максютово, Пугачевский р-н, Саратовская область	51.84572	49.63029	1a / МК334507 1b / МК334508 1b / МК334509	E / МК361361 D / МК361362 D / МК361363	Желтый Бело-малиновый Желтый
Srt-24-1 Srt-24-2 Srt-24-3	Солянский, Пугачевский р-н, Саратовская область	52.03747	48.32847	1b / МК334461 1b / МК334462 1b / МК334463	A / МК361315 A / МК361316 A / МК361317	Желтый Желтый Желтый
Srt-25-1 Srt-25-2 Srt-25-3 Srt-25-4	Непряхино, Озинский р-н, Саратовская область	51.29777	49.81248	3 / МК334418 2 / МК334419 1b / МК334420 1a / МК334421	A / МК361272 A / МК361273 A / МК361274 A / МК361275	Желтый Малиновый Малиновый –
Srt-26-1 Srt-26-2 Srt-26-3	Бригадировка, Перелюбский р-н, Саратовская область	51.81430	50.42612	2 / МК334555 3 / МК334556 1a / МК334557	A / МК361406 A / МК361407 A / МК361408	Розовый Желтый Желтый
Srt-27-1 Srt-27-2 Srt-27-3	Натальин яр, Перелюбский р-н, Саратовская область	51.76080	50.61770	1c / МК334464 2 / МК334465 1a / МК334466	A / МК361318 A / МК361319 E / МК361320	– – –
Vol-1-1 Vol-1-2 Vol-1-3	Захаров, Котельниковский р-н, Волгоградская область	47.80037	42.98359	3 / МК334406 2 / МК334407 3 / МК334408	A / МК361263 A / МК361264 A / МК361265	Красный Красный Красный
Vol-2-1 Vol-2-2 Vol-2-3	Тингута, Светлоярский р-н, Волгоградская область	48.28901	44.38388	2 / МК334579 1a / МК334580 1c / МК334581	A / МК361430 A / МК361431 A / МК361432	Красный Красный Красный
Vol-3-1 Vol-3-2 Vol-3-3	Ленинск, Ленинский р-н, Волгоградская область	48.78429	45.25273	2 / МК334412 1c / МК334413 2 / МК334414	– – –	Красный Желтый Красный
Vol-4-1 Vol-4-2 Vol-4-3	Хмелевской, Иловлинский р-н, Волгоградская область	49.19454	43.71364	2 / МК334564 3 / МК334565 2 / МК334566	D / МК361415 D / МК361416 D / МК361417	– – –

Окончание табл. П.1

1	2	3	4	5	6	7
Vol-5-1*	р. Большая Голубая, Калачёвский р-н, Волгоградская область / MW 0291 334	49.03665	43.56140	1 / МК334363	A / МК361224	Красный
Vol-5-2*				1 / МК334364	–	Красный
Vol-6-1	Нестеровский, Алексеевский р-н, Волгоградская область	50.18238	42.02164	2 / МК334576	A / МК361427	–
Vol-6-2				1a / МК334577	A / МК361428	–
Vol-6-3				1c / МК334578	A / МК361429	–
Vol-7-1	Михайлов, Михайловский р-н, Волгоградская область	50.13443	43.32866	1a / МК334543	A / МК361397	–
Vol-7-2				2 / МК334544	A / МК361398	–
Vol-7-3				2 / МК334545	A / МК361399	–
Vol-8-1	Верхний Балыклей, Быковский р-н, Волгоградская область	49.56962	45.22902	3 / МК334525	A / МК361379	Розовый
Vol-8-2				2 / МК334526	A / МК361380	Красный
Vol-8-3				2 / МК334527	A / МК361381	Желтый
Vol-9-1	Оз. Эльтон, Волгоградская область	49.22758	46.68075	2 / МК334537	E / МК361391	Красный
Vol-9-2				2 / МК334538	E / МК361392	Розовый
Vol-9-3				1 / МК334539	E / МК361393	Желтый
Vol-10-1	Орехово, Даниловский р-н, Волгоградская область	50.50875	44.32844	2 / МК334531	A / МК361385	–
Vol-10-2				2 / МК334532	A / МК361386	–
Vol-10-3				2 / МК334533	A / МК361387	–
Vol-11-1	Коршуновка, Палласовский р-н, Волгоградская область	50.18482	46.88461	2 / МК334549	A / МК361403	–
Vol-11-2				1a / МК334550	A / МК361404	–
Vol-11-3				2 / МК334551	B / МК361405	–
Vol-12-1	Гончары, Палласовский р-н, Волгоградская область	49.76391	46.59170	3 / МК334552	–	Желтый
Vol-12-2				3 / МК334553	–	Желтый
Vol-12-3				3 / МК334554	–	Желтый
Vrn-1*	Шуриновка, Богучаровский р-н, Воронежская область / MW 0291 315	49.74729	40.37763	2 / МК334355	E / МК361219	Желтый
<b>Украина (?)</b>						
Ukr-1*	Аскания-Нова, Херсонская область / MW 0291 353	46.46322	33.98807	2 / МК334359	–	Красный

*Примечание:* \* Гербарий MW, \*\* Гербарий KSPI, \*\*\* Гербарий E. Если цвет написан через дефис, то это означает, что в окраске цветка присутствует и тот и другой цвет, где первый – фоновый, а второй представлен полосами или крапинами или окантовкой по краю.

## ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Таблица П.2 – Местоположение, ITS и хлДНК гаплотипы исследованных особей *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor*

Усл. обозн.	Географическое расположение / номер гербарного листа	Координаты		Гаплотип / номер доступа GenBank	
		широта	долгота	широта	долгота
1	2	3	4	5	6
Bel-1*	Белгородская обл., Вейделевский р-н, окр. хут. Веселый / МНА0042259	51.5168	43.0484	1b / OQ748052	A / OQ785365
Bel-2*	Белгородская обл., Губкинский р-н, гос. прир. заповедник «Белогорье» / МНА0042257	51.183333	37.633333	4 / OQ748051	A / OQ785363
Bgch	Воронежская обл., Богучаровский р-н, окр.с. Криница	49.716784	40.605081	–	A / OQ785366
Bls-1-1	Саратовская обл., Балашовский р-н, окр. с. Тростянка	51.5168	43.0484	–	A3 / OQ785367
Bls-1-2				5 / OQ784125	A3 / OR545381
Bls-1-3				–	A2 / OR545382
Bls-2-1	Саратовская обл., Балашовский р-н, окр. с. Ключи	51.65763	43.31336	–	A3 / OQ785368
Bls-2-2				–	A2 / OR545383
Bls-2-3				–	A2 / OR545384
Dnl-1	Волгоградская обл., Даниловский р-н, окр. ст-цы Сергиевская	50.221859	43.811343	4 / OQ784126	A / OQ785369
Dnl-2				–	A / OR545385
Dnl-3				5+6 / OQ784127-8	A1 / OR545386
Eln	Волгоградская обл., Еланский р-н, окр. с. Большой Морец	50.906974	43.872433	5 / OQ784129	A / OQ785370
Eng-1	Саратовская обл., Энгельсск/ р-н, окр. п. Прилужный	51.209339	46.567494	–	A / OQ785371
Eng-2	Саратовская обл., Энгельсский р-н, окр. п. Новочарлык	51.207325	46.616767	–	A / OQ785372
Eng-3	Саратовская обл., Энгельсский р-н, окр. п. Красноармейское	51.190011	46.062248	3 / OQ784130	A / OQ785373
Grn	Волгоградская обл., Жирновский р-н, окр. с. Бородачи	50.651	44.9756	–	A / OQ785374
Pv-2	Волгоградская обл., Иловлинский р-н, х. Хмелевской	49.188502	43.655351	5 / OQ784131	A / OQ785375
Pv-3				5+6 / OQ784132-3	
Inzh	Тамбовская обл., Инжавинский р-н, гос. прир. заповедник «Воронинский»	52.383083	42.717133	–	A / OQ785376
Klt	Волгоградская обл., Клетский р-н, окр. х. Венцы	49.162568	43.283113	–	A / OQ785377

Продолжение табл. П.2

1	2	3	4	5	6
Kmsh	Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. с. Верхняя Добринка	50.383340	45.455770	5 / OQ784134	A / OQ785378
Knt*	Воронежская обл., Кантемировский р-н, окр. хут. Лиман / МНА0042258	49.898355	39.754664	–	A / OQ785364
Kot-1 Kot-2	Волгоградская обл., Котовский р-н, окр. хут. Попки	50.188163	44.538647	–	A / OQ785379 A / OQ785380
Krf-1* Krf-2*	Воронежская обл., Петропавловский р-н, окр. с. Краснофлотское / 1 – МНА0042248, 2 – МНА0042249	50.056014	41.215163	1 / OQ784137 –	A / OQ785361 A / OQ785362
Krm	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. ж/д ст. Паницкая	51.151532	45.492483	5 / OQ784135	A / OQ785381
Kum	Волгоградская обл., Кумылженский р-н, окр. хут. Остроухов	49.772528	42.435389	5 / OQ784136	A / OQ785382
Mih	Волгоградская обл., Михайловский р-н, окр. с. Глинище	50.130162	43.567364	–	A / OQ785383
Nech-1-2 Nech-1-3	Волгоградская обл., Нехаевский р-н, окр. хут. Нестеровский	50.18348	41.983385	1+4 / OQ784137-8 2 / OQ784139	A / OQ785384
Nech-2	Волгоградская обл., Нехаевский р-н, окр. ст-цы Нехаевская	50.36738	41.729941	–	A2 / OQ785385
Nvt	Воронежская обл., Воробьевский р-н, окр. с. Новотолучеево	50.546964	40.992976	3 / OQ784140	A / OQ785386
Otr	Волгоградская обл., г. Волгоград, балка Отрада	48.580936	44.348931	–	A / OQ785387
Prvl-1 Prvl-2 Prvl-3	Воронежская обл., Калачеевский р-н, окр. с. Переволочное	50.31216	40.69651	5 / OQ784141 2 / OQ784142 1b / OQ784143	A / OQ785388
Pvl	Воронежская обл., Павловский р-н, окр. хут. Данило	50.5978	40.50133	–	A / OQ785389
Rost-1 Rost-3	Ростовская обл., Верхнедонской р-н, окр. хут. Парижский	50.08225	41.40961	4a+5 / OQ784144-5 4 / OQ784146	A / OQ785390
Rss	Воронежская обл., Россошанский р-н, окр. с. Екатериновка	50.107099	39.322053	–	A / OQ785391
Rvn	Саратовская обл., Ровенский р-н, окр. п. Лиманный	50.711279	46.119878	5 / OQ784147	A / OQ785392

Окончание табл. П.2

1	2	3	4	5	6
Sml-1	Саратовская обл., Самойловский р-н, окр. с. Еловатка	51.09143	43.66314	5 / OQ784148	А / OQ785393
Sml-2				5+6 / OQ784149-50	
Sml-3				5 / OQ784151	
Srt-1	Саратовская обл., Гагаринский р-н, окр. п. Кр. Текстильщик	51.365321	45.809414	–	А / OQ785394
Srt-2	Саратовская обл., Гатищевский р-н, окр. ж/д ст. Курдюм	51.663344	45.746104	5 / OQ784152	А / OQ785395
Strp	Волгоградская обл., Старополтавский р-н, окр. с. Валувка	50.371808	46.404541	–	А / OQ785396
Trv	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Старая Топовка	51.020483	45.2394	5 / OQ784153	А / OQ785397

Примечание: \* Гербарий МНА

## ПРИЛОЖЕНИЕ В

Таблица П.3 – Местоположение исследованных популяций различных видов рода *Delphinium* и коды доступа к их секвенированным последовательностям ДНК в базе данных GenBank

№	Усл. обозн.	Географическое расположение	Координаты		Код доступа GenBank
			Широта	Долгота	
1	2	3	4	5	6
<b>Подрод <i>Delphinastrum</i> (DC.) Peterm.</b>					
<b><i>Delphinium cuneatum</i> Steven ex DC.</b>					
1	С-1	Ульяновская обл., Инзенский р-н, м/у с. Дракино и Коржевка	54,186560	46,407580	MT137573 MT137574 MT137575
2	С-2	Республика Марий-Эл, Новоторъяльский р-н, окр. с. Лобаны	56,970389	48,478556	MT137565
3	С-3	Самарская обл., Исаклинский р-н, окр. с. Исаклы	54,114771	51,494520	MT137572
4	С-4	Самарская обл., Сергиевский р-н, окр. п. Серноводск	53,934444	51,218972	MT137576
5	С-5	Самарская обл., Борский р-н, НП «Бузулукский бор»	52,985861	51,994750	MT137569 MT137570 MT137571
6	С-6	Республика Удмуртия, Алнашский р-н, с. Варзи-Ятчи	56,119000	52,827083	MT137566 MT137567 MT137568
7	С-7	Республика Башкортостан, Туймазинский р-н, оз. Кандрыкуль	54,484722	54,125000	MT137562 MT137563 MT137564
8	С-8	Республика Башкортостан, Чишминский р-н, окр. с. Кара-Якупово	54,564367	55,508461	MT137577
<b><i>Delphinium dictyocarpum</i> DC.</b>					
9	Дс-1	Оренбургская обл., Бузулукский р-н, окр. с. Карачево	53,114833	52,288639	MT137584
10	Дс-2	Оренбургская обл., Тюльганский р-н, м/у п. Тюльган и с. Ташла.	52,370056	56,184139	–
11	Дс-3	Республика Башкортостан, Аургазинский р-н, р. Аургазы	54,139444	55,605833	MT137581 MT137582 MT137583

Продолжение табл. П.3

1	2	3	4	5	6
12	Dc-4	Республика Башкортостан, Ишимбайский р-н, гора Тратау	53,543444	56,108139	MT137578 MT137579 MT137580
13	Dc-5	Республика Башкортостан, Баймакский р-н, окр. с. Акмурун	52,528317	58,168969	MT137585
<b><i>Delphinium duhmbergii</i> Huth.</b>					
14	Dm-1	Воронежская область, Таловский р-н, окр. ст. Таловая	51,074312	40,778871	MT137586 MT137587 MT137588
<b><i>Delphinium elatum</i> L.</b>					
15	E-1	Самарская обл., Челно-Вершинский р-н, окр. с. Токмакла	54,335500	51,170017	MT137598 MT137599 MT137600
16	E-2	Самарская обл., Исаклинский р-н, окр. с. Исаклы	54,114771	51,494520	MT137592 MT137593 MT137594
17	E-3	Самарская обл., Борский р-н, НП «Бузулукский бор»	52,985861	51,994750	MT137595 MT137596 MT137597
18	E-4	Республика Башкортостан, Белорецкий р-н, окр. д. Баскан	53,928658	57,962117	MT137604
19	E-5	Республика Башкортостан, Иглинский р-н, окр. с. Тавтиманово	54,905964	56,653150	MT137602
20	E-6	Республика Башкортостан, Архангельский р-н, окр. д. Азово	54,468333	57,086944	MT137589 MT137590 MT137591
21	E-7	Республика Башкортостан, Учалинский р-н, окр. д. Ягудино	54,024833	59,089222	MT137601
22	E-8	Республика Башкортостан, Баймакский р-н, окр. с. Тубинский	52,905628	58,238375	MT137603
<b><i>Delphinium litwinowii</i> Sambuk</b>					
23	L-1	Воронежская обл., Острогожский р-н, окр. д. Владимировка	50,662120	39,015950	MT137617 MT137618 MT137619

Продолжение табл. П.3

1	2	3	4	5	6
24	L-2	Тамбовская обл., Тамбовский р-н, окр. с. Орловское	52,565780	41,195760	–
25	L-3	Пензенская обл., Пензенский р-н, окр., с. Поперечное	52,993430	44,333670	–
26	L-4	Пензенская обл., Кольшлейский р-н, окр. х. Островцы	52,828210	44,469450	–
27	L-5	Пензенская обл., Лунинский р-н, окр. с. Большой Вяяс	53,858610	45,474050	MT137623 MT137624 MT137625
28	L-6	Пензенская обл., Никольский р-н, окр. с. Коржевка	53,733570	46,259020	–
29	L-7	Ульяновская обл., Инзенский р-н, окр. с. Валгуссы	54,078070	46,190210	–
30	L-8	Республика Мордовия, Дубенский р-н, окр. с. Енгалычево, заказник «Лашинский склон»	54,307800	46,426810	MT137611 MT137612 MT137613
31	L-9	Республика Мордовия, Ромодановский р-н, окр. с. Болтино	54,484706	45,543416	MT137620 MT137621 MT137622
32	L-10	Ульяновская обл., Карсунский р-н, окр. с. Котяково	54,282890	46,728660	MT137605 MT137606 MT137607
33	L-11	Ульяновская обл., Вешкаймский р-н, окр. с. Зимнёнки	54,039310	46,913090	MT137614 MT137615 MT137616
34	L-12	Ульяновская обл., Майнский р-н, окр. с. Сиуч	54,317530	47,813720	MT137608 MT137609 MT137610
35	L-13	Ульяновская обл., Чердаклинский р-н, м/у с. Петровское и Богдашкино	54,392440	49,047220	–
<b><i>Delphinium pubiflorum Turcz.</i></b>					
36	P-1	Тамбовская обл., Инжавинский р-н, окр. с. Екатеринополье	52,271721	42,869059	MT137626 MT137627 MT137628 MT137629

Продолжение табл. П.3

1	2	3	4	5	6
37	P-2	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Каменка	50,714581	45,276041	–
38	P-3	Саратовская обл., Татищевский р-н, окр. д. Ильиновка	51,687166	45,689312	MT137630 MT137631 MT137632
39	P-4	Ульяновская обл., Новоспасский р-н, окр. с. Новая Лава	53,056433	47,579536	MT137639
40	P-5	Ульяновская обл., Радищевский р-н, окр. п. Гремячий	52,996750	47,704139	–
41	P-6	Ульяновская обл., Радищевский р-н, окр. д. Белогоровка	52,793658	47,789572	MT137633 MT137634 MT137635
42	P-7	Саратовская обл., Хвалынский р-н, окр., с. Акатная Маза	52,405548	47,692223	MT137636 MT137637 MT137638
<b><i>Delphinium subcuneatum</i> Tzvelev</b>					
43	S-1	Самарская обл., Красноярский р-н, окр. с. Б.Каменка	53,588057	50,599547	MT137640 MT137641 MT137642
<b><i>Delphinium uralense</i> Nevski</b>					
44	U-1	Республика Башкортостан, Зианчуринский р-н, окр. д. Худобандино	52,164031	57,025900	MT137646 MT137647 MT137648
45	U-2	Республика Башкортостан, Зианчуринский р-н, окр. д. Верхний Муйнак	52,014092	56,956383	MT137643 MT137644 MT137645
46	U-3	Республика Башкортостан, Зианчуриеский р-н, окр. д. Каргала	52,125719	57,086089	MT137649 MT137650 MT137651
<b>Подрод <i>Oligophylon</i> Dimitrova</b>					
<b><i>Delphinium arcuatum</i> N. Busch</b>					
47	Ar-1	Республика Дагестан, Докузпаринский р-н, м/у с. Текипиркент и Куруш	41,289750	47,836933	ON622677

Продолжение табл. П.3

1	2	3	4	5	6
<b><i>Delphinium bracteosum</i> Sommier &amp; Levier</b>					
48	Vr-1	Республика Дагестан, Агульский р-н, окр. с. Чираг-Кара	41,828694	47,481333	ON622678
49	Vr-2	Республика Дагестан, Акушинский р-н, окр. с. Ниж. Мулебки	42,325061	47,569800	ON622679
50	Vr-3	Республика Дагестан, Лакский р-н, окр. п. Кума	41,798900	47,464667	ON622680
<b><i>Delphinium caucasicum</i> C.A. Mey.</b>					
51	Ca-1	Республика Дагестан, Докузпаринский р-н, окр. с. Куруш	41,247533	47,801867	ON622681
<b><i>Delphinium crispulum</i> Rupr.</b>					
52	Cr-1	Республика Дагестан, Гунибский р-н, северо-восточный склон Гунибского плато (фиолетовая форма)	42,409058	46,908408	ON622682
53	Cr-2	Республика Дагестан, Гунибский р-н, восточный склон Гунибского плато (белая форма)	42,418950	46,885889	ON622683
54	Cr-3	Республика Дагестан, Ботлихский р-н, восточный берег оз. Казеной-ам	42,778667	46,155983	ON622684
55	Cr-4	Республика Дагестан, Унцукульский р-н, окр. с. Аракани	42,614850	47,057017	ON622685
56	Cr-5	Республика Дагестан, Хунзахский р-н, окр. с. Ахалчи	42,585583	46,635350	–
<b><i>Delphinium elisabethae</i> N.Busch</b>					
57	El-1	Республика Карачаево-Черкессия, Зеленчукский р-н, долина р. Маруха, сосновый лес (гербарий LE)	43,747139	41,645917	ON622686
<b><i>Delphinium fedorovii</i> Dimitrova</b>					
58	Fd-1	Республика Дагестан, Тляратинский р-н, Заповедник Тляратинский	41,969983	46,509117	ON622687
59	Fd-2	Республика Дагестан, Тляратинский р-н, восточный склон ущелья р. Махчалор	41,945761	46,523665	ON622688
<b><i>Delphinium flexuosum</i> M.Bieb.</b>					
60	Fl-1	Республика Дагестан, Докузпаринский р-н, м/у с. Текипиркент и Куруш	41,330567	47,869700	ON622689
61	Fl-2	Республика Дагестан, Ботлихский р-н, оз. Казеной-ам	42,781033	46,155967	ON622690
62	Fl-3	Республика Дагестан, Хасавюртовский р-н, окр. с. Сиух.	42,592683	46,554850	–
63	Fl-4	Республика Дагестан, Унцукульский р-н, окр. с. Аракани	42,618283	47,079017	–
<b><i>Delphinium freynii</i> Conrath</b>					

Окончание табл. П.3

1	2	3	4	5	6
64	Fr-1	Р. Дагестан, Буйнакский р-н, по дороге к тоннелю на опушке леса	42,790392	46,987539	ON622691
65	Fr-2	Республика Дагестан, Кизилюртовский (Казбековский) р-н, окр. п. Дубки	43,022867	46,848447	ON622692
66	Fr-3	Республика Дагестан, Казбековский р-н, окр. п. Пионерный	43,040250	46,859650	ON622693
<b><i>Delphinium gelmetzicum</i> Dimitrova</b>					
67	Gl-1	Республика Дагестан, Рутульский р-н, окр. с. Джиных, на берегу р. Самур	41,667833	47,051433	ON622694
68	Gl-2	Республика Дагестан, Ахтынский р-н, окр. с. Хнов, ущ. Джавган-Дере.	47,452750	47,477147	ON622695
<b><i>Delphinium macropogon</i> Prokh.</b>					
69	Mc-1	Республика Дагестан, окр. г. Махачкала, на запад по трассе	42,937333	47,368028	ON622697
<b><i>Delphinium mariae</i> N.Busch</b>					
70	Mr-1	Республика Дагестан, Акушинский р-н, окр. с. Гумрахи, на берегу реки	42,237283	47,338417	ON622696
<b><i>Delphinium puniceum</i> Pall.</b>					
71	Pn-1	Ростовская обл., Морозовский р-н, окр. х. Грузинов	48,460183	41,713500	MT137559
72	Pn-2	Республика Калмыкия, Малодербетовский р-н, окр. с. Плодовитое	47,592770	44,399250	MT137556
73	Pn-3	Астраханская обл., Ахтубинский р-н, юго-восточный склон х. Б. Богдо	48,140528	46,858194	MT137557
74	Pn-4	Волгоградская обл., Палласовский р-н, окр. оз. Эльтон	49,214806	46,697667	MT137558
75	Pn-5	Волгоградская обл., Дубовский р-н, окр. х. Полунино	49,647639	44,922167	MT137560 MT137561
<b><i>Delphinium samurense</i> Murtazaliev et Lufarov</b>					
76	Sm-1	Республика Дагестан, Рутульский р-н, окр. с. Джиных	41, 676117	47, 0385	ON622699
<b><i>Delphinium sergii</i> Wissjul.</b>					
77	Sg-1	Воронежская обл., Калачеевский р-н, окр. х. Рассоховатое	50,430934	40,529822	ON622700
<b><i>Delphinium speciosum</i> M.Bieb.</b>					
78	Sp-2	Республика Дагестан, Курахский р-он, окр. с. Хвередж	41,698361	47,630222	ON622702
<b><i>Delphinium speciosum</i> M.Bieb. var. <i>ironorum</i> N. Busch</b>					
79	Sp-1	Республика Южная Осетия, ущ. Средняя Эрмани (гербарий LE, собр. и опр. Е. и Н. Буш).	43,491417	41,093194	ON622701

## ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Таблица П. 4. – Признаки и их состояния, использованные в морфометрическом анализе образцов таксонов *Delphinium L.*

№ признака	Анализируемый признак	Состояние признака
1	2	3
1	Длина генеративного побега	см
2	Число листьев на побеге	шт
3	Длина соцветия	см
4	Ветвление соцветия	1 – нет
		2 – имеется
5	Число паракладиев первого порядка	шт.
6	Опушение стеблей	1 – стебли голые
		2 – в нижней части с негустыми, длинными, отстоящими волосками
		3 – стебли волосистые
		4 – стебли бархатисто-войлочные
7	Опушение оси соцветия	1 – отсутствует
		2 – оттопыренными щетинистыми волосками
		3 – короткими волосками с пузыревидным основанием
		4 – редкими длинными щетинистыми волосками
		5 – коротко и мягко прижато опушённая (бархатисто-войлочное)
8	Цвет лепестков-нектарников	1 – чёрно-бурые
		2 – желтоватые с примесью синей окраски
		3 – как чашелистики
9	Цвет чашелистиков	1 – белый
		2 – розовый
		3 – лиловый
		4 – голубой
		5 – синий
		6 – фиолетовый
		7 – пурпурный
10	Форма чашелистиков	1 – эллиптические
		2 – яйцевидные
		3 – обратно-яйцевидные
11	Форма верхушки чашелистиков	1 – тупые
		2 – заострённые
12	Длина чашелистика цветка из середины соцветия	мм
13	Ширина чашелистика цветка из середины соцветия	мм
14	Форма шпорца цветка из середины соцветия	1 – прямой
		2 – изогнутый
15	Характер поверхности шпорца	1 – морщинистая
		2 – гладкая

1	2	3
16	Длина шпорца цветка из середины соцветия	мм
17	Ширина шпорца цветка из середины соцветия	мм
18	Форма отгиба лепестков-нектарников	1 – округло-обратно-яйцевидные 2 – продолговато-яйцевидные
19	Форма верхушки лепестков-нектарников	1 – закруглённый 2 – неглубоко выемчато-надрезанный 3 – до половины надрезанный
20	Длина лепестков-нектарников	1 – короче чашелистиков 2 – равны чашелистикам
21	Форма листовой пластинки	1 – округло-сердцевидная 2 – округло-почковидная
22	Форма основания листовой пластинки	1 – сердцевидное 2 – обрубленное 3 – клиновидное
23	Отклонение нижних долей листовой пластинки	1 – вниз 2 – в стороны
24	Наличие щели между нижними долями	1 – нет 2 – узкая 3 – широкая
25	Число сегментов у листовой пластинки	1 – три 2 – пять 3 – семь
26	Степень рассечения листа	1 – на 4/5 длины 2 – на 5/6 длины 3 – почти до основания листа
27	Характер рассечения сегментов листа	1 – с крупными, неравными зубцами 2 – неравно-перисто-надрезанные 3 – узкие сегменты
28	Характер опушения листа	1 – опушения нет 2 – по краям и жилкам с нижней стороны the bottom 3 – листья волосистые 4 – бархатисто-войлочные
29	Длина листовой пластинки третьего снизу листа	мм
30	Длина нерасчленённой части листовой пластинки третьего снизу листа	мм
31	Длина центрального сегмента средней лопасти третьего снизу листа	мм
32	Ширина пластинки 3-его снизу листа	мм
33	Ширина основания центрального сегмента средней лопасти третьего снизу листа	мм

1	2	3
34	Максимальная ширина средней лопасти третьего снизу листа	мм
35	Ширина основания средней лопасти третьего снизу листа	мм
36	Длина черешка третьего снизу листа	мм
37	Ширина черешка третьего снизу листа	мм
38	Опушение черешка	1 – голый
		2 – с редкими белыми щетинистыми волосками
		3 – густо щетинисто-волосистый
		4 – бархатисто-войлочный
39	Расщепление прицветников	1 – цельные
		2 – нижние надрезанные
		3 – нижние рассечённые
40	Форма прицветников в середине соцветия	1 – узколинейные, 0.5-1 мм шириной
		2 – линейные
		3 – ланцетные, ланцетно-линейные, 3-8 мм шириной
41	Длина прицветника в середине соцветия	мм
42	Ширина прицветника в середине соцветия	мм
43	Опушение прицветников	1 – голые
		2 – с немногочисленными белыми волосками
		3 – щетинисто-волосистые
		4 – с очень короткими (0.2-0.3 мм) оттопыренными волосками с пузыревидным основанием
44	Форма прицветничков	1 – нитевидные, 0.3 мм шириной, 5-7 мм длиной
		2 – линейно-шиловидные, 0.4-1 мм шириной, 5-7 мм длиной
		3 – ланцетные, ланцетно-яйцевидные, 1.5-4 мм шириной
		4 – яйцевидные
45	Длина прицветничка у цветка в середине соцветия	мм
46	Ширина прицветничка	мм
47	Опушение прицветничков	1 – голые
		2 – с малочисленными ресничками
		3 – щетинисто-волосистые
		4 – бархатисто-войлочные
		5 – с очень короткими (0.2-0.3 мм) оттопыренными волосками с пузыревидным основанием

1	2	3
48	Расположение прицветничков	1 – приближены к основанию цветка
		2 – выше середины цветоножки
49	Длина цветоножки у цветка в середине соцветия	мм
50	Опушение цветоножек	1 – голые
		2 – с немногими волосками
		3 – щетинисто-волосистые
		4 – с короткими оттопыренными и более длинными, книзу отклонёнными волосками
		5 – бархатисто-войлочные
		6 – с очень короткими (0.2-0.3 мм) оттопыренными волосками с пузыревидным основанием
51	Опушение чашелистиков снаружи	1 – голые
		2 – с немногими волосками
		3 – с короткими (0.2-0.4 мм) прижатыми или прилегающими курчавыми простыми волосками
		4 – с короткими оттопыренными и более длинными, книзу отклонёнными волосками
		5 – с очень короткими (0.2-0.3 мм) оттопыренными волосками, близ основания
52	Опушение чашелистиков внутри	1 – голые
		2 – с простыми волосками
53	Опушение завязи и плодиков	1 – голые
		2 – по швам реснитчатые
		3 – густоволосистые
54	Опушение шпорца	1 – есть
		2 – нет

## ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Таблица П. 5 – Результаты измерения морфологических параметров в исследованных популяциях *Tulipa suaveolens*

Морфологический параметр	n	X <sub>ср.</sub>	S <sub>x</sub>	Min	Max	Median	Нижний квартиль	Верхний квартиль	σ	V, %
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Ценопопуляция Красноармейского р-на Саратовской области (Srt-7)</b>										
<b>2013</b>										
Высота растения, см	44	13,39	0,63	3,00	22,00	13,00	11,00	15,75	4,17	31,13
Длина побега, см	44	11,07	0,57	0,60	19,50	11,00	8,80	13,25	3,76	33,98
Кол-во листьев, шт.	44	3,14	0,10	3,00	6,00	3,00	3,00	3,00	0,63	20,15
Длина ниж. листа, см	44	8,10	0,21	6,00	14,00	8,00	7,00	9,00	1,36	16,81
Ширина ниж. листа, мм	44	23,02	0,65	12,00	39,00	22,50	21,00	25,50	4,32	18,77
Длина лист. околоцветника, мм	44	29,11	1,03	18,00	40,00	29,00	24,00	35,00	6,08	20,89
<b>2014</b>										
Высота растения, см	34	14,37	0,80	6,00	29,00	13,50	12,00	15,00	4,68	32,59
Длина побега, см	34	12,68	0,75	5,50	26,50	11,50	10,50	13,50	4,40	34,71
Диаметр растения, см	34	8,68	0,49	5,00	16,00	8,00	6,50	10,00	2,84	32,72
Кол-во листьев, ст.	34	3,06	0,04	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,24	7,81
Длина ниж. листа, см	34	8,82	0,22	5,50	12,50	9,00	8,00	9,50	1,31	14,82
Ширина ниж. листа, мм	34	25,12	0,74	17,20	35,30	24,45	22,70	27,10	4,34	17,27
Толщина лист. пластинки, мм	34	0,36	0,01	0,30	0,50	0,40	0,30	0,40	0,06	16,97
Длина второго листа, см	34	7,69	0,20	5,00	10,50	7,50	7,00	8,00	1,16	15,10
Ширина второго листа, мм	34	14,09	0,57	5,00	20,90	13,80	11,90	16,70	3,29	23,38
Длина перв. междоузлия, мм	34	25,48	1,06	13,40	38,70	25,80	21,40	29,00	6,18	24,24
Диаметр стебля, мм	34	2,56	0,12	1,30	3,70	2,50	2,00	3,10	0,69	27,08
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	16,21	1,22	8,00	31,00	14,00	10,70	19,50	6,66	41,08
Длина побега, см	30	14,61	1,14	7,50	29,00	12,25	9,80	17,50	6,27	42,90
Диаметр растения, см	30	8,40	0,43	5,00	15,00	8,00	7,00	9,00	2,36	28,05
Кол-во листьев, шт.	30	3,13	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,35	11,03
Длина ниж. листа, см	30	9,87	0,38	7,40	14,00	9,45	8,40	11,00	2,07	20,94
Ширина ниж. листа, мм	30	24,83	1,02	9,30	39,60	24,05	22,00	27,50	5,60	22,54
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,47	0,01	0,36	0,64	0,46	0,42	0,50	0,06	12,41
Длина второго листа, см	30	8,37	0,34	6,00	13,00	7,50	7,00	9,60	1,87	22,31
Ширина второго листа, мм	30	13,09	0,68	8,40	23,90	12,05	10,50	14,00	3,70	28,24
Длина первого междоузлия, мм	30	30,36	1,55	15,50	48,10	27,85	24,20	34,90	8,47	27,91
Диаметр стебля, мм	30	2,82	0,14	1,30	4,60	2,75	2,30	3,20	0,77	27,33
Длина лист. околоцветника, мм	30	27,08	0,77	17,40	36,10	26,60	24,30	29,00	4,17	15,40
Ширина лист. околоцветника, мм	30	11,20	0,87	8,90	14,60	10,20	10,00	14,40	2,30	20,55
Длина столбика, мм	30	11,78	0,79	5,50	21,00	11,30	8,80	14,10	4,17	35,36
Длина тычинки, мм	30	10,51	0,66	6,20	16,60	10,00	8,00	13,40	3,08	29,26
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	16,89	0,73	8,00	24,50	16,55	14,20	19,50	4,02	23,78
Длина побега, см	30	13,47	0,64	5,70	20,60	13,50	11,50	15,50	3,50	25,95
Диаметр растения, см	30	9,20	0,46	5,00	15,00	9,05	7,00	10,70	2,54	27,58
Кол-во листьев, шт.	30	3,13	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,35	11,03
Длина ниж. листа, см	30	9,16	0,34	5,20	14,70	9,05	8,30	9,70	1,84	20,12
Ширина ниж. листа, мм	30	25,46	1,14	17,50	43,30	23,95	22,30	28,20	6,22	24,42
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,43	0,01	0,33	0,53	0,44	0,41	0,45	0,04	9,72
Длина второго листа, см	30	8,60	0,33	4,60	12,50	8,25	7,40	9,70	1,82	21,15
Ширина второго листа, мм	30	15,14	0,70	9,20	26,00	14,35	12,60	17,30	3,85	25,47
Длина первого междоузлия, мм	30	28,64	1,61	11,50	43,90	29,10	22,60	32,70	8,84	30,86

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Диаметр стебля, мм	30	3,39	0,12	2,10	5,40	3,40	3,00	3,80	0,64	18,85
Высота цветка, мм	30	34,30	1,36	18,50	50,10	34,10	30,50	36,10	7,44	21,69
Диаметр цветка, мм	30	25,79	1,07	18,10	47,50	25,00	21,60	29,20	5,85	22,66
Длина лист. околоцветника, мм	30	36,69	1,31	24,60	53,10	35,80	31,90	41,10	7,18	19,57
Ширина лист. околоцветника, мм	30	18,57	0,61	11,50	27,40	18,45	16,30	20,10	3,37	18,13
Длина столбика, мм	30	12,95	0,62	4,20	19,30	13,40	10,20	14,80	3,39	26,18
Длина тычинки, мм	30	14,22	0,46	8,90	19,90	14,10	12,20	15,20	2,50	17,58
<b>Ценопопуляция 1 Балаковского р-на Саратовской области (Srt-17)</b>										
<b>2013</b>										
Высота растения, см	29	24,48	4,51	11,00	34,00	24,50	23,00	27,00	0,84	18,42
Длина побега, см	29	21,14	4,29	9,00	30,00	21,50	19,50	23,20	0,80	20,30
Кол-во листьев, шт.	29	3,00	0,27	2,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,05	8,91
Длина ниж. листа, см	29	10,73	1,63	8,00	16,00	10,50	10,00	11,50	0,30	15,18
Ширина ниж. листа, мм	29	23,83	5,89	10,00	40,00	22,00	20,00	25,00	1,09	24,70
Длина лист. околоцветника, мм	29	35,79	5,54	25,00	46,00	35,00	34,00	38,00	1,03	15,49
Ширина лист. околоцветника, мм	29	15,83	3,87	7,00	23,00	16,00	14,00	19,00	0,72	24,47
<b>2014</b>										
Высота растения, см	23	18,35	1,06	10,00	30,00	19,00	13,00	22,00	5,08	27,71
Длина побега, см	23	16,33	0,92	9,50	26,00	16,50	12,00	20,00	4,41	26,99
Диаметр растения, см	23	6,37	0,52	3,00	12,50	5,50	4,50	7,50	2,49	39,05
Кол-во листьев, шт.	23	3,04	0,04	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,21	6,85
Длина ниж. листа, см	23	8,98	0,31	5,50	12,00	9,00	8,00	10,00	1,51	16,77
Ширина ниж. листа, мм	23	19,37	0,79	12,90	25,60	18,80	15,60	22,80	3,80	19,63
Толщина лист. пластинки, мм	23	0,37	0,01	0,30	0,50	0,40	0,30	0,40	0,06	15,12
Длина второго листа, см	23	7,65	0,27	5,50	10,00	8,00	6,50	8,50	1,27	16,65
Ширина второго листа, мм	23	11,39	0,54	7,00	17,20	11,30	9,60	12,90	2,61	22,88
Длина первого междоузлия, мм	23	29,20	1,15	17,60	37,20	29,20	26,70	34,00	5,50	18,83
Диаметр стебля, мм	23	2,57	0,10	1,80	3,40	2,50	2,20	3,00	0,46	18,08
Высота цветка, мм	23	29,80	1,29	22,10	40,80	29,60	24,40	35,10	5,63	18,89
Диаметр цветка, мм	23	17,63	0,58	13,10	22,30	17,90	16,40	18,60	2,45	13,89
Длина лист. околоцветника, мм	23	29,29	1,32	12,50	39,10	28,90	24,90	35,90	6,32	21,59
Ширина лист. околоцветника, мм	23	11,38	0,58	7,40	18,10	11,80	8,90	12,70	2,78	24,39
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	22,83	0,77	12,50	33,00	22,95	19,50	24,60	4,20	18,40
Длина побега, см	30	19,93	0,73	10,60	30,00	20,15	17,00	22,00	4,02	20,18
Диаметр растения, см	30	5,70	0,26	2,50	8,00	5,80	4,60	6,50	1,40	24,58
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	10,21	0,26	7,30	13,50	10,15	9,20	11,00	1,44	14,14
Ширина ниж. листа, мм	30	21,84	0,86	12,00	34,10	21,75	18,90	23,70	4,73	21,66
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,44	0,01	0,31	0,55	0,44	0,39	0,47	0,06	13,39
Длина второго листа, см	30	8,05	0,24	5,00	11,00	7,80	7,20	8,70	1,33	16,56
Ширина второго листа, мм	30	12,23	0,57	6,20	22,50	11,90	10,50	12,90	3,14	25,70
Длина первого междоузлия, мм	30	33,66	0,97	22,50	44,60	33,05	30,90	36,40	5,32	15,82
Диаметр стебля, мм	30	2,57	0,08	1,60	3,60	2,60	2,30	2,70	0,46	17,91
Высота цветка, мм	30	29,78	0,68	23,00	37,20	29,35	27,30	32,50	3,71	12,44
Диаметр цветка, мм	30	17,03	0,64	12,00	25,30	16,10	14,30	19,30	3,52	20,69
Длина лист. околоцветника, мм	29	30,72	0,81	22,00	40,30	30,30	27,90	33,50	4,38	14,26
Ширина лист. околоцветника, мм	29	13,27	0,52	8,40	19,90	12,70	11,70	15,40	2,78	20,92
Длина столбика, мм	29	12,44	0,64	5,80	19,00	12,20	10,30	15,00	3,44	27,65
Длина тычинки, мм	30	13,89	0,32	9,90	19,20	13,55	13,10	14,40	1,75	12,57
<b>2016</b>										
Высота растения, см	15	28,80	1,31	21,00	40,00	27,50	25,00	32,00	5,07	17,62
Длина побега, см	15	24,65	1,13	17,00	34,00	24,00	22,00	28,00	4,36	17,70
Диаметр растения, см	15	10,17	0,98	6,00	20,00	9,00	7,00	12,50	3,80	37,35
Кол-во листьев, шт.	15	3,20	0,11	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,41	12,94
Длина ниж. листа, см	15	11,05	0,53	7,00	16,00	11,30	10,00	12,00	2,04	18,46
Ширина ниж. листа, мм	15	28,93	1,89	20,00	44,00	27,00	25,00	35,00	7,33	25,35
Толщина лист. пластинки, мм	15	0,42	0,01	0,31	0,50	0,42	0,38	0,45	0,05	12,04

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Длина второго листа, см	15	9,52	0,41	6,50	13,00	9,50	8,30	10,50	1,60	16,77
Ширина второго листа, мм	15	16,73	1,08	10,00	25,00	15,00	15,00	20,00	4,20	25,10
Длина первого междоузлия, мм	15	29,20	2,26	10,00	45,00	30,00	25,00	33,00	8,76	30,00
Диаметр стебля, мм	15	3,16	0,13	2,55	4,28	2,98	2,71	3,62	0,51	16,10
Высота цветка, мм	15	37,82	1,82	28,25	47,20	39,19	31,40	41,92	6,29	16,64
Диаметр цветка, мм	15	27,48	2,36	20,60	35,70	25,50	24,36	33,20	5,78	21,05
Длина лист. околоцветника, мм	15	39,58	1,41	29,05	46,40	40,41	35,30	45,15	5,47	13,83
Ширина лист. околоцветника, мм	15	18,33	0,96	12,40	23,75	18,55	15,10	22,62	3,74	20,38
Длина столбика, мм	15	19,80	1,27	12,33	30,80	18,31	16,25	23,30	4,92	24,82
Длина тычинки, мм	15	15,97	0,53	12,80	18,50	15,76	14,44	18,00	2,07	12,95
<b>Ценопопуляция 1 Пугачёвского р-на Саратовской области (Srt-23)</b>										
<b>2013</b>										
Высота растения, см	24	25,53	0,99	12,00	31,50	26,75	22,50	29,75	4,85	18,99
Длина побега, см	24	21,04	0,93	11,00	26,50	22,00	17,75	25,25	4,53	21,54
Кол-во листьев, шт.	24	2,92	0,08	1,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,41	14,00
Длина ниж. листа, см	24	10,36	0,57	3,00	16,00	10,00	8,75	12,25	2,80	27,02
Ширина ниж. листа, мм	24	18,88	0,93	11,00	28,00	18,50	16,00	21,50	4,57	24,22
Длина лепестка, мм	23	42,39	1,37	34,00	56,00	40,00	37,00	45,00	6,56	15,48
Ширина лепестка, мм	23	16,30	0,42	13,00	21,00	16,00	15,00	17,00	2,01	12,33
<b>2014</b>										
Высота растения, см	30	21,40	0,62	17,00	30,00	21,00	18,50	24,00	3,39	15,86
Длина побега, см	30	18,46	0,62	13,50	27,50	18,00	16,00	21,50	3,40	18,43
Диаметр растения, см	30	5,62	0,28	3,50	10,00	6,00	4,50	6,00	1,52	27,13
Кол-во листьев	30	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	30	9,27	0,40	6,00	16,00	9,00	8,00	10,50	2,21	23,86
Ширина ниж. листа, мм	30	18,87	0,69	13,20	26,70	18,15	15,80	22,60	3,77	20,00
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,38	0,01	0,30	0,40	0,40	0,40	0,40	0,04	10,71
Длина второго листа, см	29	7,26	0,43	3,00	14,50	7,00	6,00	8,00	2,33	32,08
Ширина второго листа, мм	29	9,94	0,42	6,50	15,00	9,30	8,40	11,90	2,24	22,59
Длина первого междоузлия, мм	30	27,92	1,01	16,00	41,60	28,35	24,60	30,70	5,53	19,81
Диаметр стебля, мм	30	2,32	0,07	1,60	3,10	2,25	2,10	2,60	0,37	15,79
Высота цветка, мм	30	29,41	0,79	20,10	35,10	29,80	27,10	33,10	4,18	14,22
Диаметр цветка, мм	30	19,80	0,58	14,90	27,20	18,95	17,55	21,90	3,06	15,44
Длина лист. околоцветника, мм	30	30,59	0,76	23,00	41,40	30,60	28,40	32,80	4,11	13,43
Ширина лист. околоцветника, мм	30	14,41	0,36	9,40	18,70	14,40	13,30	15,40	1,91	13,28
<b>2015</b>										
Высота растения, см	20	21,39	0,87	14,70	30,00	22,10	18,75	23,75	3,90	18,21
Длина побега, см	20	19,50	0,79	14,20	27,50	20,10	16,50	21,75	3,54	18,17
Диаметр растения, см	20	5,04	0,37	3,00	8,00	4,75	3,75	6,25	1,64	32,50
Кол-во листьев	20	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	20	9,09	0,29	6,50	12,20	9,10	8,45	9,85	1,30	14,32
Ширина ниж. листа, мм	20	17,19	0,73	12,40	23,30	16,30	14,90	18,90	3,27	19,03
Толщина лист. пластинки, мм	20	0,44	0,01	0,36	0,54	0,45	0,40	0,49	0,05	11,35
Длина второго листа, см	20	6,92	0,25	5,00	8,90	7,40	5,90	7,65	1,13	16,36
Ширина второго листа, мм	20	9,20	0,50	6,20	13,70	8,65	7,40	11,10	2,22	24,17
Длина первого междоузлия, мм	20	28,55	1,25	18,70	39,40	28,30	25,20	31,55	5,59	19,59
Диаметр стебля, мм	20	2,21	0,05	1,80	2,70	2,20	2,05	2,35	0,24	10,76
Высота цветка, мм	20	20,40	1,66	18,50	23,70	19,00	18,50	23,70	2,87	14,06
Длина столбика, мм	20	15,26	1,26	6,90	23,30	17,20	9,20	20,00	5,50	36,02
Длина тычинки, мм	20	10,03	0,86	8,80	11,70	9,60	8,80	11,70	1,50	14,93
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	22,52	0,54	18,00	30,50	22,00	20,50	24,50	2,95	13,11
Длина побега, см	30	18,43	0,50	14,00	26,00	17,75	16,50	20,50	2,76	14,99
Диаметр растения, см	30	15,90	1,17	5,00	32,00	15,75	11,00	19,00	6,41	40,31
Кол-во листьев	30	3,10	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,31	9,84
Длина ниж. листа, см	30	13,33	0,60	6,50	20,00	14,00	11,50	15,50	3,30	24,72
Ширина ниж. листа, мм	30	26,83	1,15	12,00	40,00	26,00	22,00	32,00	6,29	23,43
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,45	0,02	0,32	0,72	0,45	0,40	0,48	0,09	20,00

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Длина второго листа, см	30	12,00	0,49	6,00	18,00	12,25	10,50	13,50	2,70	22,52
Ширина второго листа, мм	30	17,53	0,86	10,00	28,00	18,00	14,00	21,00	4,73	26,95
Длина первого междоузлия, мм	30	28,83	1,14	15,00	45,00	30,00	25,00	30,00	6,25	21,69
Диаметр стебля, мм	30	3,35	0,11	2,50	4,90	3,15	3,00	3,90	0,60	18,02
Высота цветка, мм	30	48,33	1,38	35,00	60,00	50,00	40,00	55,00	7,58	15,68
Диаметр цветка, мм	29	45,69	2,12	25,00	70,00	45,00	40,00	50,00	11,4	24,94
Длина лист. околоцветника, мм	30	44,33	1,04	30,00	55,00	45,00	42,00	48,00	5,71	12,89
Ширина лист. околоцветника, мм	30	23,97	0,85	15,00	35,00	23,00	20,00	27,00	4,66	19,43
Длина столбика, мм	30	16,71	0,66	11,00	25,40	16,70	14,80	18,20	3,62	21,66
Длина тычинки, мм	30	15,57	0,35	12,10	20,20	15,40	14,40	16,80	1,92	12,33
<b>Ценопопуляция 2 Пугачёвского р-на Саратовской области (Srt-23)</b>										
<b>2013</b>										
Высота растения, см	38	20,57	0,74	6,00	28,00	21,50	19,00	24,00	4,53	22,04
Длина побега, см	38	18,22	0,51	11,00	24,50	18,50	16,25	20,50	3,09	16,95
Кол-во листьев, шт.	38	3,05	0,04	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,23	7,41
Длина ниж. листа, см	38	9,68	0,30	6,00	13,00	10,00	8,00	11,00	1,82	18,81
Ширина ниж. листа, мм	38	19,68	0,60	14,00	31,00	19,00	17,00	22,00	3,70	18,79
Длина лист. околоцветника, мм	38	38,31	1,40	12,00	50,00	39,00	34,00	44,50	7,90	20,62
Ширина лист. околоцветника, мм	38	16,47	0,46	10,00	21,00	17,00	15,00	18,00	2,63	15,95
<b>2014</b>										
Высота растения, см	30	15,94	0,62	10,50	24,00	16,00	13,00	18,00	3,38	21,20
Длина побега, см	30	13,83	0,59	9,00	21,00	13,75	11,00	16,00	3,25	23,49
Диаметр растения, см	29	5,32	0,28	2,50	8,00	5,50	4,00	6,50	1,50	28,26
Кол-во листьев, шт.	29	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,19	6,12
Длина ниж. листа, см	27	7,27	0,23	5,50	10,00	7,20	6,00	8,00	1,19	16,36
Ширина ниж. листа, мм	28	17,99	0,56	11,00	23,60	17,60	16,05	19,75	2,94	16,33
Толщина лист. пластинки, мм	23	0,34	0,01	0,20	0,40	0,30	0,30	0,40	0,06	17,19
Длина второго листа, см	30	6,52	0,22	3,50	9,00	6,50	6,00	7,00	1,20	18,36
Ширина второго листа, мм	30	10,21	0,39	7,00	16,00	9,75	8,70	11,80	2,12	20,74
Длина первого междоузлия, мм	30	22,34	1,10	8,00	29,70	23,95	17,60	27,00	6,05	27,07
Диаметр стебля, мм	25	2,17	0,06	1,80	2,80	2,10	2,00	2,30	0,30	13,88
Высота цветка, мм	29	26,70	0,90	16,50	38,80	27,00	24,00	29,10	4,87	18,22
Диаметр цветка, мм	28	19,89	0,64	11,60	25,10	19,95	17,15	22,75	3,39	17,02
Длина лист. околоцветника, мм	30	28,31	0,77	22,70	38,10	26,60	25,50	31,00	4,19	14,80
Ширина лист. околоцветника, мм	30	12,56	0,38	9,30	17,10	12,45	11,00	14,00	2,10	16,68
<b>Ценопопуляция Озинского р-на Саратовской области (Srt-25)</b>										
<b>2013</b>										
Высота растения, см	38	17,04	0,66	4,80	24,00	18,00	14,75	20,00	4,40	25,84
Длина побега, см	38	14,85	0,50	7,00	21,00	15,00	13,00	17,00	3,15	21,22
Кол-во листьев, шт.	38	3,07	0,05	3,00	5,00	3,00	3,00	3,00	0,33	10,88
Длина ниж. листа, см	38	10,60	0,24	7,50	13,50	10,00	9,50	12,00	1,48	13,99
Ширина ниж. листа, мм	38	21,27	0,84	10,00	38,00	20,50	17,00	25,50	5,58	26,25
Длина лист. околоцветника, мм	38	37,55	1,11	15,00	53,00	39,00	34,00	42,00	6,85	18,24
Ширина лист. околоцветника, мм	38	15,18	1,06	0,00	46,00	15,00	12,00	18,00	6,54	43,06
<b>2014</b>										
Высота растения, см	30	18,10	0,56	11,00	25,00	18,00	16,50	19,50	3,04	16,80
Длина побега, см	30	15,03	0,47	9,50	20,50	15,00	14,00	16,50	2,56	17,05
Диаметр растения, см	30	7,95	0,38	5,00	14,00	7,50	6,50	9,00	2,10	26,42
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	9,25	0,25	7,00	12,50	9,00	8,50	10,00	1,36	14,65
Ширина ниж. листа, мм	30	20,83	0,67	12,00	28,20	21,50	18,00	24,00	3,69	17,69
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,48	0,01	0,30	0,70	0,50	0,40	0,50	0,08	16,23
Длина второго листа, см	30	8,36	0,25	6,00	11,50	8,25	7,50	9,00	1,35	16,14
Ширина второго листа, мм	30	12,51	0,52	7,90	19,10	12,00	10,50	15,00	2,87	22,97
Длина первого междоузлия, мм	30	24,45	1,48	1,30	37,00	25,75	21,00	28,50	8,09	33,09
Диаметр стебля, мм	30	2,75	0,13	1,30	4,00	2,50	2,40	3,00	0,73	26,39
Высота цветка, мм	30	30,15	0,91	19,30	39,60	30,35	26,00	33,70	4,98	16,52
Диаметр цветка, мм	30	21,91	0,71	12,00	28,00	21,50	19,50	25,00	3,88	17,72

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Длина лист. околоцветника, мм	30	34,37	1,18	17,20	48,00	34,75	31,00	38,40	6,48	18,84
Ширина лист. околоцветника, мм	30	15,62	0,56	7,90	24,00	15,00	14,00	16,60	3,09	19,81
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	19,28	0,59	13,00	27,80	19,20	16,50	21,00	3,21	16,65
Длина побега, см	30	16,12	0,62	10,50	25,50	15,75	13,70	18,00	3,39	21,03
Диаметр растения, шт.	30	10,56	0,71	4,00	20,00	9,50	7,50	13,00	3,90	36,92
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	9,90	0,35	6,00	14,70	9,70	8,50	11,00	1,94	19,61
Ширина ниж. листа, мм	30	17,44	0,64	12,00	25,50	16,50	15,00	19,10	3,53	20,25
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,40	0,01	0,30	0,50	0,40	0,35	0,43	0,07	17,14
Длина второго листа, см	30	8,20	0,36	4,00	12,00	8,00	7,00	9,50	1,97	24,08
Ширина второго листа, мм	30	11,26	0,66	6,60	25,10	9,85	9,00	12,50	3,60	31,96
Длина первого междоузлия, мм	30	28,64	1,11	18,80	43,50	26,60	24,00	33,00	6,07	21,20
Диаметр стебля, мм	30	2,50	0,09	2,00	4,00	2,40	2,10	2,80	0,52	20,76
Высота цветка, мм	30	33,03	0,85	26,00	40,30	32,35	29,00	37,40	4,65	14,08
Диаметр цветка, мм	30	18,83	0,83	8,00	25,60	18,90	16,00	23,00	4,56	24,24
Длина лист. околоцветника, мм	30	33,45	1,06	25,00	45,00	33,00	27,00	37,30	5,83	17,42
Ширина лист. околоцветника, мм	30	14,51	0,49	10,00	20,00	14,25	12,50	16,00	2,68	18,48
Длина столбика, мм	30	13,81	0,63	7,50	22,00	12,75	11,30	17,00	3,43	24,81
Длина тычинки, мм	30	15,05	0,59	10,00	21,30	14,70	12,50	17,20	3,25	21,58
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	19,07	0,40	16,00	24,00	19,00	17,00	21,00	2,19	11,48
Длина побега, см	30	15,20	0,37	12,00	20,00	14,75	14,00	17,00	2,03	13,37
Диаметр куста, см	30	9,28	0,57	5,00	18,00	8,00	7,00	11,00	3,13	33,70
Кол-во листьев, шт.	30	3,13	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,35	11,03
Длина ниж. листа, см	30	9,02	0,25	6,00	12,40	9,40	8,00	9,50	1,35	14,93
Ширина ниж. листа, мм	30	19,53	0,62	12,00	27,00	20,00	17,00	21,00	3,38	17,31
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,47	0,02	0,34	0,90	0,47	0,41	0,50	0,10	20,75
Длина второго листа, см	30	8,27	0,26	6,20	12,00	8,20	7,00	9,50	1,45	17,54
Ширина второго листа, мм	30	12,23	0,50	7,00	18,00	12,50	10,00	14,00	2,73	22,28
Длина первого междоузлия, мм	30	27,33	1,06	20,00	35,00	25,00	25,00	35,00	5,83	21,34
Диаметр стебля, мм	30	2,77	0,07	2,10	3,70	2,75	2,60	2,90	0,37	13,27
Высота цветка, мм	30	42,17	0,82	30,00	50,00	40,00	40,00	45,00	4,49	10,64
Диаметр цветка, мм	30	36,00	1,54	25,00	55,00	35,00	30,00	40,00	8,45	23,47
Длина лист. околоцветника, мм	30	39,50	0,79	31,00	47,00	38,00	37,00	43,00	4,33	10,96
Ширина лист. околоцветника, мм	30	17,67	0,62	11,00	24,00	18,00	15,00	20,00	3,40	19,23
Длина столбика, мм	30	13,22	0,43	7,20	17,40	12,85	12,00	14,50	2,38	18,00
Длина тычинки, мм	30	13,73	0,47	8,10	19,50	14,00	12,20	15,30	2,55	18,58
<b>Ценопуляция Фёдоровского р-на Саратовской области (Srt-4)</b>										
<b>2013</b>										
Высота растения, см	28	22,45	0,60	16,00	29,00	23,00	20,75	23,75	3,19	14,21
Длина побега, см	28	19,02	0,75	10,00	28,00	19,25	16,75	21,00	3,97	20,87
Кол-во листьев, шт.	28	3,07	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,26	8,54
Длина ниж. листа, см	28	9,95	0,29	7,00	13,50	10,00	8,75	11,00	1,52	15,26
Ширина ниж. листа, мм	28	23,11	1,01	13,00	38,00	23,00	19,50	25,50	5,32	23,03
Длина лист. околоцветника, мм	28	37,74	1,19	30,00	55,00	35,00	35,00	40,00	6,17	16,36
Ширина лист. околоцветника, мм	28	16,65	0,60	6,00	22,00	17,00	15,00	18,00	3,05	18,29
<b>2014</b>										
Высота растения, см	26	23,13	0,71	16,00	31,00	22,75	21,00	25,50	3,61	15,62
Длина побега, см	26	19,77	0,63	13,50	26,00	19,00	18,00	22,00	3,20	16,17
Диаметр растения, см	26	4,65	0,34	1,50	9,50	5,00	3,50	5,50	1,72	36,94
Кол-во листьев, шт.	26	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	26	8,65	0,29	6,50	12,50	8,50	7,50	9,50	1,47	16,96
Ширина ниж. листа, мм	26	17,17	0,83	6,00	23,80	17,45	15,20	19,70	4,24	24,67
Толщина лист. пластинки, мм	26	0,38	0,01	0,30	0,50	0,40	0,30	0,40	0,07	19,68
Длина второго листа, см	26	7,60	0,43	5,00	16,60	7,00	6,50	8,00	2,18	28,62
Ширина второго листа, мм	26	9,08	0,35	5,40	12,80	9,30	8,20	10,20	1,79	19,66
Длина первого междоузлия, мм	26	28,56	1,06	17,60	37,20	27,80	25,70	32,60	5,41	18,95

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Диаметр стебля, мм	26	2,60	0,09	1,90	3,60	2,60	2,30	2,90	0,44	16,85
Высота цветка, мм	26	31,36	1,16	18,70	43,30	32,15	27,90	35,40	5,92	18,86
Диаметр цветка, мм	26	21,93	0,84	14,30	32,30	21,15	19,60	24,50	4,30	19,61
Длина лист. околоцветника, мм	26	33,75	0,94	21,30	41,20	34,60	31,00	37,00	4,82	14,27
Ширина лист. околоцветника, мм	26	16,12	0,33	13,10	19,10	15,50	15,00	17,60	1,67	10,34
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	20,45	0,73	12,00	28,50	20,75	17,00	22,70	4,02	19,67
Длина побега, см	30	17,85	0,69	10,00	25,00	18,00	15,00	20,00	3,77	21,12
Диаметр растения, см	30	6,92	0,45	3,50	15,00	6,35	5,00	8,40	2,45	35,36
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,06	2,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,32	10,54
Длина ниж. листа, см	30	10,47	0,27	8,60	15,40	10,10	9,50	11,00	1,48	14,14
Ширина ниж. листа, мм	30	17,29	0,61	12,00	25,10	17,05	14,00	19,90	3,36	19,46
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,41	0,01	0,29	0,63	0,41	0,37	0,44	0,07	17,05
Длина второго листа, см	29	8,31	0,25	5,80	12,00	8,00	7,50	8,90	1,35	16,23
Ширина второго листа, мм	30	9,17	0,43	2,50	14,60	9,50	7,60	10,80	2,37	25,82
Длина первого междоузлия, мм	30	31,85	1,37	15,30	50,90	30,35	26,80	35,70	7,49	23,50
Диаметр стебля, мм	30	2,40	0,06	1,80	3,10	2,40	2,10	2,70	0,35	14,48
Высота цветка, мм	30	28,17	0,91	15,60	40,60	28,55	26,00	31,30	4,96	17,61
Диаметр цветка, мм	30	20,30	0,54	14,60	26,40	19,75	17,90	22,50	2,96	14,57
Длина лист. околоцветника, мм	30	29,25	0,71	23,80	38,50	28,80	26,50	31,40	3,90	13,32
Ширина лист. околоцветника, мм	30	13,33	0,37	9,70	17,50	13,40	12,20	14,40	2,00	15,03
Длина столбика, мм	30	9,74	0,55	4,60	16,90	10,15	7,90	12,10	3,00	30,78
Длина тычинки, мм	30	11,67	0,43	8,00	18,70	11,15	10,20	12,40	2,34	20,03
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	19,07	0,40	16,00	24,00	19,00	17,00	21,00	2,19	11,48
Длина побега, см	30	15,20	0,37	12,00	20,00	14,75	14,00	17,00	2,03	13,37
Диаметр растения, см	30	9,28	0,57	5,00	18,00	8,00	7,00	11,00	3,13	33,70
Кол-во листьев, шт.	30	3,13	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,35	11,03
Длина ниж. листа, см	30	9,02	0,25	6,00	12,40	9,40	8,00	9,50	1,35	14,93
Ширина ниж. листа, мм	30	19,53	0,62	12,00	27,00	20,00	17,00	21,00	3,38	17,31
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,47	0,02	0,34	0,90	0,47	0,41	0,50	0,10	20,75
Длина второго листа, см	30	8,27	0,26	6,20	12,00	8,20	7,00	9,50	1,45	17,54
Ширина второго листа, мм	30	12,23	0,50	7,00	18,00	12,50	10,00	14,00	2,73	22,28
Длина первого междоузлия, мм	30	27,33	1,06	20,00	35,00	25,00	25,00	35,00	5,83	21,34
Диаметр стебля, мм	30	2,77	0,07	2,10	3,70	2,75	2,60	2,90	0,37	13,27
Высота цветка, мм	30	42,17	0,82	30,00	50,00	40,00	40,00	45,00	4,49	10,64
Диаметр цветка, мм	30	36,00	1,54	25,00	55,00	35,00	30,00	40,00	8,45	23,47
Длина лист. околоцветника, мм	30	39,50	0,79	31,00	47,00	38,00	37,00	43,00	4,33	10,96
Ширина лист. околоцветника, мм	30	17,67	0,62	11,00	24,00	18,00	15,00	20,00	3,40	19,23
Длина столбика, мм	30	13,22	0,43	7,20	17,40	12,85	12,00	14,50	2,38	18,00
Длина тычинки, мм	30	13,73	0,47	8,10	19,50	14,00	12,20	15,30	2,55	18,58
<b>Ценопопуляция Вольского р-на Саратовской области (Srt-18)</b>										
<b>2013</b>										
Высота растения, см	34	19,87	0,78	10,50	31,00	20,00	17,00	21,50	4,54	22,84
Длина побега, см	34	16,91	1,20	12,00	23,50	16,50	15,00	18,40	3,40	20,09
Кол-во листьев, шт.	34	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	34	10,04	0,37	7,00	19,00	9,80	8,50	11,00	2,17	21,57
Ширина ниж. листа, мм	34	27,68	1,62	11,00	64,00	26,50	21,00	32,00	9,45	34,15
Длина лист. околоцветника, мм	34	35,29	3,39	30,00	55,00	32,00	30,00	35,00	8,98	25,44
Ширина лист. околоцветника, мм	34	13,20	2,03	7,00	19,00	12,00	12,00	16,00	4,55	34,47
<b>2014</b>										
Высота растения, см	31	20,34	0,82	12,00	28,50	20,00	16,00	25,00	4,57	22,45
Длина побега, см	31	18,03	0,72	11,00	25,50	18,00	14,50	22,00	4,01	22,26
Диаметр растения, см	31	8,53	0,54	3,50	16,00	8,00	6,50	11,00	3,03	35,51
Кол-во листьев, шт.	31	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	5,92
Длина ниж. листа, см	31	10,40	0,39	7,00	16,00	10,50	8,50	12,00	2,18	20,97
Ширина ниж. листа, мм	31	29,73	1,23	19,10	44,90	27,50	23,70	36,60	6,85	23,03
Толщина лист. пластинки, мм	31	0,37	0,01	0,30	0,50	0,40	0,30	0,40	0,06	16,30

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Длина второго листа, см	31	9,17	0,35	5,50	15,00	9,00	7,80	10,50	1,97	21,49
Ширина второго листа, мм	31	17,81	0,73	9,70	30,00	17,40	15,30	19,60	4,08	22,90
Длина первого междоузлия, мм	31	26,26	1,19	15,90	40,80	25,50	20,80	32,40	6,63	25,26
Диаметр стебля, мм	31	3,04	0,14	2,10	4,80	2,90	2,40	3,60	0,76	25,11
Высота цветка, мм	22	27,90	1,31	20,00	37,80	26,70	24,60	31,45	5,24	18,77
Диаметр цветка, мм	22	15,86	0,93	11,00	23,20	15,80	13,10	18,70	3,61	22,78
Длина лист. околоцветника, мм	22	27,05	0,95	19,90	35,40	26,10	24,00	30,90	4,45	16,47
Ширина лист. околоцветника, мм	22	10,97	0,43	7,80	15,00	11,25	9,60	12,40	1,99	18,18
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	23,48	0,70	15,50	34,00	23,00	21,00	26,00	3,82	16,25
Длина побега, см	30	20,56	0,59	16,00	30,00	20,25	18,00	22,50	3,22	15,66
Диаметр растения, см	30	7,31	0,55	3,50	18,50	7,00	5,50	9,00	3,00	41,00
Кол-во листьев, шт.	30	12,41	0,43	9,20	17,70	11,95	10,40	14,20	2,37	19,09
Длина ниж. листа, см	30	28,45	1,01	20,80	41,10	27,35	24,20	30,20	5,54	19,49
Ширина ниж. листа, мм	30	0,42	0,01	0,32	0,52	0,42	0,38	0,44	0,04	10,44
Толщина лист. пластинки, мм	30	10,30	0,38	7,00	14,20	10,10	8,50	12,10	2,08	20,19
Длина второго листа, см	30	15,42	0,66	9,70	27,30	14,40	13,60	16,90	3,63	23,53
Ширина второго листа, мм	30	34,65	1,43	21,60	50,20	34,05	28,10	39,50	7,83	22,60
Длина первого междоузлия, мм	30	2,97	0,08	2,10	3,90	2,90	2,70	3,30	0,46	15,37
Диаметр стебля, мм	30	33,03	0,79	24,70	44,00	32,80	30,40	35,60	4,35	13,16
Высота цветка, мм	30	23,86	0,84	15,20	34,50	23,20	20,70	26,60	4,62	19,35
Диаметр цветка, мм	30	34,30	0,69	24,90	45,30	33,60	31,60	36,80	3,77	10,98
Длина лист. околоцветника, мм	30	15,98	0,50	11,50	22,10	15,90	14,20	17,90	2,76	17,24
Ширина лист. околоцветника, мм	30	14,79	0,90	4,90	21,50	15,00	12,90	19,00	4,93	33,33
Длина столбика, мм	30	15,74	0,33	11,10	19,80	15,90	14,50	17,10	1,78	11,32
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	23,48	0,70	15,50	34,00	23,00	21,00	26,00	3,82	16,25
Длина побега, см	30	20,56	0,59	16,00	30,00	20,25	18,00	22,50	3,22	15,66
Диаметр растения, см	30	7,31	0,55	3,50	18,50	7,00	5,50	9,00	3,00	41,00
Кол-во листьев, шт.	30	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	30	12,41	0,43	9,20	17,70	11,95	10,40	14,20	2,37	19,09
Ширина ниж. листа, мм	30	28,45	1,01	20,80	41,10	27,35	24,20	30,20	5,54	19,49
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,42	0,01	0,32	0,52	0,42	0,38	0,44	0,04	10,44
Длина второго листа, см	30	10,30	0,38	7,00	14,20	10,10	8,50	12,10	2,08	20,19
Ширина второго листа, мм	30	15,42	0,66	9,70	27,30	14,40	13,60	16,90	3,63	23,53
Длина первого междоузлия, мм	30	34,65	1,43	21,60	50,20	34,05	28,10	39,50	7,83	22,60
Диаметр стебля, мм	30	2,97	0,08	2,10	3,90	2,90	2,70	3,30	0,46	15,37
Высота цветка, мм	30	33,03	0,79	24,70	44,00	32,80	30,40	35,60	4,35	13,16
Диаметр цветка, мм	30	23,86	0,84	15,20	34,50	23,20	20,70	26,60	4,62	19,35
Длина лист. околоцветника, мм	30	34,30	0,69	24,90	45,30	33,60	31,60	36,80	3,77	10,98
Ширина лист. околоцветника, мм	30	15,98	0,50	11,50	22,10	15,90	14,20	17,90	2,76	17,24
Длина столбика, мм	30	14,79	0,90	4,90	21,50	15,00	12,90	19,00	4,93	33,33
Длина тычинки, мм	30	15,74	0,33	11,10	19,80	15,90	14,50	17,10	1,78	11,32
<b>Ценопопуляция Саратовского р-на Саратовской области (Srt-12)</b>										
<b>2013</b>										
Высота растения, см	22	21,25	1,59	11,00	33,00	23,00	15,50	25,00	6,75	31,76
Длина побега, см	22	18,21	1,32	7,00	28,00	19,50	13,00	22,00	6,04	33,15
Кол-во листьев, шт.	22	3,09	0,11	2,00	5,00	3,00	3,00	3,00	0,51	16,67
Длина ниж. листа, см	22	9,61	0,64	5,50	16,00	8,75	8,00	11,00	2,99	31,12
Ширина ниж. листа, мм	22	21,86	1,29	11,00	34,00	22,50	18,00	26,00	6,04	27,63
Длина лист. околоцветника, мм	22	29,29	3,82	19,00	45,00	25,00	20,00	39,00	10,11	34,53
Ширина лист. околоцветника, мм	22	14,71	2,74	6,00	27,00	14,00	9,00	20,00	7,25	49,28
<b>2014</b>										
Высота растения, см	3	14,00	1,00	13,00	15,00	14,00	13,00	15,00	1,41	10,10
Длина побега, см	3	11,75	0,25	11,50	12,00	11,75	11,50	12,00	0,35	3,01
Диаметр куста, см	3	6,50	0,50	6,00	7,00	6,50	6,00	7,00	0,71	10,88
Кол-во листьев, шт.	3	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	3	10,00	0,76	9,00	11,50	9,50	9,00	11,50	1,32	13,23

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Ширина ниж. листа, мм	3	22,50	3,18	16,90	27,90	22,70	16,90	27,90	5,50	24,46
Толщина лист. пластинки, мм	3	0,37	0,03	0,30	0,40	0,40	0,30	0,40	0,06	15,75
Длина второго листа, см	3	8,00	1,00	7,00	9,00	8,00	7,00	9,00	1,41	17,68
Ширина второго листа, мм	3	12,05	0,15	11,90	12,20	12,05	11,90	12,20	0,21	1,76
Длина первого междоузлия, мм	3	26,55	3,45	23,10	30,00	26,55	23,10	30,00	4,88	18,38
Диаметр стебля, мм	3	2,30	0,30	2,00	2,60	2,30	2,00	2,60	0,42	18,45
<b>2015</b>										
Высота растения, см	7	11,43	1,66	6,00	18,00	12,50	7,50	15,00	4,40	38,51
Длина побега, см	7	8,71	1,38	4,00	13,00	10,00	5,00	12,00	3,64	41,75
Диаметр куста, см	7	9,57	1,60	5,00	15,00	10,00	5,00	15,00	4,24	44,27
Кол-во листьев, шт.	7	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	7	8,57	0,87	6,00	12,00	9,00	6,00	10,00	2,30	26,82
Ширина ниж. листа, мм	7	23,57	3,03	15,00	35,00	20,00	15,00	30,00	8,02	34,02
Толщина лист. пластинки, мм	7	0,45	0,04	0,35	0,67	0,42	0,35	0,48	0,11	24,61
Длина второго листа, см	7	7,42	1,19	5,00	12,00	6,25	5,00	10,00	2,91	39,17
Ширина второго листа, мм	7	1,83	0,31	1,00	2,50	2,00	1,00	2,50	0,75	41,06
Диаметр стебля, мм	7	1,76	0,34	0,56	2,50	2,07	0,93	2,42	0,83	47,14
<b>2016</b>										
Высота растения, см	21	18,24	1,60	12,50	37,50	15,40	14,20	18,00	7,34	40,27
Длина побега, см	21	15,26	1,41	10,00	32,00	12,50	11,50	14,70	6,45	42,27
Диаметр куста, см	21	7,11	0,94	2,00	21,00	6,50	4,50	7,60	4,32	60,67
Кол-во листьев, шт.	21	3,05	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,22	7,16
Длина ниж. листа, см	21	8,68	0,55	6,50	16,50	7,80	7,50	8,40	2,50	28,82
Ширина ниж. листа, мм	21	22,25	1,41	16,30	42,70	20,90	18,00	22,00	6,46	29,02
Толщина лист. пластинки, мм	21	0,39	0,01	0,23	0,50	0,39	0,36	0,41	0,06	15,65
Длина второго листа, см	21	7,66	0,69	5,00	18,40	6,60	6,20	7,20	3,16	41,30
Ширина второго листа, мм	21	12,07	0,97	6,80	24,50	10,60	10,10	11,60	4,42	36,64
Диаметр стебля, мм	21	32,53	1,99	19,50	49,60	31,80	25,50	41,20	9,13	28,07
Длина ниж. листа, см	21	2,76	0,11	1,80	3,90	2,70	2,30	3,00	0,51	18,55
Высота цветка, мм	21	29,21	1,57	19,40	46,30	27,50	26,30	30,30	7,21	24,68
Диаметр цветка, мм	21	22,13	1,45	14,80	40,40	19,70	17,90	23,30	6,63	29,96
Длина лист. околоцветника, мм	21	31,54	1,53	24,20	50,10	29,80	27,80	31,70	7,03	22,29
Ширина лист. околоцветника, мм	21	15,35	0,95	10,60	29,30	14,00	12,30	16,80	4,36	28,42
Длина столбика, мм	21	9,79	0,60	5,20	15,60	9,20	8,00	10,80	2,76	28,15
Длина тычинки, мм	21	12,12	0,49	9,40	16,80	11,50	10,10	13,60	2,26	18,61
<b>Ценопопуляция Ровенского р-на Саратовской области (Srt-5)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	29	15,80	0,60	9,50	24,00	15,80	14,00	16,50	3,21	20,32
Длина побега, см	29	13,06	0,60	8,00	21,00	12,50	11,50	15,75	3,16	24,17
Диаметр куста, см	29	7,63	0,68	2,00	16,00	6,50	5,00	10,00	3,64	47,74
Кол-во листьев, шт.	29	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	29	8,92	0,38	5,45	13,50	8,56	7,46	10,00	2,07	23,16
Ширина ниж. листа, мм	29	21,26	0,89	9,30	29,20	20,60	18,50	24,30	4,78	22,47
Толщина лист. пластинки, мм	29	0,47	0,02	0,30	0,80	0,50	0,40	0,50	0,09	19,28
Длина второго листа, см	29	7,61	0,29	5,01	11,00	7,62	6,43	8,20	1,59	20,85
Ширина второго листа, мм	29	11,17	0,51	7,20	17,70	10,60	9,10	12,80	2,73	24,41
Диаметр стебля, мм	29	27,28	1,24	14,20	46,00	26,50	23,70	30,70	6,67	24,46
Длина ниж. листа, см	29	2,82	0,10	1,80	4,20	2,80	2,50	3,10	0,55	19,51
Высота цветка, мм	29	26,81	1,10	13,20	42,00	26,50	23,90	29,30	5,90	22,01
Диаметр цветка, мм	29	23,54	0,74	16,10	31,20	23,60	21,20	26,10	3,98	16,89
Длина лист. околоцветника, мм	29	33,14	1,09	19,40	45,70	32,60	28,50	36,60	5,86	17,69
Ширина лист. околоцветника, мм	29	16,14	0,57	8,60	21,50	16,75	14,35	18,40	3,00	18,61
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	14,81	0,47	11,10	20,00	14,00	12,60	16,50	2,59	17,51
Длина побега, см	30	12,08	0,46	8,80	17,50	11,50	9,70	13,80	2,51	20,79
Диаметр куста, см	30	8,34	0,46	4,00	13,50	8,10	7,00	9,50	2,49	29,88

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	9,04	0,29	6,80	12,70	8,70	8,10	9,50	1,55	17,15
Ширина ниж. листа, мм	30	20,31	0,51	13,20	24,50	20,25	19,10	22,20	2,78	13,69
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,44	0,01	0,34	0,61	0,43	0,40	0,47	0,06	12,70
Длина второго листа, см	30	7,41	0,27	5,00	11,00	7,10	6,40	8,20	1,46	19,77
Ширина второго листа, мм	30	10,83	0,34	6,50	15,30	10,60	9,70	12,00	1,87	17,26
Диаметр стебля, мм	30	25,57	1,47	9,40	43,20	24,25	20,30	31,10	8,07	31,55
Длина ниж. листа, см	30	2,23	0,07	1,51	2,80	2,20	1,90	2,60	0,37	16,50
Высота цветка, мм	30	28,86	0,71	19,50	35,20	29,25	26,90	31,50	3,90	13,50
Диаметр цветка, мм	30	18,44	0,62	11,80	24,70	18,60	16,20	20,70	3,34	18,10
Длина лист. околоцветника, мм	30	29,23	0,70	20,40	39,40	29,25	27,50	30,60	3,85	13,17
Ширина лист. околоцветника, мм	30	13,32	0,50	5,80	19,80	13,05	11,50	15,30	2,75	20,63
Длина столбика, мм	30	8,49	0,51	5,40	16,80	7,40	5,90	11,20	2,82	33,21
Длина тычинки, мм	30	11,80	0,28	9,40	15,00	11,75	10,70	13,10	1,55	13,16
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	16,34	0,59	8,80	22,50	16,85	14,50	18,50	3,22	19,68
Длина побега, см	30	14,15	0,46	9,20	19,00	14,50	12,50	15,50	2,52	17,79
Диаметр куста, см	30	7,56	0,62	3,50	18,00	6,80	5,80	8,00	3,38	44,68
Кол-во листьев, шт.	30	3,13	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,35	11,03
Длина ниж. листа, см	30	8,78	0,26	6,00	12,40	8,60	8,00	9,50	1,40	15,96
Ширина ниж. листа, мм	30	22,94	1,26	12,50	50,80	22,60	18,60	25,60	6,93	30,20
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,43	0,01	0,32	0,59	0,43	0,40	0,46	0,06	13,08
Длина второго листа, см	30	7,92	0,24	5,90	11,70	7,70	6,90	8,50	1,30	16,36
Ширина второго листа, мм	30	12,95	0,57	8,30	23,20	12,15	10,40	15,00	3,12	24,11
Диаметр стебля, мм	30	28,92	1,39	12,90	41,20	29,90	25,80	33,30	7,63	26,39
Длина ниж. листа, см	30	3,08	0,10	2,40	4,80	3,10	2,60	3,30	0,53	17,06
Высота цветка, мм	30	30,38	0,82	20,90	40,20	29,55	27,10	33,30	4,52	14,86
Диаметр цветка, мм	30	32,92	1,08	22,20	50,60	32,90	28,90	36,20	5,93	18,03
Длина лист. околоцветника, мм	30	34,98	0,81	27,60	45,00	33,95	32,20	37,60	4,42	12,64
Ширина лист. околоцветника, мм	30	18,42	0,38	13,50	22,20	18,55	17,40	19,80	2,06	11,17
Длина столбика, мм	30	11,77	0,28	9,40	15,20	11,60	10,40	12,80	1,54	13,12
Длина тычинки, мм	30	14,34	0,30	11,70	18,40	14,00	13,25	15,10	1,66	11,61
<b>Ценопопуляция Энгельского р-на Саратовской области (Srt-11)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	29	21,20	0,42	17,50	26,50	21,50	19,00	23,00	2,27	10,72
Длина побега, см	29	17,50	0,45	10,00	22,00	18,00	16,00	19,00	2,44	13,96
Диаметр куста, см	29	9,33	0,64	4,00	18,00	8,00	7,50	10,00	3,47	37,20
Кол-во листьев, шт.	29	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,19	6,12
Длина ниж. листа, см	29	10,70	0,31	7,50	14,80	11,00	9,50	11,50	1,68	15,71
Ширина ниж. листа, мм	29	22,69	0,69	15,80	30,40	22,60	20,40	25,40	3,69	16,26
Толщина лист. пластинки, мм	29	0,46	0,02	0,20	0,70	0,40	0,40	0,50	0,09	20,62
Длина второго листа, см	29	9,17	0,27	6,50	12,60	9,40	8,00	9,80	1,45	15,84
Ширина второго листа, мм	29	13,56	0,51	7,50	19,70	13,50	12,20	14,60	2,75	20,30
Диаметр стебля, мм	29	29,88	1,14	14,80	41,60	29,70	26,60	33,70	6,15	20,60
Длина ниж. листа, см	29	2,92	0,07	2,30	4,00	2,80	2,70	3,10	0,40	13,65
Высота цветка, мм	29	33,76	0,85	23,80	41,50	34,30	29,10	37,40	4,57	13,53
Диаметр цветка, мм	29	26,30	0,78	16,10	38,40	25,50	23,90	28,10	4,20	15,96
Длина лист. околоцветника, мм	29	37,60	0,71	31,80	46,20	37,10	34,80	39,90	3,83	10,18
Ширина лист. околоцветника, мм	29	18,82	0,38	14,80	23,10	19,00	17,80	20,00	2,05	10,91
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	15,34	0,81	8,50	27,70	14,50	12,40	18,70	4,43	28,87
Длина побега, см	30	12,43	0,74	6,00	24,00	11,40	10,00	15,00	4,06	32,67
Диаметр куста, см	30	10,50	0,57	4,50	17,00	10,00	8,50	13,00	3,10	29,50

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Кол-во листьев, шт.	30	3,13	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,35	11,03
Длина ниж. листа, см	30	10,26	0,29	8,00	13,50	9,90	9,10	11,10	1,60	15,57
Ширина ниж. листа, мм	30	23,54	0,78	14,70	32,20	23,60	20,70	26,80	4,30	18,27
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,41	0,01	0,35	0,57	0,40	0,38	0,44	0,05	12,14
Длина второго листа, см	30	8,66	0,23	6,10	11,10	8,50	7,80	9,60	1,27	14,64
Ширина второго листа, мм	30	14,15	0,47	10,10	20,10	13,90	12,40	15,80	2,58	18,27
Диаметр стебля, мм	30	26,45	1,84	8,10	48,40	26,80	20,80	33,30	10,07	38,09
Длина ниж. листа, см	30	2,65	0,11	1,70	4,00	2,60	2,30	3,00	0,58	21,75
Высота цветка, мм	30	29,77	1,20	20,40	47,60	29,05	24,50	34,40	6,56	22,05
Диаметр цветка, мм	30	22,40	0,86	13,50	30,50	21,80	18,70	25,90	4,70	20,98
Длина лист. околоцветника, мм	30	33,92	1,14	22,20	52,70	33,10	29,70	37,20	6,25	18,42
Ширина лист. околоцветника, мм	30	15,54	0,59	9,50	22,40	15,35	13,80	17,50	3,22	20,70
Длина столбика, мм	30	10,86	0,61	3,80	16,20	10,70	8,90	14,00	3,35	30,89
Длина тычинки, мм	30	12,70	0,45	8,70	18,40	13,15	10,70	14,40	2,44	19,22
<b>2016</b>										
Высота растения, см	22	25,50	0,92	19,50	35,00	24,25	22,50	26,50	4,33	16,99
Длина побега, см	22	22,47	0,91	17,50	32,50	20,75	19,50	23,00	4,25	18,93
Диаметр куста, см	22	8,84	0,71	5,00	18,00	7,90	7,00	10,00	3,35	37,89
Кол-во листьев, шт.	22	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	22	11,25	0,40	7,30	15,00	11,10	10,40	12,20	1,86	16,53
Ширина ниж. листа, мм	22	25,10	1,29	9,70	37,20	24,05	21,10	28,80	6,07	24,19
Толщина лист. пластинки, мм	22	0,37	0,01	0,26	0,45	0,38	0,33	0,40	0,06	15,58
Длина второго листа, см	22	10,39	0,33	7,80	13,30	10,55	9,00	11,40	1,54	14,81
Ширина второго листа, мм	22	15,82	0,74	10,20	23,20	15,50	13,20	17,30	3,47	21,95
Диаметр стебля, мм	22	31,89	1,64	19,20	44,10	32,00	26,00	38,70	7,70	24,14
Длина ниж. листа, см	22	3,28	0,12	2,40	4,50	3,20	2,90	3,50	0,58	17,82
Высота цветка, мм	22	34,51	1,56	24,90	47,20	33,40	30,00	37,20	6,05	17,52
Диаметр цветка, мм	22	25,96	1,33	19,20	32,30	27,70	21,60	28,90	4,40	16,95
Длина лист. околоцветника, мм	22	35,10	1,21	25,20	50,80	35,70	31,20	38,00	5,67	16,15
Ширина лист. околоцветника, мм	22	17,26	1,08	13,50	32,80	16,40	14,50	17,60	4,57	26,49
Длина столбика, мм	22	19,21	0,94	11,00	28,10	19,70	16,40	21,60	4,39	22,85
Длина тычинки, мм	22	16,51	0,45	10,30	20,10	16,95	15,30	17,70	2,12	12,83
<b>Ценопопуляция из Палласовского р-на Волгоградской области (Vol-11)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	30	21,23	0,64	12,50	28,50	21,00	19,00	24,00	3,48	16,39
Длина побега, см	30	18,02	0,56	10,00	23,00	17,50	16,00	20,50	3,08	17,10
Диаметр куста, см	30	9,27	0,51	5,00	16,00	9,25	7,00	11,00	2,80	30,22
Кол-во листьев, шт.	30	3,00	0,08	1,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,45	15,16
Длина ниж. листа, см	29	10,91	0,33	7,50	14,20	11,00	9,50	12,20	1,80	16,47
Ширина ниж. листа, мм	29	25,09	0,90	16,20	34,60	24,00	22,00	28,80	4,83	19,27
Толщина лист. пластинки, мм	29	0,39	0,01	0,30	0,50	0,40	0,30	0,40	0,07	17,90
Длина второго листа, см	28	9,51	0,31	6,00	12,00	9,90	8,10	10,90	1,64	17,23
Ширина второго листа, мм	28	14,82	0,70	8,60	23,50	14,30	12,05	16,60	3,70	24,93
Диаметр стебля, мм	30	29,64	1,28	15,70	48,20	30,50	25,50	33,40	7,03	23,72
Длина ниж. листа, см	30	3,06	0,10	2,10	4,00	3,05	2,60	3,50	0,55	17,97
Высота цветка, мм	28	30,53	1,35	16,70	41,80	30,10	26,35	37,05	7,13	23,36
Диаметр цветка, мм	28	24,02	0,67	17,00	32,50	24,25	21,50	26,00	3,56	14,82
Длина лист. околоцветника, мм	30	35,36	1,15	25,20	52,30	34,75	31,50	39,40	6,31	17,85
Ширина лист. околоцветника, мм	30	17,66	0,57	9,30	23,70	17,95	16,00	19,40	3,11	17,60
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	18,39	0,50	12,00	23,50	18,50	16,50	20,50	2,76	15,00
Длина побега, см	30	15,86	0,46	10,00	20,10	16,00	14,00	18,00	2,50	15,73
Диаметр куста, см	30	12,85	0,70	6,50	20,00	12,00	10,50	15,40	3,81	29,65

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	12,35	0,34	9,60	16,20	12,35	10,80	13,50	1,84	14,87
Ширина ниж. листа, мм	30	23,06	0,65	17,20	29,60	23,10	20,70	25,10	3,54	15,35
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,43	0,01	0,30	0,64	0,42	0,39	0,44	0,06	15,03
Длина второго листа, см	30	10,07	0,25	7,70	12,80	10,05	9,00	11,30	1,36	13,46
Ширина второго листа, мм	30	12,44	0,50	8,50	22,00	12,05	10,80	13,60	2,76	22,20
Диаметр стебля, мм	30	32,19	1,07	20,80	46,00	32,10	28,70	36,00	5,88	18,25
Длина ниж. листа, см	30	2,81	0,07	2,20	3,60	2,80	2,40	3,10	0,39	14,03
Высота цветка, мм	30	28,92	0,68	23,30	38,20	28,70	25,60	32,10	3,75	12,96
Диаметр цветка, мм	30	22,47	0,55	17,60	31,10	22,50	19,80	24,40	2,99	13,32
Длина лист. околоцветника, мм	30	32,18	0,86	20,00	43,30	32,15	30,00	33,50	4,72	14,66
Ширина лист. околоцветника, мм	30	16,19	0,34	13,40	21,00	16,15	14,60	17,60	1,86	11,46
Длина столбика, мм	30	10,94	0,34	6,90	14,80	11,10	9,40	11,80	1,85	16,95
Длина тычинки, мм	30	11,91	0,32	9,10	15,40	11,60	10,50	13,30	1,75	14,69
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	23,62	0,60	18,50	34,00	23,25	21,50	26,00	3,30	13,99
Длина побега, см	30	19,78	0,51	15,50	26,00	19,00	18,00	22,00	2,80	14,14
Диаметр куста, см	30	14,52	0,74	8,00	24,00	14,50	11,50	17,00	4,03	27,74
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	15,18	0,36	12,50	18,50	14,50	13,50	16,70	1,95	12,87
Ширина ниж. листа, мм	30	30,21	1,10	20,20	46,00	29,95	25,30	32,70	6,00	19,87
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,42	0,01	0,35	0,60	0,41	0,38	0,44	0,05	12,70
Длина второго листа, см	30	13,45	0,46	6,00	17,00	13,50	11,70	15,70	2,49	18,53
Ширина второго листа, мм	30	18,13	0,77	11,90	28,80	17,40	15,30	20,30	4,23	23,33
Диаметр стебля, мм	30	35,50	1,40	23,10	53,70	34,75	29,50	41,10	7,65	21,56
Длина ниж. листа, см	30	3,95	0,14	2,80	5,70	3,85	3,50	4,30	0,75	19,07
Высота цветка, мм	30	38,23	0,99	24,60	48,10	38,15	34,80	42,00	5,42	14,17
Диаметр цветка, мм	30	33,66	0,79	26,80	44,10	33,35	30,60	35,20	4,34	12,90
Длина лист. околоцветника, мм	30	44,71	1,12	34,00	60,60	44,80	39,60	48,40	6,15	13,76
Ширина лист. околоцветника, мм	30	22,63	0,43	17,40	27,60	22,55	20,80	24,10	2,36	10,42
Длина столбика, мм	30	18,00	0,65	11,30	25,70	17,95	15,40	20,50	3,55	19,74
Длина тычинки, мм	30	15,55	0,47	11,60	20,10	15,15	13,50	17,40	2,59	16,64
<b>Ценопопуляция из Александрово-Гайского р-на Саратовской области (Srt-1)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	37	20,53	0,63	11,00	30,00	20,00	18,00	23,50	3,83	18,67
Длина побега, см	37	17,22	0,51	10,00	25,00	17,00	15,20	18,50	3,13	18,18
Диаметр куста, см	38	8,59	0,54	3,50	20,00	8,25	6,00	10,50	3,32	38,69
Кол-во листьев, шт.	38	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	39	9,68	0,39	4,00	14,00	10,00	7,50	11,50	2,43	25,08
Ширина ниж. листа, мм	38	24,22	0,91	10,50	38,60	24,15	20,30	26,50	5,58	23,04
Толщина лист. пластинки, мм	39	0,45	0,02	0,30	0,70	0,40	0,40	0,50	0,09	21,11
Длина второго листа, см	38	9,51	0,43	6,00	20,10	9,35	8,00	10,50	2,65	27,84
Ширина второго листа, мм	38	15,24	0,57	6,00	23,80	14,70	13,00	16,70	3,49	22,92
Диаметр стебля, мм	39	27,66	1,07	12,40	40,50	27,90	23,20	33,50	6,71	24,26
Длина ниж. листа, см	39	3,09	0,08	2,00	4,50	3,00	2,70	3,50	0,52	16,93
Высота цветка, мм	25	32,75	1,25	18,10	47,30	32,00	30,30	37,50	6,27	19,16
Диаметр цветка, мм	22	29,34	1,31	18,20	41,10	29,30	23,40	33,40	6,14	20,92
Длина лист. околоцветника, мм	31	40,35	1,47	14,00	53,70	40,30	36,60	45,70	8,19	20,30
Ширина лист. околоцветника, мм	31	20,65	0,69	15,40	29,40	20,30	17,60	23,00	3,82	18,49
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	16,31	0,46	12,00	21,00	16,70	14,20	17,60	2,53	15,51
Длина побега, см	30	13,54	0,42	9,50	18,00	13,80	11,60	14,60	2,32	17,13
Диаметр куста, см	30	9,93	0,68	4,60	17,70	8,75	7,60	11,50	3,70	37,27

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	9,79	0,27	7,80	13,20	9,50	8,60	11,00	1,46	14,92
Ширина ниж. листа, мм	30	19,13	0,64	12,90	26,40	18,30	16,90	21,70	3,53	18,45
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,39	0,01	0,31	0,50	0,38	0,36	0,42	0,05	12,43
Длина второго листа, см	30	8,88	0,31	5,60	12,80	8,80	7,50	9,50	1,70	19,14
Ширина второго листа, мм	30	10,38	0,50	6,20	16,40	10,00	8,20	11,80	2,74	26,41
Диаметр стебля, мм	30	23,08	1,02	7,20	35,50	22,90	19,70	26,50	5,59	24,22
Длина ниж. листа, см	30	2,37	0,08	1,50	3,30	2,25	2,10	2,60	0,44	18,58
Высота цветка, мм	30	30,38	0,83	21,80	39,70	30,70	27,40	34,10	4,53	14,92
Диаметр цветка, мм	30	20,94	0,81	15,50	35,90	19,45	18,30	22,70	4,45	21,24
Длина лист. околоцветника, мм	30	31,40	1,00	17,90	45,40	30,30	27,90	35,70	5,48	17,47
Ширина лист. околоцветника, мм	30	14,24	0,44	9,50	18,90	14,00	12,80	16,00	2,40	16,85
Длина столбика, мм	30	13,34	0,61	6,90	21,80	13,25	11,30	14,20	3,32	24,93
Длина тычинки, мм	30	15,88	0,46	12,00	21,40	15,85	14,10	17,30	2,51	15,78
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	22,52	0,54	18,00	30,50	22,00	20,50	24,50	2,95	13,11
Длина побега, см	30	18,43	0,50	14,00	26,00	17,75	16,50	20,50	2,76	14,99
Диаметр куста, см	30	15,90	1,17	5,00	32,00	15,75	11,00	19,00	6,41	40,31
Кол-во листьев, шт.	30	3,10	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,31	9,84
Длина ниж. листа, см	30	13,33	0,60	6,50	20,00	14,00	11,50	15,50	3,30	24,72
Ширина ниж. листа, мм	30	26,83	1,15	12,00	40,00	26,00	22,00	32,00	6,29	23,43
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,45	0,02	0,32	0,72	0,45	0,40	0,48	0,09	20,00
Длина второго листа, см	30	12,00	0,49	6,00	18,00	12,25	10,50	13,50	2,70	22,52
Ширина второго листа, мм	30	17,53	0,86	10,00	28,00	18,00	14,00	21,00	4,73	26,95
Диаметр стебля, мм	30	28,83	1,14	15,00	45,00	30,00	25,00	30,00	6,25	21,69
Длина ниж. листа, см	30	3,35	0,11	2,50	4,90	3,15	3,00	3,90	0,60	18,02
Высота цветка, мм	30	48,33	1,38	35,00	60,00	50,00	40,00	55,00	7,58	15,68
Диаметр цветка, мм	29	45,69	2,12	25,00	70,00	45,00	40,00	50,00	11,40	24,94
Длина лист. околоцветника, мм	30	44,33	1,04	30,00	55,00	45,00	42,00	48,00	5,71	12,89
Ширина лист. околоцветника, мм	30	23,97	0,85	15,00	35,00	23,00	20,00	27,00	4,66	19,43
Длина столбика, мм	30	16,71	0,66	11,00	25,40	16,70	14,80	18,20	3,62	21,66
Длина тычинки, мм	30	15,57	0,35	12,10	20,20	15,40	14,40	16,80	1,92	12,33
<b>Ценопопуляция из Новоузенского р-на Саратовской области (Srt-2)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	46	24,38	0,51	16,50	31,50	24,25	22,00	27,00	3,47	14,24
Длина побега, см	45	20,59	0,44	14,00	27,00	20,50	18,50	23,00	2,93	14,24
Диаметр куста, см	46	7,10	0,38	3,00	14,00	7,00	5,00	8,50	2,59	36,45
Кол-во листьев, шт.	46	3,02	0,02	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,15	4,88
Длина ниж. листа, см	46	10,44	0,22	8,00	14,00	10,50	9,20	11,50	1,49	14,32
Ширина ниж. листа, мм	46	22,25	0,80	9,00	36,10	22,20	19,50	24,50	5,42	24,38
Толщина лист. пластинки, мм	45	0,36	0,01	0,30	0,40	0,40	0,30	0,40	0,05	13,96
Длина второго листа, см	45	9,20	0,33	5,00	18,30	9,00	8,00	10,50	2,22	24,12
Ширина второго листа, мм	45	12,72	0,50	7,30	22,70	12,40	10,50	15,20	3,39	26,63
Диаметр стебля, мм	45	32,60	1,03	20,60	48,00	32,60	27,30	37,30	6,88	21,12
Длина ниж. листа, см	45	2,99	0,16	1,80	9,00	2,90	2,60	3,10	1,04	34,85
Высота цветка, мм	45	33,54	0,94	19,80	47,20	33,40	29,20	36,90	6,28	18,72
Диаметр цветка, мм	45	25,14	0,68	15,50	42,70	25,10	22,40	27,50	4,57	18,16
Длина лист. околоцветника, мм	45	36,63	0,82	22,90	47,80	37,30	33,20	40,50	5,51	15,03
Ширина лист. околоцветника, мм	45	19,87	0,52	13,00	31,50	20,10	17,80	21,80	3,52	17,70
<b>2015</b>										
Высота растения, см	31	21,57	0,66	15,00	28,00	21,20	19,60	24,50	3,70	17,14
Длина побега, см	31	18,45	0,58	12,00	23,50	18,50	17,00	21,00	3,24	17,58
Диаметр куста, см	31	8,68	0,57	3,50	15,00	8,50	6,00	10,00	3,18	36,66
Кол-во листьев, шт.	31	3,06	0,06	3,00	5,00	3,00	3,00	3,00	0,36	11,72
Длина ниж. листа, см	31	10,29	0,26	7,50	13,20	10,40	9,00	11,40	1,46	14,18
Ширина ниж. листа, мм	31	23,72	1,05	11,20	37,60	23,80	20,20	27,00	5,86	24,71

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Толщина лист. пластинки, мм	31	0,44	0,01	0,32	0,54	0,44	0,40	0,48	0,06	12,81
Длина второго листа, см	31	8,64	0,24	6,10	11,70	8,50	7,70	9,70	1,32	15,25
Ширина второго листа, мм	31	13,45	0,57	7,90	19,20	13,40	10,70	15,90	3,17	23,58
Диаметр стебля, мм	31	29,97	1,20	20,20	48,90	28,40	25,10	33,60	6,66	22,22
Длина ниж. листа, см	31	2,80	0,09	1,80	4,00	2,80	2,50	3,10	0,51	18,06
Высота цветка, мм	31	34,25	0,77	28,00	43,80	33,40	30,70	36,70	4,31	12,59
Диаметр цветка, мм	31	23,04	0,68	16,70	35,60	22,70	20,60	24,80	3,78	16,40
Длина лист. околоцветника, мм	31	35,18	1,04	22,70	49,10	34,60	32,20	38,40	5,79	16,45
Ширина лист. околоцветника, мм	31	17,52	0,63	11,20	28,90	17,70	15,60	19,00	3,52	20,09
Длина столбика, мм	31	13,46	0,66	6,10	21,20	13,90	11,40	15,70	3,61	26,83
Длина тычинки, мм	31	13,79	0,33	10,30	17,80	13,50	12,70	15,20	1,81	13,14
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	24,15	0,47	19,00	29,00	24,25	23,00	26,00	2,60	10,77
Длина побега, см	30	19,87	0,48	12,00	25,00	20,00	18,50	21,50	2,65	13,35
Диаметр куста, см	30	9,58	0,62	4,00	17,00	9,50	7,00	12,00	3,40	35,52
Кол-во листьев, шт.	30	3,20	0,07	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,41	12,71
Длина ниж. листа, см	30	9,76	0,30	6,50	13,60	9,75	8,50	11,00	1,64	16,84
Ширина ниж. листа, мм	30	25,97	0,97	15,00	35,00	25,50	22,00	30,00	5,29	20,39
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,49	0,01	0,38	0,57	0,49	0,46	0,53	0,05	10,49
Длина второго листа, см	30	8,93	0,24	6,30	12,40	9,00	8,00	9,50	1,29	14,47
Ширина второго листа, мм	30	15,10	0,61	8,00	22,00	15,00	14,00	17,00	3,36	22,23
Диаметр стебля, мм	30	27,67	0,98	10,00	40,00	30,00	25,00	30,00	5,37	19,41
Длина ниж. листа, см	30	3,34	0,09	2,20	4,20	3,40	3,00	3,70	0,49	14,64
Высота цветка, мм	30	47,10	1,34	35,00	60,00	45,00	40,00	50,00	7,35	15,61
Диаметр цветка, мм	30	34,90	1,61	15,00	50,00	35,00	30,00	40,00	8,84	25,32
Длина лист. околоцветника, мм	30	43,77	1,16	33,00	55,00	45,00	40,00	48,00	6,33	14,47
Ширина лист. околоцветника, мм	30	22,73	0,58	18,00	30,00	22,00	21,00	24,00	3,16	13,91
Длина столбика, мм	30	15,93	0,53	9,70	21,40	15,60	14,20	18,10	2,90	18,20
Длина тычинки, мм	30	15,64	0,40	11,10	19,70	15,80	13,70	17,10	2,19	13,99
<b>Ценопопуляция 1 из Дергачевского р-на Саратовской области (Srt-14)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	30	21,23	0,42	17,00	26,00	21,00	19,00	23,00	2,31	10,88
Длина побега, см	30	17,77	0,39	13,50	22,50	18,00	16,00	19,00	2,16	12,16
Диаметр куста, см	29	8,10	0,42	5,00	15,00	8,00	7,00	9,00	2,24	27,69
Кол-во листьев, шт.	30	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	29	9,89	0,28	7,00	13,00	9,80	9,00	11,00	1,51	15,25
Ширина ниж. листа, мм	29	21,30	0,48	17,10	27,80	20,70	19,90	23,20	2,58	12,10
Толщина лист. пластинки, мм	29	0,46	0,01	0,30	0,60	0,50	0,40	0,50	0,06	13,46
Длина второго листа, см	30	8,70	0,26	6,80	13,00	8,50	7,50	9,50	1,42	16,31
Ширина второго листа, мм	30	12,38	0,69	7,50	24,80	11,25	9,60	14,10	3,80	30,70
Диаметр стебля, мм	30	25,83	0,92	16,30	35,30	26,80	21,50	28,70	5,03	19,48
Длина ниж. листа, см	30	2,92	0,11	2,10	5,20	2,80	2,60	3,20	0,58	19,82
Высота цветка, мм	29	31,08	0,89	17,80	40,90	30,60	28,40	33,30	4,80	15,44
Диаметр цветка, мм	29	20,88	0,75	8,20	28,40	20,10	18,90	22,40	4,05	19,37
Длина лист. околоцветника, мм	30	33,24	0,86	16,40	41,40	32,95	31,50	36,60	4,72	14,20
Ширина лист. околоцветника, мм	30	16,48	0,51	9,50	22,50	16,85	14,70	18,60	2,77	16,83
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	20,44	0,52	16,00	28,00	20,75	18,00	22,50	2,86	14,01
Длина побега, см	30	17,78	0,48	14,00	24,50	17,75	15,70	20,00	2,63	14,79
Диаметр куста, см	30	7,62	0,53	3,00	14,00	7,75	5,00	9,50	2,93	38,47
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	9,79	0,31	6,40	13,00	10,10	8,60	10,90	1,71	17,42
Ширина ниж. листа, мм	30	17,84	0,54	13,50	24,10	17,65	15,30	19,70	2,96	16,60

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,38	0,01	0,30	0,47	0,38	0,35	0,42	0,05	11,77
Длина второго листа, см	29	7,94	0,31	5,20	12,10	8,00	6,80	8,80	1,65	20,77
Ширина второго листа, мм	30	10,25	0,55	6,80	22,70	9,85	8,60	11,50	2,99	29,15
Диаметр стебля, мм	30	31,70	1,14	17,90	46,40	31,95	28,20	36,20	6,27	19,78
Длина ниж. листа, см	30	2,55	0,18	1,70	6,40	2,30	2,10	2,60	0,97	38,12
Высота цветка, мм	30	29,52	0,79	21,80	37,60	29,60	26,40	33,60	4,33	14,66
Диаметр цветка, мм	30	18,55	0,61	12,80	24,90	18,55	15,40	21,00	3,33	17,96
Длина лист. околоцветника, мм	30	30,35	0,71	24,70	38,20	30,50	27,50	33,00	3,88	12,79
Ширина лист. околоцветника, мм	30	13,24	0,39	9,80	16,50	13,15	11,60	15,30	2,12	16,03
Длина столбика, мм	30	11,40	0,40	6,10	15,90	11,00	9,90	13,10	2,21	19,39
Длина тычинки, мм	30	12,58	0,25	9,20	15,80	12,80	11,70	13,60	1,36	10,82
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	20,32	0,58	14,00	26,00	21,00	17,50	22,00	3,20	15,76
Длина побега, см	30	16,93	0,60	9,00	22,50	17,50	14,50	19,00	3,27	19,29
Диаметр куста, см	30	10,77	0,85	5,00	30,00	10,00	8,00	12,00	4,67	43,34
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	9,11	0,24	6,30	11,80	9,00	8,50	10,00	1,31	14,33
Ширина ниж. листа, мм	30	19,90	0,61	9,00	24,00	20,00	19,00	22,00	3,37	16,92
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,38	0,01	0,24	0,51	0,39	0,34	0,41	0,05	14,19
Длина второго листа, см	30	7,87	0,20	5,70	10,50	8,00	7,20	8,50	1,08	13,75
Ширина второго листа, мм	30	11,93	0,32	9,00	15,00	12,00	11,00	14,00	1,74	14,59
Диаметр стебля, мм	30	27,33	1,14	20,00	45,00	25,00	20,00	30,00	6,26	22,90
Длина ниж. листа, см	30	2,67	0,08	2,10	3,80	2,60	2,40	3,00	0,41	15,55
Высота цветка, мм	30	37,50	0,98	25,00	50,00	40,00	35,00	40,00	5,37	14,33
Диаметр цветка, мм	30	37,67	1,82	20,00	60,00	37,50	30,00	40,00	9,98	26,49
Длина лист. околоцветника, мм	30	37,63	1,28	28,00	60,00	36,50	33,00	40,00	7,01	18,64
Ширина лист. околоцветника, мм	30	17,40	0,65	11,00	29,00	17,50	15,00	19,00	3,57	20,51
Длина столбика, мм	30	12,40	0,52	6,20	17,40	12,15	10,60	14,80	2,85	22,95
Длина тычинки, мм	30	13,30	0,40	8,00	16,80	13,75	12,10	14,60	2,18	16,42
<b>Ценопопуляция 1 из Перелобского р-на Саратовской области (Srt-26)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	30	15,85	0,45	10,00	20,00	16,00	14,50	17,50	2,48	15,66
Длина побега, см	30	12,88	0,41	7,50	17,00	13,00	11,50	15,00	2,27	17,61
Диаметр куста, см	30	5,30	0,37	3,00	11,00	4,50	4,00	6,00	2,02	38,19
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	6,73	0,14	5,10	8,80	6,50	6,20	7,00	0,77	11,49
Ширина ниж. листа, мм	30	16,30	0,51	10,90	25,00	16,15	14,90	17,20	2,80	17,20
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,35	0,01	0,20	0,50	0,40	0,30	0,40	0,06	18,01
Длина второго листа, см	30	5,76	0,14	4,50	8,00	5,70	5,50	6,00	0,76	13,27
Ширина второго листа, мм	30	8,66	0,35	5,50	14,50	8,45	7,40	10,00	1,91	22,02
Диаметр стебля, мм	30	22,91	0,75	15,10	31,90	23,30	20,20	26,30	4,08	17,81
Длина ниж. листа, см	30	2,15	0,07	1,50	2,90	2,10	1,80	2,40	0,38	17,73
Высота цветка, мм	28	27,31	0,61	19,00	32,30	27,90	25,30	29,65	3,24	11,86
Диаметр цветка, мм	28	15,36	0,40	11,20	19,00	15,30	13,60	16,65	2,11	13,76
Длина лист. околоцветника, мм	30	28,07	0,56	23,10	35,10	27,80	25,80	29,10	3,05	10,86
Ширина лист. околоцветника, мм	30	12,79	0,30	8,90	15,90	12,80	12,00	14,00	1,66	12,95
<b>2015</b>										
Высота растения, см	20	15,80	0,77	10,70	21,70	15,75	13,00	18,50	3,43	21,71
Длина побега, см	20	14,14	0,69	9,50	19,80	13,50	12,15	17,50	3,09	21,84
Диаметр куста, см	20	5,53	0,51	2,00	11,00	5,50	3,55	6,80	2,28	41,31
Кол-во листьев, шт.	20	3,05	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,22	7,33
Длина ниж. листа, см	20	7,71	0,30	4,20	10,20	7,85	7,10	8,35	1,32	17,15
Ширина ниж. листа, мм	20	17,53	0,69	11,50	23,10	17,80	15,45	19,10	3,08	17,59

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Толщина лист. пластинки, мм	20	0,47	0,01	0,39	0,57	0,47	0,44	0,50	0,05	9,79
Длина второго листа, см	20	6,06	0,23	3,80	8,20	6,05	5,25	6,85	1,05	17,27
Ширина второго листа, мм	20	9,86	0,44	6,60	14,10	9,70	8,65	10,20	1,96	19,86
Диаметр стебля, мм	20	24,63	1,04	15,10	35,20	24,85	20,90	27,40	4,63	18,81
Длина ниж. листа, см	20	2,11	0,07	1,60	2,70	2,10	1,95	2,25	0,32	15,14
Высота цветка, мм	20	26,76	3,82	12,70	35,20	28,50	26,20	31,20	8,54	31,93
Диаметр цветка, мм	20	18,98	1,47	16,50	23,00	18,20	16,80	21,15	2,94	15,50
Длина лист. околоцветника, мм	20	31,26	2,41	24,00	37,80	29,80	29,50	35,20	5,39	17,24
Ширина лист. околоцветника, мм	20	10,73	0,19	10,50	11,10	10,60	10,50	11,10	0,32	2,99
Длина столбика, мм	20	13,60	1,52	5,10	23,00	13,95	11,80	15,80	4,81	35,39
Длина тычинки, мм	20	12,13	1,01	8,20	18,00	12,00	10,50	12,90	2,86	23,56
<b>Ценопопуляция 2 из Балаковского р-на Саратовской области (Srt-17)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	30	19,70	0,57	14,00	25,50	20,00	18,50	22,00	3,11	15,81
Длина побега, см	30	17,13	0,56	12,00	23,00	17,25	16,00	20,00	3,06	17,84
Диаметр куста, см	30	5,93	0,43	3,50	13,00	5,00	4,50	7,00	2,33	39,26
Кол-во листьев, шт.	30	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	30	8,48	0,20	6,50	11,00	8,50	7,50	9,00	1,12	13,18
Ширина ниж. листа, мм	30	19,05	0,57	14,20	28,00	18,70	17,20	20,00	3,10	16,28
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,38	0,01	0,30	0,50	0,40	0,30	0,40	0,07	18,23
Длина второго листа, см	30	7,24	0,20	4,00	9,00	7,50	6,50	8,00	1,10	15,19
Ширина второго листа, мм	30	10,55	0,40	7,00	16,80	10,50	9,10	11,20	2,17	20,60
Диаметр стебля, мм	30	25,88	0,85	16,30	35,30	26,60	22,30	28,90	4,67	18,04
Длина ниж. листа, см	30	2,44	0,07	1,50	3,10	2,40	2,20	2,80	0,38	15,45
Высота цветка, мм	29	28,27	1,03	15,60	38,40	29,30	23,90	32,50	5,53	19,57
Диаметр цветка, мм	29	19,62	0,48	14,80	24,50	19,25	18,10	21,20	2,47	12,58
Длина лист. околоцветника, мм	29	30,71	0,77	20,90	37,70	32,10	27,80	34,10	4,16	13,56
Ширина лист. околоцветника, мм	29	14,34	0,46	9,90	19,80	14,90	12,80	15,80	2,48	17,31
<b>Ценопопуляция из Советского р-на Саратовской области (Srt-6)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	20	20,33	0,76	14,00	26,50	20,50	18,00	22,75	3,38	16,63
Длина побега, см	20	18,13	0,72	12,00	24,00	18,00	16,00	20,50	3,24	17,88
Диаметр куста, см	20	6,20	0,46	3,00	10,00	6,00	5,00	7,25	2,04	32,83
Кол-во листьев, шт.	19	3,16	0,09	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,37	11,86
Длина ниж. листа, см	20	8,51	0,62	5,50	18,70	7,75	7,00	9,50	2,78	32,63
Ширина ниж. листа, мм	20	20,41	0,97	7,50	26,00	21,90	18,75	23,30	4,36	21,35
Толщина лист. пластинки, мм	20	0,37	0,02	0,30	0,50	0,40	0,30	0,40	0,07	19,80
Длина второго листа, см	20	6,68	0,26	5,00	9,00	6,75	5,75	7,25	1,15	17,23
Ширина второго листа, мм	20	11,04	0,48	7,30	16,70	11,15	9,25	12,15	2,16	19,57
Диаметр стебля, мм	20	28,16	1,53	17,50	43,30	28,80	22,55	33,20	6,85	24,32
Длина ниж. листа, см	19	2,37	0,12	0,70	2,90	2,50	2,30	2,70	0,51	21,57
Высота цветка, мм	15	24,31	1,11	15,30	32,80	24,00	21,90	27,00	4,30	17,71
Диаметр цветка, мм	15	21,99	1,25	14,80	28,00	23,50	17,50	26,00	4,66	21,18
Длина лист. околоцветника, мм	20	27,72	1,15	17,20	40,20	28,10	24,15	30,05	5,12	18,48
Ширина лист. околоцветника, мм	20	12,47	1,24	2,90	32,30	12,30	9,75	14,25	5,56	44,59
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	19,36	0,78	9,50	29,50	20,00	17,00	22,00	4,29	22,18
Длина побега, см	30	17,29	0,73	7,50	27,00	17,75	15,50	20,00	3,99	23,10
Диаметр куста, см	30	7,05	0,49	3,00	15,00	6,50	5,50	8,00	2,68	38,08
Кол-во листьев, шт.	30	2,97	0,03	2,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,15
Длина ниж. листа, см	30	8,91	0,27	6,40	12,50	8,65	7,70	9,70	1,46	16,33
Ширина ниж. листа, мм	29	18,63	0,54	13,60	25,00	18,40	16,50	20,70	2,92	15,67
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,43	0,01	0,33	0,54	0,42	0,39	0,46	0,05	10,85

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Длина второго листа, см	30	6,91	0,21	4,60	9,50	6,75	6,20	7,80	1,16	16,84
Ширина второго листа, мм	30	10,29	0,36	7,00	13,90	10,10	8,90	12,00	1,97	19,10
Диаметр стебля, мм	30	30,35	1,24	17,10	43,20	29,85	25,10	33,40	6,80	22,40
Длина ниж. листа, см	30	2,40	0,07	1,70	3,40	2,35	2,20	2,70	0,41	17,05
Высота цветка, мм	18	25,12	0,39	23,10	27,20	25,10	24,00	26,00	1,30	5,19
Диаметр цветка, мм	18	17,10	0,91	13,70	18,70	17,70	16,90	18,50	2,03	11,87
Длина лист. околоцветника, мм	18	25,52	0,40	21,80	27,90	25,95	24,30	27,00	1,69	6,62
Ширина лист. околоцветника, мм	18	10,10	0,39	8,00	11,30	10,40	9,70	10,60	1,04	10,32
Длина столбика, мм	30	12,32	0,78	5,20	19,70	12,75	7,80	15,90	4,26	34,57
Длина тычинки, мм	30	13,38	0,29	10,10	17,70	13,45	12,30	14,40	1,55	11,60
<b>2016</b>										
Высота растения, см	25	21,44	0,85	16,00	30,00	20,00	17,50	25,00	4,26	19,86
Длина побега, см	25	18,58	1,04	3,50	28,00	17,50	15,00	22,00	5,19	27,96
Диаметр куста, см	25	7,18	0,70	1,00	15,00	6,50	5,00	9,00	3,50	48,73
Кол-во листьев, шт.	25	3,24	0,09	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,44	13,45
Длина ниж. листа, см	25	9,49	0,31	6,40	12,50	9,50	8,80	10,20	1,53	16,18
Ширина ниж. листа, мм	25	20,58	0,88	12,40	30,80	19,90	17,30	23,40	4,40	21,37
Толщина лист. пластинки, мм	25	0,40	0,01	0,29	0,50	0,39	0,36	0,44	0,06	15,83
Длина второго листа, см	25	7,87	0,28	5,20	10,40	7,90	6,90	8,80	1,40	17,73
Ширина второго листа, мм	25	10,82	0,46	8,00	16,90	10,30	9,30	11,80	2,30	21,24
Диаметр стебля, мм	25	31,30	1,47	20,20	53,50	29,30	27,70	33,90	7,35	23,48
Длина ниж. листа, см	25	2,76	0,09	2,00	3,70	2,70	2,50	2,90	0,44	15,92
Высота цветка, мм	25	31,87	2,27	24,10	37,90	32,85	26,60	36,90	5,57	17,46
Диаметр цветка, мм	25	24,75	1,52	21,30	28,70	24,50	22,85	26,65	3,04	12,27
Длина лист. околоцветника, мм	25	30,34	0,90	23,50	41,70	29,30	28,30	33,00	4,51	14,86
Ширина лист. околоцветника, мм	25	14,12	0,58	10,00	22,40	14,00	12,60	15,50	2,89	20,46
Длина столбика, мм	25	14,84	0,72	8,70	21,30	15,70	11,80	17,40	3,60	24,24
Длина тычинки, мм	25	15,00	0,33	12,50	18,00	14,85	14,10	16,30	1,61	10,71
<b>Ценопопуляция из Красноармейского р-на Саратовской обл. на границе с Волгоградской обл. (Srt-8)</b>										
<b>2014</b>										
Высота растения, см	30	23,78	0,74	14,50	32,00	24,25	22,00	26,00	4,05	17,04
Длина побега, см	30	21,00	0,70	13,50	29,00	21,25	19,00	24,00	3,82	18,21
Диаметр куста, см	30	7,45	0,62	3,00	17,00	6,50	5,00	8,00	3,41	45,84
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	10,38	0,31	6,50	15,00	10,00	9,50	11,50	1,72	16,52
Ширина ниж. листа, мм	30	25,93	0,91	19,00	37,70	25,60	22,10	29,00	5,00	19,29
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,39	0,01	0,30	0,50	0,40	0,40	0,40	0,06	16,26
Длина второго листа, см	30	8,39	0,32	5,00	12,00	8,00	7,00	9,50	1,77	21,14
Ширина второго листа, мм	30	13,92	0,49	9,30	19,40	13,40	11,60	16,00	2,69	19,29
Диаметр стебля, мм	30	30,19	1,35	19,40	49,60	30,25	23,50	34,00	7,40	24,51
Длина ниж. листа, см	30	2,75	0,08	2,00	3,80	2,80	2,50	3,00	0,42	15,47
Высота цветка, мм	26	29,88	1,09	17,90	41,70	30,10	26,30	33,10	5,57	18,64
Диаметр цветка, мм	25	22,18	0,95	9,70	32,10	23,20	19,60	24,60	4,74	21,39
Длина лист. околоцветника, мм	27	33,94	0,82	23,90	41,00	33,90	30,40	37,30	4,26	12,55
Ширина лист. околоцветника, мм	27	14,10	0,60	7,30	21,10	13,00	12,20	16,30	3,14	22,29
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	20,39	0,56	14,50	27,20	20,50	18,00	22,00	3,08	15,12
Длина побега, см	30	17,19	0,51	12,00	24,00	17,50	14,80	18,50	2,78	16,17
Диаметр куста, см	30	6,87	0,39	3,50	11,50	7,00	5,00	8,00	2,12	30,90
Кол-во листьев, шт.	30	3,10	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,31	9,84
Длина ниж. листа, см	30	10,20	0,25	6,50	12,50	10,00	9,50	11,50	1,38	13,57
Ширина ниж. листа, мм	30	23,41	0,89	14,40	33,60	22,90	19,60	27,50	4,88	20,85

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,44	0,01	0,30	0,60	0,45	0,40	0,49	0,06	14,30
Длина второго листа, см	30	8,26	0,23	5,20	11,20	8,50	7,30	9,00	1,27	15,31
Ширина второго листа, мм	30	12,08	0,53	5,90	18,90	11,70	10,30	13,90	2,89	23,95
Диаметр стебля, мм	30	32,56	1,25	18,80	49,00	33,30	28,30	35,80	6,82	20,96
Длина ниж. листа, см	30	2,79	0,09	2,00	3,80	2,75	2,40	3,10	0,47	17,00
Высота цветка, мм	30	32,20	1,02	21,00	43,10	31,65	28,40	36,00	5,58	17,32
Диаметр цветка, мм	29	19,89	0,94	5,20	30,70	20,60	17,00	22,80	5,07	25,49
Длина лист. околоцветника, мм	30	33,38	0,86	25,40	46,80	32,60	30,30	35,80	4,68	14,03
Ширина лист. околоцветника, мм	30	15,94	0,48	11,10	23,20	15,75	14,20	17,40	2,64	16,57
Длина столбика, мм	30	11,82	0,69	5,40	25,70	11,30	10,10	12,70	3,76	31,83
Длина тычинки, мм	30	12,88	0,34	9,60	18,00	12,55	11,80	13,50	1,87	14,49
<b>2016</b>										
Высота растения, см	27	20,46	0,81	14,50	31,00	19,50	16,50	23,50	4,23	20,65
Длина побега, см	27	16,93	0,77	11,50	26,00	16,00	13,50	20,00	4,01	23,68
Диаметр куста, см	27	8,69	0,52	4,00	15,00	8,00	6,50	11,00	2,71	31,17
Кол-во листьев, шт.	27	3,11	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,32	10,29
Длина ниж. листа, см	27	11,90	0,44	8,00	18,00	11,50	10,20	13,50	2,28	19,13
Ширина ниж. листа, мм	27	27,75	1,20	18,20	39,20	27,00	22,60	33,30	6,26	22,54
Толщина лист. пластинки, мм	27	0,40	0,01	0,31	0,50	0,39	0,36	0,44	0,05	13,31
Длина второго листа, см	27	10,44	0,37	7,00	15,00	10,50	9,00	11,70	1,92	18,36
Ширина второго листа, мм	27	16,39	0,83	12,00	29,10	14,60	12,90	18,10	4,29	26,17
Диаметр стебля, мм	27	36,23	1,90	17,70	58,00	35,90	28,90	41,10	9,87	27,24
Длина ниж. листа, см	27	3,20	0,11	2,40	4,60	3,00	2,90	3,80	0,55	17,04
Высота цветка, мм	27	34,54	0,77	25,60	40,80	34,50	32,00	38,00	4,02	11,65
Диаметр цветка, мм	27	22,20	0,65	17,00	33,30	22,00	20,00	24,10	3,33	15,00
Длина лист. околоцветника, мм	27	35,79	1,12	15,90	44,20	35,85	33,50	39,90	5,70	15,92
Ширина лист. околоцветника, мм	27	19,20	0,77	13,90	33,40	18,00	16,80	21,00	3,95	20,56
Длина столбика, мм	27	11,59	0,39	8,50	15,60	11,30	9,90	12,80	1,98	17,08
Длина тычинки, мм	27	13,65	0,45	9,30	18,20	14,15	12,00	15,20	2,28	16,71
<b>Ценопопуляция 2 Дергачевского р-на Саратовской области (Srt-15)</b>										
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	19,39	0,51	13,90	25,00	19,80	17,00	21,00	2,79	14,41
Длина побега, см	30	15,99	0,44	11,00	20,00	16,10	14,30	17,50	2,40	15,02
Диаметр куста, см	30	7,56	0,35	5,00	14,00	7,00	6,00	8,50	1,94	25,60
Кол-во листьев, шт.	30	3,07	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,25	8,27
Длина ниж. листа, см	30	8,77	0,21	7,20	11,60	8,50	8,00	9,50	1,15	13,09
Ширина ниж. листа, мм	30	25,83	0,86	13,30	38,50	25,90	24,10	28,30	4,68	18,13
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,44	0,01	0,35	0,58	0,43	0,40	0,46	0,05	12,52
Длина второго листа, см	30	7,53	0,19	6,00	10,80	7,40	6,80	8,00	1,06	14,06
Ширина второго листа, мм	30	14,10	0,58	4,50	20,90	14,50	12,10	15,40	3,18	22,52
Диаметр стебля, мм	30	27,74	1,10	16,00	42,70	27,40	23,40	30,80	6,02	21,69
Длина ниж. листа, см	30	2,86	0,06	2,20	3,80	2,80	2,70	3,00	0,35	12,22
Высота цветка, мм	30	34,50	0,69	28,30	44,90	34,05	31,20	37,00	3,77	10,93
Диаметр цветка, мм	30	21,53	0,45	15,30	27,10	21,45	20,30	22,80	2,46	11,42
Длина лист. околоцветника, мм	30	34,97	0,67	27,40	44,50	35,05	32,90	37,10	3,64	10,42
Ширина лист. околоцветника, мм	30	17,92	0,44	13,20	23,50	17,65	16,50	19,30	2,39	13,37
Длина столбика, мм	30	13,65	0,51	8,70	19,30	13,30	11,70	16,40	2,80	20,53
Длина тычинки, мм	30	14,07	0,38	10,10	17,30	14,45	12,50	15,90	2,09	14,89
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	21,73	0,63	17,50	34,00	21,50	19,00	23,00	3,46	15,92
Длина побега, см	30	16,93	0,43	12,50	22,50	17,00	15,00	18,00	2,38	14,06
Диаметр куста, см	30	14,02	0,93	7,00	25,00	14,00	9,00	16,00	5,11	36,43
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Длина ниж. листа, см	30	12,95	0,39	8,00	16,50	12,80	11,50	15,00	2,13	16,44
Ширина ниж. листа, мм	30	31,90	1,11	24,00	47,00	31,00	28,00	33,00	6,06	19,01
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,44	0,01	0,32	0,62	0,42	0,39	0,50	0,07	16,24
Длина второго листа, см	30	11,24	0,38	7,00	15,50	11,10	9,70	12,30	2,08	18,48
Ширина второго листа, мм	30	18,97	0,87	10,00	30,00	18,50	16,00	22,00	4,78	25,21
Диаметр стебля, мм	30	30,83	1,38	20,00	45,00	30,00	25,00	35,00	7,55	24,49
Длина ниж. листа, см	30	3,58	0,10	2,70	4,80	3,50	3,20	3,90	0,54	15,04
Высота цветка, мм	30	47,83	0,95	35,00	60,00	50,00	45,00	50,00	5,20	10,87
Диаметр цветка, мм	30	55,13	2,02	35,00	70,00	57,50	45,00	65,00	11,06	20,06
Длина лист. околоцветника, мм	30	42,70	1,39	16,00	52,00	45,00	40,00	47,00	7,60	17,79
Ширина лист. околоцветника, мм	30	24,87	0,72	20,00	35,00	24,00	22,00	26,00	3,95	15,90
Длина столбика, мм	30	15,20	0,50	10,50	21,00	14,80	12,70	17,70	2,76	18,19
Длина тычинки, мм	30	15,22	0,38	11,10	18,90	15,15	13,80	16,70	2,08	13,67
<b>Ценопопуляция Светлоярского р-на Волгоградской области (Vol-2)</b>										
<i>2015</i>										
Высота растения, см	30	11,31	0,45	7,50	16,50	11,50	10,00	13,00	2,48	21,92
Длина побега, см	30	8,74	0,43	5,00	13,50	8,35	7,00	10,80	2,37	27,15
Диаметр куста, см	30	10,75	0,73	4,80	19,00	9,75	8,00	13,50	3,98	37,07
Кол-во листьев, шт.	30	3,07	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,25	8,27
Длина ниж. листа, см	30	8,41	0,32	4,50	12,50	8,50	7,00	9,30	1,76	20,92
Ширина ниж. листа, мм	30	20,58	0,83	13,70	32,20	19,95	17,60	22,10	4,54	22,06
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,41	0,01	0,32	0,53	0,42	0,36	0,46	0,06	14,27
Длина второго листа, см	30	7,47	0,34	3,93	11,53	7,24	6,38	8,60	1,87	25,02
Ширина второго листа, мм	30	11,88	0,58	7,80	21,70	11,40	9,50	13,00	3,18	26,75
Диаметр стебля, мм	30	20,69	1,26	10,90	34,60	19,35	14,60	25,40	6,91	33,41
Длина ниж. листа, см	30	2,36	0,07	1,70	3,00	2,40	2,00	2,60	0,37	15,59
Высота цветка, мм	30	27,50	0,90	19,90	38,30	27,70	23,10	31,20	4,95	18,01
Диаметр цветка, мм	30	25,24	0,83	16,60	32,60	26,05	22,80	27,80	4,56	18,06
Длина лист. околоцветника, мм	30	31,48	1,01	21,70	42,00	32,05	27,80	35,40	5,52	17,54
Ширина лист. околоцветника, мм	30	15,51	0,46	10,80	20,50	15,50	13,30	17,30	2,54	16,36
Длина столбика, мм	28	8,09	0,50	4,10	12,70	7,80	5,90	10,30	2,63	32,55
Длина тычинки, мм	30	11,91	0,40	8,00	16,00	11,60	10,20	14,00	2,21	18,58
<b>Ценопопуляция Котельниковского р-на Волгоградской области (Vol-1)</b>										
<i>2015</i>										
Высота растения, см	30	11,00	0,62	5,00	18,00	12,00	8,70	13,20	3,39	30,82
Длина побега, см	30	7,93	0,52	3,50	13,60	8,25	5,80	9,50	2,83	35,73
Диаметр куста, см	30	12,43	0,71	7,00	21,50	12,00	9,50	14,50	3,92	31,50
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	9,41	0,36	6,20	15,50	9,20	8,00	10,40	1,96	20,77
Ширина ниж. листа, мм	30	20,31	0,92	12,20	32,60	20,60	16,10	22,70	5,01	24,68
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,41	0,01	0,29	0,52	0,42	0,35	0,46	0,06	15,49
Длина второго листа, см	30	8,65	0,31	4,00	11,90	8,70	7,50	10,00	1,70	19,62
Ширина второго листа, мм	30	11,93	0,64	6,70	21,00	11,35	9,50	14,10	3,52	29,46
Диаметр стебля, мм	30	15,90	1,12	5,80	27,60	15,80	11,30	20,60	6,13	38,55
Длина ниж. листа, см	30	2,60	0,12	1,20	4,20	2,55	2,10	3,00	0,66	25,55
Высота цветка, мм	30	31,74	1,43	18,40	50,30	31,10	25,70	37,60	7,84	24,69
Диаметр цветка, мм	30	25,59	1,21	14,80	46,40	25,55	22,00	29,30	6,63	25,90
Длина лист. околоцветника, мм	30	35,60	1,52	23,60	55,30	35,90	29,10	40,80	8,35	23,46
Ширина лист. околоцветника, мм	30	17,21	0,79	10,40	28,00	16,65	13,60	19,50	4,30	25,01
Длина столбика, мм	30	10,72	0,81	3,60	20,30	10,70	6,70	13,60	4,44	41,44
Длина тычинки, мм	30	13,25	0,61	6,70	24,00	13,15	11,00	14,90	3,36	25,36

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Ценопопуляция 1 Зимовниковского р-на Ростовской области (Rst-1)</b>										
<i>2015</i>										
Высота растения, см	30	16,89	0,58	10,50	21,70	17,00	14,50	19,80	3,18	18,81
Длина побега, см	30	12,76	0,52	7,50	18,50	12,40	11,00	14,90	2,82	22,13
Диаметр куста, см	30	17,70	1,02	8,60	32,00	16,25	14,00	20,50	5,59	31,56
Кол-во листьев, шт.	30	3,10	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,31	9,84
Длина ниж. листа, см	29	13,31	0,59	8,30	20,00	13,00	10,90	15,20	3,16	23,73
Ширина ниж. листа, мм	30	33,26	2,10	15,10	63,70	32,35	25,90	37,40	11,50	34,58
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,48	0,01	0,38	0,64	0,47	0,43	0,53	0,07	14,39
Длина второго листа, см	30	11,89	0,54	4,00	17,50	11,50	10,00	14,30	2,95	24,81
Ширина второго листа, мм	30	18,97	1,10	7,60	31,10	17,55	14,80	21,90	6,05	31,87
Диаметр стебля, мм	30	27,66	2,35	6,90	59,60	25,35	17,40	37,30	12,87	46,52
Длина ниж. листа, см	30	3,97	0,24	1,90	8,60	3,65	3,30	4,10	1,34	33,78
Высота цветка, мм	30	41,26	1,49	28,20	59,50	39,40	35,90	43,90	8,15	19,75
Диаметр цветка, мм	30	29,35	1,04	18,90	42,00	29,40	25,20	31,30	5,72	19,48
Длина лист. околоцветника, мм	30	45,78	1,66	29,30	63,70	45,05	39,20	52,80	9,08	19,84
Ширина лист. околоцветника, мм	30	24,51	1,08	15,40	41,10	23,15	20,70	27,50	5,89	24,05
Длина столбика, мм	30	16,26	0,85	7,20	25,80	15,05	13,40	18,20	4,66	28,67
Длина тычинки, мм	30	15,25	0,49	10,40	20,10	14,60	13,50	17,00	2,68	17,60
<b>Ценопопуляция 2 Зимовниковского р-на Ростовской области (Rst-2)</b>										
<i>2015</i>										
Высота растения, см	30	14,98	0,57	9,40	22,40	15,10	12,90	16,80	3,11	20,73
Длина побега, см	30	12,36	0,52	8,00	19,00	12,75	10,00	14,00	2,87	23,23
Диаметр куста, см	30	12,93	0,51	6,50	20,00	13,00	11,50	14,50	2,82	21,82
Кол-во листьев, шт.	30	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	30	10,60	0,39	7,40	18,00	10,40	9,00	11,70	2,13	20,06
Ширина ниж. листа, мм	30	22,99	0,70	13,50	30,30	23,60	20,20	26,20	3,82	16,60
Толщина лист. пластинки, мм	29	0,45	0,01	0,33	0,55	0,47	0,41	0,50	0,07	14,82
Длина второго листа, см	30	9,88	0,27	7,50	12,50	9,75	8,80	10,90	1,50	15,13
Ширина второго листа, мм	30	14,80	0,56	9,10	19,90	14,65	12,50	16,40	3,06	20,66
Диаметр стебля, мм	30	23,31	1,94	7,00	55,90	21,10	17,10	27,10	10,64	45,64
Длина ниж. листа, см	30	3,03	0,07	2,10	3,80	3,10	2,80	3,20	0,37	12,31
Высота цветка, мм	30	28,16	1,21	4,40	37,80	28,60	25,10	33,20	6,64	23,57
Диаметр цветка, мм	30	24,22	0,62	16,40	29,80	24,60	21,50	27,40	3,41	14,10
Длина лист. околоцветника, мм	30	35,52	0,77	23,20	44,90	35,85	32,70	38,00	4,24	11,94
Ширина лист. околоцветника, мм	30	19,24	0,45	14,10	25,60	19,25	17,60	21,10	2,48	12,91
Длина столбика, мм	30	11,57	0,34	8,10	15,40	11,95	10,50	12,60	1,88	16,28
Длина тычинки, мм	30	13,46	0,37	9,00	17,60	13,15	12,10	14,80	2,01	14,91
<b>Ценопопуляция Приютненского р-на Республики Калмыкия (Klm-1)</b>										
<i>2015</i>										
Высота растения, см	30	16,00	0,59	9,80	21,50	16,00	14,00	18,00	3,25	20,32
Длина побега, см	30	12,57	0,55	7,50	17,50	12,50	11,00	15,50	3,01	23,97
Диаметр куста, см	30	16,52	1,03	7,50	27,00	16,00	11,00	20,50	5,63	34,06
Кол-во листьев, шт.	30	3,07	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,25	8,27
Длина ниж. листа, см	30	11,70	0,44	8,00	15,80	11,85	9,20	14,00	2,42	20,69
Ширина ниж. листа, мм	30	30,33	1,15	8,20	40,80	31,35	26,80	33,90	6,29	20,74
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,48	0,01	0,37	0,64	0,50	0,43	0,52	0,06	13,23
Длина второго листа, см	30	12,25	0,47	7,00	15,50	12,70	10,50	14,50	2,59	21,17
Ширина второго листа, мм	30	18,90	0,75	10,70	27,90	18,30	16,30	22,20	4,12	21,78
Диаметр стебля, мм	30	16,74	1,16	6,40	30,30	15,65	12,00	21,40	6,35	37,94
Длина ниж. листа, см	30	3,18	0,11	2,30	4,20	3,20	2,70	3,70	0,58	18,15
Высота цветка, мм	30	35,54	1,20	22,40	51,40	35,45	31,30	39,30	6,55	18,44
Диаметр цветка, мм	30	28,81	0,68	22,70	38,70	28,05	26,20	31,50	3,73	12,94
Длина лист. околоцветника, мм	30	41,25	1,12	28,70	52,60	41,50	36,50	45,20	6,13	14,87
Ширина лист. околоцветника, мм	30	21,81	0,77	14,70	32,00	20,95	19,40	23,20	4,22	19,35
Длина столбика, мм	30	14,67	0,79	7,20	23,30	15,00	11,90	17,30	4,32	29,46
Длина тычинки, мм	30	14,48	0,44	9,70	19,50	14,50	12,70	16,10	2,39	16,47

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Ценопопуляция Ахтубинского р-на Астраханской области (Ast-1)</b>										
<i>2015</i>										
Высота растения, см	30	14,81	0,75	7,50	24,20	14,75	11,50	17,30	4,13	27,91
Длина побега, см	30	11,72	0,69	4,80	20,00	11,40	10,00	13,50	3,70	31,60
Диаметр куста, см	30	17,70	0,65	11,00	25,00	17,00	15,00	20,40	3,57	20,18
Кол-во листьев, шт.	30	3,17	0,08	2,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,46	14,56
Длина ниж. листа, см	30	13,32	0,32	9,50	17,60	13,15	12,50	14,20	1,75	13,14
Ширина ниж. листа, мм	30	23,69	0,76	17,70	35,60	22,75	20,50	26,20	4,14	17,49
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,49	0,01	0,34	0,74	0,49	0,45	0,52	0,08	15,88
Длина второго листа, см	30	11,74	0,32	8,70	15,30	11,30	10,40	13,30	1,74	14,79
Ширина второго листа, мм	30	14,51	0,53	9,70	21,70	13,70	13,00	16,10	2,88	19,85
Диаметр стебля, мм	30	23,91	1,45	9,00	40,00	22,95	18,40	29,70	7,92	33,13
Длина ниж. листа, см	30	2,94	0,09	2,00	4,40	2,90	2,70	3,20	0,49	16,63
Высота цветка, мм	29	30,92	1,26	13,60	41,30	31,70	30,00	35,90	6,77	21,90
Диаметр цветка, мм	29	24,93	1,02	15,40	35,00	25,10	20,10	29,00	5,32	21,35
Длина лист. околоцветника, мм	29	37,28	1,03	27,50	50,20	37,00	34,40	39,25	5,45	14,63
Ширина лист. околоцветника, мм	29	15,95	0,65	8,00	25,10	15,90	14,30	17,00	3,32	20,82
Длина столбика, мм	29	15,81	0,89	5,60	24,90	16,05	12,80	18,70	4,56	28,87
Длина тычинки, мм	29	14,99	0,50	9,30	19,20	15,00	13,70	16,90	2,61	17,45
<b>Ценопопуляция Ленинского р-на Волгоградской области (Vol-3)</b>										
<i>2015</i>										
Высота растения, см	30	17,53	0,65	10,60	23,80	17,45	14,50	20,50	3,54	20,17
Длина побега, см	30	14,89	0,60	8,70	21,00	15,00	13,00	17,40	3,29	22,09
Диаметр куста, см	30	16,61	0,98	8,50	27,50	16,25	12,00	20,00	5,36	32,28
Кол-во листьев, шт.	30	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	30	13,95	0,48	8,00	18,20	14,10	12,60	16,00	2,64	18,94
Ширина ниж. листа, мм	30	30,53	0,83	20,10	38,80	31,30	26,50	34,40	4,52	14,81
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,46	0,01	0,37	0,64	0,46	0,41	0,49	0,06	12,97
Длина второго листа, см	30	12,01	0,49	7,50	16,50	12,15	10,00	14,00	2,69	22,38
Ширина второго листа, мм	30	18,66	0,55	12,80	23,00	20,00	16,20	20,90	3,03	16,25
Диаметр стебля, мм	30	30,49	0,94	19,40	40,40	30,05	26,40	33,30	5,14	16,87
Длина ниж. листа, см	30	3,22	0,10	2,20	4,20	3,20	2,90	3,50	0,53	16,48
Высота цветка, мм	29	35,41	0,85	24,10	43,20	35,80	32,50	38,60	4,60	13,00
Диаметр цветка, мм	29	25,26	0,98	16,00	40,60	24,60	21,40	28,10	5,28	20,90
Длина лист. околоцветника, мм	30	39,31	1,20	19,80	49,20	39,45	36,10	44,50	6,59	16,78
Ширина лист. околоцветника, мм	30	16,96	0,68	10,60	24,50	16,25	14,30	20,10	3,74	22,05
Длина столбика, мм	30	15,69	0,62	9,20	20,80	16,60	13,80	18,50	3,39	21,58
Длина тычинки, мм	29	15,28	0,74	4,70	21,40	15,60	13,50	17,70	3,99	26,11
<b>Ценопопуляция Быковского р-на Волгоградской области (Vol-8)</b>										
<i>2015</i>										
Высота растения, см	30	17,87	0,73	7,60	26,50	17,50	15,80	19,60	4,01	22,46
Длина побега, см	30	14,57	0,68	4,50	22,30	14,25	13,00	16,50	3,73	25,60
Диаметр куста, см	30	14,71	0,54	9,00	21,00	14,00	12,80	17,00	2,97	20,17
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,06	2,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,32	10,54
Длина ниж. листа, см	30	11,98	0,33	9,00	15,70	12,00	10,40	13,20	1,83	15,31
Ширина ниж. листа, мм	30	25,26	1,10	9,80	35,50	25,90	21,70	29,90	6,02	23,83
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,46	0,01	0,35	0,54	0,47	0,42	0,48	0,05	10,37
Длина второго листа, см	30	10,13	0,39	7,00	17,60	10,10	8,50	10,70	2,12	20,96
Ширина второго листа, мм	30	15,58	0,69	10,00	23,70	15,95	11,90	17,90	3,80	24,38
Диаметр стебля, мм	30	31,21	1,81	16,10	53,00	30,10	25,10	34,60	9,91	31,75
Длина ниж. листа, см	30	3,04	0,10	1,90	4,90	2,95	2,80	3,30	0,55	18,11
Высота цветка, мм	30	34,31	0,97	19,90	43,60	34,85	31,20	38,00	5,29	15,43
Диаметр цветка, мм	30	25,96	0,85	11,90	34,60	25,70	23,50	28,40	4,67	17,99
Длина лист. околоцветника, мм	30	39,41	1,18	19,20	50,00	39,35	36,50	42,50	6,44	16,33
Ширина лист. околоцветника, мм	30	18,14	0,54	10,10	22,60	18,80	16,10	20,00	2,94	16,22
Длина столбика, мм	29	13,57	0,72	4,20	19,30	14,00	10,70	16,90	3,89	28,66
Длина тычинки, мм	30	13,96	0,45	6,20	19,20	14,25	12,70	15,20	2,46	17,63

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	23,36	0,71	15,50	33,00	23,25	21,00	25,00	3,89	16,66
Длина побега, см	30	18,98	0,64	12,50	27,00	19,00	17,00	21,00	3,52	18,54
Диаметр куста, см	30	15,57	0,90	6,00	27,50	15,50	12,00	17,00	4,95	31,78
Кол-во листьев, шт.	30	3,07	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,25	8,27
Длина ниж. листа, см	30	15,16	0,42	11,90	21,20	14,65	13,50	16,20	2,28	15,06
Ширина ниж. листа, мм	30	27,40	0,78	19,70	37,50	26,65	24,60	29,30	4,28	15,61
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,40	0,01	0,31	0,50	0,39	0,37	0,41	0,04	11,13
Длина второго листа, см	30	13,38	0,40	10,00	18,00	13,30	11,20	15,20	2,18	16,27
Ширина второго листа, мм	30	18,66	0,67	10,50	24,30	18,85	15,60	21,30	3,65	19,56
Диаметр стебля, мм	30	32,08	1,19	21,60	47,70	30,80	27,70	37,30	6,52	20,32
Длина ниж. листа, см	30	3,73	0,07	3,00	4,60	3,70	3,50	4,00	0,39	10,49
Высота цветка, мм	30	46,01	1,12	34,70	58,30	45,55	41,40	50,80	6,15	13,38
Диаметр цветка, мм	30	38,16	0,98	29,50	50,20	37,40	34,20	42,60	5,38	14,09
Длина лист. околоцветника, мм	30	51,95	1,27	37,80	67,00	51,50	46,60	58,10	6,97	13,42
Ширина лист. околоцветника, мм	30	25,54	0,65	18,90	33,50	25,25	22,90	28,10	3,56	13,95
Длина столбика, мм	30	18,66	0,59	12,90	26,30	18,30	16,50	21,20	3,25	17,43
Длина тычинки, мм	30	18,22	0,35	14,80	22,00	18,55	16,50	19,80	1,92	10,56
<b>Ценопопуляция 2 из Палласовского р-на Волгоградской области (Vol-9)</b>										
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	20,40	0,90	10,50	33,50	19,50	17,50	22,50	4,95	24,28
Длина побега, см	30	16,59	0,87	6,00	28,70	15,75	14,00	19,50	4,75	28,65
Диаметр куста, см	30	18,18	0,71	11,50	27,50	18,75	15,00	21,00	3,92	21,54
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	13,79	0,37	9,80	20,00	14,00	12,80	15,00	2,04	14,82
Ширина ниж. листа, мм	30	26,63	0,86	14,70	36,80	26,95	23,80	29,80	4,73	17,75
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,45	0,01	0,35	0,55	0,46	0,41	0,48	0,05	11,97
Длина второго листа, см	30	12,01	0,42	8,60	19,30	11,80	10,40	13,20	2,32	19,34
Ширина второго листа, мм	30	16,41	0,67	10,60	23,40	15,90	13,30	18,90	3,69	22,51
Диаметр стебля, мм	30	30,92	1,34	13,90	46,20	30,50	27,00	36,40	7,31	23,65
Длина ниж. листа, см	30	3,33	0,13	2,30	4,90	3,30	2,80	3,80	0,70	20,92
Высота цветка, мм	30	40,43	1,41	18,20	57,20	39,70	37,30	45,50	7,74	19,14
Диаметр цветка, мм	30	31,77	0,97	23,80	44,60	31,00	28,20	34,90	5,32	16,76
Длина лист. околоцветника, мм	30	46,11	1,55	26,40	68,40	46,30	40,30	49,70	8,47	18,36
Ширина лист. околоцветника, мм	30	22,07	0,72	14,10	32,00	21,70	19,50	24,40	3,96	17,93
Длина столбика, мм	30	17,03	0,87	8,70	28,90	16,90	13,60	20,00	4,77	27,98
Длина тычинки, мм	30	16,70	0,66	11,10	27,10	16,15	14,80	19,00	3,59	21,53
<b>2016</b>										
Высота растения, см	30	21,82	0,54	16,80	28,00	21,75	19,50	24,00	2,98	13,68
Длина побега, см	30	17,15	0,51	12,50	23,00	16,75	15,00	19,00	2,77	16,14
Диаметр куста, см	30	18,31	0,94	9,00	29,00	18,00	15,00	21,00	5,17	28,24
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	14,72	0,40	10,20	19,00	14,85	13,40	16,20	2,17	14,71
Ширина ниж. листа, мм	30	30,15	1,33	21,40	54,10	28,55	25,90	31,60	7,29	24,17
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,41	0,01	0,27	0,48	0,42	0,36	0,45	0,06	14,25
Длина второго листа, см	30	13,57	0,35	10,70	17,00	14,00	11,50	14,50	1,93	14,25
Ширина второго листа, мм	30	20,75	1,09	11,80	36,60	20,30	16,50	24,20	5,99	28,89
Диаметр стебля, мм	30	30,33	1,41	16,50	52,30	29,15	24,70	35,50	7,70	25,38
Длина ниж. листа, см	30	3,84	0,14	2,80	6,10	3,70	3,20	4,40	0,78	20,36
Высота цветка, мм	30	48,86	1,31	38,00	66,00	46,50	43,90	53,60	7,16	14,66
Диаметр цветка, мм	30	34,55	1,08	25,90	49,10	32,40	30,40	39,80	5,91	17,09
Длина лист. околоцветника, мм	30	52,15	1,56	35,20	69,10	49,75	45,10	58,00	8,53	16,36
Ширина лист. околоцветника, мм	30	27,36	0,60	20,20	33,60	27,45	24,60	29,80	3,30	12,05
Длина столбика, мм	30	21,80	0,93	14,00	36,40	20,70	17,70	26,20	5,11	23,44
Длина тычинки, мм	30	19,93	0,53	14,90	26,60	18,95	18,20	21,30	2,91	14,59
<b>Ценопопуляция 1 из Хвалынского р-на Саратовской области (Srt-19)</b>										
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	31,33	1,53	15,00	46,50	31,25	26,00	37,50	8,41	26,83

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Длина побега, см	30	29,09	1,32	14,00	42,00	29,50	25,00	35,00	7,23	24,86
Диаметр куста, см	30	16,24	0,96	7,00	28,20	16,00	12,00	19,00	5,27	32,43
Кол-во листьев, шт.	30	3,07	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,25	8,27
Длина ниж. листа, см	30	17,69	0,57	11,20	23,50	18,10	16,20	20,00	3,15	17,80
Ширина ниж. листа, мм	30	34,87	1,12	23,70	48,80	33,25	30,90	37,60	6,12	17,55
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,45	0,01	0,36	0,60	0,44	0,41	0,47	0,06	12,84
Длина второго листа, см	30	14,35	0,65	8,00	22,50	14,75	11,20	16,50	3,54	24,64
Ширина второго листа, мм	30	21,15	1,03	10,90	41,90	19,85	18,40	22,80	5,62	26,55
Диаметр стебля, мм	30	38,38	1,89	18,30	67,20	39,45	30,70	44,20	10,36	27,00
Длина ниж. листа, см	30	3,74	0,10	2,80	5,40	3,65	3,40	4,00	0,56	15,11
Длина столбика, мм	30	20,84	2,10	7,50	39,80	15,60	10,60	30,30	11,3	54,28
<b>2016</b>										
Высота растения, см	10	29,85	2,27	19,50	40,50	28,75	24,00	34,50	7,18	24,04
Длина побега, см	10	25,77	2,09	17,20	36,00	24,75	20,00	29,50	6,62	25,68
Диаметр куста, см	10	14,85	2,31	8,00	32,00	13,25	9,00	17,00	7,29	49,10
Кол-во листьев, шт.	10	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	10	15,41	1,02	11,10	22,00	15,10	14,00	17,60	3,21	20,85
Ширина ниж. листа, мм	10	33,16	1,97	22,40	43,40	31,55	29,70	36,50	6,24	18,82
Толщина лист. пластинки, мм	10	0,46	0,02	0,34	0,59	0,45	0,43	0,50	0,07	14,19
Длина второго листа, см	10	13,65	0,85	9,90	19,20	13,40	12,20	14,70	2,69	19,67
Ширина второго листа, мм	10	20,33	2,26	10,70	37,40	19,65	16,30	21,90	7,13	35,09
Диаметр стебля, мм	10	34,29	2,38	22,50	47,90	34,30	28,50	35,70	7,52	21,94
Длина ниж. листа, см	10	3,55	0,16	2,80	4,40	3,50	3,10	3,90	0,52	14,56
Высота цветка, мм	10	37,96	1,91	29,40	44,30	36,20	33,10	43,90	5,74	15,11
Диаметр цветка, мм	10	26,88	1,39	20,20	35,10	26,10	25,00	28,10	4,18	15,56
Длина лист. околоцветника, мм	10	41,38	2,13	28,60	48,70	43,15	35,50	47,80	6,74	16,29
Ширина лист. околоцветника, мм	10	16,19	1,41	11,00	24,10	16,25	11,70	19,30	4,47	27,62
Длина столбика, мм	10	18,11	1,21	14,40	25,80	16,75	15,70	19,50	3,84	21,20
Длина тычинки, мм	10	15,59	0,80	11,00	19,60	15,20	14,00	17,60	2,52	16,15
<b>Ценопопуляция 3 Пугачевского р-на Саратовской области (Srt-24)</b>										
<b>2015</b>										
Высота растения, см	30	19,19	0,90	11,00	28,00	19,50	14,50	23,00	4,94	25,75
Длина побега, см	30	17,64	0,82	10,50	25,00	18,75	13,00	21,00	4,51	25,58
Диаметр куста, см	30	8,69	0,70	4,00	21,00	7,50	6,00	10,00	3,81	43,81
Кол-во листьев, шт.	30	3,07	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,25	8,27
Длина ниж. листа, см	30	10,31	0,37	7,80	15,50	9,60	9,00	11,60	2,04	19,83
Ширина ниж. листа, мм	30	25,27	0,66	19,80	32,40	24,75	22,50	27,30	3,61	14,27
Толщина лист. пластинки, мм	29	0,48	0,01	0,38	0,64	0,48	0,42	0,53	0,07	14,56
Длина второго листа, см	30	9,13	0,35	6,60	14,50	8,55	7,90	10,20	1,92	21,00
Ширина второго листа, мм	30	15,93	0,70	10,40	29,20	16,05	12,70	17,20	3,85	24,14
Диаметр стебля, мм	30	25,53	1,39	7,80	40,80	25,70	20,00	30,90	7,64	29,93
Длина ниж. листа, см	30	2,96	0,07	2,20	3,80	2,95	2,70	3,20	0,38	12,98
Длина лист. околоцветника, мм	23	27,65	6,15	21,50	33,80	27,65	21,50	33,80	8,70	31,46
Длина столбика, мм	23	16,75	1,20	7,90	25,80	15,70	11,90	22,90	5,73	34,24
Длина тычинки, мм	23	7,95	1,55	6,40	9,50	7,95	6,40	9,50	2,19	27,57
<b>2016</b>										
Высота растения, см	23	30,53	0,66	25,90	36,50	30,00	28,00	31,50	3,15	10,32
Длина побега, см	23	26,32	0,61	20,50	33,50	26,50	24,50	28,00	2,92	11,11
Диаметр куста, см	23	10,15	0,91	5,00	22,00	8,00	7,50	13,00	4,38	43,13
Кол-во листьев, шт.	23	3,09	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,29	9,33
Длина ниж. листа, см	23	12,14	0,38	9,00	16,50	12,50	11,00	13,00	1,83	15,07
Ширина ниж. листа, мм	23	33,00	1,50	15,00	45,00	32,00	29,00	40,00	7,20	21,81
Толщина лист. пластинки, мм	23	0,47	0,04	0,21	0,83	0,40	0,32	0,62	0,18	38,55
Длина второго листа, см	23	10,64	0,35	8,00	14,00	11,00	9,50	12,00	1,67	15,69
Ширина второго листа, мм	23	20,78	1,24	8,00	35,00	22,00	15,00	25,00	5,92	28,50
Диаметр стебля, мм	23	32,54	1,53	18,00	48,00	30,00	30,00	36,00	7,34	22,56
Длина ниж. листа, см	23	3,55	0,12	2,20	4,72	3,45	3,22	3,97	0,58	16,43
Высота цветка, мм	22	46,98	1,24	39,00	58,00	45,75	43,00	50,00	5,82	12,40

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Диаметр цветка, мм	20	36,77	1,98	22,60	53,00	35,00	30,94	42,40	8,87	24,11
Длина лист. околоцветника, мм	23	43,58	1,07	34,04	52,00	44,45	39,98	47,00	5,13	11,78
Ширина лист. околоцветника, мм	23	22,55	0,96	16,22	39,00	22,00	20,00	24,92	4,62	20,48
Длина столбика, мм	23	18,01	0,62	11,36	22,65	18,60	16,02	19,80	2,96	16,41
Длина тычинки, мм	23	18,97	0,95	14,12	34,34	18,00	15,75	21,35	4,55	23,97
<b>Ценопопуляция из Ивантеевского р-на Саратовской области (Srt-22)</b>										
<i>2015</i>										
Высота растения, см	30	22,95	0,67	16,00	31,50	23,35	20,50	24,70	3,69	16,09
Длина побега, см	30	20,81	0,65	15,00	29,00	21,25	17,50	22,60	3,55	17,07
Диаметр куста, см	30	5,50	0,29	3,50	10,00	5,00	4,50	6,00	1,57	28,52
Кол-во листьев, шт.	30	3,10	0,06	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,31	9,84
Длина ниж. листа, см	30	11,71	0,80	7,50	27,30	10,50	9,40	12,00	4,38	37,38
Ширина ниж. листа, мм	30	21,37	0,67	14,20	29,30	21,50	19,00	23,40	3,65	17,07
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,45	0,01	0,31	0,57	0,46	0,42	0,48	0,05	12,10
Длина второго листа, см	30	8,40	0,24	5,50	10,70	8,35	7,50	9,50	1,29	15,34
Ширина второго листа, мм	30	12,31	0,41	7,80	16,80	11,90	10,40	14,20	2,23	18,11
Диаметр стебля, мм	30	34,93	1,39	19,30	62,00	35,70	30,70	37,60	7,61	21,78
Длина ниж. листа, см	30	2,57	0,05	2,10	3,10	2,55	2,40	2,80	0,27	10,43
Высота цветка, мм	11	25,70	0,92	21,50	30,20	26,70	22,50	28,50	3,04	11,84
Диаметр цветка, мм	11	18,31	1,59	11,80	22,50	19,70	13,00	21,40	4,20	22,91
Длина лист. околоцветника, мм	11	27,58	1,05	23,40	34,00	26,20	25,00	31,00	3,47	12,58
Ширина лист. околоцветника, мм	11	33,09	14,85	6,50	10,00	12,10	8,75	57,75	41,99	16,92
Длина столбика, мм	30	15,81	0,83	8,80	25,60	14,80	11,80	19,20	4,55	28,80
Длина тычинки, мм	30	11,30	0,36	9,50	13,20	11,00	10,50	12,20	1,29	11,45
<i>2016</i>										
Высота растения, см	18	24,81	1,12	21,50	29,00	23,50	22,25	28,25	3,17	12,79
Длина побега, см	18	22,21	0,87	16,50	27,00	22,80	19,00	25,80	3,70	16,65
Диаметр куста, см	18	10,80	0,63	5,00	14,00	11,10	10,00	13,00	2,69	24,88
Кол-во листьев, шт.	18	3,11	0,08	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,32	10,39
Длина ниж. листа, см	18	11,92	0,36	8,50	14,60	12,40	11,00	12,80	1,55	12,97
Ширина ниж. листа, мм	18	28,89	1,22	22,00	43,00	27,50	25,00	32,00	5,18	17,92
Толщина лист. пластинки, мм	18	0,51	0,03	0,33	0,82	0,49	0,44	0,55	0,13	25,47
Длина второго листа, см	18	10,22	0,32	7,20	11,90	10,70	9,20	11,10	1,34	13,12
Ширина второго листа, мм	18	18,28	1,07	14,00	30,00	16,50	15,00	20,00	4,53	24,81
Диаметр стебля, мм	18	28,94	1,28	23,00	42,00	27,00	25,00	32,00	5,42	18,72
Длина ниж. листа, см	18	3,37	0,12	2,65	4,84	3,22	3,04	3,60	0,52	15,52
Высота цветка, мм	18	41,83	1,99	36,00	48,00	42,50	37,00	45,00	4,88	11,65
Диаметр цветка, мм	18	37,25	2,29	32,00	42,00	37,50	33,50	41,00	4,57	12,28
Длина лист. околоцветника, мм	18	38,30	1,55	30,70	47,00	37,00	36,00	40,00	4,64	12,12
Ширина лист. околоцветника, мм	18	17,78	1,14	14,00	24,00	17,00	16,00	17,00	3,42	19,24
Длина столбика, мм	18	17,30	0,88	13,22	20,45	18,28	14,83	19,38	2,63	15,19
Длина тычинки, мм	18	15,95	0,84	13,22	21,11	15,12	14,80	16,73	2,51	15,75
<b>Ценопопуляция из Михайловского р-на Волгоградской области (Vol-7)</b>										
<i>2016</i>										
Высота растения, см	30	18,62	0,58	13,20	26,00	18,50	16,00	21,20	3,19	17,14
Длина побега, см	30	15,37	0,52	10,50	22,00	15,50	13,00	17,00	2,85	18,51
Диаметр куста, см	30	8,34	0,73	4,50	21,50	7,50	5,50	9,00	4,00	47,93
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	11,36	0,45	7,50	17,50	10,90	9,60	12,50	2,48	21,84
Ширина ниж. листа, мм	30	26,57	1,05	15,20	42,90	26,15	22,10	29,70	5,76	21,67
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,42	0,01	0,35	0,60	0,42	0,38	0,45	0,06	13,95
Длина второго листа, см	30	9,87	0,45	7,00	17,50	9,50	8,10	10,40	2,45	24,81
Ширина второго листа, мм	30	15,87	0,85	9,00	29,60	15,05	12,70	18,50	4,66	29,33
Диаметр стебля, мм	30	38,16	1,70	13,60	52,90	39,35	31,80	44,70	9,34	24,47
Длина ниж. листа, см	30	3,27	0,10	2,40	4,70	3,25	2,90	3,60	0,54	16,64
Высота цветка, мм	30	32,35	0,79	25,40	44,80	31,70	29,20	34,60	4,33	13,38
Диаметр цветка, мм	30	25,90	0,77	16,90	37,00	24,85	23,00	29,30	4,21	16,27
Длина лист. околоцветника, мм	30	35,81	0,95	29,10	48,00	34,45	32,40	39,50	5,23	14,60

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Ширина лист. околоцветника, мм	30	19,80	0,59	13,90	27,40	19,50	17,20	21,30	3,23	16,34
Длина столбика, мм	30	11,91	0,46	8,30	20,60	11,80	10,10	12,60	2,54	21,32
Длина тычинки, мм	30	13,62	0,41	9,50	17,80	13,55	12,20	15,20	2,24	16,43
<b>Ценопопуляция из Даниловского р-на Волгоградской области (Vol-10)</b>										
<i>2016</i>										
Высота растения, см	30	25,75	1,04	12,50	37,50	25,50	22,00	29,70	5,68	22,07
Длина побега, см	30	21,13	0,93	10,50	32,50	21,00	18,50	24,50	5,09	24,10
Диаметр куста, см	30	11,32	0,99	5,00	22,00	9,00	7,00	14,70	5,41	47,83
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	14,56	0,49	10,70	19,80	14,55	12,30	16,40	2,70	18,56
Ширина ниж. листа, мм	30	37,94	1,47	24,90	62,50	35,60	33,10	40,70	8,06	21,25
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,43	0,01	0,29	0,60	0,43	0,37	0,47	0,07	16,21
Длина второго листа, см	30	12,80	0,52	7,90	18,70	12,45	10,30	15,30	2,85	22,27
Ширина второго листа, мм	30	22,24	1,35	13,90	44,10	20,50	17,50	23,60	7,39	33,21
Диаметр стебля, мм	30	46,07	1,85	21,50	66,10	47,00	42,40	53,70	10,15	22,03
Длина ниж. листа, см	30	4,15	0,14	2,60	6,30	4,05	3,60	4,50	0,76	18,34
Высота цветка, мм	30	40,93	1,12	26,90	56,20	40,60	37,10	44,80	6,13	14,99
Диаметр цветка, мм	30	26,41	1,15	17,00	46,40	26,05	22,00	29,00	6,31	23,91
Длина лист. околоцветника, мм	30	43,41	1,24	27,70	62,10	43,45	38,60	45,90	6,77	15,59
Ширина лист. околоцветника, мм	30	23,59	0,64	17,30	32,00	23,75	21,20	25,60	3,52	14,92
Длина столбика, мм	30	15,22	0,68	9,40	28,10	14,45	13,20	16,10	3,72	24,45
Длина тычинки, мм	30	16,18	0,42	12,90	22,60	15,85	14,60	17,30	2,27	14,06
<b>Ценопопуляция 2 из Хвалынского р-на Саратовской области (Srt-20)</b>										
<i>2016</i>										
Высота растения, см	30	35,06	0,80	27,00	43,00	34,50	32,00	38,50	4,41	12,57
Длина побега, см	30	30,08	0,77	23,00	38,00	29,50	27,00	33,00	4,21	13,98
Диаметр куста, см	30	14,47	0,68	6,50	21,00	15,00	11,00	17,00	3,72	25,72
Кол-во листьев, шт.	30	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	30	15,11	0,36	11,00	19,00	15,00	14,50	16,50	1,95	12,93
Ширина ниж. листа, мм	30	34,13	1,40	20,00	55,00	34,00	30,00	40,00	7,68	22,49
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,48	0,02	0,37	0,79	0,47	0,42	0,50	0,09	18,89
Длина второго листа, см	30	13,14	0,33	10,00	17,00	13,00	12,00	14,00	1,81	13,81
Ширина второго листа, мм	30	20,03	0,90	10,00	30,00	20,00	17,00	25,00	4,95	24,72
Диаметр стебля, мм	30	37,97	1,71	20,00	50,00	40,00	30,00	45,00	9,39	24,73
Длина ниж. листа, см	30	3,80	0,10	2,19	4,62	3,76	3,52	4,19	0,55	14,49
Высота цветка, мм	30	49,56	1,17	38,26	63,35	50,04	45,20	54,41	6,41	12,94
Диаметр цветка, мм	24	33,96	1,38	23,12	53,66	32,37	28,99	38,46	6,77	19,94
Длина лист. околоцветника, мм	30	48,69	1,58	26,73	67,05	46,52	43,35	55,84	8,66	17,78
Ширина лист. околоцветника, мм	30	21,53	0,60	15,35	28,55	20,64	19,34	24,21	3,27	15,20
Длина столбика, мм	30	19,93	0,82	10,51	29,00	19,88	16,57	23,68	4,47	22,43
Длина тычинки, мм	30	17,96	0,54	11,52	23,14	18,61	15,82	20,35	2,94	16,39
<b>Ценопопуляция 2 из Перелобского р-на Саратовской области (Srt-27)</b>										
<i>2016</i>										
Высота растения, см	30	26,27	0,47	21,00	33,00	26,00	25,00	27,50	2,60	9,88
Длина побега, см	30	22,43	0,47	17,00	29,00	22,25	21,00	24,00	2,57	11,44
Диаметр куста, см	30	9,19	0,41	5,00	16,00	9,25	8,00	11,00	2,27	24,70
Кол-во листьев, шт.	30	3,07	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,25	8,27
Длина ниж. листа, см	30	10,70	0,23	8,00	13,50	10,75	10,00	11,30	1,27	11,87
Ширина ниж. листа, мм	30	27,60	0,78	20,00	35,00	30,00	25,00	30,00	4,26	15,42
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,46	0,01	0,29	0,61	0,47	0,42	0,49	0,07	15,48
Длина второго листа, см	30	9,15	0,21	7,00	11,50	9,00	8,50	10,00	1,17	12,77
Ширина второго листа, мм	30	16,73	0,45	13,00	20,00	15,00	15,00	20,00	2,45	14,63
Диаметр стебля, мм	30	28,63	1,09	15,00	40,00	30,00	25,00	30,00	5,95	20,78
Длина ниж. листа, см	30	3,04	0,08	2,42	4,13	2,99	2,77	3,21	0,41	13,62
Высота цветка, мм	30	41,96	0,85	32,02	50,21	41,73	39,11	46,01	4,66	11,11
Диаметр цветка, мм	30	26,86	0,57	21,70	32,90	26,95	24,17	29,53	3,12	11,63
Длина лист. околоцветника, мм	30	39,10	1,17	25,19	51,06	39,85	35,39	41,68	6,43	16,44

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Ширина лист. околоцветника, мм	30	19,12	0,44	14,65	23,90	19,12	17,09	21,30	2,44	12,74
Длина столбика, мм	30	14,07	0,46	8,28	19,21	14,21	12,03	15,64	2,50	17,74
Длина тычинки, мм	30	16,20	0,53	11,89	21,91	15,57	13,31	18,50	2,92	18,01
<b>Ценопопуляция из Балашовского р-на Саратовской области (Srt-9)</b>										
<i>2016</i>										
Высота растения, см	30	23,03	0,64	17,50	35,00	22,25	21,00	25,00	3,49	15,15
Длина побега, см	30	18,92	0,55	14,00	26,50	18,00	16,50	21,50	3,00	15,87
Диаметр куста, см	30	8,87	0,42	4,50	13,00	9,10	6,70	10,80	2,31	26,06
Кол-во листьев, шт.	30	3,00	0,00	3,00	3,00	3,00	3,00	3,00	0,00	0,00
Длина ниж. листа, см	30	10,76	0,25	7,10	13,00	10,90	10,10	11,70	1,38	12,87
Ширина ниж. листа, мм	29	26,02	0,83	18,00	35,00	26,00	22,00	28,00	4,49	17,27
Толщина лист. пластинки, мм	7	0,39	0,01	0,33	0,44	0,40	0,37	0,42	0,04	9,47
Длина второго листа, см	30	9,84	0,24	7,70	12,10	9,65	9,00	11,00	1,33	13,52
Ширина второго листа, мм	29	15,56	0,54	11,00	22,10	15,70	14,00	17,00	2,92	18,77
Диаметр стебля, мм	29	38,81	1,49	23,00	55,00	38,00	32,70	45,00	8,03	20,69
Длина ниж. листа, см	29	2,75	0,12	2,00	4,00	3,00	2,00	3,00	0,64	23,30
Высота цветка, мм	29	39,66	0,79	31,00	48,00	40,00	37,00	42,00	4,23	10,67
Диаметр цветка, мм	29	26,99	0,76	21,00	35,80	25,00	24,00	30,00	4,07	15,09
Длина лист. околоцветника, мм	29	38,67	0,69	31,00	47,40	38,00	36,40	42,00	3,72	9,63
Ширина лист. околоцветника, мм	29	19,79	1,05	15,00	47,70	19,00	18,00	20,00	5,68	28,71
Длина столбика, мм	29	13,16	1,27	5,00	43,40	12,00	10,00	15,00	6,86	52,10
Длина тычинки, мм	29	17,13	1,10	12,00	45,80	16,00	15,00	18,00	5,90	34,43
<b>Ценопопуляция из Ершовского р-на Саратовской области (Srt-16)</b>										
<i>2016</i>										
Высота растения, см	30	24,85	0,58	19,50	31,00	24,25	22,50	27,00	3,15	12,69
Длина побега, см	30	21,27	0,50	16,00	27,50	20,50	19,50	23,00	2,76	12,98
Диаметр куста, см	30	9,62	0,77	5,00	24,00	8,00	7,00	12,00	4,23	44,03
Кол-во листьев, шт.	30	3,03	0,03	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,18	6,02
Длина ниж. листа, см	30	10,98	0,47	6,50	18,70	10,25	9,40	12,30	2,60	23,67
Ширина ниж. листа, мм	30	24,20	1,01	16,00	41,00	23,00	21,00	26,00	5,51	22,77
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,45	0,01	0,29	0,70	0,45	0,41	0,47	0,08	17,73
Длина второго листа, см	30	9,61	0,45	5,90	18,00	9,50	7,80	10,80	2,46	25,58
Ширина второго листа, мм	30	14,93	0,97	7,00	29,00	13,50	12,00	17,00	5,34	35,74
Диаметр стебля, мм	30	31,33	1,20	20,00	45,00	30,00	25,00	35,00	6,56	20,93
Длина ниж. листа, см	30	2,93	0,11	2,10	4,60	2,85	2,50	3,10	0,61	20,69
Высота цветка, мм	30	40,30	1,40	30,00	60,00	40,00	35,00	45,00	7,68	19,04
Диаметр цветка, мм	29	39,83	2,04	20,00	60,00	40,00	30,00	50,00	10,98	27,56
Длина лист. околоцветника, мм	30	38,17	1,16	28,00	52,00	37,00	34,00	43,00	6,35	16,64
Ширина лист. околоцветника, мм	30	17,77	0,67	11,00	29,00	17,00	15,00	20,00	3,65	20,57
Длина столбика, мм	30	15,66	0,76	10,50	27,50	15,30	11,80	17,60	4,19	26,76
Длина тычинки, мм	30	13,51	0,53	8,00	20,40	13,25	11,80	15,20	2,88	21,30
<b>Ценопопуляция из Питерского р-на Саратовской области (Srt-3)</b>										
<i>2016</i>										
Высота растения, см	30	19,57	0,49	14,00	27,00	19,75	18,00	21,00	2,70	13,78
Длина побега, см	30	15,68	0,47	11,00	22,50	16,00	14,00	17,00	2,55	16,29
Диаметр куста, см	30	9,32	0,78	4,00	21,00	8,75	6,50	11,00	4,26	45,77
Кол-во листьев, шт.	30	3,07	0,05	3,00	4,00	3,00	3,00	3,00	0,25	8,27
Длина ниж. листа, см	30	8,98	0,38	5,00	13,50	9,15	7,70	10,20	2,08	23,16
Ширина ниж. листа, мм	30	25,90	1,46	18,00	63,00	25,00	23,00	27,00	8,01	30,91
Толщина лист. пластинки, мм	30	0,38	0,01	0,29	0,50	0,38	0,34	0,42	0,06	14,59
Длина второго листа, см	29	8,09	0,43	1,90	13,00	8,50	6,50	9,30	2,32	28,69
Ширина второго листа, мм	30	14,47	0,51	9,00	21,00	14,00	12,00	15,00	2,81	19,44
Диаметр стебля, мм	30	20,33	0,89	10,00	30,00	20,00	15,00	25,00	4,90	24,10
Длина ниж. листа, см	30	2,96	0,09	2,00	4,00	2,90	2,70	3,30	0,50	16,89
Высота цветка, мм	30	1,00	0,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	0,00	0,00
Диаметр цветка, мм	30	41,50	1,02	30,00	50,00	40,00	35,00	45,00	5,59	13,48
Длина лист. околоцветника, мм	30	36,80	1,94	14,60	55,00	37,50	30,00	45,00	10,61	28,83

## Окончание таблицы П.5

<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>
Ширина лист. околоцветника, мм	30	39,27	0,89	30,00	50,00	39,50	36,00	42,00	4,86	12,37
Длина столбика, мм	30	18,17	0,65	10,00	24,00	19,00	17,00	20,00	3,55	19,56
Длина тычинки, мм	30	12,71	0,45	8,10	17,40	12,70	11,40	14,40	2,45	19,31
Высота растения, см	30	12,32	0,32	9,00	14,70	12,65	11,50	13,80	1,77	14,35





```

F_meleagroides .....
F_orientalis .....
F_pinardii .....
F_usuriensis_1 .....
F_usuriensis_2 .....
F_meleagroides_blk .....
F_meleagroides_klm .....
F_meleagroides_pvLM .....
F_ruthenica_eng .....
F_ruthenica_hvl .....
F_ruthenica_ozn .....

      490      500      510      520      530      540
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_armena      GAAATATTGAATGAATAGACCCTAAATTC TGAGATTTTGGTATTTCTTTTCTTTGGAGG
F_gibbosa      .....G.....C.....
F_kurdica      .....
F_latifolia      .....C.....
F_meleagris_1      .....C.....
F_meleagris_2      .....C.....
F_meleagroides      .....C.....
F_orientalis      .....T.....C.....
F_pinardii      .....C.....
F_usuriensis_1      .....C.T...
F_usuriensis_2      .....C.T...
F_meleagroides_blk      .....C.....
F_meleagroides_klm      .....C.....
F_meleagroides_pvLM      .....C.....
F_ruthenica_eng      .....T.....C.....
F_ruthenica_hvl      .....T.....C.....
F_ruthenica_ozn      .....T.....C.....

      550      560      570      580      590      600
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_armena      AAGATACTAATCGTAGCGAGAATGGAATTTCCACAATGACTGAAAAACCCTTTGATACCA
F_gibbosa      .....
F_kurdica      .....
F_latifolia      .....
F_meleagris_1      .....
F_meleagris_2      .....
F_meleagroides      .....
F_orientalis      .....
F_pinardii      .....A.....
F_usuriensis_1      .....
F_usuriensis_2      .....
F_meleagroides_blk      .....
F_meleagroides_klm      .....
F_meleagroides_pvLM      .....
F_ruthenica_eng      .....
F_ruthenica_hvl      .....
F_ruthenica_ozn      .....

      610      620      630      640      650      660
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_armena      TTTGAGAATAAAAAAATGAGAATAAAAAATAATTGGTGTGTCATCGAATCTATTTTGAT
F_gibbosa      .....G.....C.....
F_kurdica      .....
F_latifolia      .....
F_meleagris_1      .....
F_meleagris_2      .....
F_meleagroides      C.....
F_orientalis      .....
F_pinardii      .....T...
F_usuriensis_1      .....
F_usuriensis_2      .....
F_meleagroides_blk      .....
F_meleagroides_klm      .....
F_meleagroides_pvLM      .....
F_ruthenica_eng      .....
F_ruthenica_hvl      .....
F_ruthenica_ozn      .....

      670      680      690      700      710      720
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|

```

```

F_armena      TAGAATCATTAAACCAAAATCAATTAAAAAATCTGTTGATACATTCGAATAATTAACGTT
F_gibbosa    .....A.....
F_kurdica    .....
F_latifolia  .....
F_meleagris_1 .....A..C.....
F_meleagris_2 .....A..C.....
F_meleagroides .....A..C.....
F_orientalis .....A..C.....
F_pinardii   .....
F_usuriensis_1 .....A..C.....
F_usuriensis_2 .....A..C.....
F_meleagroides_blk .....A..C.....
F_meleagroides_klm .....A..C.....
F_meleagroides_pv1M .....A..C.....
F_ruthenica_eng .....A..C.....
F_ruthenica_hvl .....A..C.....
F_ruthenica_ozn .....A..C.....

```

730 740 750 760 770 780

```

F_armena      TTACAAGTACTAAACTAAATTTATGGTTATAACCAATAAATTCGATCGGTTCTGTAATAAA
F_gibbosa    .....C.....T.....A.....
F_kurdica    .....T.....
F_latifolia  .....T.G.....
F_meleagris_1 .....T.....
F_meleagris_2 .....T.....
F_meleagroides .....T.....
F_orientalis .....T.....
F_pinardii   .....T.....
F_usuriensis_1 .....T.....
F_usuriensis_2 .....T.....
F_meleagroides_blk .....T.....
F_meleagroides_klm .....T.....
F_meleagroides_pv1M .....T.....
F_ruthenica_eng .....T.....
F_ruthenica_hvl .....T.....
F_ruthenica_ozn .....T.....

```

790 800 810 820 830 840

```

F_armena      ATCGAACCATTAAACTATCATCATGAGCAAGTGTGTAATAATATCTCCTGCAAGAGAAGC
F_gibbosa    .....
F_kurdica    .....
F_latifolia  .....A.....
F_meleagris_1 .....
F_meleagris_2 .....
F_meleagroides .....
F_orientalis .....
F_pinardii   .....
F_usuriensis_1 .....
F_usuriensis_2 .....
F_meleagroides_blk .....
F_meleagroides_klm .....
F_meleagroides_pv1M .....
F_ruthenica_eng .....
F_ruthenica_hvl .....
F_ruthenica_ozn .....

```

850 860 870 880 890 900

```

F_armena      GGATATAGAAAGTGTGTTGCGGGAGATCTATCAGGGCCGTATTTGCTAGAGAATTGGGAG
F_gibbosa    .....
F_kurdica    .....
F_latifolia  .....
F_meleagris_1 .....
F_meleagris_2 .....
F_meleagroides .....
F_orientalis .....
F_pinardii   .....
F_usuriensis_1 .....
F_usuriensis_2 .....
F_meleagroides_blk .....
F_meleagroides_klm .....
F_meleagroides_pv1M .....

```

```

F_ruthenica_eng .....
F_ruthenica_hvl .....
F_ruthenica_ozn .....

          910          920          930          940          950          960
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_armena      TTCCTATCGTAATGCATGACTACTTAACGGGGGGATTCACTGCAAACTAGTTTGCTC
F_gibbosa     .....C.....
F_kurdica     .....
F_latifolia   .....
F_meleagris_1 C.....
F_meleagris_2 C.....
F_meleagroides .....C.....
F_orientalis  .....
F_pinardii    .....
F_usuriensis_1 C.....
F_usuriensis_2 C.....
F_meleagroides_blk .....C.....
F_meleagroides_klm .....C.....
F_meleagroides_pvLM .....C.....
F_ruthenica_eng C.....
F_ruthenica_hvl C.....
F_ruthenica_ozn C.....

          970          980          990          1000          1010          1020
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_armena      ATTATTGCCGAGACAACGGCCTACTTCTTCACATTCATCGTGCAATGCATGCAGTTATTG
F_gibbosa     .....
F_kurdica     .....
F_latifolia   .....
F_meleagris_1 .....
F_meleagris_2 .....
F_meleagroides .....
F_orientalis  .....
F_pinardii    .....
F_usuriensis_1 .....
F_usuriensis_2 .....
F_meleagroides_blk .....
F_meleagroides_klm .....
F_meleagroides_pvLM .....
F_ruthenica_eng .....
F_ruthenica_hvl .....
F_ruthenica_ozn .....

          1030          1040          1050          1060          1070          1080
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_armena      ATAGACAGAAAAATCATGGTATGCATTTTCGCGTACTAGCTAAAGCATTACGTATGTCCG
F_gibbosa     .....
F_kurdica     .....
F_latifolia   .....
F_meleagris_1 .....
F_meleagris_2 .....
F_meleagroides .....
F_orientalis  .....
F_pinardii    .....
F_usuriensis_1 .....
F_usuriensis_2 .....
F_meleagroides_blk .....
F_meleagroides_klm .....
F_meleagroides_pvLM .....
F_ruthenica_eng .....
F_ruthenica_hvl .....
F_ruthenica_ozn .....

          1090          1100          1110          1120          1130          1140
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_armena      GTGGCGATCATATTCACCTCTGGTACAGTAGTAGGTAAGTGGAAAGGAGAACGCGAGATGA
F_gibbosa     .....
F_kurdica     .....
F_latifolia   .....
F_meleagris_1 .....
F_meleagris_2 .....
F_meleagroides .....
F_orientalis  .....

```



F\_kurdica  
 F\_latifolia  
 F\_meleagris\_1  
 F\_meleagris\_2  
 F\_meleagroides  
 F\_orientalis  
 F\_pinardii  
 F\_usuriensis\_1  
 F\_usuriensis\_2  
 F\_meleagroides\_blk  
 F\_meleagroides\_klm  
 F\_meleagroides\_pvlM  
 F\_ruthenica\_eng  
 F\_ruthenica\_hvl  
 F\_ruthenica\_ozn

### *atpB-rbcL*

	10	20	30	40	50	60
F_camschatcensis	AATTTTGAATAGTACCGAAAAAATATGTCGGATATCAAATTGATCAGTTAATCAATA					
F_cirrhosa	.....T.....					
F_karelinii	.....					
F_meleagroides	.....					
F_monantha	.....T.....					
F_usuriensis	.....					
F_mel_blk	.....					
F_mel_klm	.....					
F_mel_pvlM	.....					
F_rut_eng	.....					
F_rut_hvl	.....					
F_rut_ozn	.....					
	70	80	90	100	110	120
F_camschatcensis	ATAAATAAATGGAGTTAGCATTTCGATTTAGTTTGTACCACTCAAATGAATCCAATTC AAT					
F_cirrhosa	.....					
F_karelinii	.....					
F_meleagroides	.....					
F_monantha	.....					
F_usuriensis	.....					
F_mel_blk	.....					
F_mel_klm	.....					
F_mel_pvlM	.....					
F_rut_eng	.....					
F_rut_hvl	.....					
F_rut_ozn	.....					
	130	140	150	160	170	180
F_camschatcensis	CATTACACTACACATTGAATGATGAAATTTTCAAGTTCAACCAATCTTTATTTCTTTT					
F_cirrhosa	.....					
F_karelinii	.....T.....					
F_meleagroides	.....T.....					
F_monantha	.....					
F_usuriensis	.....					
F_mel_blk	.....T.....					
F_mel_klm	.....T.....					
F_mel_pvlM	.....T.....					
F_rut_eng	.....					
F_rut_hvl	.....					
F_rut_ozn	.....					
	190	200	210	220	230	240
F_camschatcensis	TTATGGATTTTGTGTTTATACTACGATTTATGCCTAGTTTCACATCTAGGATTTACAT					
F_cirrhosa	.....					
F_karelinii	.....					
F_meleagroides	.....					
F_monantha	.....					
F_usuriensis	.....T.....					
F_mel_blk	.....					
F_mel_klm	.....					
F_mel_pvlM	.....					
F_rut_eng	.....					
F_rut_hvl	.....					
F_rut_ozn	.....					
	250	260	270	280	290	300
F_camschatcensis	ATACAACATATATCACTGTCAAGAGGGAAATTTTATTAGTATTCATTTCTTAGATTAAT					
F_cirrhosa	.....					
F_karelinii	.....					
F_meleagroides	.....					
F_monantha	.....					
F_usuriensis	.....					
F_mel_blk	.....					
F_mel_klm	.....					
F_mel_pvlM	.....					
F_rut_eng	.....T.....					
F_rut_hvl	.....T.....					
F_rut_ozn	.....T.....					

```

          310          320          330          340          350          360
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis AATAAGAAGGGATATACCTCAATTATAAACTTGCAAAACAAGGATTGGGTTGCGCCAT
F_cirrhusa                .....C.....A.....
F_karelinii                .....
F_meleagroides            .....
F_monantha                .....C.....A.....
F_usuriensis              .....
F_mel_blk                  .....T.....
F_mel_klm                  .....T.....
F_mel_pvlM                 .....T.....
F_rut_eng                  .....
F_rut_hvl                  .....
F_rut_ozn                  .....

```

```

          370          380          390          400          410          420
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis ATATATAAAAGAGTATACAATAATATAGATATACAATAATGATGTATTTTATTATCAA
F_cirrhusa                .....
F_karelinii                .....
F_meleagroides            .....
F_monantha                .....
F_usuriensis              .....
F_mel_blk                  .....
F_mel_klm                  .....
F_mel_pvlM                 .....
F_rut_eng                  .....
F_rut_hvl                  .....
F_rut_ozn                  .....

```

```

          430          440          450          460          470          480
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis TACATGGTCTAATAACAACCAATTTTAACTTTTAAATTAGTTTATAATATTGTTAAAT
F_cirrhusa                .....
F_karelinii                .....
F_meleagroides            .....
F_monantha                .....
F_usuriensis              .....
F_mel_blk                  .....
F_mel_klm                  .....
F_mel_pvlM                 .....
F_rut_eng                  .....
F_rut_hvl                  .....
F_rut_ozn                  .....

```

```

          490          500          510          520          530          540
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis ATTTTGTGTTGAAAAATTGTTGTCAAAGGTTTTGATTTATTTACGCCTAATACATATCG
F_cirrhusa                .....G.....
F_karelinii                .....
F_meleagroides            .....
F_monantha                .....G.....
F_usuriensis              .....
F_mel_blk                  .....
F_mel_klm                  .....
F_mel_pvlM                 .....
F_rut_eng                  .....
F_rut_hvl                  .....
F_rut_ozn                  .....

```

```

          550          560          570          580          590          600
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis AGTAGACCTTGTTGTTGTAAGAATTCFTAATTCATGAGTTGTAGGGAGGGACTTATGTCA
F_cirrhusa                .....C.....
F_karelinii                .....
F_meleagroides            .....
F_monantha                .....
F_usuriensis              .....
F_mel_blk                  .....G.....
F_mel_klm                  .....
F_mel_pvlM                 .....G.....
F_rut_eng                  .....
F_rut_hvl                  .....

```

F_rut_ozn	.....
	610 620 630 640 650 660
F_camschatcensis	CCAC-AAACAGAGACTAAAGCAAGTGTGGATTCAAAGCTGGTGTAAAGATTACAAATT
F_cirrhusa	.....C.....
F_karelinii	.....
F_meleagroides	.....
F_monantha	.....C.....
F_usuriensis	.....
F_mel_blk	.....C.....
F_mel_klm	.....
F_mel_pvlM	.....C.....
F_rut_eng	.....
F_rut_hvl	.....
F_rut_ozn	.....
	670 680 690 700 710 720
F_camschatcensis	GACTTATTATACTCCTGACTATGAAACCAAAGA-TACTGATATTTTGGCAGCATTCCGAG
F_cirrhusa	.....
F_karelinii	.....
F_meleagroides	.....
F_monantha	.....
F_usuriensis	.....
F_mel_blk	.....
F_mel_klm	.....
F_mel_pvlM	.....
F_rut_eng	.....
F_rut_hvl	.....A.....
F_rut_ozn	.....A.....
	730 740 750 760 770 780
F_camschatcensis	TAACTCCTCAACCCGGAGTTCACCCGAAGAGGCAGGGGCAGCGGTAGCCGCCGAATCTT
F_cirrhusa	.....
F_karelinii	.....
F_meleagroides	.....
F_monantha	.....
F_usuriensis	.....
F_mel_blk	.....
F_mel_klm	.....
F_mel_pvlM	.....
F_rut_eng	.....
F_rut_hvl	.....
F_rut_ozn	.....
	790
F_camschatcensis	CCACTGGTAC
F_cirrhusa	.....
F_karelinii	.....
F_meleagroides	.....
F_monantha	.....
F_usuriensis	.....
F_mel_blk	.....
F_mel_klm	.....
F_mel_pvlM	.....
F_rut_eng	.....
F_rut_hvl	.....
F_rut_ozn	.....

Примечание: F\_mel – *Fritillaria meleagroides*, F\_rut – *F. ruthenica*

*rpoC1*

```

          10      20      30      40      50      60
F_camschatcensis CCCCCGTCATCTGAATGATAGGTCTCAACTCGGGAGGAAGAAGCTGGTAATAGGCACAAA
F_cirrhusa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis
F_mel_blk
F_mel_klm
F_mel_pvlM
F_rut_eng
F_rut_hvl
F_rut_ozn

          70      80      90     100     110     120
F_camschatcensis ACCATCCGCTCTGGTCTACATTTGTTGGAATAAAATGTTTAGCTAATTCATGCGTCTA
F_cirrhusa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis
F_mel_blk
F_mel_klm
F_mel_pvlM
F_rut_eng
F_rut_hvl
F_rut_ozn

          130     140     150     160     170     180
F_camschatcensis ACCAAAAATCCTTTCTTCTTAATTTTCTATCTTCCCACTCATTCCAGTGGACCCC
F_cirrhusa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis
F_mel_blk
F_mel_klm
F_mel_pvlM
F_rut_eng
F_rut_hvl
F_rut_ozn

          190     200     210     220     230     240
F_camschatcensis CCGTCTCCTAATTCCCTCCCATTCACCAATGAATTATCTATAATTATTCGCAAACTGAA
F_cirrhusa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis
F_mel_blk
F_mel_klm
F_mel_pvlM
F_rut_eng
F_rut_hvl
F_rut_ozn

          250     260     270     280     290     300
F_camschatcensis TCGGCTAATTGTTCTCTGATAGCACCTTGCTCCTGTAGAGATTTCTCGATTCGAAATGTC
F_cirrhusa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis
F_mel_blk
F_mel_klm
F_mel_pvlM
F_rut_eng
F_rut_hvl
F_rut_ozn

          310     320     330     340     350     360
F_camschatcensis TCATAGCCTTGGGTAGTAAAAAAAAGCGGGATACTGTATTTCCGAGATTGGATTTTCATAT
F_cirrhusa

```

```

F_karelinii           ...A.....A.....
F_meleagroides       ...A.....A.....
F_usuriensis         ...A.....
F_mel_blk            ...A.....A.....
F_mel_klm            ...A.....A.....
F_mel_pvlM          ...A.....A.....
F_rut_eng            ...A.....
F_rut_hvl           ...A.....
F_rut_ozn           ...A.....

```

```

          370      380      390      400      410      420
...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|
F_camschatcensis  TCGAATGAACCTCGTAATCGTAAGAAAGTAGGTTTTTTAGTTATGGGCC TAGCAAAGAA
F_cirrhosa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis       .....A.....
F_mel_blk
F_mel_klm
F_mel_pvlM
F_rut_eng
F_rut_hvl
F_rut_ozn

```

```

          430      440      450      460      470      480
...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|
F_camschatcensis  AAATTGAGATAGGTTCCCATAGAAATGGGATTCCCCTCTTAAAAATCGGACGTGAAGGTT
F_cirrhosa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis
F_mel_blk
F_mel_klm
F_mel_pvlM
F_rut_eng
F_rut_hvl
F_rut_ozn

```

```

          490      500      510      520      530      540
...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|
F_camschatcensis  TTCTCTCATCCGGCTCAAGTAGTTACACAAAATAAAGAAAAGGATTTTTATTATTATT
F_cirrhosa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis
F_mel_blk          .....G.....
F_mel_klm
F_mel_pvlM
F_rut_eng          .....A.....
F_rut_hvl          .....A.....
F_rut_ozn

```

```

          550      560      570      580      590      600
...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|
F_camschatcensis  ----AATTTTGTTCAATAAATCCTTACAAAAGCTACCTTTACTCAAGTTCCCGGTAAG
F_cirrhosa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis
F_mel_blk
F_mel_klm
F_mel_pvlM
F_rut_eng
F_rut_hvl
F_rut_ozn

```

```

          610      620      630      640      650      660
...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|...|
F_camschatcensis  AACCAATTTTGTGATTGATTCATTCTTCTTTTACTTTAATTAATAGCCTTCTGAATTAC
F_cirrhosa
F_karelinii
F_meleagroides
F_usuriensis
F_mel_blk

```

```

F_mel_klm .....
F_mel_pvlM .....
F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....
F_rut_ozn .....

```

```

.
F_camschatcensis T
F_cirrhusa .
F_karelinii .
F_melegroides .
F_usuriensis .
F_mel_blk .
F_mel_klm .
F_mel_pvlM .
F_rut_eng .
F_rut_hvl .
F_rut_ozn .

```

Примечание: F\_mel – *Fritillaria meleagroides*, F\_rut – *F. ruthenica*

### trnH-psbA

```

          10      20      30      40      50      60
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis .....
F_cirrhusa .....
F_melegroides .....
F_usuriensis .....
F_mel_blk TCTACAAATGGATAAGACTTATATTCTGTCTTAGTGTATACGAATCCTTGATGGAGCAAT
F_mel_klm TCTACAAATGGATAAGACTTATATTCTGTCTTAGTGTATACGAATCCTTGATGGAGCAAT
F_mel_pvlM TCTACAAATGGATAAGACTTATATTCTGTCTTAGTGTATACGAATCCTTGATGGAGCAAT
F_rut_eng TCTACAAATGGATAAGACTTATATTCTGTCTTAGTGTATACGAATCCTTGATGGAGCAAT
F_rut_hvl TCTACAACTGGATAAGACTTATATTCTGTCTTAGTGTATACGAATCCTTGATGGAGCAAT
F_rut_ozn TCTACAAATGGATAAGACTTATATTCTGTCTTAGTGTATACGAATCCTTGATGGAGCAAT

          70      80      90      100     110     120
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis ..... CAACAAAAGGATTTTTTTTATTGAACG
F_cirrhusa .....
F_melegroides .....
F_usuriensis .....
F_mel_blk ATCTTTGTATCTTGC TAAAGATATTGCTCCAT
F_mel_klm ATCTTTGTATCTTGC TAAAGATATTGCTCCAT
F_mel_pvlM ATCTTTGTATCTTGC TAAAGATATTGCTCCAT
F_rut_eng ATCTTTGTATCTTGC TAAAGATATTGCTCCAT
F_rut_hvl ATCTTTGTATCTTGC TAAAGATATTGCTCCAT
F_rut_ozn ATCTTTGTATCTTGC TAAAGATATTGCTCCAT

          130     140     150     160     170     180
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis TGTACAGGGGATTACTCCTTTATTACATTACATTTTAAATTTGGCATTCTATGCCCAA
F_cirrhusa .....
F_melegroides .....
F_usuriensis .....
F_mel_blk .....
F_mel_klm .....
F_mel_pvlM .....
F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....
F_rut_ozn .....

          190     200     210     220     230     240
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis TATATCGATCTAAGTATGAAGGTAAAGAATAAATACAATAATGATGAATGGAAAAAGAAAA
F_cirrhusa ..... T
F_melegroides .....
F_usuriensis .....
F_mel_blk .....
F_mel_klm .....
F_mel_pvlM .....
F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....
F_rut_ozn .....

          250     260     270     280     290
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis AAGCTAAAATCCTTTAGC TAGATAAGGGGCGGATGTAGCCAAGTGGATCAAG
F_cirrhusa .....
F_melegroides .....
F_usuriensis .....
F_mel_blk .....
F_mel_klm ..... A
F_mel_pvlM ..... A
F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....
F_rut_ozn .....

```

Примечание: F\_mel – *Fritillaria meleagroides*, F\_rut – *F. ruthenica*





```

F_monantha      .....
F_usuriensis   .....
F_rut_eng       .....
F_rut_krm       .....
F_rut_ozn       .....

```

Примечание: F\_mel – *Fritillaria meleagroides*, F\_rut – *F. ruthenica*

### trnS-trnfM

```

          10      20      30      40      50      60
F_camschatcensis AAGGATCCATGGATGAAGATACAAAAGTTTATTTCCAATCGTAAC TAGATCTTCAATTTT
F_cirrhusa       .....
F_karelinii      .....
F_meleagroides   .....
F_usuriensis     .....
F_mel_blk        .....
F_mel_klm        .....
F_rut_eng        .....
F_rut_hvl        .....
F_rut_ozn        .....

          70      80      90      100     110     120
F_camschatcensis TTTAAGGGGAGATTGAAGCCCATAGCTATAAAATGATGGTTTGGTTTACTAAAACCATC
F_cirrhusa       .....
F_karelinii      .....
F_meleagroides   .....
F_usuriensis     .....
F_mel_blk        .....
F_mel_klm        .....
F_rut_eng        .....
F_rut_hvl        .....
F_rut_ozn        .....

          130     140     150     160     170     180
F_camschatcensis GGCGTATTGTTTCAGCTCGGTGGAACCAAATCTTTTCTCAGGATCCTGTGAGTTGAG
F_cirrhusa       .....
F_karelinii      .....
F_meleagroides   .....
F_usuriensis     .....
F_mel_blk        .....
F_mel_klm        .....
F_rut_eng        .....
F_rut_hvl        .....
F_rut_ozn        .....

          190     200     210     220     230     240
F_camschatcensis TAGAAATAGGGAA CGAAGTAACTAGACTAAACGGATTGGATTTTATATGATCCCCCTCG
F_cirrhusa       .....
F_karelinii      .....
F_meleagroides   .....
F_usuriensis     .....
F_mel_blk        .....
F_mel_klm        .....
F_rut_eng        .....
F_rut_hvl        .....
F_rut_ozn        .....

          250     260     270     280     290     300
F_camschatcensis TCTAGAGGGATCATCTAGAAAGCGAGTAGCTTTGGATGCATTCATACAGAAAAGCTGACA
F_cirrhusa       .....
F_karelinii      .....
F_meleagroides   .....
F_usuriensis     .....
F_mel_blk        .....
F_mel_klm        .....
F_rut_eng        .....
F_rut_hvl        .....
F_rut_ozn        .....

          310     320     330     340     350     360
F_camschatcensis TAGATGTTATGGATAT-----CATT TTTCTCTGGGACTGGGAATACATCGATTTTCCAT
F_cirrhusa       .....
F_karelinii      .....
F_meleagroides   .....
F_usuriensis     .....
F_mel_blk        .....
F_mel_klm        .....

```

```

F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....
F_rut_ozn .....

          370      380      390      400      410      420
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis AAAGGAGCCGAATGAAAGCAAAAATTCATGTTCCGTTTGAATTAGAGACGTTAAAAATA
F_cirrhosa .....
F_karelinii .....
F_meleagroides .....
F_usuriensis .....
F_mel_blk .....
F_mel_klm .....
F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....
F_rut_ozn .....

          430      440      450      460
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis ATCAACAACGTCGACTATAACCCCTAGCCTTCCAAGC----
F_cirrhosa .....G.....TAAC
F_karelinii .....
F_meleagroides .....TAAC
F_usuriensis .....
F_mel_blk .....
F_mel_klm .....
F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....
F_rut_ozn .....

```

Примечание: F\_mel – *Fritillaria meleagroides*, F\_rut – *F. ruthenica*

*ycf1*

```

      10      20      30      40      50      60
F_camschatcensis ACGTAT-CAAAGCCACTTCTTGTGTTTCATCATTATTACTAGTCTTATTAATACTAGTAA
F_cirrhosa      .....C.CC.....T.....A.....
F_karelinii     .....C.C.....---.....A.....
F_monantha      .....C.CC.....T.....A.....
F_usuriensis    .....C.C.....T.....A.....
F_mel_blk       .....A.....C.C.....---T.....A.....
F_mel_klm       .....A.....C.C.....---.....A.....
F_mel_pvlM      .....A.....C.C.....---.....A.....
F_rut_eng       .....A.....C.C.....---.....A.....
F_rut_hvl       .....A.....C.C.....T.....A.....
F_rut_ozn       .....A.....C.C..........A.....

      70      80      90      100     110     120
F_camschatcensis CAGAATTAGTATTCTTATTGTATCAGTAAAAATTAACACCCGTTTGGCTTTTCTTGAAC
F_cirrhosa      .....G.....T.....
F_karelinii     .....G.....
F_monantha      .....G.....T.....
F_usuriensis    .....G.....
F_mel_blk       .....G.....
F_mel_klm       .....G.....
F_mel_pvlM      .....G.....
F_rut_eng       .....G.....
F_rut_hvl       .....G.....
F_rut_ozn       .....G.....

      130     140     150     160     170     180
F_camschatcensis GAATCTCATAATCTCCGTCGATTCTTCTCATCTTCTTCTTCCCTCCAGCTCTTCC----
F_cirrhosa      .....GG.....---.....AATAA
F_karelinii     .....G.....C.....---.....AATAA
F_monantha      .....G.....
F_usuriensis    .....G.....
F_mel_blk       .....G.....
F_mel_klm       .....G.....
F_mel_pvlM      .....G.....
F_rut_eng       .....G.....
F_rut_hvl       .....G.....
F_rut_ozn       .....G.....

      190     200     210     220     230     240
F_camschatcensis --AAATCATCAATTAATTTGTATGACCATCGAGAAATTTTTTGC TTATTCTTTTATTC
F_cirrhosa      AA.....GG.....
F_karelinii     --.....
F_monantha      AA.....GG.....
F_usuriensis    --.....
F_mel_blk       --.....
F_mel_klm       --.....
F_mel_pvlM      --.....
F_rut_eng       --.....
F_rut_hvl       --.....
F_rut_ozn       --.....

      250     260     270     280     290     300
F_camschatcensis CAATAGATTCTTTTAAATTATTGTTTGATTATTTGGGTCGGTTGTAATTACATCAAATA
F_cirrhosa      .....A.....G.....
F_karelinii     .....G.....
F_monantha      .....G.....
F_usuriensis    .....G.....
F_mel_blk       .....G.....
F_mel_klm       .....G.....
F_mel_pvlM      .....G.....
F_rut_eng       .....G.....
F_rut_hvl       .....G.....
F_rut_ozn       .....G.....

      310     320     330     340     350     360
F_camschatcensis AAAACTTCAAGAAATTTGATTGACTTCTGAATCAATTC TTTAGACTTCGATGAGAATT
F_cirrhosa      .....T.....T.....

```

```

F_karelinii .....
F_monantha .....T.....T.....
F_usuriensis .....A.....
F_mel_blk .....
F_mel_klm .....
F_mel_pv1M .....
F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....A.....
F_rut_ozn .....A.....

          370      380      390      400      410      420
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis TCTTATCAAAATCAAATGAATTCCTTTTATTTTCAAATTCCTGGGAATTATTAGGAATAG
F_cirrhusa .....
F_karelinii .....T.....
F_monantha .....G.....T.....
F_usuriensis .....
F_mel_blk .....T.....
F_mel_klm .....T.....
F_mel_pv1M .....T.....
F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....
F_rut_ozn .....

          430      440      450      460      470      480
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis GAAGTAGACCATGAATCTTTATTTATCCAAAATATTTTATGGAATCTTTCTAGAAGTCA
F_cirrhusa .....
F_karelinii .....
F_monantha .....
F_usuriensis .....
F_mel_blk .....
F_mel_klm .....
F_mel_pv1M .....
F_rut_eng .....T.....
F_rut_hvl .....T.....
F_rut_ozn .....T.....

          490      500      510      520      530      540
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis TTAAATCATTATATTTGCCGCTGAATCAAACCTTTTATTATCCACGATATGGCCCAT
F_cirrhusa .....T.....G.....T.....
F_karelinii .....C.....G.....
F_monantha .....G.....T.....
F_usuriensis .....G.....
F_mel_blk .....G.....
F_mel_klm .....G.....
F_mel_pv1M .....G.....
F_rut_eng .....TG.....
F_rut_hvl .....TG.....
F_rut_ozn .....TG.....

          550      560      570      580      590      600
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis TTAAAAAAGGATCATACGTTTGTAGACAAGCATTCTTTTTCATTTCATCATTGT
F_cirrhusa .....
F_karelinii .....
F_monantha .....G.....
F_usuriensis .....
F_mel_blk .....
F_mel_klm .....
F_mel_pv1M .....
F_rut_eng .....
F_rut_hvl .....
F_rut_ozn .....

          610      620      630      640      650      660
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis ATAGTCTGGCCCTTTTTCAGCATGCTAGAAGAATAAATCCCTTTTCTTTTCTAGAA
F_cirrhusa .....
F_karelinii .....G.....
F_monantha .....G.....
F_usuriensis .....G.....
F_mel_blk .....G.....

```

```

F_mel_klm          .....G..G.....
F_mel_pvlM        ...G.....
F_rut_eng          .....G.....
F_rut_hvl         .....G.....
F_rut_ozn         .....G.....

          670      680      690      700      710      720
          |.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
F_camschatcensis CTTTTATTCGACTTATCAATTCATTTCTTAAGTTGAACTTTTTTGTTCATTGGTATAAA
F_cirrhosa        .....
F_karelinii       .....
F_monantha        .....
F_usuriensis      .....
F_mel_blk         .....
F_mel_klm         .....
F_mel_pvlM        .....
F_rut_eng         .....
F_rut_hvl         .....T.....
F_rut_ozn         .....

F_camschatcensis ....|..
F_cirrhosa        .....
F_karelinii       .....
F_monantha        .....
F_usuriensis      .....
F_mel_blk         .....
F_mel_klm         .....
F_mel_pvlM        .....
F_rut_eng         .....
F_rut_hvl         .....
F_rut_ozn         .....

```

Примечание: F\_mel – *Fritillaria meleagroides*, F\_rut – *F. ruthenica*

ПРИЛОЖЕНИЕ Ж

Матрица выравнивания последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 рДНК

*Fritillaria meleagroides*

	10	20	30	40	50	60
AY616730_F_meleagris	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
MG946144_F_meleagroides	AGAACCGACCGAGAGACCGCGAACCCGTAACGGATGACACCGTGTCTGGGGGACAATTT					
alk_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
alk_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
alk_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
blk_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
blk_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
blk_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
eln_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
eln_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
eln_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
hvrR_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
hvrR_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
hvrR_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
ilv_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
ilv_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
ilv_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
klm_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
klm_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
klm_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
lsgM_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
lsgM_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
lsgM_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
pvlM_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
pvlM_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
pvlM_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
rost_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
rost_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
rost_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
	70	80	90	100	110	120
AY616730_F_meleagris	ACTTTGCTCGCCCTGCTCGGGACCTCGCATCGTGTCCGCGGTTCGCCTCCGAGCGCCCCGG					
MG946144_F_meleagroides	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
alk_1	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
alk_2	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
alk_3	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
blk_1	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
blk_2	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
blk_3	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
eln_1	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
eln_2	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
eln_3	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
hvrR_1	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
hvrR_2	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
hvrR_3	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
ilv_1	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
ilv_2	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
ilv_3	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
klm_1	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
klm_2	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
klm_3	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
lsgM_1	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
lsgM_2	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
lsgM_3	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
pvlM_1	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
pvlM_2	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
pvlM_3	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
rost_1	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
rost_2	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
rost_3	G.....C..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
	130	140	150	160	170	180
AY616730_F_meleagris	ACACGATTTGCGGGGGACGGACGAAACCCCGCGCGGCCTGCGCCAAGGAACATATGACA					
MG946144_F_meleagroides	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
alk_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
alk_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
alk_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
blk_1	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
blk_2	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					
blk_3	..... ..... ..... ..... ..... ..... .....					

```

eln_1 .....
eln_2 .....
eln_3 .....
hvrR_1 .....
hvrR_2 .....
hvrR_3 .....
ilv_1 .....
ilv_2 .....
ilv_3 .....
klm_1 .....
klm_2 .....
klm_3 .....
lsgM_1 ..... C .....
lsgM_2 .....
lsgM_3 ..... C .....
pvlM_1 .....
pvlM_2 .....
pvlM_3 .....
rost_1 .....
rost_2 .....
rost_3 .....

```

190 200 210 220 230 240

```

AY616730_F_meleagris GGACGGGCGCACGTC AACGCCTCAGCGGGCGGGCGCCCGCTCTCTATCTATACGACT
MG946144_F_meleagroides ..... G ..... T .....
alk_1 ..... G ..... T .....
alk_2 ..... G .....
alk_3 ..... G .....
blk_1 ..... G .....
blk_2 ..... G .....
blk_3 ..... G .....
eln_1 ..... G .....
eln_2 ..... G .....
eln_3 ..... G .....
hvrR_1 ..... G .....
hvrR_2 ..... G .....
hvrR_3 ..... G .....
ilv_1 ..... G .....
ilv_2 ..... G .....
ilv_3 ..... G .....
klm_1 ..... G .....
klm_2 ..... G .....
klm_3 ..... G .....
lsgM_1 ..... G .....
lsgM_2 ..... G .....
lsgM_3 ..... G .....
pvlM_1 ..... G .....
pvlM_2 ..... G .....
pvlM_3 ..... G .....
rost_1 ..... G .....
rost_2 ..... G .....
rost_3 ..... G .....

```

250 260 270 280 290 300

```

AY616730_F_meleagris CTCGGCAACGGATATCTCGGCTCTCGCATCGATGAAGAACGTAGCGAAATGCGATACCTG
MG946144_F_meleagroides .....
alk_1 .....
alk_2 .....
alk_3 .....
blk_1 .....
blk_2 .....
blk_3 .....
eln_1 .....
eln_2 .....
eln_3 .....
hvrR_1 .....
hvrR_2 .....
hvrR_3 .....
ilv_1 .....
ilv_2 .....
ilv_3 .....
klm_1 .....

```

klm\_2  
klm\_3  
lsgM\_1  
lsgM\_2  
lsgM\_3  
pvlM\_1  
pvlM\_2  
pvlM\_3  
rost\_1  
rost\_2  
rost\_3

310 320 330 340 350 360

AY616730\_F\_meleagris GTGTGAATTGCAGAAATCCCGTGAACCATCGAGTCTTTGAACGCAAGTTGCGCCCGAGGCC  
MG946144\_F\_meleagroides

alk\_1  
alk\_2  
alk\_3  
blk\_1  
blk\_2  
blk\_3  
eln\_1  
eln\_2  
eln\_3  
hvrR\_1  
hvrR\_2  
hvrR\_3  
ilv\_1  
ilv\_2  
ilv\_3  
klm\_1  
klm\_2  
klm\_3  
lsgM\_1  
lsgM\_2  
lsgM\_3  
pvlM\_1  
pvlM\_2  
pvlM\_3  
rost\_1  
rost\_2  
rost\_3

370 380 390 400 410 420

AY616730\_F\_meleagris TTTCGGTTGAGGGCACGCCTGCCTGGGCGTCACGCCTTGTTTCGCTCTGTTCTCATGCC  
MG946144\_F\_meleagroides

alk\_1  
alk\_2  
alk\_3  
blk\_1  
blk\_2  
blk\_3  
eln\_1  
eln\_2  
eln\_3  
hvrR\_1  
hvrR\_2  
hvrR\_3  
ilv\_1  
ilv\_2  
ilv\_3  
klm\_1  
klm\_2  
klm\_3  
lsgM\_1  
lsgM\_2  
lsgM\_3  
pvlM\_1  
pvlM\_2  
pvlM\_3  
rost\_1  
rost\_2

```

rost_3          .....C...C.....
                430      440      450      460      470      480
                .....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
AY616730_F_meleagris  CTTCCGGGGCGGTCACGGATGCCGAGACTGGCCCCCGTGCCCTCGTGTGCGGGCGGGCTTA
MG946144_F_meleagroides .....T.....
alk_1            .....T.....
alk_2            .....T.....
alk_3            .....T.....
blk_1            .....T.....
blk_2            .....T.....
blk_3            .....T.....
eln_1            .....T.....
eln_2            .....T.....
eln_3            .....T.....
hvrR_1          .....T.....
hvrR_2          .....T.....
hvrR_3          .....T.....
ilv_1           .....T.....
ilv_2           .....T.....
ilv_3           .....T.....
klm_1           .....T.....
klm_2           .....T.....
klm_3           .....T.....
lsgM_1          .....T.....
lsgM_2          .....T.....
lsgM_3          .....T.....
pvlM_1          .....T.....
pvlM_2          .....T.....
pvlM_3          .....T.....
rost_1          .....T.....
rost_2          .....T.....
rost_3          .....T.....

```

```

                490      500      510      520      530      540
                .....|.....|.....|.....|.....|.....|
AY616730_F_meleagris  AGCGCGGGCTGTCCGGCTCGGGATGGCGCGCAGAGTGGTGGACCGAGCACCAGCAGGAT
MG946144_F_meleagroides .....A.....
alk_1            .....A.....
alk_2            .....A.....
alk_3            .....A.....
blk_1            .....A.....
blk_2            .....A.....
blk_3            .....A.....
eln_1            .....A.....
eln_2            .....A.....
eln_3            .....A.....
hvrR_1          .....A.....
hvrR_2          .....A.....
hvrR_3          .....A.....
ilv_1           .....A.....
ilv_2           .....A.....
ilv_3           .....A.....
klm_1           .....A.....
klm_2           .....A.....
klm_3           .....A.....
lsgM_1          .....A.....
lsgM_2          .....A.....
lsgM_3          .....A.....
pvlM_1          .....A.....
pvlM_2          .....A.....
pvlM_3          .....A.....
rost_1          .....A.....
rost_2          .....A.....
rost_3          .....A.....

```

```

                550      560      570      580      590      600
                .....|.....|.....|.....|.....|.....|
AY616730_F_meleagris  GTCGTGGCCCCCGTCCGCTTAAGGGGCTCAATGGACCCGGACCAGGCGAGCCGTGCTC
MG946144_F_meleagroides .....C.....
alk_1            .....C.....
alk_2            .....C.....
alk_3            .....C.....
blk_1            .....C.....

```

```

blk_2          .....C.....
blk_3          .....C.....
eln_1          .....-.....
eln_2          .....-.....
eln_3          .....-.....
hvrR_1         .....C.....
hvrR_2         .....C.....
hvrR_3         .....C.....
ilv_1          .....-.....
ilv_2          .....-.....
ilv_3          .....-.....
klm_1          .....C.....
klm_2          .....C.....
klm_3          .....C.....
lsgM_1         .....C.....
lsgM_2         .....C.....
lsgM_3         .....C.....
pvlM_1         .....C.....
pvlM_2         .....C.....
pvlM_3         .....C.....
rost_1        .....-.....
rost_2        .....-.....
rost_3        .....-.....

```

610 620 630 640 650

AY616730\_F\_meleagris  
MG946144\_F\_meleagroides

CGTACGAGGAGGGCGTGCCGTCTCGCAACGCGA-----

```

alk_1          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
alk_2          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
alk_3          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
blk_1          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
blk_2          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
blk_3          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
eln_1          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
eln_2          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
eln_3          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
hvrR_1         .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
hvrR_2         .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
hvrR_3         .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
ilv_1          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
ilv_2          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
ilv_3          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
klm_1          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
klm_2          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
klm_3          .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
lsgM_1         .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
lsgM_2         .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
lsgM_3         .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
pvlM_1         .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
pvlM_2         .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
pvlM_3         .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
rost_1        .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
rost_2        .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC
rost_3        .....CCCCAGGTCAGGCGGGGACACCC

```

Примечание: Условные обозначения см. табл. 3.2.

## ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Таблица П.6 – Результаты измерения морфологических параметров в исследованных популяциях *Fritillaria meleagroides*

Усл. обозн. поп.	Признаки											
	Высота растения, см	Диаметр растения, см	Количество листьев, шт.	Длина нижнего листа, см	Ширина нижнего листа, мм	Толщина листовой пластинки, мм	Диаметр стебля, мм	Высота цветка, мм	Диаметр цветка, мм	Длина лепестка, мм	Ширина лепестка, мм	Количество цветков, шт.
<b>LsgM</b>	37,69±1,75	9,07±1,18	4,58±0,28	11,42±0,76	6,91±0,49	0,43±0,02	1,88±0,13	23,26±0,43	16,45±0,68	23,77±0,46	8,79±0,26	1,08±0,05
<b>Alk</b>	25,31±1,06	8,13±0,86	4,37±0,10	10,22±0,37	5,20±0,18	0,35±0,01	1,85±0,07	24,91±0,63	17,67±0,33	25,96±0,51	9,20±0,21	всегда 1
<b>Eln</b>	32,39±1,21	8,76±0,67	4,87±0,14	11,73±0,43	6,26±0,20	0,35±0,01	2,05±0,08	25,74±0,74	18,77±0,29	26,60±0,73	9,43±0,18	1,03±0,03
<b>PvlM</b>	33,23±2,24	11,12±1,91	5,80±0,25	14,72±0,89	7,58±0,44	0,42±0,01	2,51±0,13	31,63±1,87	15,54±2,26	29,81±2,27	9,48±0,95	1,10±0,10
<b>HvrM</b>	27,54±1,10	8,84±0,71	4,80±0,14	11,75±0,37	6,35±0,22	0,37±0,01	1,96±0,07	26,22±0,63	17,49±0,28	26,44±0,56	8,94±0,19	1,03±0,03
<b>Ilv</b>	24,48±1,06	6,10±0,46	5,70±0,19	10,24±0,28	5,75±0,20	0,37±0,01	2,14±0,06	28,04±0,53	16,95±0,61	28,38±0,53	9,09±0,19	1,07±0,05
<b>BlsM</b>	34,47±1,23	8,05±0,67	4,53±0,10	10,44±0,42	5,39±0,24	0,34±0,01	1,78±0,06	24,35±0,50	17,64±0,44	25,12±0,54	9,25±0,19	всегда 1
<b>Blk</b>	24,03±0,72	8,48±0,76	4,70±0,09	10,84±0,28	5,15±0,16	0,31±0,01	1,47±0,06	24,48±0,42	17,37±0,29	25,06±0,37	8,57±0,15	всегда 1
<b>Klm</b>	30,10±1,21	8,18±0,82	5,63±0,25	12,55±0,32	5,76±0,24	0,39±0,01	2,37±0,06	31,52±0,64	19,37±0,61	30,99±0,53	11,26±0,23	1,07±0,05
<b>Rost</b>	34,46±1,14	12,14±0,91	5,77±0,19	15,57±0,41	7,16±0,17	0,45±0,01	2,64±0,08	33,48±0,56	20,88±0,40	32,68±0,51	12,21±0,30	1,03±0,03

## ПРИЛОЖЕНИЕ И

Таблица П.7 – Результаты измерения морфологических параметров в исследованных популяциях *Fritillaria ruthenica*

Усл. обозн. поп.	Признаки											
	Высота растения, см	Диаметр растения, см	Количество листьев, шт.	Длина нижнего листа, см	Ширина нижнего листа, мм	Толщина листовой пластинки, мм	Диаметр стебля, мм	Высота цветка, мм	Диаметр цветка, мм	Длина лепестка, мм	Ширина лепестка, мм	Количество цветков, шт.
<b>HvrR</b>	35,74±1,23	12,95±0,62	7,50±0,24	8,13±0,19	6,31±0,24	0,31±0,01	2,10±0,08	24,63±0,47	14,61±0,33	24,60±0,44	7,99±0,19	1,20±0,07
<b>LsgR</b>	37,38±1,43	13,96±0,68	6,87±0,28	8,77±0,31	6,75±0,34	0,34±0,01	1,61±0,09	22,18±0,62	12,99±0,39	21,94±0,54	7,30±0,29	1,10±0,06
<b>Nft</b>	54,20±2,30	18,70±0,74	9,37±0,35	10,44±0,34	9,49±0,39	0,23±0,01	2,27±0,08	25,13±0,44	15,28±0,52	25,03±0,48	8,63±0,21	1,27±0,08
<b>Kmsh</b>	40,26±2,44	10,71±0,92	8,18±0,48	7,33±0,36	4,62±0,20	0,29±0,01	2,12±0,12	25,08±0,61	16,50±0,32	24,45±0,62	8,89±0,24	1,32±0,15
<b>Eng</b>	33,15±1,47	10,90±0,62	7,48±0,26	7,44±0,28	5,92±0,30	0,29±0,01	1,81±0,06	22,27±0,49	15,01±0,53	23,38±0,54	8,16±0,21	1,03±0,03
<b>Hvl</b>	54,05±1,62	17,45±2,62	8,00±0,41	9,15±0,37	9,81±0,58	0,31±0,04	2,45±0,12	26,79±0,89	19,71±0,83	27,29±1,20	9,63±0,43	всегда 1
<b>Prl</b>	33,74±1,24	10,56±0,43	7,97±0,32	7,07±0,16	6,14±0,20	0,30±0,01	2,15±0,07	25,71±0,46	15,94±0,33	25,74±0,41	8,88±0,11	1,43±0,11
<b>Pgv-2</b>	52,22±2,18	13,24±0,69	10,10±0,41	10,56±0,32	9,83±0,34	0,25±0,01	2,17±0,08	26,54±0,55	18,54±0,39	27,34±0,61	8,88±0,16	1,17±0,07
<b>Krm</b>	31,00±1,33	8,19±0,66	7,29±0,25	6,50±0,32	5,63±0,26	0,30±0,01	1,77±0,11	22,38±0,52	10,17±0,23	22,34±0,61	6,90±0,29	1,13±0,06
<b>Ozn</b>	30,48±1,59	7,16±0,52	8,04±0,43	6,20±0,41	4,45±0,22	всегда 0,5	2,04±0,19	25,13±0,55	13,07±0,58	24,39±0,52	9,03±0,47	1,35±0,12
<b>Pgv-1</b>	35,77±1,48	11,25±0,47	8,97±0,33	7,47±0,26	6,51±0,24	0,36±0,01	2,11±0,08	23,20±0,61	11,93±0,37	22,36±0,57	8,00±0,27	1,27±0,08
<b>PvlR</b>	43,01±2,03	14,33±0,67	8,90±0,47	8,85±0,22	7,81±0,32	0,28±0,01	2,31±0,08	26,69±0,53	18,91±0,31	26,98±0,41	9,05±0,17	1,23±0,08
<b>BlsR</b>	31,21±2,09	14,14±0,56	6,53±0,34	8,40±0,39	6,01±0,25	0,34±0,01	1,73±0,09	21,91±0,81	11,32±0,37	21,76±0,52	5,42±0,26	1,07±0,05
<b>Nvh</b>	32,60±1,19	18,11±0,41	8,00±0,25	10,84±0,17	8,53±0,50	0,32±0,01	1,88±0,05	23,85±0,46	11,99±0,25	23,10±0,46	6,79±0,28	всегда 1

## ПРИЛОЖЕНИЕ К

Матрица выравнивания последовательностей межгенного спейсера  
*atpB-rbcL Colchicum bulbocodium*

	10	20	30	40
EU237025.1 <i>Colchicum vernum</i> su	TTTTGGATCGAAGAGTACCGAATTGAAAATCAATGTCCGA			
JF933951.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....			
bel-1	.....			
bel-2	.....			
bgch-1	.....			
dnl-1	.....			
eln-2	.....			
ilv-2	.....			
inzh-1	.....			
kmsh-1	.....			
krf-1	.....			
nech-1-1	.....			
nvt-1	.....			
rost-1	.....			
rvn-1	.....			
sml-1	.....			
str-2-2	.....			
strp-1	.....			
	50	60	70	80
EU237025.1 <i>Colchicum vernum</i> su	TAGCAAGTTGATCGATTAATTCAATAAGAAATAACTGGAG			
JF933951.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....			
bel-1	.....			
bel-2	.....			
bgch-1	.....			
dnl-1	.....			
eln-2	.....			
ilv-2	.....			
inzh-1	.....			
kmsh-1	.....			
krf-1	.....			
nech-1-1	.....			
nvt-1	.....			
rost-1	.....			
rvn-1	.....			
sml-1	.....			
str-2-2	.....			
strp-1	.....			
	90	100	110	120
EU237025.1 <i>Colchicum vernum</i> su	TTAGCATTTCGATTTAGTCCGTACTACTCAAACGAATTCAA			
JF933951.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....			
bel-1	.....			
bel-2	.....			
bgch-1	.....			
dnl-1	.....			
eln-2	.....			
ilv-2	.....			
inzh-1	.....			
kmsh-1	.....			
krf-1	.....			
nech-1-1	.....			
nvt-1	.....			
rost-1	.....			
rvn-1	.....			
sml-1	.....			
str-2-2	.....			
strp-1	.....			
	130	140	150	160
EU237025.1 <i>Colchicum vernum</i> su	TTCAAATCGTTTACTCATTGAATAAGTAAATTTTCAAGCTC			
JF933951.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....			
bel-1	.....			
bel-2	.....			
bgch-1	.....			
dnl-1	.....			
eln-2	.....			
ilv-2	.....			
inzh-1	.....			

```

kmsh-1 .....
krf-1 .....
nech-1-1 .....
nvt-1 .....
rost-1 .....
rvn-1 .....
sml-1 .....
str-2-2 .....
strp-1 .....

```

170 180 190 200

```

EU237025.1 Colchicum vernum su AACCAATCTTTTTTCTCAAGTAGATAAAATAAGAAATTGTG
JF933951.1 Colchicum bulbocodi .....
bel-1 .....
bel-2 .....
bgch-1 .....
dnl-1 .....
eln-2 .....
ilv-2 .....
inzh-1 .....
kmsh-1 .....
krf-1 .....
nech-1-1 .....
nvt-1 .....
rost-1 .....
rvn-1 .....
sml-1 .....
str-2-2 .....
strp-1 .....

```

210 220 230 240

```

EU237025.1 Colchicum vernum su AGTAAATGTGTTTATCATTATGCAAAATGATTGTTCTGAT
JF933951.1 Colchicum bulbocodi .....
bel-1 .....
bel-2 .....
bgch-1 .....
dnl-1 .....
eln-2 .....
ilv-2 .....
inzh-1 .....
kmsh-1 .....
krf-1 .....
nech-1-1 .....
nvt-1 .....
rost-1 .....
rvn-1 .....
sml-1 .....
str-2-2 .....
strp-1 .....

```

250 260 270 280

```

EU237025.1 Colchicum vernum su GTCTATAGATAAATAGATAAATATGGATAGATATGGAAATTCG
JF933951.1 Colchicum bulbocodi .....
bel-1 .....
bel-2 .....
bgch-1 .....
dnl-1 .....
eln-2 .....
ilv-2 .....
inzh-1 .....
kmsh-1 .....
krf-1 .....
nech-1-1 .....
nvt-1 .....
rost-1 .....
rvn-1 .....
sml-1 .....
str-2-2 .....
strp-1 .....

```

290 300 310 320

```

      . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . |
EU237025.1 Colchicum vernum su AACC CGA ACTC ATTT ATG ATT CATT ATTT CGAT CTT ACCA
JF933951.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
str-2-2
strp-1

```

```

      330      340      350      360
      . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . |
EU237025.1 Colchicum vernum su CTCATTGTTCTTAATTTTGCATATTCATTTTGCATATGA
JF933951.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
str-2-2
strp-1

```

```

      370      380      390      400
      . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . |
EU237025.1 Colchicum vernum su ATTTCCACCGATTTTTTTACGCCTTTTTCGTGGGTGAATTA
JF933951.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
str-2-2
strp-1

```

```

      410      420      430      440
      . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . | . . . . |
EU237025.1 Colchicum vernum su TGCCCATTTTTACATCTAGGATTTACATATATATACAACA
JF933951.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsh-1

```

krf-1  
 nech-1-1  
 nvt-1  
 rost-1  
 rvn-1  
 sml-1  
 str-2-2  
 strp-1

450 460 470 480

EU237025.1 Colchicum vernum su **TATATCACTGTCAAGGGGAATTTTATTAGATTAAAAAT**  
 JF933951.1 Colchicum bulbocodi

bel-1  
 bel-2  
 bgch-1  
 dnl-1  
 eln-2  
 ilv-2  
 inzh-1  
 kmsh-1  
 krf-1  
 nech-1-1  
 nvt-1  
 rost-1  
 rvn-1  
 sml-1  
 str-2-2  
 strp-1

490 500 510 520

EU237025.1 Colchicum vernum su **TACGAAGGGGTAAATTATAAATTTGCAAAACAAGGATTG**  
 JF933951.1 Colchicum bulbocodi

bel-1  
 bel-2  
 bgch-1  
 dnl-1  
 eln-2  
 ilv-2  
 inzh-1  
 kmsh-1  
 krf-1  
 nech-1-1  
 nvt-1  
 rost-1  
 rvn-1  
 sml-1  
 str-2-2  
 strp-1

530 540 550 560

EU237025.1 Colchicum vernum su **GGTTGCGTCATATATATCAAAGAGTATACAATAATAATGT**  
 JF933951.1 Colchicum bulbocodi

bel-1  
 bel-2  
 bgch-1  
 dnl-1  
 eln-2  
 ilv-2  
 inzh-1  
 kmsh-1  
 krf-1  
 nech-1-1  
 nvt-1  
 rost-1  
 rvn-1  
 sml-1  
 str-2-2  
 strp-1

570 580 590 600

EU237025.1 Colchicum vernum su **ATTTGACGAATCAAATACATGGTCTAATAATAAACCATTT**  
JF933951.1 Colchicum bulbocodi .....  
bel-1 .....  
bel-2 .....  
bgch-1 .....  
dnl-1 .....  
eln-2 .....  
ilv-2 .....  
inzh-1 .....  
kmsh-1 .....  
krf-1 .....  
nech-1-1 .....  
nvt-1 .....  
rost-1 .....  
rvn-1 .....  
sml-1 .....  
str-2-2 .....  
strp-1 .....

610 620 630 640

EU237025.1 Colchicum vernum su **TAACATTGTAATTAGTTGCTAATATTAGTTTCATATTTTT**  
JF933951.1 Colchicum bulbocodi .....  
bel-1 .....  
bel-2 .....  
bgch-1 .....  
dnl-1 .....  
eln-2 .....  
ilv-2 .....  
inzh-1 .....  
kmsh-1 .....  
krf-1 .....  
nech-1-1 .....  
nvt-1 .....  
rost-1 .....  
rvn-1 .....  
sml-1 .....  
str-2-2 .....  
strp-1 .....

650 660 670 680

EU237025.1 Colchicum vernum su **TTGAAGGATTCTTGTCAAAGGTTTCATTTATTTTCGCCTA**  
JF933951.1 Colchicum bulbocodi .....  
bel-1 .....  
bel-2 .....  
bgch-1 .....  
dnl-1 .....  
eln-2 .....  
ilv-2 .....  
inzh-1 .....  
kmsh-1 .....  
krf-1 .....  
nech-1-1 .....  
nvt-1 .....  
rost-1 .....  
rvn-1 .....  
sml-1 .....  
str-2-2 .....  
strp-1 .....

690 700 710 720

EU237025.1 Colchicum vernum su **ATTTCATATCGAGTAGACCTTGTTATTGTGAGAATTCCTTAA**  
JF933951.1 Colchicum bulbocodi .....  
bel-1 .....  
bel-2 .....  
bgch-1 .....  
dnl-1 .....  
eln-2 .....  
ilv-2 .....  
inzh-1 .....  
kmsh-1 .....  
krf-1 .....

```

nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
str-2-2
strp-1

```

730 740 750 760

```

EU237025.1 Colchicum vernum su TTCATGAGTTGTAGGGAGGGACTTATGTCACCCAAACAG
JF933951.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
str-2-2
strp-1

```

770 780 790 800

```

EU237025.1 Colchicum vernum su AGACTAAAGCAAGTCTGGATTCAAAGCCGGTGTTAAAGA
JF933951.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
str-2-2
strp-1

```

810 820 830 840

```

EU237025.1 Colchicum vernum su TTACAAATTGACTTATTATACTCCTGAATACCAAACCAAG
JF933951.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
str-2-2
strp-1

```

850 860 870 880

```

EU237025.1 Colchicum vernum su GATACTGATATCTTGGCAGCATTCCGAGTAACTCCGCAAC

```

JF933951.1 Colchicum bulbocodi .....  
bel-1 .....  
bel-2 .....  
bgch-1 .....  
dnl-1 .....  
eln-2 .....  
ilv-2 .....  
inzh-1 .....  
kmsh-1 .....  
krf-1 .....  
nech-1-1 .....  
nvt-1 .....  
rost-1 .....  
rvn-1 .....  
sml-1 .....  
str-2-2 .....  
strp-1 .....

.....|.....|.....|.....|.....|.....  
                  890                  900  
EU237025.1 Colchicum vernum su CGGGGGTTCCGCTGAAGAAGC  
JF933951.1 Colchicum bulbocodi .....  
bel-1 .....  
bel-2 .....  
bgch-1 .....  
dnl-1 .....  
eln-2 .....  
ilv-2 .....  
inzh-1 .....  
kmsh-1 .....  
krf-1 .....  
nech-1-1 .....  
nvt-1 .....  
rost-1 .....  
rvn-1 .....  
sml-1 .....  
str-2-2 .....  
strp-1 .....

## ПРИЛОЖЕНИЕ Л

## Матрица выравнивания последовательностей межгенного спейсера

*psbA-trnH C. bulbocodium*

	10	20	30	40	50	60
JF934077.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	CGGC	TGTTGAAGCTCCG	TCTACAAATGGATAAGAC	TTTTCCGGTCTTAGTGTATACGAATC		
JF934078.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>						
bel-1						
bel-2						
bgch-1						
dnl-1						
eln-2						
ilv-1						
inzh-1						
kmsh-1						
krf-1						
nech-1-1						
nvt-1						
rost-1						
rvn-1						
sml-1						
srt-2-2						
strp-1						
	70	80	90	100	110	120
JF934077.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	GTTGAAGGAGCAATACCAAACTCTTGCTTTAGCAAGAGGTTTGGTATTGCTCCCTTTT					
JF934078.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>			AA			
bel-1			AA			
bel-2			AA			
bgch-1			AA			
dnl-1			AA			
eln-2			AA			
ilv-1			AA			
inzh-1			AA			
kmsh-1			AA			
krf-1						
nech-1-1						
nvt-1						
rost-1			AA			
rvn-1			AA			
sml-1			AA			
srt-2-2			AA			
strp-1			AA			
	130	140	150	160	170	180
JF934077.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	GTTGGATTCAGTCATATAGTGTTTTGCACACTAAACACACATATAACACTTCCCTCATGT					
JF934078.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>						
bel-1						
bel-2						
bgch-1						
dnl-1						
eln-2						
ilv-1						
inzh-1						
kmsh-1						
krf-1						
nech-1-1						
nvt-1						
rost-1						
rvn-1						
sml-1						
srt-2-2						
strp-1						
	190	200	210	220	230	240
JF934077.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	TTATTTTTCCATTTTTCTTAATAAATGATTAGCTACAAAAGGATTTTTTTTAGTGAAC					
JF934078.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>						
bel-1						
bel-2						
bgch-1						
dnl-1						
eln-2						
ilv-1						
inzh-1						

```

kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
srt-2-2
strp-1

```

250 260 270 280 290 300

```

JF934077.1 Colchicum bulbocodi GTGTCACGGCGGATTCTCCTTTTTTACATTATAAAATGGGTATTCTATGCCCAATAT
JF934078.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-1
inzh-1
kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
srt-2-2
strp-1

```

310 320 330 340 350 360

```

JF934077.1 Colchicum bulbocodi CTCGATCTAAAGTATGGAGGTAAAGAATAAATACATAATGATATGAATGGAAAAAGAAA
JF934078.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-1
inzh-1
kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
srt-2-2
strp-1

```

370 380 390 400

```

JF934077.1 Colchicum bulbocodi AAGAGAAAATCCTTTAGCTAGATAAGGGGCGGATGTAGCCAA
JF934078.1 Colchicum bulbocodi
bel-1
bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-1
inzh-1
kmsh-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
srt-2-2
strp-1

```

## ПРИЛОЖЕНИЕ М

Матрица выравнивания последовательностей межгенного спейсера *trnL-trnF*  
*C. bulbocodium*

	10	20	30	40	50	60
AJ551348.1 B. vernum	ACTTGATTAGATTGAGCCTTGGTATGGAAACCTGCTAAGTGGTAACTTCCAAATTCAGAG					
bgch	.....					
inzh	.....					
kmsk	.....					
rost	.....					
rvn	.....					
strp	.....					
Me-1	.....					
Mt-1	.....					
	70	80	90	100	110	120
AJ551348.1 B. vernum	AAACCTTGGAAATTAATAATGGGCATCTGAGCCAAATCTTTATGTTAAGAAAAACAAGG					
bgch	.....					
inzh	.....					
kmsk	.....					
rost	.....					
rvn	.....T.....					
strp	.....T.....					
Me-1	.....					
Mt-1	.....					
	130	140	150	160	170	180
AJ551348.1 B. vernum	ATAGGTGCAGAGACTCAATGGAAGCTGTTCTAACAAATGGAATTGACGTTGACTACGTTG					
bgch	.....					
inzh	.....					
kmsk	.....					
rost	.....					
rvn	.....					
strp	.....					
Me-1	.....					
Mt-1	.....					
	190	200	210	220	230	240
AJ551348.1 B. vernum	CGTTGGTAGCTGGAATCCCTCTATCGAAATTACAGAAAGGATGACCCATATATGCGTATAT					
bgch	.....					
inzh	.....					
kmsk	.....					
rost	.....					
rvn	.....					
strp	.....					
Me-1	.....					
Mt-1	.....					
	250	260	270	280	290	300
AJ551348.1 B. vernum	ATACATACTGACATATCAAAACGATTAATCACAACTCGAATCTGGAATCCATATTATTAAC					
bgch	.....					
inzh	.....					
kmsk	.....					
rost	.....					
rvn	.....					
strp	.....					
Me-1	.....A.....					
Mt-1	.....					
	310	320	330	340	350	360
AJ551348.1 B. vernum	TATAACTATATATTATAGTTATTATTATATATATATTTTATATTTAAAAAAGATATAT					
bgch	.....T.....					
inzh	.....T.....					
kmsk	.....					
rost	.....					
rvn	.....					
strp	.....					
Me-1	.....GT.....					
Mt-1	.....GT.....					
	370	380	390	400	410	420
	.....					



```

inzh
kmsh
rost
rvn
strp
Me-1
Mt-1

```

790 800 810 820 830 840

```

AJ551348.1 B. vernum AAGTTCCCTTGGATAGATACCCCTACAAATGTTCAATTTGTAGGTAAGGAATTCCGTATT
bgch
inzh
kmsh
rost
rvn
strp
Me-1
Mt-1

```

850 860 870 880 890 900

```

AJ551348.1 B. vernum GAATCATTACAGTCCATATCGCCAA-GAAAACTTTTTTTTTTTTTT-AGATCTAAGA
bgch
inzh
kmsh
rost
rvn
strp
Me-1
Mt-1

```

910 920 930 940 950 960

```

AJ551348.1 B. vernum A-----
bgch .ATTTTTGGATTGGGTAAAATTTATTAAGAAATTCCTTAATATATTAATCCCTTTTAATTTA
inzh .ATTTTTGGATTGGGTAAAATTTATTAAGAAATTCCTTAATATATTAATCCCTTTTAATTTA
kmsh .ATTTTTGGATTGGGTAAAATTTATTAAGAAATTCCTTAATATATTAATCCCTTTTAATTTA
rost .ATTTTTGGATTGGGTAAAATTTATTAAGAAATTCCTTAATATATTAATCCCTTTTAATTTA
rvn .ATTTTTGGATTGGGTAAAATTTATTAAGAAATTCCTTAATATATTAATCCCTTTTAATTTA
strp .ATTTTTGGATTGGGTAAAATTTATTAAGAAATTCCTTAATATATTAATCCCTTTTAATTTA
Me-1 .ATTTTTGGATTGGGTAAAATTTATTAAGAAATTCCTTAATATATTAATCCCTTTTAATTTA
Mt-1 .ATTTTTGGATTGGGTAAAATTTATTAAGAAATTCCTTAATATATTAATCCCTTTTAATTTA

```

970 980 990 1000 1010 1020

```

AJ551348.1 B. vernum -----
bgch ATTGAAATTGACATGGATACAAGTACTTTACTAGGAACTTGAACGGTGCACGGCGAATGG
inzh ATTGAAATTGACATGGATACAAGTACTTTACTAGGAACTTGAACGGTGCACGGCGAATGG
kmsh ATTGAAATTGACATGGATACAAGTACTTTACTAGGAACTTGAACGGTGCACGGCGAATGG
rost ATTGAAATTGACATGGATACAAGTACTTTACTAGGAACTTGAACGGTGCACGGCGAATGG
rvn ATTGAAATTGACATGGATACAAGTACTTTACTAGGAACTTGAACGGTGCACGGCGAATGG
strp ATTGAAATTGACATGGATACAAGTACTTTACTAGGAACTTGAACGGTGCACGGCGAATGG
Me-1 ATTGAAATTGACATGGATACAAGTACTTTACTAGGAACTTGAACGGTGCACGGCGAATGG
Mt-1 ATTGAAATTGACATGGATACAAGTACTTTACTAGGAACTTGAACGGTGCACGGCGAATGG

```

1030 1040 1050

```

AJ551348.1 B. vernum -----
bgch TGGGATAGCTCAGTGGTGAGCAGAGGACGTAAA
inzh TGGGATAGCTCAGTGGTGAGCAGAGGACGTAAA
kmsh TGGGATAGCTCAGTGGTGAGCAGAGGACGTAAA
rost TGGGATAGCTCAGTGGTGAGCAGAGGACGTAAA
rvn TGGGATAGCTCAGTGGTGAGCAGAGGACGTAAA
strp TGGGATAGCTCAGTGGTGAGCAGAGGACGTAAA
Me-1 TGGGATAGCTCAGTGGTGAGCAGAGGACGTAAA
Mt-1 TGGGATAGCTCAGTGGTGAGCAGAGGACGTAAA

```

Примечание: Me-1 – *C. eichleri*, Mt-1 – *C. trigynum*.

## ПРИЛОЖЕНИЕ Н

Матрица выравнивания последовательностей межгенного спейсера  
*trnY-trnD C. bulbocodium*

	10	20	30	40	50	60
AY622767.1 <i>Colchicum vernum</i> vo	TGAGTATGATCTAACCCATTTATCCGCCAGAAATATAAATGCCAACCCGTAGAAATAAG					
JF934580.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....					
JF934581.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....					
bel-2	.....					
bgch-1	.....					
dnl-1	.....					
eln-2	.....					
ilv-2	.....					
inzh-1	.....					
kmsch-1	.....					
krf-1	.....					
nech-1-1	.....					
nvt-1	.....					
rost-1	.....					
rvn-1	.....					
sml-1	.....					
srt-2-2	.....					
strp-1	.....					
	70	80	90	100	110	120
AY622767.1 <i>Colchicum vernum</i> vo	GATCAAGAGTCCATTTTTTTCGCTTACCCATTCCTTATCCGCTCTGATTTTTCTAACGA					
JF934580.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....					
JF934581.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....					
bel-2	.....					
bgch-1	.....					
dnl-1	.....					
eln-2	.....					
ilv-2	.....					
inzh-1	.....					
kmsch-1	.....					
krf-1	.....					
nech-1-1	.....					
nvt-1	.....					
rost-1	.....					
rvn-1	.....					
sml-1	.....					
srt-2-2	.....					
strp-1	.....					
	130	140	150	160	170	180
AY622767.1 <i>Colchicum vernum</i> vo	TCTCAATTCCTTGATACTTAATTTAATTAAGTATCAAGAAAGGAATTAAGTATCAAGAAAG					
JF934580.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....					
JF934581.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....					
bel-2	.....					
bgch-1	.....					
dnl-1	.....					
eln-2	.....					
ilv-2	.....					
inzh-1	.....					
kmsch-1	.....					
krf-1	.....					
nech-1-1	.....					
nvt-1	.....					
rost-1	.....					
rvn-1	.....					
sml-1	.....					
srt-2-2	.....					
strp-1	.....					
	190	200	210	220	230	240
AY622767.1 <i>Colchicum vernum</i> vo	GAAAAAGAGTCCCTTGTTCCTCATTATCTATCGAAAAATAAAAAACCACGAGATTCTTAGT					
JF934580.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....					
JF934581.1 <i>Colchicum bulbocodi</i>	.....					
bel-2	.....					
bgch-1	.....					
dnl-1	.....					
eln-2	.....					
ilv-2	.....					
inzh-1	.....					

```

kmsch-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
srt-2-2
strp-1

```

250 260 270 280 290 300

```

AY622767.1 Colchicum vernum vo AACCTGTATCACTCTTACTATAGTCCATATCTATGTGGATATGATATCAGTATATCATT
JF934580.1 Colchicum bulbocodi
JF934581.1 Colchicum bulbocodi

```

```

bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsch-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
srt-2-2
strp-1

```

310 320 330 340 350 360

```

AY622767.1 Colchicum vernum vo GTTTCCTCTGTTACAACACGATTTATAAAACCATAAGAACACGTATACCATACACCCCGCT
JF934580.1 Colchicum bulbocodi
JF934581.1 Colchicum bulbocodi

```

```

bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsch-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
srt-2-2
strp-1

```

370 380 390 400 410

```

AY622767.1 Colchicum vernum vo GGGATTGTAGTTCAATCGGTCAGAGCACCGCCCTGTCAAGGCGGAAGCTG
JF934580.1 Colchicum bulbocodi
JF934581.1 Colchicum bulbocodi

```

```

bel-2
bgch-1
dnl-1
eln-2
ilv-2
inzh-1
kmsch-1
krf-1
nech-1-1
nvt-1
rost-1
rvn-1
sml-1
srt-2-2
strp-1

```



```

rvn
strp
.....
.....
          250      260      270      280
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum   TTATTGGGGAAGATAATCAATATATTGCTTATGTAGCTTA
KC899460.1 C. robustum
bgch
inzh
kmsh
Me-1
Mt-1
rost
rvn
strp
.....
.....
          290      300      310      320
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum   TCCTTTAGACCTTTTCGAAGAAGGTTCTGTACTAACATG
KC899460.1 C. robustum
bgch
inzh
kmsh
Me-1
Mt-1
rost
rvn
strp
.....
.....
          330      340      350      360
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum   TTTACTTCCATTGTGGGTAATGTATTCCGGTTTTAAAGCCT
KC899460.1 C. robustum
bgch
inzh
kmsh
Me-1
Mt-1
rost
rvn
strp
.....
.....
          370      380      390      400
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum   TACGAGCTCTACGTCTAGAGGATCTACGAATCCCCCTGC
KC899460.1 C. robustum
bgch
inzh
kmsh
Me-1
Mt-1
rost
rvn
strp
.....
.....
          410      420      430      440
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum   TTATTCCAAAACTTTCCAAGGCCGCCACGGCATCCAA
KC899460.1 C. robustum
bgch
inzh
kmsh
Me-1
Mt-1
rost
rvn
strp
.....
.....
          450      460      470      480
.....|.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum   GTTGAACGAGATAAATTGAACAAGTATGGTCGTCCCCTAT
KC899460.1 C. robustum
bgch
inzh
kmsh

```

```

Me-1 .....
Mt-1 .....
rost .....
rvn .....
strp .....

          490          500          510          520
          |.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum TGGGATGTACCATTAAACCAAAATTGGGATTATCCGCAA
KC899460.1 C. robustum .....
bgch .....
inzh .....
kmsh .....
Me-1 .....
Mt-1 .....
rost .....
rvn .....
strp .....

          530          540          550          560
          |.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum GAACTACGGTAGGGCAGTTTATGAATGTCTACGTGGTGA
KC899460.1 C. robustum .....G.....
bgch .....
inzh .....
kmsh .....A.....
Me-1 .....
Mt-1 .....
rost .....
rvn .....
strp .....

          570          580          590          600
          |.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum CTTGATTTTACCAAGGATGATGAAAACGTGAATTCCCAAC
KC899460.1 C. robustum .....
bgch .....
inzh .....
kmsh .....
Me-1 .....
Mt-1 .....
rost .....
rvn .....
strp .....

          610          620          630          640
          |.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum CATTATGCGTTGGAGAGATCGTTCTTATTTTGTGCCGA
KC899460.1 C. robustum .....
bgch .....
inzh .....
kmsh .....
Me-1 .....
Mt-1 .....
rost .....
rvn .....
strp .....

          650          660          670          680
          |.....|.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum AGCAATTTATAAAGCGCAAGCCGAAACGGGCGAAATCAAA
KC899460.1 C. robustum .....
bgch .....
inzh .....
kmsh .....
Me-1 .....
Mt-1 .....
rost .....
rvn .....
strp .....

          690          700
          |.....|.....|.....|.....|
JQ404748.1 C. vernum GGACATTACTTGAATGCTAC
KC899460.1 C. robustum .....

```

bgch	.....
inzh	.....
kmsh	.....
Me-1	.....
Mt-1	.....
rost	.....
rvn	.....
strp	.....

*Примечание: Me-1 – C. eichleri, Mt-1 – C. trigynum.*

## ПРИЛОЖЕНИЕ П

Матрица выравнивания последовательностей гена *rpS16 C. bulbocodium*  
и внешних групп

	10	20	30	40	50	60
AJ551220 <i>Hexacyrtis dickiana</i>	-----CGTGGATTCTTACATCCACCATTTTCCATAAAAATAAAGATGCTCCCGGCTCG					
AJ551190 <i>Androcymbium</i>	GATCTGA.....A.....					
JF934200 <i>C. bivonae</i>	GATCTGA.....					
JF934199 <i>C. bivonae</i> strain 2105	GATCTGA.....					
JF934238 <i>C. imperatoris-frideri</i>	GATCTGA.....					
JF934243 <i>C. laetum</i>	GATCTGA.....					
JF934252 <i>C. macedonicum</i>	-----					
JF934266 <i>C. parnassicum</i>	-----					
JF934291 <i>C. szovitsii</i>	GATCTGA.....					
JF934293 <i>C. szovitsii</i> subsp. sz	GATCTGA.....					
JF934294 <i>C. szovitsii</i> subsp. sz	GATCTGA.....					
JF934295 <i>C. trigynum</i>	-----					
JF934296 <i>C. trigynum</i>	GATCTGA.....					
JF934303 <i>C. tuviae</i>	GATCTGA.....					
AJ551202 <i>C. vernum</i>	GATCTGA.....A.....					
JF934203 subsp. <i>bulbocodium</i> 226	GATCTGA.....A.....					
JF934204 subsp. <i>versicolor</i> 2270	GATCTGA.....A.....					
klch_1 <i>C. laetum</i>	GATCTGA.....					
klch_2 <i>C. laetum</i>	GATCTGA.....					
klch_3 <i>C. laetum</i>	GATCTGA.....					
M_eichleri	GATCTGA.....					
M_trigynum	GATCTGA.....					
bel_1	GATCTGA.....A.....					
bel_2	GATCTGA.....A.....					
bgch_1	GATCTGA.....A.....					
bgch_2	GATCTGA.....A.....					
bgch_3	GATCTGA.....A.....					
bls_1_1	GATCTGA.....A.....					
bls_1_2	GATCTGA.....A.....					
bls_1_3	GATCTGA.....A.....					
bls_2_1	GATCTGA.....A.....					
bls_2_2	GATCTGA.....A.....					
bls_2_3	GATCTGA.....A.....					
dnl_1	GATCTGA.....A.....					
dnl_2	GATCTGA.....A.....					
dnl_3	GATCTGA.....A.....					
eln_1	GATCTGA.....A.....					
eln_2	GATCTGA.....A.....					
eln_3	GATCTGA.....A.....					
eng_1_1	GATCTGA.....A.....					
eng_1_2	GATCTGA.....A.....					
eng_1_3	GATCTGA.....A.....					
eng_2_1	GATCTGA.....A.....					
eng_2_2	GATCTGA.....A.....					
eng_2_3	GATCTGA.....A.....					
eng_3_1	GATCTGA.....A.....					
eng_3_2	GATCTGA.....A.....					
eng_3_3	GATCTGA.....A.....					
grn_1	GATCTGA.....A.....					
grn_2	GATCTGA.....A.....					
grn_3	GATCTGA.....A.....					
ilv_1	GATCTGA.....A.....					
ilv_2	GATCTGA.....A.....					
ilv_3	GATCTGA.....A.....					
inzh_1	GATCTGA.....A.....					
inzh_2	GATCTGA.....A.....					
inzh_3	GATCTGA.....A.....					
klt_1	GATCTGA.....A.....					
klt_2	GATCTGA.....A.....					
klt_3	GATCTGA.....A.....					
kmsh_1	GATCTGA.....A.....					
kmsh_2	GATCTGA.....A.....					
kmsh_3	GATCTGA.....A.....					
knt_1	GATCTGA.....A.....					
kot_1	GATCTGA.....A.....					
kot_2	GATCTGA.....A.....					
kot_3	GATCTGA.....A.....					
krf_1	GATCTGA.....A.....					
krf_2	GATCTGA.....A.....					
krm_1_1	GATCTGA.....A.....					
krm_1_2	GATCTGA.....A.....					
krm_1_3	GATCTGA.....A.....					

kum_1	GATCTGA.....A...
kum_2	GATCTGA.....A...
kum_3	GATCTGA.....A...
mih_1	GATCTGA.....A...
mih_2	GATCTGA.....A...
mih_3	GATCTGA.....A...
nech_1_1	GATCTGA.....A...
nech_1_2	GATCTGA.....A...
nech_1_3	GATCTGA.....A...
nech_2_1	GATCTGA.....A...
nech_2_2	GATCTGA.....A...
nech_2_3	GATCTGA.....A...
nvt_1	GATCTGA.....A...
nvt_2	GATCTGA.....A...
nvt_3	GATCTGA.....A...
otr_1	GATCTGA.....A...
otr_2	GATCTGA.....A...
otr_3	GATCTGA.....A...
prvl_1	GATCTGA.....A...
prvl_2	GATCTGA.....A...
prvl_3	GATCTGA.....A...
pvl_1	GATCTGA.....A...
pvl_2	GATCTGA.....A...
pvl_3	GATCTGA.....A...
rost_1	GATCTGA.....A...
rost_2	GATCTGA.....A...
rost_3	GATCTGA.....A...
rss_1	GATCTGA.....A...
rss_2	GATCTGA.....A...
rss_3	GATCTGA.....A...
rvn_1	GATCTGA.....A...
rvn_2	GATCTGA.....A...
rvn_3	GATCTGA.....A...
sml_1	GATCTGA.....A...
sml_2	GATCTGA.....A...
sml_3	GATCTGA.....A...
srt_1_1	GATCTGA.....A...
srt_1_2	GATCTGA.....A...
srt_1_3	GATCTGA.....A...
srt_2_1	GATCTGA.....A...
srt_2_2	GATCTGA.....A...
srt_2_3	GATCTGA.....A...
strp_1	GATCTGA.....A...
strp_2	GATCTGA.....A...
strp_3	GATCTGA.....A...
tpv_1	GATCTGA.....A...
tpv_2	GATCTGA.....A...
tpv_3	GATCTGA.....A...
	.....70.....80.....90.....100.....110.....120
AJ551220 Hexacyrtis dickiana	ACATAGTTTGTCTGTTCC-----ACCGGGAACCTAATTTCT
AJ551190 Androcymbium	.....T.....
JF934200 C bivonae	.....T.....
JF934199 C bivonae strain 2105	.....T.....
JF934238 C imperatoris-frideri	.....TCGACATAGTTTGTCTGTTCC.....T.....
JF934243 C laetum	.....T.....A.
JF934252 C macedonicum	-----
JF934266 C parnassicum	-----
JF934291 C szovitsii	.....T.....
JF934293 C szovitsii subsp. sz	.....T.....
JF934294 C szovitsii subsp. sz	.....T.....
JF934295 C trigynum	.....T.....
JF934296 C trigynum	.....T.....
JF934303 C tuviae	.....T.....
AJ551202 C vernum	.....T.....
JF934203 subsp bulbocodium 226	.....T.....
JF934204 subsp versicolor 2270	.....T.....
klch_1 C laetum	.....T.....
klch_2 C laetum	.....T.....
klch_3 C laetum	.....T.....
M_eichleri	.....T.....
M_trigynum	.....T.....
bel_1	.....T.....

bel_2	.....	T
bgch_1	.....	T
bgch_2	.....	T
bgch_3	.....	T
bls_1_1	.....	T
bls_1_2	.....	T
bls_1_3	.....	T
bls_2_1	.....	T
bls_2_2	.....	T
bls_2_3	.....	T
dnl_1	.....	T
dnl_2	.....	T
dnl_3	.....	T
eln_1	.....	T
eln_2	.....	T
eln_3	.....	T
eng_1_1	.....	T
eng_1_2	.....	T
eng_1_3	.....	T
eng_2_1	.....	T
eng_2_2	.....	T
eng_2_3	.....	T
eng_3_1	.....	T
eng_3_2	.....	T
eng_3_3	.....	T
grn_1	.....	T
grn_2	.....	T
grn_3	.....	T
ilv_1	.....	T
ilv_2	.....	T
ilv_3	.....	T
inzh_1	.....	T
inzh_2	.....	T
inzh_3	.....	T
klt_1	.....	T
klt_2	.....	T
klt_3	.....	T
kms_1	.....	T
kms_2	.....	T
kms_3	.....	T
knt_1	.....	T
kot_1	.....	T
kot_2	.....	T
kot_3	.....	T
krf_1	.....	T
krf_2	.....	T
krm_1_1	.....	T
krm_1_2	.....	T
krm_1_3	.....	T
kum_1	.....	T
kum_2	.....	T
kum_3	.....	T
mih_1	.....	T
mih_2	.....	T
mih_3	.....	T
nech_1_1	.....	T
nech_1_2	.....	T
nech_1_3	.....	T
nech_2_1	.....	T
nech_2_2	.....	T
nech_2_3	.....	T
nvt_1	.....	T
nvt_2	.....	T
nvt_3	.....	T
otr_1	.....	T
otr_2	.....	T
otr_3	.....	T
prvl_1	.....	T
prvl_2	.....	T
prvl_3	.....	T
pvl_1	.....	T
pvl_2	.....	T
pvl_3	.....	T
rost_1	.....	T

rost_2	.....	T	.....
rost_3	.....	T	.....
rss_1	.....	T	.....
rss_2	.....	T	.....
rss_3	.....	T	.....
rvn_1	.....	T	.....
rvn_2	.....	T	.....
rvn_3	.....	T	.....
sml_1	.....	T	.....
sml_2	.....	T	.....
sml_3	.....	T	.....
srt_1_1	.....	T	.....
srt_1_2	.....	T	.....
srt_1_3	.....	T	.....
srt_2_1	.....	T	.....
srt_2_2	.....	T	.....
srt_2_3	.....	T	.....
strp_1	.....	T	.....
strp_2	.....	T	.....
strp_3	.....	T	.....
tpv_1	.....	T	.....
tpv_2	.....	T	.....
tpv_3	.....	T	.....

	130	140	150	160	170	180
AJ551220 Hexacyrtis dickiana	GTTGGATTTC	AATCTAAAT		AGTACATGATGAAGCTCGAGCAGAAAAG		
AJ551190 Androcymbium	.....	.....	.....	AT	.....	G
JF934200_C bivonae	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934199_C bivonae strain 2105	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934238_C imperatoris-frideri	.....	.....	.....	CAATCTAAAT	.....	G
JF934243_C laetum	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934252_C macedonicum	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934266_C parnassicum	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934291_C szovitsii	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934293_C szovitsii subsp. sz	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934294_C szovitsii subsp. sz	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934295_C trigynum	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934296_C trigynum	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934303_C tuviae	.....	.....	.....	.....	.....	G
AJ551202_C vernum	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934203_subsp_bulbocodium_226	.....	.....	.....	.....	.....	G
JF934204_subsp_versicolor_2270	.....	.....	.....	.....	.....	G
klch_1_C laetum	.....	.....	.....	.....	.....	G
klch_2_C laetum	.....	.....	.....	.....	.....	G
klch_3_C laetum	.....	.....	.....	.....	.....	G
M eichleri	.....	.....	.....	.....	.....	G
M trigynum	.....	.....	.....	.....	.....	G
bel_1	.....	.....	.....	.....	.....	G
bel_2	.....	.....	.....	.....	.....	G
bgch_1	.....	.....	.....	.....	.....	G
bgch_2	.....	.....	.....	.....	.....	G
bgch_3	.....	.....	.....	.....	.....	G
bls_1_1	.....	.....	.....	.....	.....	G
bls_1_2	.....	.....	.....	.....	.....	G
bls_1_3	.....	.....	.....	.....	.....	G
bls_2_1	.....	.....	.....	.....	.....	G
bls_2_2	.....	.....	.....	.....	.....	G
bls_2_3	.....	.....	.....	.....	.....	G
dnl_1	.....	.....	.....	.....	.....	G
dnl_2	.....	.....	.....	.....	.....	G
dnl_3	.....	.....	.....	.....	.....	G
eln_1	.....	.....	.....	.....	.....	G
eln_2	.....	.....	.....	.....	.....	G
eln_3	.....	.....	.....	.....	.....	G
eng_1_1	.....	.....	.....	.....	.....	G
eng_1_2	.....	.....	.....	.....	.....	G
eng_1_3	.....	.....	.....	.....	.....	G
eng_2_1	.....	.....	.....	.....	.....	G
eng_2_2	.....	.....	.....	.....	.....	G
eng_2_3	.....	.....	.....	.....	.....	G
eng_3_1	.....	.....	.....	.....	.....	G
eng_3_2	.....	.....	.....	.....	.....	G
eng_3_3	.....	.....	.....	.....	.....	G

```

grn_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
grn_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
grn_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
ilv_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
ilv_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
ilv_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
inzh_1     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
inzh_2     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
inzh_3     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
klt_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
klt_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
klt_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
kmsh_1     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
kmsh_2     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
kmsh_3     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
knt_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
kot_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
kot_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
kot_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
krf_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
krf_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
krm_1_1    . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
krm_1_2    . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
krm_1_3    . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
kum_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
kum_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
kum_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
mih_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
mih_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
mih_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
nech_1_1   . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
nech_1_2   . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
nech_1_3   . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
nech_2_1   . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
nech_2_2   . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
nech_2_3   . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
nvt_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
nvt_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
nvt_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
otr_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
otr_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
otr_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
prvl_1     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
prvl_2     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
prvl_3     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
pvl_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
pvl_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
pvl_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
rost_1     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
rost_2     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
rost_3     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
rss_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
rss_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
rss_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
rvn_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
rvn_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
rvn_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
sml_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
sml_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
sml_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
srt_1_1    . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
srt_1_2    . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
srt_1_3    . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
srt_2_1    . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
srt_2_2    . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
srt_2_3    . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
strp_1     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
strp_2     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
strp_3     . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
tpv_1      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
tpv_2      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .
tpv_3      . . . . . ATTC . . . . . G . . . . .

```

AJ551220 Hexacyrtis dickiana	GATTGATTCATTTTTAGGAGGAAGAATCTAGGGTTAATGACAATCAATAAGTCGGACCA
AJ551190 Androcymbium	.A.
JF934200 C bivonae	.A.
JF934199 C bivonae strain 2105	.A.
JF934238 C imperatoris-frideri	.A.
JF934243 C laetum	.A.
JF934252 C macedonicum	.C.
JF934266 C parnassicum	.C.
JF934291 C szovitsii	.A.
JF934293 C szovitsii subsp. sz	.A.
JF934294 C szovitsii subsp. sz	.A.
JF934295 C trigynum	.A.
JF934296 C trigynum	.A.
JF934303 C tuviae	.A.
AJ551202 C vernum	.G.
JF934203 subsp bulbocodium 226	.G.
JF934204 subsp versicolor 2270	.G.
klch_1 C laetum	.A.
klch_2 C laetum	.A.
klch_3 C laetum	.A.
M eichleri	.A.
M trigynum	.A.
bel_1	.G.
bel_2	.G.
bgch_1	.G.
bgch_2	.G.
bgch_3	.G.
bls_1_1	.G.
bls_1_2	.G.
bls_1_3	.G.
bls_2_1	.G.
bls_2_2	.G.
bls_2_3	.G.
dnl_1	.G.
dnl_2	.G.
dnl_3	.G.
eln_1	.G.
eln_2	.G.
eln_3	.G.
eng_1_1	.G.
eng_1_2	.G.
eng_1_3	.G.
eng_2_1	.G.
eng_2_2	.G.
eng_2_3	.G.
eng_3_1	.G.
eng_3_2	.G.
eng_3_3	.G.
grn_1	.G.
grn_2	.G.
grn_3	.G.
ilv_1	.G.
ilv_2	.G.
ilv_3	.G.
inzh_1	.G.
inzh_2	.G.
inzh_3	.G.
klt_1	.G.
klt_2	.G.
klt_3	.G.
kms_1	.G.
kms_2	.G.
kms_3	.G.
knt_1	.G.
kot_1	.G.
kot_2	.G.
kot_3	.G.
krf_1	.G.
krf_2	.G.
krm_1_1	.G.
krm_1_2	.G.
krm_1_3	.G.
kum_1	.G.

```

kum_2 .G.....A.....
kum_3 .G.....A.....
mih_1 .G.....A.....
mih_2 .G.....A.....
mih_3 .G.....A.....
nech_1_1 .G.....A.....
nech_1_2 .G.....A.....
nech_1_3 .G.....A.....
nech_2_1 .G.....A.....
nech_2_2 .G.....A.....
nech_2_3 .G.....A.....
nvt_1 .G.....A.....
nvt_2 .G.....A.....
nvt_3 .G.....A.....
otr_1 .G.....A.....
otr_2 .G.....A.....
otr_3 .G.....A.....
prvl_1 .G.....A.....
prvl_2 .G.....A.....
prvl_3 .G.....A.....
pvl_1 .G.....A.....
pvl_2 .G.....A.....
pvl_3 .G.....A.....
rost_1 .G.....A.....
rost_2 .G.....A.....
rost_3 .G.....A.....
rss_1 .G.....A.....
rss_2 .G.....A.....
rss_3 .G.....A.....
rvn_1 .G.....A.....
rvn_2 .G.....A.....
rvn_3 .G.....A.....
sml_1 .G.....A.....
sml_2 .G.....A.....
sml_3 .G.....A.....
srt_1_1 .G.....A.....
srt_1_2 .G.....A.....
srt_1_3 .G.....A.....
srt_2_1 .G.....A.....
srt_2_2 .G.....A.....
srt_2_3 .G.....A.....
strp_1 .G.....A.....
strp_2 .G.....A.....
strp_3 .G.....A.....
tpv_1 .G.....A.....
tpv_2 .G.....A.....
tpv_3 .G.....A.....

```

```

                250      260      270      280      290      300
AJ551220 Hexacyrtis dickiana ACTTTGTAAGTATATCCTCAATATACAAATCGAAGGGTGAAAATTCAAATAAGTTTGAAA
AJ551190 Androcymbium .....T.....
JF934200 C bivonae .....T.....
JF934199 C bivonae strain 2105 .....T.....
JF934238 C imperatoris-frideri .....T.....
JF934243 C laetum .....T.....
JF934252 C macedonicum .....T.....
JF934266 C parnassicum .....T.....
JF934291 C szovitsii .....T.....A.....
JF934293 C szovitsii subsp. sz .....T.....
JF934294 C szovitsii subsp. sz .....T.....A.....
JF934295 C trigynum .....T.....
JF934296 C trigynum .....T.....
JF934303 C tuviae .....T.....
AJ551202 C vernum .....T.....
JF934203 subsp bulbocodium 226 .....T.....
JF934204 subsp versicolor 2270 .....T.....
klch_1 C laetum .....T.....
klch_2 C laetum .....T.....
klch_3 C laetum .....T.....
M eichleri .....T.....
M trigynum .....T.....
bel_1 .....T.....
bel_2 .....T.....

```

bgch_1	T	---
bgch_2	T	---
bgch_3	T	---
bls_1_1	T	---
bls_1_2	T	---
bls_1_3	T	---
bls_2_1	T	---
bls_2_2	T	---
bls_2_3	T	---
dnl_1	T	---
dnl_2	T	---
dnl_3	T	---
eln_1	T	---
eln_2	T	---
eln_3	T	---
eng_1_1	T	---
eng_1_2	T	---
eng_1_3	T	---
eng_2_1	T	---
eng_2_2	T	---
eng_2_3	T	---
eng_3_1	T	---
eng_3_2	T	---
eng_3_3	T	---
grn_1	T	---
grn_2	T	---
grn_3	T	---
ilv_1	T	---
ilv_2	T	---
ilv_3	T	---
inzh_1	T	---
inzh_2	T	---
inzh_3	T	---
klt_1	T	---
klt_2	T	---
klt_3	T	---
kms_1	T	---
kms_2	T	---
kms_3	T	---
knt_1	T	---
kot_1	T	---
kot_2	T	---
kot_3	T	---
krf_1	T	---
krf_2	T	---
krm_1_1	T	---
krm_1_2	T	---
krm_1_3	T	---
kum_1	T	---
kum_2	T	---
kum_3	T	---
mih_1	T	---
mih_2	T	---
mih_3	T	---
nech_1_1	T	---
nech_1_2	T	---
nech_1_3	T	---
nech_2_1	T	---
nech_2_2	T	---
nech_2_3	T	---
nvt_1	T	---
nvt_2	T	---
nvt_3	T	---
otr_1	T	---
otr_2	T	---
otr_3	T	---
prv_1_1	T	---
prv_1_2	T	---
prv_1_3	T	---
pvl_1	T	---
pvl_2	T	---
pvl_3	T	---
rost_1	T	---
rost_2	T	---

```

rost_3          . . . . . T . . . . .
rss_1           . . . . . T . . . . .
rss_2           . . . . . T . . . . .
rss_3           . . . . . T . . . . .
rvn_1           . . . . . T . . . . .
rvn_2           . . . . . T . . . . .
rvn_3           . . . . . T . . . . .
sml_1           . . . . . T . . . . .
sml_2           . . . . . T . . . . .
sml_3           . . . . . T . . . . .
srt_1_1        . . . . . T . . . . .
srt_1_2        . . . . . T . . . . .
srt_1_3        . . . . . T . . . . .
srt_2_1        . . . . . T . . . . .
srt_2_2        . . . . . T . . . . .
srt_2_3        . . . . . T . . . . .
strp_1         . . . . . T . . . . .
strp_2         . . . . . T . . . . .
strp_3         . . . . . T . . . . .
tpv_1          . . . . . T . . . . .
tpv_2          . . . . . T . . . . .
tpv_3          . . . . . T . . . . .

```

```

                                310      320      330      340      350      360
AJ551220 Hexacyrtis dickiana  TAAATATAAAAAAGTAAGATTTA-TAAGA-----ATGCAGAAAACCGT-TTCGATC
AJ551190 Androcymbium          . . . . . G . . . . .
JF934200 C bivonae             . . . . . G . . . . .
JF934199 C bivonae strain 2105 . . . . . G . . . . .
JF934238 C imperatoris-frideri . . . . . G . . . . .
JF934243 C laetum              . . . . . TG . . . . .
JF934252 C macedonicum         . . . . . G . . . . .
JF934266 C parnassicum         . . . . . G . . . . .
JF934291 C szovitsii           . . . . . TTTATAAGA . . . . . GT . . . . .
JF934293 C szovitsii subsp. sz . . . . . G . . . . .
JF934294 C szovitsii subsp. sz . . . . . GGT . . . . .
JF934295 C trigynum            . . . . . G . . . . . AA . . . . .
JF934296 C trigynum            . . . . . G . . . . . AA . . . . .
JF934303 C tuviae              . . . . . G . . . . .
AJ551202 C vernum              . . . . . G . . . . .
JF934203 subsp bulbocodium 226 . . . . . G . . . . .
JF934204 subsp versicolor 2270 . . . . . G . . . . .
klch_1 C laetum                . . . . . G . . . . .
klch_2 C laetum                . . . . . G . . . . .
klch_3 C laetum                . . . . . G . . . . .
M eichleri                     . . . . . G . . . . . AA . . . . .
M trigynum                      . . . . . G . . . . . AA . . . . .
bel_1                           . . . . . G . . . . .
bel_2                           . . . . . G . . . . .
bgch_1                          . . . . . G . . . . .
bgch_2                          . . . . . G . . . . .
bgch_3                          . . . . . G . . . . .
bls_1_1                         . . . . . G . . . . .
bls_1_2                         . . . . . G . . . . .
bls_1_3                         . . . . . T . . . . .
bls_2_1                         . . . . . G . . . . .
bls_2_2                         . . . . . T . . . . .
bls_2_3                         . . . . . T . . . . .
dnl_1                           . . . . . G . . . . .
dnl_2                           . . . . . G . . . . .
dnl_3                           . . . . . G . . . . .
eln_1                           . . . . . G . . . . .
eln_2                           . . . . . G . . . . .
eln_3                           . . . . . G . . . . .
eng_1_1                         . . . . . G . . . . .
eng_1_2                         . . . . . G . . . . .
eng_1_3                         . . . . . G . . . . .
eng_2_1                         . . . . . G . . . . .
eng_2_2                         . . . . . G . . . . .
eng_2_3                         . . . . . G . . . . .
eng_3_1                         . . . . . G . . . . .
eng_3_2                         . . . . . G . . . . .
eng_3_3                         . . . . . G . . . . .
grn_1                           . . . . . G . . . . .

```



AJ551220	Hexacyrtis dickiana	AATGTATTATAAAGAAATC	---	ATTCTTTTTTTTCTACTCTACT	-----
AJ551190	Androcymbium	C.....	CAAA	.....	A.....
JF934200	C_bivonae	.....	CAAA	.....	A.....
JF934199	C_bivonae strain 2105	.....	CAAA	.....	A.....
JF934238	C_imperatoris-frideri	.....	CAAA	.....	A.....
JF934243	C_laetum	.....	CAAA	.....	A.....
JF934252	C_macedonicum	.....	CAAA	.....	A.....
JF934266	C_parnassicum	.....	CAAA	.....	A.....
JF934291	C_szovitsii	.....	T.....	CAAA	.....
JF934293	C_szovitsii subsp. sz	.....	T.....	CAAA	.....
JF934294	C_szovitsii subsp. sz	.....	T.....	CAAA	.....
JF934295	C_trigynum	G.....	CAAA	.....	A.....
JF934296	C_trigynum	G.....	CAAA	.....	A.....
JF934303	C_tuviae	.....	T.....	CAAA	.....
AJ551202	C_vernum	G.....	CAAA	.....	A.....
JF934203	subsp_bulbocodium_226	G.....	CAAA	.....	A.....
JF934204	subsp_versicolor_2270	G.....	CAAA	.....	A.....
klch_1	C_laetum	.....	CAAA	.....	A.....
klch_2	C_laetum	.....	CAAA	.....	A.....
klch_3	C_laetum	.....	CAAA	.....	A.....
M_eichleri		G.....	CAAA	.....	A.....
M_trigynum		G.....	CAAA	.....	A.....
bel_1		G.....	CAAA	.....	A.....
bel_2		G.....	CAAA	.....	A.....
bgch_1		G.....	CAAA	.....	A.....
bgch_2		G.....	CAAA	.....	A.....
bgch_3		G.....	CAAA	.....	A.....
bls_1_1		G.....	CAAA	.....	A.....
bls_1_2		G.....	CAAA	.....	A.....
bls_1_3		G.....	CAAA	.....	A.....
bls_2_1		G.....	CAAA	.....	A.....
bls_2_2		G.....	CAAA	.....	A.....
bls_2_3		G.....	CAAA	.....	A.....
dnl_1		G.....	CAAA	.....	A.....
dnl_2		G.....	CAAA	.....	A.....
dnl_3		G.....	CAAA	.....	A.....
eln_1		G.....	CAAA	.....	A.....
eln_2		G.....	CAAA	.....	A.....
eln_3		G.....	CAAA	.....	A.....
eng_1_1		G.....	CAAA	.....	A.....
eng_1_2		G.....	CAAA	.....	A.....
eng_1_3		G.....	CAAA	.....	A.....
eng_2_1		G.....	CAAA	.....	A.....
eng_2_2		G.....	CAAA	.....	A.....
eng_2_3		G.....	CAAA	.....	A.....
eng_3_1		G.....	CAAA	.....	A.....
eng_3_2		G.....	CAAA	.....	A.....
eng_3_3		G.....	CAAA	.....	A.....
grn_1		G.....	CAAA	.....	A.....
grn_2		G.....	CAAA	.....	A.....
grn_3		G.....	CAAA	.....	A.....
ilv_1		G.....	CAAA	.....	A.....
ilv_2		G.....	CAAA	.....	A.....
ilv_3		G.....	CAAA	.....	A.....
inzh_1		G.....	CAAA	.....	A.....
inzh_2		G.....	CAAA	.....	A.....
inzh_3		G.....	CAAA	.....	A.....
klt_1		G.....	CAAA	.....	A.....
klt_2		G.....	CAAA	.....	A.....
klt_3		G.....	CAAA	.....	A.....
kmsh_1		G.....	CAAA	.....	A.....
kmsh_2		G.....	CAAA	.....	A.....
kmsh_3		G.....	CAAA	.....	A.....
knt_1		G.....	CAAA	.....	A.....
kot_1		G.....	CAAA	.....	A.....
kot_2		G.....	CAAA	.....	A.....
kot_3		G.....	CAAA	.....	A.....
krf_1		G.....	CAAA	.....	A.....
krf_2		G.....	CAAA	.....	A.....
krm_1_1		G.....	CAAA	.....	A.....
krm_1_2		G.....	CAAA	.....	A.....
krm_1_3		G.....	CAAA	.....	A.....
kum_1		G.....	CAAA	.....	A.....
kum_2		G.....	CAAA	.....	A.....

kum_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
mih_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
mih_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
mih_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
nech_1_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
nech_1_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
nech_1_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
nech_2_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
nech_2_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
nech_2_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
nvt_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
nvt_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
nvt_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
otr_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
otr_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
otr_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
prvl_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
prvl_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
prvl_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
pvl_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
pvl_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
pvl_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
rost_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
rost_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
rost_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
rss_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
rss_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
rss_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
rvn_1	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
rvn_2	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
rvn_3	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
sml_1	G.....	CAAA.....	A.....	-----
sml_2	G.....	CAAA.....	A.....	-----
sml_3	G.....	CAAA.....	A.....	-----
srt_1_1	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
srt_1_2	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
srt_1_3	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
srt_2_1	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
srt_2_2	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
srt_2_3	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
strp_1	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
strp_2	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
strp_3	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
tpv_1	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
tpv_2	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA
tpv_3	G.....	CAAA.....	A.....	AGAAAGAAAGAAAA

		430	440	450	460	470	480
AJ551220 Hexacyrtis dickiana	-----	AGAAAGAAAT	AAAAAAAAAAAAA	-----	CAAAAGGTATGTTGCTGCCTCTTT	-----	
AJ551190 Androcymbium	-----				C.CACA	-----	
JF934200 C bivonae	AAAAAA-T	GG	-----	CA	-----		
JF934199 C bivonae strain 2105	-----	GG	-----	CA	-----		
JF934238 C imperatoris-frideri	AT	G	-----	CA	-----		
JF934243 C laetum	-----	GG	-----	CA	-----		
JF934252 C macedonicum	AAAAAAA-T	GG	-----	CA	-----		
JF934266 C parnassicum	AAAAAAA-T	GG	-----	CA	-----		
JF934291 C szovitsii	AGAAAAAT	G	-----	CA	-----		
JF934293 C szovitsii subsp. sz	-----	G	-----	CA	-----		
JF934294 C szovitsii subsp. sz	-----	T	G	-----	CA	-----	
JF934295 C trigynum	AAAAAAA-T	A	-----	CA	-----		
JF934296 C trigynum	-----	A	-----	CA	-----		
JF934303 C tuviae	-----	G	-----	CA	-----		
AJ551202 C vernum	-----	G	-----	CA	-----		
JF934203 subsp bulbocodium 226	-----	G	-----	CA	-----		
JF934204 subsp versicolor 2270	-----	G	-----	CA	-----		
klch_1 C laetum	-----	GG	-----	CA	-----		
klch_2 C laetum	-----	GG	-----	CA	-----		
klch_3 C laetum	-----	GG	-----	CA	-----		
M eichleri	-----	A	-----	CA	-----		
M trigynum	-----	A	-----	CA	-----		
bel_1	-----	G	-----	CA	-----		
bel_2	-----	G	-----	CA	-----		
bgch_1	-----	G	-----	CA	-----		

bgch_2	.....G.....	CA.....
bgch_3	.....G.....	CA.....
bls_1_1	.....G.....	CA.....
bls_1_2	.....G.....	CA.....
bls_1_3	.....G.....	CA.....
bls_2_1	.....G.....	CA.....
bls_2_2	.....G.....	CA.....
bls_2_3	.....G.....	CA.....
dnl_1	.....G.....	CA.....
dnl_2	.....G.....	CA.....
dnl_3	.....G.....	CA.....
eln_1	.....G.....	CA.....
eln_2	.....G.....	CA.....
eln_3	.....G.....	CA.....
eng_1_1	AAAAAA-T.....	CA.....
eng_1_2	AAAAAA-T.....	CA.....
eng_1_3	AAAAAA-T.....	CA.....
eng_2_1	AAAAAA-T.....	CA.....
eng_2_2	AAAAAA-T.....	CA.....
eng_2_3	AAAAAA-T.....	CA.....
eng_3_1	AAAAAA-T.....	CA.....
eng_3_2	AAAAAA-T.....	CA.....
eng_3_3	AAAAAA-T.....	CA.....
grn_1	.....G.....	CA.....
grn_2	.....G.....	CA.....
grn_3	.....G.....	CA.....
ilv_1	.....G.....	CA.....
ilv_2	.....G.....	CA.....
ilv_3	.....G.....	CA.....
inzh_1	.....G.....	CA.....
inzh_2	.....G.....	CA.....
inzh_3	.....G.....	CA.....
klt_1	.....G.....	CA.....
klt_2	.....G.....	CA.....
klt_3	.....G.....	CA.....
kms_1	AAAAAA-T.....	CA.....
kms_2	AAAAAA-T.....	CA.....
kms_3	AAAAAA-T.....	CA.....
knt_1	.....G.....	CA.....
kot_1	AAAAAA-T.....	CA.....
kot_2	.....G.....	CA.....
kot_3	.....G.....	CA.....
krf_1	.....G.....	CA.....
krf_2	.....G.....	CA.....
krm_1_1	AAAAAA-T.....	CA.....
krm_1_2	AAAAAA-T.....	CA.....
krm_1_3	AAAAAA-T.....	CA.....
kum_1	.....G.....	CA.....
kum_2	.....G.....	CA.....
kum_3	.....G.....	CA.....
mih_1	.....G.....	CA.....
mih_2	.....G.....	CA.....
mih_3	.....G.....	CA.....
nech_1_1	.....G.....	CA.....
nech_1_2	.....G.....	CA.....
nech_1_3	.....G.....	CA.....
nech_2_1	.....G.....	CA.....
nech_2_2	.....G.....	CA.....
nech_2_3	.....G.....	CA.....
nvt_1	.....G.....	CA.....
nvt_2	.....G.....	CA.....
nvt_3	.....G.....	CA.....
otr_1	.....G.....	CA.....
otr_2	.....G.....	CA.....
otr_3	.....G.....	CA.....
prvl_1	.....G.....	CA.....
prvl_2	.....G.....	CA.....
prvl_3	.....G.....	CA.....
pvl_1	.....G.....	CA.....
pvl_2	.....G.....	CA.....
pvl_3	.....G.....	CA.....
rost_1	.....G.....	CA.....
rost_2	.....G.....	CA.....
rost_3	.....G.....	CA.....

rss_1	.....G.....CA.....
rss_2	.....G.....CA.....
rss_3	.....G.....CA.....
rvn_1	AAAAAA-T.....G.....CA.....
rvn_2	AAAAAA-T.....G.....CA.....
rvn_3	AAAAAA-T.....G.....CA.....
sml_1	.....G.....CA.....
sml_2	.....G.....CA.....
sml_3	.....G.....CA.....
srt_1_1	AAAAAA-T.....G.....CA.....
srt_1_2	AAAAAA-T.....G.....CA.....
srt_1_3	AAAAAA-T.....G.....CA.....
srt_2_1	AAAAAA-T.....G.....CA.....
srt_2_2	AAAAAA-T.....G.....CA.....
srt_2_3	AAAAAA-T.....G.....CA.....
strp_1	AAAAAA-T.....G.....CA.....
strp_2	AAAAAA-T.....G.....CA.....
strp_3	AAAAAA-T.....G.....CA.....
tpv_1	AAAAAA-T.....G.....CA.....
tpv_2	AAAAAA-T.....G.....CA.....
tpv_3	AAAAAA-T.....G.....CA.....

	490	500	510	520	530	540
AJ551220 Hexacyrtis dickiana	GAATTAGAAAAGGAGTAAAGATCACCGAAGTAATGCTAAACCCAATGATTTCAACAAGC					
AJ551190 Androcymbium	.....T.....G.....					
JF934200_C_bivonae	..A..T.....					
JF934199_C_bivonae strain 2105	..A..T.....					
JF934238_C_imperatoris-frideri	..A..T.....					
JF934243_C_laetum	..A..T.....					
JF934252_C_macedonicum	..A..T.....					
JF934266_C_parnassicum	..A..T.....					
JF934291_C_szovitsii	..A..T.....					
JF934293_C_szovitsii subsp. sz	..A..T.....					
JF934294_C_szovitsii subsp. sz	..A..T.....					
JF934295_C_trigynum	..A..T.....					
JF934296_C_trigynum	..A..T.....					
JF934303_C_tuviae	..A..T.....					
AJ551202_C_vernum	..A..T.....					
JF934203_subsp_bulbocodium_226	..A..T.....					
JF934204_subsp_versicolor_2270	..A..T.....					
klch_1_C_laetum	..A..T.....					
klch_2_C_laetum	..A..T.....					
klch_3_C_laetum	..A..T.....					
M_eichleri	..A..T.....					
M_trigynum	..A..T.....					
bel_1	..A..T.....					
bel_2	..A..T.....					
bgch_1	..A..T.....					
bgch_2	..A..T.....					
bgch_3	..A..T.....					
bls_1_1	..A..T.....					
bls_1_2	..A..T.....					
bls_1_3	..A..T.....					
bls_2_1	..A..T.....					
bls_2_2	..A..T.....					
bls_2_3	..A..T.....					
dnl_1	..A..T.....					
dnl_2	..A..T.....					
dnl_3	..A..T.....					
eln_1	..A..T.....					
eln_2	..A..T.....					
eln_3	..A..T.....					
eng_1_1	..A..T.....					
eng_1_2	..A..T.....					
eng_1_3	..A..T.....					
eng_2_1	..A..T.....					
eng_2_2	..A..T.....					
eng_2_3	..A..T.....					
eng_3_1	..A..T.....					
eng_3_2	..A..T.....					
eng_3_3	..A..T.....					
grn_1	..A..T.....					
grn_2	..A..T.....					

```

grn_3      . . . A . T . . . . .
ilv_1     . . . A . T . . . . .
ilv_2     . . . A . T . . . . .
ilv_3     . . . A . T . . . . .
inzh_1    . . . A . T . . . . .
inzh_2    . . . A . T . . . . .
inzh_3    . . . A . T . . . . .
klt_1     . . . A . T . . . . .
klt_2     . . . A . T . . . . .
klt_3     . . . A . T . . . . .
kmsh_1    . . . A . T . . . . .
kmsh_2    . . . A . T . . . . .
kmsh_3    . . . A . T . . . . .
knt_1     . . . A . T . . . . .
kot_1     . . . A . T . . . . .
kot_2     . . . A . T . . . . .
kot_3     . . . A . T . . . . .
krf_1     . . . A . T . . . . .
krf_2     . . . A . T . . . . .
krm_1_1   . . . A . T . . . . .
krm_1_2   . . . A . T . . . . .
krm_1_3   . . . A . T . . . . .
kum_1     . . . A . T . . . . .
kum_2     . . . A . T . . . . .
kum_3     . . . A . T . . . . .
mih_1     . . . A . T . . . . .
mih_2     . . . A . T . . . . .
mih_3     . . . A . T . . . . .
nech_1_1  . . . A . T . . . . .
nech_1_2  . . . A . T . . . . .
nech_1_3  . . . A . T . . . . .
nech_2_1  . . . A . T . . . . .
nech_2_2  . . . A . T . . . . .
nech_2_3  . . . A . T . . . . .
nvt_1     . . . A . T . . . . .
nvt_2     . . . A . T . . . . .
nvt_3     . . . A . T . . . . .
otr_1     . . . A . T . . . . .
otr_2     . . . A . T . . . . .
otr_3     . . . A . T . . . . .
prvl_1    . . . A . T . . . . .
prvl_2    . . . A . T . . . . .
prvl_3    . . . A . T . . . . .
pvl_1     . . . A . T . . . . .
pvl_2     . . . A . T . . . . .
pvl_3     . . . A . T . . . . .
rost_1    . . . A . T . . . . .
rost_2    . . . A . T . . . . .
rost_3    . . . A . T . . . . .
rss_1     . . . A . T . . . . .
rss_2     . . . A . T . . . . .
rss_3     . . . A . T . . . . .
rvn_1     . . . A . T . . . . .
rvn_2     . . . A . T . . . . .
rvn_3     . . . A . T . . . . .
sml_1     . . . A . T . . . . .
sml_2     . . . A . T . . . . .
sml_3     . . . A . T . . . . .
srt_1_1   . . . A . T . . . . .
srt_1_2   . . . A . T . . . . .
srt_1_3   . . . A . T . . . . .
srt_2_1   . . . A . T . . . . .
srt_2_2   . . . A . T . . . . .
srt_2_3   . . . A . T . . . . .
strp_1    . . . A . T . . . . .
strp_2    . . . A . T . . . . .
strp_3    . . . A . T . . . . .
tpv_1     . . . A . T . . . . .
tpv_2     . . . A . T . . . . .
tpv_3     . . . A . T . . . . .

```

550 560 570 580 590 600

AJ551220 *Hexacyrtis dickiana* AAAGA TAAAGATTCCGGAACAAGGAAACACTATTTTCAATAGTCTTAATA-TTGGATCA

AJ551190	Androcymbium		T	C.A
JF934200	C_bivonae		T	C.A
JF934199	C_bivonae strain 2105		T	C.A
JF934238	C_imperatoris-frideri		T	C.A
JF934243	C_laetum		T	C.A
JF934252	C_macedonicum	T	T	C.A
JF934266	C_parnassicum	T	T	C.A
JF934291	C_szovitsii		T	C.A
JF934293	C_szovitsii subsp. sz		T	C.A
JF934294	C_szovitsii subsp. sz		T	C.A
JF934295	C_trigynum		T	C.A
JF934296	C_trigynum		T	C.A
JF934303	C_tuviae		T	C.A
AJ551202	C_vernum		T	C.A
JF934203	subsp_bulbocodium_226		T	C.A
JF934204	subsp_versicolor_2270		T	C.A
klch_1	C_laetum		T	C.A
klch_2	C_laetum	T	T	C.A
klch_3	C_laetum		T	C.A
M_eichleri			T	C.A
M_trigynum			T	C.A
bel_1			T	C.A
bel_2			T	C.A
bgch_1			T	C.A
bgch_2			T	C.A
bgch_3			T	C.A
bls_1_1			T	C.A
bls_1_2			T	C.A
bls_1_3			T	C.A
bls_2_1			T	C.A
bls_2_2			T	C.A
bls_2_3			T	C.A
dnl_1			T	C.A
dnl_2			T	C.A
dnl_3			T	C.A
eln_1			T	C.A
eln_2			T	C.A
eln_3			T	C.A
eng_1_1			T	C.A
eng_1_2			T	C.A
eng_1_3			T	C.A
eng_2_1			T	C.A
eng_2_2			T	C.A
eng_2_3			T	C.A
eng_3_1			T	C.A
eng_3_2			T	C.A
eng_3_3			T	C.A
grn_1			T	C.A
grn_2			T	C.A
grn_3			T	C.A
ilv_1			T	C.A
ilv_2			T	C.A
ilv_3			T	C.A
inzh_1			T	C.A
inzh_2			T	C.A
inzh_3			T	C.A
klt_1			T	C.A
klt_2			T	C.A
klt_3			T	C.A
kms_1			T	C.A
kms_2			T	C.A
kms_3			T	C.A
knt_1			T	C.A
kot_1			T	C.A
kot_2			T	C.A
kot_3			T	C.A
krf_1			T	C.A
krf_2			T	C.A
krm_1_1			T	C.A
krm_1_2			T	C.A
krm_1_3			T	C.A
kum_1			T	C.A
kum_2			T	C.A
kum_3			T	C.A

mih_1	.....T.....C.A.....
mih_2	.....T.....C.A.....
mih_3	.....T.....C.A.....
nech_1_1	.....T.....C.A.....
nech_1_2	.....T.....C.A.....
nech_1_3	.....T.....C.A.....
nech_2_1	.....T.....C.A.....
nech_2_2	.....T.....C.A.....
nech_2_3	.....T.....C.A.....
nvt_1	.....T.....C.A.....
nvt_2	.....T.....C.A.....
nvt_3	.....T.....C.A.....
otr_1	.....T.....C.A.....
otr_2	.....T.....C.A.....
otr_3	.....T.....C.A.....
prv1_1	.....T.....C.A.....
prv1_2	.....T.....C.A.....
prv1_3	.....T.....C.A.....
pvl_1	.....T.....C.A.....
pvl_2	.....T.....C.A.....
pvl_3	.....T.....C.A.....
rost_1	.....T.....C.A.....
rost_2	.....T.....C.A.....
rost_3	.....T.....C.A.....
rss_1	.....T.....C.A.....
rss_2	.....T.....C.A.....
rss_3	.....T.....C.A.....
rvn_1	.....T.....C.A.....
rvn_2	.....T.....C.A.....
rvn_3	.....T.....C.A.....
sml_1	.....T.....C.A.....
sml_2	.....T.....C.A.....
sml_3	.....T.....C.A.....
srt_1_1	.....T.....C.A.....
srt_1_2	.....T.....C.A.....
srt_1_3	.....T.....C.A.....
srt_2_1	.....T.....C.A.....
srt_2_2	.....T.....C.A.....
srt_2_3	.....T.....C.A.....
strp_1	.....T.....C.A.....
strp_2	.....T.....C.A.....
strp_3	.....T.....C.A.....
tpv_1	.....T.....C.A.....
tpv_2	.....T.....C.A.....
tpv_3	.....T.....C.A.....

	610	620	630	640	650	660
AJ551220 <i>Hexacyrtis dickiana</i>	GAATGAGTAATAAAAAATGGATT	CGAGACGAGACAAACAAAAG	AGGTTAGAGACGACTCA			
AJ551190 <i>Androcymbium</i>	A					
JF934200 <i>C. bivonae</i>	AC					
JF934199 <i>C. bivonae</i> strain 2105	AC		G			
JF934238 <i>C. imperatoris-frideri</i>	A					
JF934243 <i>C. laetum</i>	A					
JF934252 <i>C. macedonicum</i>	A			T		
JF934266 <i>C. parnassicum</i>	A			T		
JF934291 <i>C. szovitsii</i>	A					
JF934293 <i>C. szovitsii</i> subsp. sz	A					
JF934294 <i>C. szovitsii</i> subsp. sz	A					
JF934295 <i>C. trigynum</i>	A					
JF934296 <i>C. trigynum</i>	A					
JF934303 <i>C. tuviae</i>	A					
AJ551202 <i>C. verum</i>	A					
JF934203 <i>subsp. bulbocodium</i> 226	A					
JF934204 <i>subsp. versicolor</i> 2270	A					
klch_1 <i>C. laetum</i>	A			T		
klch_2 <i>C. laetum</i>	A			T		
klch_3 <i>C. laetum</i>	A			T		
<i>M. eichleri</i>	A					
<i>M. trigynum</i>	A					
bel_1	A				C	
bel_2	A					
bgch_1	A					
bgch_2	A					

bgch_3	A.	-
bls_1_1	A.	-
bls_1_2	A.	-
bls_1_3	A.	-
bls_2_1	A.	-
bls_2_2	A.	-
bls_2_3	A.	-
dnl_1	A.	-
dnl_2	A.	-
dnl_3	A.	T.
eln_1	A.	-
eln_2	A.	-
eln_3	A.	-
eng_1_1	A.	-
eng_1_2	A.	-
eng_1_3	A.	-
eng_2_1	A.	-
eng_2_2	A.	-
eng_2_3	A.	-
eng_3_1	A.	-
eng_3_2	A.	-
eng_3_3	A.	-
grn_1	A.	-
grn_2	A.	-
grn_3	A.	-
ilv_1	A.	-
ilv_2	A.	-
ilv_3	A.	-
inzh_1	A.	-
inzh_2	A.	-
inzh_3	A.	-
klt_1	A.	-
klt_2	A.	-
klt_3	A.	-
kms_1	A.	-
kms_2	A.	-
kms_3	A.	-
knt_1	A.	-
kot_1	A.	-
kot_2	A.	-
kot_3	A.	-
krf_1	A.	-
krf_2	A.	-
krm_1_1	A.	-
krm_1_2	A.	-
krm_1_3	A.	-
kum_1	A.	-
kum_2	A.	-
kum_3	A.	-
mih_1	A.	-
mih_2	A.	-
mih_3	A.	-
nech_1_1	A.	-
nech_1_2	A.	-
nech_1_3	A.	-
nech_2_1	A.	-
nech_2_2	A.	-
nech_2_3	A.	-
nvt_1	A.	-
nvt_2	A.	-
nvt_3	A.	-
otr_1	A.	-
otr_2	A.	-
otr_3	A.	-
prvl_1	A.	-
prvl_2	A.	-
prvl_3	A.	-
pvl_1	A.	-
pvl_2	A.	-
pvl_3	A.	-
rost_1	A.	-
rost_2	A.	-
rost_3	A.	-
rss_1	A.	-



```

ilv_1 .....A.
ilv_2 .....A.
ilv_3 .....A.
inzh_1 .....A.
inzh_2 .....A.
inzh_3 .....A.
klt_1 .....A.
klt_2 .....A.
klt_3 .....A.
kms_1 .....A.
kms_2 .....A.
kms_3 .....A.
knt_1 .....A.
kot_1 .....A.
kot_2 .....A.
kot_3 .....A.
krf_1 .....A.
krf_2 .....A.
krm_1_1 .....A.
krm_1_2 .....A.
krm_1_3 .....A.
kum_1 .....A.
kum_2 .....A.
kum_3 .....A.
mih_1 .....A.
mih_2 .....A.
mih_3 .....A.
nech_1_1 .....A.
nech_1_2 .....A.
nech_1_3 .....A.
nech_2_1 .....A.
nech_2_2 .....A.
nech_2_3 .....A.
nvt_1 .....A.
nvt_2 .....A.
nvt_3 .....A.
otr_1 .....A.
otr_2 .....A.
otr_3 .....A.
prv_1_1 .....A.
prv_1_2 .....A.
prv_1_3 .....A.
pvl_1 .....A.
pvl_2 .....A.
pvl_3 .....A.
rost_1 .....A.
rost_2 .....A.
rost_3 .....A.
rss_1 .....A.
rss_2 .....A.
rss_3 .....A.
rvn_1 .....A.
rvn_2 .....A.
rvn_3 .....A.
sml_1 .....A.
sml_2 .....A.
sml_3 .....A.
srt_1_1 .....A.
srt_1_2 .....A.
srt_1_3 .....A.
srt_2_1 .....A.
srt_2_2 .....A.
srt_2_3 .....A.
strp_1 .....A.
strp_2 .....A.
strp_3 .....A.
tpv_1 .....A.
tpv_2 .....A.
tpv_3 .....A.

```

```

730      740      750      760      770      780
.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|.....|
TGAGTACGAA-TGATATTTCTTTATTTGTATA-----ATTATTTATATACGGAA
.....G.....TAAATTTACC.....

```

AJ551220 *Hexacyrtis dickiana*  
AJ551190 *Androcymbium*

JF934200_C_bivonae	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934199_C_bivonae strain 2105	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934238_C_imperatoris-frideri	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934243_C_laetum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934252_C_macedonicum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934266_C_parnassicum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934291_C_szovitsii	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934293_C_szovitsii subsp. sz	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934294_C_szovitsii subsp. sz	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934295_C_trigynum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934296_C_trigynum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934303_C_tuviae	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
AJ551202_C_vernum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934203_subsp_bulbocodium_226	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
JF934204_subsp_versicolor_2270	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
klch_1_C_laetum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
klch_2_C_laetum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
klch_3_C_laetum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
M_eichleri	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
M_trigynum	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bel_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bel_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bgch_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bgch_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bgch_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bls_1_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bls_1_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bls_1_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bls_2_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bls_2_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
bls_2_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
dnl_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
dnl_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
dnl_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eln_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eln_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eln_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eng_1_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eng_1_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eng_1_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eng_2_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eng_2_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eng_2_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eng_3_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eng_3_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
eng_3_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
grn_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
grn_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
grn_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
ilv_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
ilv_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
ilv_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
inzh_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
inzh_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
inzh_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
klt_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
klt_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
klt_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
kmsh_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
kmsh_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
kmsh_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
knt_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
kot_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
kot_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
kot_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
krf_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
krf_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
krm_1_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
krm_1_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
krm_1_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
kum_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
kum_2	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
kum_3	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC
mih_1	. . . . . A . . . G . . . . .	TTAATTTACC

```

mih_2      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
mih_3      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
nech_1_1   . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
nech_1_2   . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
nech_1_3   . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
nech_2_1   . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
nech_2_2   . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
nech_2_3   . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
nvt_1      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
nvt_2      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
nvt_3      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
otr_1      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
otr_2      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
otr_3      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
prvl_1     . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
prvl_2     . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
prvl_3     . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
pvl_1      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
pvl_2      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
pvl_3      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
rost_1     . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
rost_2     . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
rost_3     . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
rss_1      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
rss_2      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
rss_3      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
rvn_1      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
rvn_2      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
rvn_3      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
sml_1      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
sml_2      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
sml_3      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
srt_1_1    . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
srt_1_2    . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
srt_1_3    . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
srt_2_1    . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
srt_2_2    . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
srt_2_3    . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
strp_1     . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
strp_2     . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
strp_3     . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
tpv_1      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
tpv_2      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .
tpv_3      . . . . . A . . G . . . . . TTAATTTACC . . . . .

```

```

                                     790      800      810      820      830      840
. . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
AJ551220 Hexacyrtis dickiana  ATT-----AGAATCTTTTCCTCTCGAGCCGTATGAGGAGAAAGCC-TCTT
AJ551190 Androcymbium          . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934200 C bivonae             . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934199 C bivonae strain 2105 . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934238 C imperatoris-frideri . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934243 C laetum              . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934252 C macedonicum         . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934266 C parnassicum         . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934291 C szovitsii           . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934293 C szovitsii subsp. sz . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934294 C szovitsii subsp. sz . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934295 C trigynum            . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934296 C trigynum            . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934303 C tuviae             . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
AJ551202 C vernum               . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934203 subsp_bulbocodium_226 . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
JF934204 subsp_versicolor_2270 . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
klch_1_C_laetum                . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
klch_2_C_laetum                . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
klch_3_C_laetum                . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
M_eichleri                     . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
M_trigynum                     . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
bel_1                           . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
bel_2                           . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
bgch_1                          . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
bgch_2                          . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |
bgch_3                          . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . | . . . . . |

```

bls_1_1	.....A.....
bls_1_2	.....A.....
bls_1_3	.....A.....
bls_2_1	.....A.....
bls_2_2	.....A.....
bls_2_3	.....A.....
dnl_1	.....A.....
dnl_2	.....A.....
dnl_3	.....A.....
eln_1	.....A.....
eln_2	.....A.....
eln_3	.....A.....
eng_1_1	.....A.....
eng_1_2	.....A.....
eng_1_3	.....A.....
eng_2_1	.....A.....
eng_2_2	.....A.....
eng_2_3	.....A.....
eng_3_1	.....A.....
eng_3_2	.....A.....
eng_3_3	.....A.....
grn_1	.....A.....
grn_2	.....A.....
grn_3	.....A.....
ilv_1	.....A.....
ilv_2	.....A.....
ilv_3	.....A.....
inzh_1	.....A.....
inzh_2	.....A.....
inzh_3	.....A.....
klt_1	.....A.....
klt_2	.....A.....
klt_3	.....A.....
kms_1	.....A.....
kms_2	.....A.....
kms_3	.....A.....
knt_1	.....A.....
kot_1	.....A.....
kot_2	.....A.....
kot_3	.....A.....
krf_1	.....A.....
krf_2	.....A.....
krm_1_1	.....A.....
krm_1_2	.....A.....
krm_1_3	.....A.....
kum_1	.....A.....
kum_2	.....A.....
kum_3	.....A.....
mih_1	.....A.....
mih_2	.....A.....
mih_3	.....A.....
nech_1_1	.....A.....
nech_1_2	.....A.....
nech_1_3	.....A.....
nech_2_1	.....A.....
nech_2_2	.....A.....
nech_2_3	.....A.....
nvt_1	.....A.....
nvt_2	.....A.....
nvt_3	.....A.....
otr_1	.....A.....
otr_2	.....A.....
otr_3	.....A.....
prvl_1	.....A.....
prvl_2	.....A.....
prvl_3	.....A.....
pvl_1	.....A.....
pvl_2	.....A.....
pvl_3	.....A.....
rost_1	.....A.....
rost_2	.....A.....
rost_3	.....A.....
rss_1	.....A.....
rss_2	.....A.....



ilv_2	.....-.....
ilv_3	.....-.....
inzh_1	.....-.....
inzh_2	.....-.....
inzh_3	.....-.....
klt_1	.....-.....
klt_2	.....-.....
klt_3	.....-.....
kmsh_1	.....-.....
kmsh_2	.....-.....
kmsh_3	.....-.....
knt_1	.....-.....
kot_1	.....-.....
kot_2	.....-.....
kot_3	.....-.....
krf_1	.....-.....
krf_2	.....-.....
krm_1_1	.....-.....
krm_1_2	.....-.....
krm_1_3	.....-.....
kum_1	.....-.....
kum_2	.....-.....
kum_3	.....-.....
mih_1	.....-.....
mih_2	.....-.....
mih_3	.....-.....
nech_1_1	.....-.....
nech_1_2	.....-.....
nech_1_3	.....-.....
nech_2_1	.....-.....
nech_2_2	.....-.....
nech_2_3	.....-.....
nvt_1	.....-.....
nvt_2	.....-.....
nvt_3	.....-.....
otr_1	.....-.....
otr_2	.....-.....
otr_3	.....-.....
prvl_1	.....-.....
prvl_2	.....-.....
prvl_3	.....-.....
pvl_1	.....-.....
pvl_2	.....-.....
pvl_3	.....-.....
rost_1	.....-.....
rost_2	.....-.....
rost_3	.....-.....
rss_1	.....-.....
rss_2	.....-.....
rss_3	.....-.....
rvn_1	.....-.....
rvn_2	.....-.....
rvn_3	.....-.....
sml_1	.....-.....
sml_2	.....-.....
sml_3	.....-.....
srt_1_1	.....-.....
srt_1_2	.....-.....
srt_1_3	.....-.....
srt_2_1	.....-.....
srt_2_2	.....-.....
srt_2_3	.....-.....
strp_1	.....-.....
strp_2	.....-.....
strp_3	.....-.....
tpv_1	.....-.....
tpv_2	.....-.....
tpv_3	.....-.....

## ПРИЛОЖЕНИЕ Р

Таблица П.8 – Изменчивость морфологических параметров вегетативных частей растений в популяциях *Colchicum bulbocodium* в различные годы наблюдения

ЦП	Год	Число особей	Высота растения, см		Диаметр растения, см		Кол-во листьев, шт		Длина листа, см		Ширина листа, мм		Толщина л.п., мм		Диаметр побега, мм	
			CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Eng-1	2014	27	17.52	5.24±0.18	22.46	6.07±0.27	19.11	3.15±0.12	28.04	4.36±0.24	23.24	6.53±0.30	20.13	0.24±0.01	-	-
	2015	30	15.66	5.74±0.16	25.37	8.85±0.41	0.00	3.00±0.00	16.88	6.43±0.20	20.09	7.91±0.29	20.31	0.28±0.01	21.93	2.89±0.12
	2016	30	20.71	7.01±0.27	36.00	9.66±0.64	9.84	3.10±0.06	19.47	8.09±0.29	31.59	9.10±0.53	14.60	0.35±0.01	29.15	3.82±0.20
Eng-2	2015	30	15.43	5.05±0.14	26.80	7.49±0.37	0.00	3.00±0.00	21.12	5.28±0.20	20.43	7.70±0.29	14.49	0.26±0.01	21.44	3.08±0.12
	2016	30	26.04	8.66±0.41	34.08	10.52±0.65	8.27	3.07±0.05	20.64	9.45±0.36	23.91	10.13±0.44	13.71	0.36±0.01	28.09	3.61±0.19
	2018	30	17.38	8.14±0.26	20.35	7.56±0.28	15.59	3.23±0.09	15.61	8.31±0.24	24.92	10.35±0.47	11.35	0.28±0.01	24.62	3.78±0.17
Eng-3	2015	30	14.11	4.53±0.12	26.54	7.40±0.36	9.84	3.10±0.06	19.19	5.41±0.19	25.85	6.41±0.30	16.35	0.28±0.01	37.09	2.69±0.18
	2016	30	20.33	5.52±0.20	31.43	6.47±0.37	8.27	3.07±0.05	19.21	6.27±0.22	25.67	6.30±0.30	17.10	0.27±0.01	34.79	2.80±0.18
	2018	30	18.94	3.60±0.12	35.32	4.26±0.27	6.02	3.03±0.03	24.56	3.03±0.14	29.87	4.04±0.22	13.07	0.24±0.01	34.14	0.64±0.23
	2019	30	20.56	7.34±0.28	33.82	5.76±0.36	0.00	3.00±0.00	13.28	7.92±0.19	32.34	6.64±0.39	15.24	0.23±0.01	17.85	3.07±0.10
Krm-1	2014	32	21.42	5.13±0.19	34.03	3.57±0.21	19.89	3.16±0.11	18.95	3.16±0.11	29.88	5.42±0.29	51.83	0.35±0.03	-	-
	2015	30	16.84	5.84±0.18	32.23	4.37±0.23	11.03	3.13±0.06	27.10	4.33±0.21	30.38	7.20±0.40	21.98	0.22±0.01	28.16	3.27±0.17
	2016	30	20.75	6.87±0.26	27.15	5.08±0.25	12.71	3.20±0.07	27.36	5.94±0.30	27.02	6.50±0.32	22.35	0.25±0.01	28.05	3.74±0.19
	2017	30	13.65	8.75±0.22	33.78	5.61±0.35	14.64	3.47±0.09	15.47	6.13±0.17	19.59	7.99±0.29	48.82	0.28±0.02	33.12	3.12±0.19
	2018	30	17.78	5.84±0.19	18.70	5.46±0.19	0.00	3.00±0.00	14.61	6.03±0.16	27.51	8.36±0.42	17.68	0.26±0.01	20.51	3.53±0.13
Krm-2	2014	10	22.54	5.85±0.44	27.92	6.22±0.58	0.00	3.00±0.00	20.75	4.23±0.29	24.34	6.46±0.52	12.12	0.31±0.01	-	-
	2015	30	16.61	5.27±0.16	18.41	6.28±0.21	8.27	3.07±0.05	16.02	5.07±0.15	30.24	7.11±0.39	23.64	0.23±0.01	39.68	3.07±0.22
	2016	30	17.87	5.78±0.19	27.52	6.11±0.31	11.03	3.13±0.06	20.91	5.80±0.22	25.01	6.38±0.29	19.61	0.30±0.01	29.26	2.85±0.15
	2017	30	13.65	7.74±0.19	27.16	6.81±0.34	14.38	3.33±0.09	17.73	6.83±0.22	18.99	7.91±0.27	63.50	0.36±0.04	35.46	2.91±0.19
	2018	30	13.82	6.09±0.15	20.23	5.36±0.20	12.71	3.20±0.07	13.18	6.12±0.15	29.53	7.33±0.40	10.78	0.26±0.01	22.30	3.15±0.15

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Rvn	2014	30	16.73	6.68±0.20	42.46	4.91±0.46	6.02	3.03±0.03	20.65	4.47±0.17	36.07	6.57±0.43	19.38	0.26±0.01	-	-
	2015	30	19.43	7.47±0.27	24.52	8.71±0.39	0.00	3.00±0.00	19.73	7.55±0.27	19.36	10.13±0.36	12.65	0.28±0.01	24.33	2.83±0.13
	2016	30	15.06	5.78±0.16	31.65	2.63±0.15	6.02	3.03±0.03	18.35	4.70±0.16	22.44	6.36±0.26	15.46	0.27±0.01	29.14	2.88±0.15
	2017	30	15.66	6.55±0.19	20.09	7.91±0.29	9.84	3.10±0.06	23.44	6.66±0.29	27.05	9.57±0.47	16.38	0.33±0.01	22.23	4.40±0.18
	2019	30	17.52	7.92±0.25	35.11	7.26±0.47	3.00	3.00±0.00	19.82	7.99±0.29	39.11	10.00±0.71	17.95	0.28±0.01	25.02	3.27±0.15
Srt-1	2014	30	18.32	6.69±0.23	34.32	3.70±0.23	13.99	3.10±0.07	24.22	5.05±0.22	29.63	5.34±0.29	23.38	0.27±0.01	-	-
	2015	30	17.00	5.86±0.18	34.93	3.82±0.24	0.00	3.00±0.00	26.32	4.43±0.21	20.51	4.80±0.18	31.30	0.23±0.01	29.54	2.15±0.12
	2016	30	25.13	8.46±0.39	31.62	5.54±0.32	8.27	3.07±0.05	27.05	7.98±0.39	23.26	7.05±0.30	18.30	0.29±0.01	29.50	2.91±0.16
	2017	30	13.49	6.75±0.17	24.26	2.73±0.12	0.00	3.00±0.00	23.39	4.78±0.20	30.83	4.78±0.27	28.66	0.23±0.01	21.92	2.62±0.10
	2018	30	20.87	4.25±0.16	41.86	0.97±0.07	0.00	3.00±0.00	32.14	1.85±0.11	50.76	2.47±0.23	14.41	0.24±0.01	25.04	2.67±0.12
	2019	30	25.23	5.01±0.23	38.36	4.85±0.34	0.00	3.00±0.00	30.49	4.10±0.23	28.51	4.92±0.26	16.20	0.27±0.01	25.22	2.70±0.12
Srt-2a	2014	30	22.43	4.99±0.20	30.16	9.17±0.51	9.84	3.10±0.06	37.78	5.34±0.37	42.92	5.06±0.40	41.86	0.36±0.03	-	-
	2015	24	26.45	6.34±0.35	33.23	10.97±0.76	9.16	3.08±0.06	26.33	8.03±0.44	23.08	8.77±0.42	17.1	0.32±0.01	38.72	3.40±0.27
	2016	30	18.14	4.11±0.14	41.08	3.59±0.27	0.00	3.00±0.00	24.78	3.38±0.15	29.66	5.06±0.27	34.27	0.27±0.02	27.37	3.29±0.16
	2017	30	16.01	6.91±0.20	29.71	8.31±0.45	6.02	3.03±0.03	18.16	7.15±0.24	26.24	7.43±0.36	13.96	0.31±0.01	27.81	3.38±0.17
	2018	30	19.50	4.38±0.16	34.70	5.47±0.35	0.00	3.00±0.00	21.04	4.15±0.16	35.91	5.53±0.36	13.50	0.24±0.01	20.96	3.79±0.14
	2019	30	21.22	5.62±0.22	25.14	8.08±0.37	0.00	3.00±0.00	22.72	5.71±0.24	30.18	6.36±0.35	21.31	0.26±0.01	27.08	3.36±0.17
Srt-26	2014	30	13.87	6.24±0.16	28.97	7.41±0.39	8.27	3.07±0.05	17.53	4.51±0.14	36.60	5.43±0.36	49.88	0.46±0.04	-	-
	2015	30	19.79	7.70±0.28	20.35	8.21±0.30	12.99	3.10±0.07	15.51	8.41±0.26	19.71	8.66±0.31	16.20	0.33±0.01	25.99	3.59±0.17
	2016	30	22.64	4.86±0.20	38.31	3.18±0.22	8.27	3.07±0.05	39.99	3.39±0.25	32.17	5.21±0.31	46.29	0.40±0.03	28.77	3.75±0.20
	2017	30	17.24	7.60±0.24	34.25	7.81±0.49	12.71	3.20±0.07	14.98	7.92±0.27	25.87	8.74±0.41	14.29	0.29±0.01	24.67	3.60±0.16
	2018	30	18.67	5.24±0.18	29.66	4.08±0.22	0.00	3.00±0.00	20.21	4.18±0.15	39.53	5.87±0.42	10.77	0.24±0.01	26.33	4.16±0.22
	2019	30	24.46	6.10±0.27	26.57	7.30±0.35	11.03	3.13±0.06	19.74	6.07±0.22	32.90	7.46±0.45	16.37	0.25±0.01	21.48	3.06±0.12
Bls-1	2015	30	21.47	6.17±0.24	34.59	5.66±0.36	6.02	3.03±0.03	18.79	6.07±0.21	36.20	10.01±0.66	13.00	0.32±0.01	33.38	3.11±0.19
Bls-2	2017	30	18.59	7.06±0.24	31.95	3.52±0.21	0.00	3.00±0.00	26.64	4.61±0.22	30.88	5.26±0.30	20.86	0.29±0.01	24.88	3.60±0.16

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Grn	2015	30	17.63	5.89±0.19	21.90	6.03±0.24	0.00	3.00±0.00	18.65	5.49±0.19	32.03	8.11±0.47	12.83	0.27±0.01	34.22	3.31±0.21
	2016	30	18.71	6.84±0.23	40.14	6.19±0.45	11.97	3.17±0.07	19.34	6.93±0.24	25.09	7.37±0.34	16.37	0.31±0.01	30.65	3.17±0.18
	2018	30	12.51	9.18±0.21	34.51	3.99±0.25	10.54	3.03±0.06	20.01	5.81±0.21	39.25	8.63±0.62	34.21	0.35±0.02	29.08	2.58±0.14
Ilv	2016	30	28.77	7.58±0.40	36.59	4.89±0.33	0.00	3.00±0.00	27.77	7.21±0.37	25.12	7.61±0.35	14.15	0.29±0.01	22.34	2.66±0.11
	2018	30	14.31	4.28±0.11	56.99	1.97±0.21	0.00	3.00±0.00	41.34	2.21±0.17	33.65	3.99±0.25	17.57	0.21±0.01	20.79	3.18±0.12
Klt	2016	30	24.23	6.26±0.28	31.29	8.21±0.47	9.84	3.10±0.06	20.23	7.20±0.27	32.15	8.02±0.47	15.49	0.36±0.01	22.62	3.27±0.14
	2018	30	18.05	5.62±0.19	36.83	4.52±0.30	0.00	3.00±0.00	19.74	4.06±0.15	28.77	5.26±0.28	16.33	0.24±0.01	28.51	3.39±0.11
Dnl	2018	30	15.86	7.07±0.20	31.76	4.95±0.29	6.02	3.03±0.03	18.89	5.55±0.19	39.00	8.17±0.58	36.96	0.30±0.02	32.38	3.63±0.21
Strp	2016	30	14.93	5.89±0.16	32.54	5.61±0.33	0.00	3.00±0.00	14.34	5.48±0.14	24.14	6.76±0.30	16.58	0.31±0.01	16.63	3.04±0.09
	2017	30	20.15	6.82±0.25	31.71	6.89±0.40	6.02	3.03±0.03	18.87	6.75±0.23	36.24	7.99±0.53	15.65	0.21±0.01	23.12	3.85±0.16
	2018	30	17.82	6.58±0.21	37.22	5.23±0.36	6.02	3.03±0.03	20.32	5.24±0.19	30.35	7.40±0.41	17.08	0.28±0.01	30.54	3.74±0.21
	2019	30	19.51	8.09±0.29	42.30	6.55±0.51	6.02	3.03±0.03	17.97	7.36±0.24	32.09	7.65±0.45	19.29	0.25±0.01	32.00	3.18±0.19
Otr	2018	30	19.07	5.56±0.2	32.82	6.35±0.38	8.27	3.07±0.05	30.39	4.19±0.23	35.07	5.99±0.38	29.39	0.24±0.01	26.26	4.07±0.19
Nech-1	2018	30	12.79	5.00±0.12	35.34	3.69±0.24	8.27	3.07±0.05	24.42	3.34±0.15	25.20	5.23±0.24	18.26	0.24±0.01	18.34	3.01±0.10
Nech-2	2018	30	17.44	5.24±0.17	44.5	3.05±0.25	0.00	3.00±0.00	33.13	3.11±0.19	34.66	5.44±0.31	15.43	0.23±0.01	21.71	3.76±0.15
Kmsh	2016	30	20.10	5.71±0.21	26.60	6.26±0.30	6.02	3.03±0.03	23.63	5.97±0.26	27.04	6.95±0.34	16.10	0.31±0.01	20.63	2.82±0.11
	2017	30	17.84	7.86±0.26	32.74	6.11±0.36	13.30	3.23±0.08	19.48	8.07±0.29	39.75	7.41±0.54	16.57	0.32±0.01	24.88	3.48±0.16
	2018	30	19.70	7.62±0.27	29.55	6.81±0.37	11.97	3.17±0.07	18.07	7.03±0.23	29.18	10.97±0.58	51.66	0.29±0.03	26.85	3.16±0.16
Kot	2016	30	19.40	7.85±0.28	41.77	6.15±0.47	11.03	3.13±0.06	21.47	7.77±0.30	27.21	7.77±0.39	14.10	0.31±0.01	25.41	3.15±0.15
	2017	30	17.82	6.42±0.21	34.19	6.94±0.43	9.84	3.10±0.06	20.28	6.85±0.25	46.11	6.01±0.51	17.89	0.31±0.01	27.28	3.34±0.17
	2018	30	13.79	7.33±0.18	33.80	5.97±0.37	14.38	3.33±0.09	14.05	5.92±0.15	29.58	3.67±0.58	30.07	0.34±0.02	30.89	3.05±0.17
Eln	2016	30	17.04	7.39±0.23	38.82	5.96±0.42	0.00	3.00±0.00	19.29	7.31±0.26	27.23	10.06±0.50	15.32	0.32±0.01	31.14	3.31±0.19
	2017	31	12.16	7.37±0.16	35.93	7.03±0.45	5.92	3.03±0.03	19.36	7.81±0.27	33.11	10.35±0.62	18.03	0.30±0.01	23.36	4.28±0.18

*Примечание.* Здесь и далее:  $S_v, \%$  – коэффициент вариации;  $X_{cp.} \pm S_x$  – средняя арифметическая  $\pm$  ошибка средней. По незаполненным ячейкам данных нет.

Таблица П.9 – Изменчивость морфологических параметров генеративных частей растений в популяциях *C. bulbocodium* в годы наблюдения

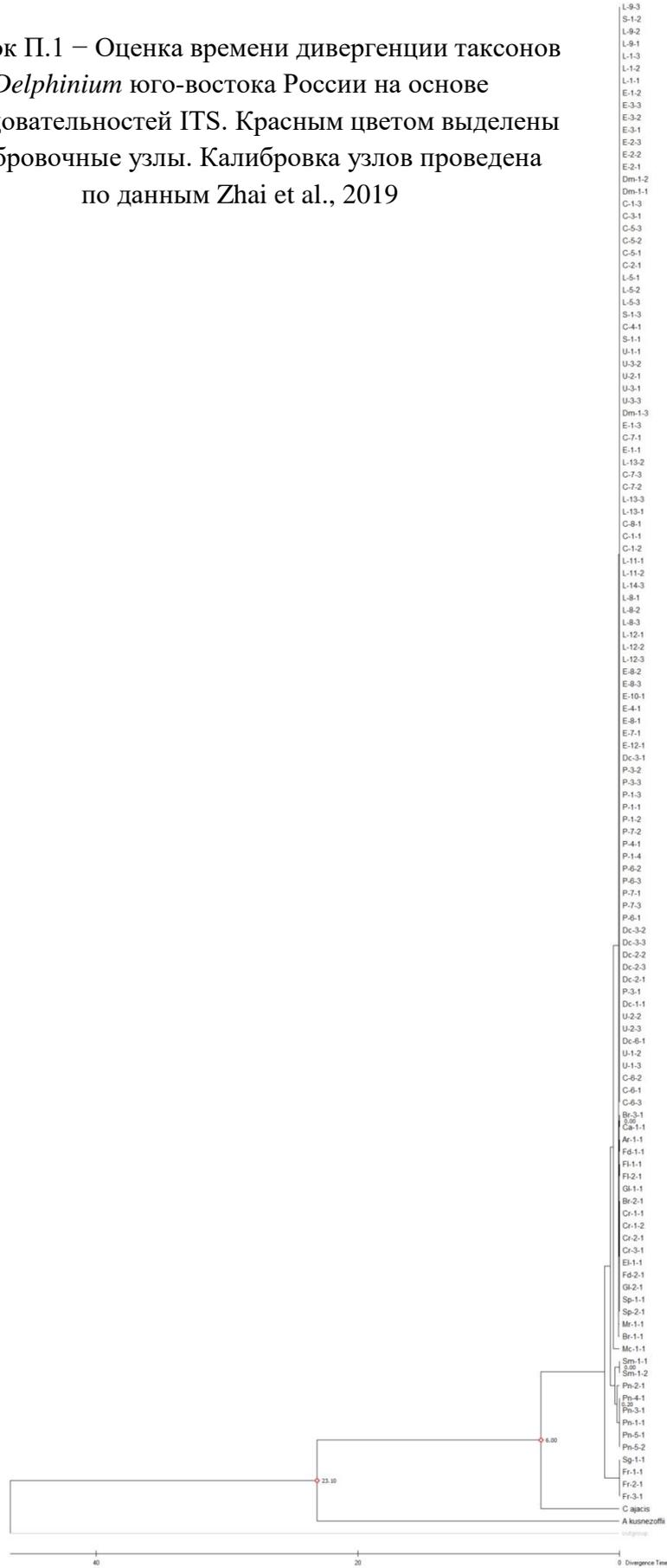
ЦП	год	Число особей	Кол-во цв., шт		Высота околоцв., мм		Диаметр околоцв., мм		Длина отгиба, мм		Ширина отгиба, мм		Длина ноготка, мм		Диаметр «трубки», мм	
			CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.	CV	Ср±ош.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Eng-1	2014	27	34.66	1.22±0.08	21.18	22.59±0.94	34.52	18.54±1.26	15.79	22.03±0.68	17.30	6.80±0.23	24.29	33.00±1.57	33.34	1.70±0.11
	2015	30	32.49	1.17±0.07	11.93	26.96±0.59	29.70	16.82±0.91	11.68	25.19±0.54	19.61	6.74±0.24	24.51	29.63±1.33	35.10	1.44±0.09
	2016	30	47.37	1.43±0.12	17.50	25.81±0.82	24.85	25.38±1.15	13.67	27.06±0.68	25.70	7.27±0.34	26.79	31.48±1.54	34.59	1.71±0.11
Eng-2	2015	30	34.88	1.23±0.08	13.90	28.29±0.72	24.62	18.41±0.83	13.05	25.65±0.61	23.89	7.11±0.31	27.70	23.86±1.21	30.56	1.68±0.09
	2016	30	42.87	1.47±0.11	13.98	26.81±0.68	24.66	24.55±1.11	12.71	27.94±0.65	25.20	7.37±0.34	20.92	41.33±1.58	34.24	1.85±0.12
	2018	30	48.93	1.37±0.12	14.13	31.50±0.81	23.83	27.42±1.29	14.61	21.43±0.57	22.68	8.27±0.34	21.46	45.80±1.79	57.29	1.85±0.19
Eng-3	2015	30	17.67	1.03±0.03	21.05	24.33±0.94	28.37	21.84±1.13	13.74	24.39±0.06	22.48	6.77±0.28	19.32	19.35±0.68	38.79	1.33±0.09
	2016	30	30.51	1.13±0.06	16.97	24.15±0.75	28.56	25.84±1.35	12.22	25.04±0.56	37.34	6.73±0.46	31.90	23.05±1.34	68.53	1.82±0.23
	2018	30	50.85	1.20±0.11	14.63	18.87±0.50	20.25	19.60±0.72	17.33	19.37±0.61	18.67	6.64±0.23	22.23	19.54±0.79	36.24	2.06±0.14
	2019	30	38.31	1.13±0.08	16.75	22.59±0.69	21.06	23.78±0.91	13.23	20.73±0.50	20.74	6.44±0.24	21.60	27.16±1.07	29.67	1.55±0.08
Krm-1	2014	32	0.00	1.00±0.00	21.51	25.38±0.96	32.05	21.94±1.24	17.09	22.45±0.68	23.20	6.73±0.28	23.86	28.54±1.20	27.40	2.24±0.11
	2015	30	45.00	1.37±0.11	11.70	28.45±0.61	28.93	21.17±1.12	15.19	27.35±0.76	24.20	7.54±0.33	25.49	29.52±1.37	37.06	1.71±0.12
	2016	30	46.05	1.27±0.11	14.60	26.30±0.70	32.98	16.42±0.99	15.90	24.22±0.70	21.42	7.28±0.28	26.50	30.24±1.46	28.79	2.18±0.11
	2017	30	44.39	1.40±0.11	12.70	35.60±0.83	23.13	35.57±1.50	12.10	29.5±0.65	18.50	6.98±0.24	14.73	28.07±0.75	38.19	1.23±0.09
	2018	30	32.49	1.17±0.07	18.50	23.37±0.79	27.92	16.78±0.86	17.05	20.94±0.65	22.28	6.79±0.28	18.06	29.66±0.98	28.93	1.54±0.08
Krm-2	2014	10	49.94	1.40±0.23	11.14	27.64±1.03	29.14	18.43±1.79	11.64	23.79±0.92	21.35	7.21±0.51	18.20	26.36±1.60	20.40	1.73±0.12
	2015	30	39.53	1.17±0.08	20.31	27.96±1.04	34.92	31.36±2.00	24.31	25.21±1.12	39.60	6.99±0.51	23.50	22.62±0.97	55.69	1.45±0.15
	2016	30	35.96	1.33±0.09	12.67	29.13±0.67	35.93	15.62±1.02	11.39	27.46±0.57	25.05	6.93±0.32	28.52	29.38±1.53	37.92	1.84±0.13
	2017	30	41.49	1.50±0.12	15.96	36.03±1.05	17.62	34.73±1.12	12.90	28.48±0.67	15.81	7.33±0.21	19.64	27.62±0.99	49.31	1.40±0.13
	2018	30	32.49	1.17±0.07	12.26	25.96±0.58	21.16	15.62±0.60	14.96	21.71±0.59	26.21	6.02±0.29	18.55	28.61±0.97	21.35	1.46±0.06
Rvn	2014	30	50.79	1.43±0.13	18.22	30.97±1.03	44.88	18.73±1.53	15.97	24.17±0.70	31.89	7.07±0.41	22.50	26.96±1.11	32.57	1.63±0.10
	2015	30	35.85	1.30±0.09	16.81	27.53±0.84	31.30	26.78±1.53	12.19	26.86±0.60	17.61	7.47±0.24	22.87	36.07±1.51	51.07	1.34±0.13
	2016	30	23.79	1.07±0.05	15.15	22.33±0.62	20.17	22.36±0.82	13.70	22.51±0.56	20.41	5.96±0.22	24.58	32.00±1.44	24.55	2.10±0.09
	2017	30	46.83	1.63±0.14	13.69	25.40±0.64	15.66	30.91±0.88	16.41	26.45±0.79	16.47	9.60±0.29	15.82	40.00±1.16	21.74	2.51±0.10
	2019	30	47.37	1.43±0.12	23.03	25.62±1.08	25.25	22.89±1.06	14.52	23.03±0.61	29.00	7.11±0.38	20.42	38.16±1.42	36.72	1.94±0.13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Srt-1	2014	30	36.60	1.10±0.07	13.06	27.27±0.65	32.83	13.69±1.18	19.57	26.09±0.93	34.04	6.54±0.41	25.63	36.72±1.72	38.34	1.02±0.07
	2015	30	0.00	3.00±0.00	14.46	25.38±0.67	20.23	14.00±0.52	12.65	23.90±0.55	18.23	6.08±0.20	19.61	31.44±1.13	37.42	1.29±0.09
	2016	30	17.95	1.03±0.03	16.82	26.10±0.80	23.97	20.88±0.91	12.15	27.21±0.60	22.01	6.12±0.25	22.42	42.35±1.73	39.26	1.64±0.12
	2017	30	17.67	1.03±0.03	14.28	23.95±0.63	27.07	21.81±1.08	14.75	24.93±0.67	18.54	6.49±0.22	15.04	39.22±1.08	26.86	1.67±0.08
	2018	30	0.00	1.00±0.00	16.45	22.10±0.33	35.38	16.01±0.03	19.35	20.29±0.72	23.80	5.93±0.26	21.65	23.85±0.94	22.76	1.60±0.07
	2019	30	23.79	1.07±0.05	17.41	20.52±0.65	31.70	11.84±0.69	19.52	20.57±0.73	26.97	5.08±0.25	28.37	23.83±1.23	21.18	1.54±0.06
Srt-2a	2014	30	0.00	1.00±0.00	20.98	27.93±1.07	49.03	16.17±1.45	20.77	21.40±0.81	22.46	4.83±0.20	29.18	30.65±1.63	45.24	1.31±0.11
	2015	24	26.06	1.08±0.06	24.98	27.78±1.45	20.56	20.68±1.89	15.63	26.86±0.88	30.69	7.18±0.46	35.06	29.95±2.19	50.36	1.03±0.11
	2016	30	32.49	1.17±0.07	19.58	24.03±0.86	33.72	22.23±1.37	12.19	24.20±0.54	24.44	6.97±0.31	32.92	16.20±0.97	29.97	2.06±0.11
	2017	30	27.74	1.10±0.06	14.37	26.52±0.74	21.20	29.08±1.13	10.78	26.70±0.53	23.20	6.42±0.27	14.42	36.24±0.95	25.00	1.52±0.07
	2018	30	27.74	1.10±0.06	16.78	23.76±0.74	25.57	14.14±0.66	15.56	21.97±0.62	26.02	6.80±0.32	27.36	23.88±1.19	35.20	2.00±0.13
	2019	30	30.51	1.13±0.06	17.49	23.70±0.76	27.74	18.00±0.91	15.43	21.00±0.59	35.13	6.07±0.39	24.53	25.79±1.15	30.61	1.73±0.10
Srt-26	2014	30	39.53	1.17±0.08	14.85	30.33±0.82	29.11	21.20±1.13	12.98	23.80±0.56	27.49	7.82±0.39	19.20	25.86±0.91	34.82	2.92±0.19
	2015	30	41.00	1.33±0.10	18.04	28.77±0.95	16.52	17.74±0.53	13.26	27.37±0.66	26.57	7.34±0.36	28.99	36.37±1.92	57.22	1.31±0.14
	2016	30	35.51	1.27±0.08	17.74	22.93±0.74	30.78	22.83±1.28	12.99	21.40±0.51	23.36	7.98±0.34	38.54	16.24±1.14	55.03	2.70±0.27
	2017	30	41.00	1.33±0.10	16.80	27.53±0.84	19.57	27.95±1.00	11.17	27.08±0.55	23.46	7.31±0.31	15.56	40.28±1.14	30.05	1.57±0.09
	2018	30	41.48	1.86±0.14	19.97	24.00±0.88	36.15	15.51±1.02	32.28	20.35±1.20	43.65	6.66±0.53	24.36	28.72±1.28	52.66	2.85±0.27
	2019	30	48.93	1.37±0.12	18.44	24.66±0.83	24.19	22.13±0.98	17.62	21.55±0.69	28.96	6.19±0.33	23.42	27.09±1.16	29.14	1.82±0.10
Bls-1	2015	30	35.51	1.27±0.08	15.30	24.91±0.70	28.77	11.34±0.60	13.22	23.01±0.56	23.19	5.93±0.25	16.50	26.99±0.81	51.03	1.24±0.12
Bls-2	2017	30	17.67	1.03±0.03	13.32	23.92±0.58	22.69	19.06±0.79	13.75	25.50±0.64	30.13	7.51±0.41	22.17	36.05±1.46	20.53	2.10±0.08
Grn	2015	30	45.49	1.33±0.11	21.60	28.07±1.11	37.33	23.87±1.63	14.84	27.70±0.75	39.01	7.26±0.59	30.90	23.51±1.33	55.23	1.76±0.18
	2016	30	45.84	1.30±0.11	12.34	26.96±0.61	25.71	25.72±1.21	11.03	27.82±0.56	28.92	7.21±0.38	22.16	36.29±1.47	33.01	1.86±0.11
	2018	30	32.49	1.17±0.07	15.37	34.47±0.97	32.28	25.47±1.50	20.01	58.13±2.12	34.92	7.03±0.45	18.12	28.67±0.95	32.47	1.46±0.09
IIV	2016	30	0.00	1.00±0.00	16.24	28.51±0.85	25.74	21.07±0.99	12.51	27.23±0.62	22.13	7.06±0.29	28.37	43.54±2.26	30.93	2.06±0.12
	2018	30	0.00	1.00±0.00	16.02	20.74±0.61	24.80	15.70±0.71	15.54	21.08±0.60	19.62	6.92±0.25	29.64	22.40±1.21	31.96	2.25±0.14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Klt	2016	30	27.74	1.10±0.06	16.63	26.32±0.80	42.42	20.00±1.55	17.37	26.29±0.83	36.24	5.37±0.36	27.34	30.51±1.52	33.14	2.96±0.18
	2018	30	17.67	1.03±0.03	12.92	27.95±0.66	18.11	22.17±0.73	11.06	25.17±0.51	22.47	6.33±0.28	21.25	30.35±1.18	26.30	1.75±0.08
Dnl	2018	30	45.49	1.33±0.11	16.91	30.53±0.94	28.52	27.97±1.46	15.49	32.23±0.91	34.91	7.30±0.47	26.93	22.97±1.13	37.67	1.93±0.13
Strp	2016	30	23.79	1.07±0.05	12.65	23.91±0.55	26.05	20.35±0.97	13.59	24.95±0.62	21.91	6.73±0.27	18.30	34.00±1.14	56.70	2.09±0.22
	2017	30	43.33	1.57±0.12	18.11	22.95±0.76	13.33	24.21±0.59	15.29	24.23±0.68	24.52	7.17±0.32	20.49	31.22±1.17	28.88	2.06±0.31
	2018	30	46.08	1.23±0.10	15.11	26.44±0.73	31.59	21.77±1.26	15.10	25.38±0.70	32.22	6.57±0.39	20.67	38.00±1.43	31.45	2.09±0.12
	2019	30	30.51	1.13±0.06	14.19	22.24±0.59	20.33	15.78±0.59	14.88	19.47±0.53	30.71	5.21±0.29	18.82	30.55±1.05	45.77	1.62±0.14
Otr	2018	30	38.96	1.47±0.10	15.09	27.02±0.76	19.31	25.64±0.90	16.26	27.81±0.85	24.38	8.94±0.40	33.03	28.02±1.69	33.59	2.49±0.15
Nech-1	2018	30	0.00	1.00±0.00	11.25	24.36±0.50	41.70	18.77±1.43	15.02	19.60±0.54	25.74	5.44±0.26	19.80	26.22±0.95	21.69	1.65±0.07
Nech-2	2018	30	24.74	1.10±0.06	14.68	25.12±0.67	27.84	17.41±0.89	17.20	21.59±0.68	27.85	6.68±0.34	29.49	25.27±1.36	29.57	1.85±0.10
Kmsh	2016	30	0.00	1.00±0.00	16.64	27.40±0.83	21.30	18.24±0.71	14.15	26.03±0.67	23.94	7.02±0.31	21.16	31.03±1.20	28.50	1.94±0.10
	2017	30	36.60	1.10±0.07	10.65	24.29±0.47	22.82	19.23±0.80	15.85	23.08±0.67	23.81	7.58±0.33	18.78	39.41±1.35	25.16	2.15±0.10
	2018	30	39.65	1.43±0.10	18.40	33.03±1.11	25.09	34.07±1.56	15.28	30.63±0.85	28.96	8.67±0.46	28.45	35.83±1.86	48.01	1.35±0.12
Kot	2016	30	45.84	1.30±0.11	15.92	28.99±0.84	30.94	18.14±1.02	15.71	28.14±0.81	26.19	7.19±0.34	22.02	41.48±1.67	33.00	2.11±0.13
	2017	30	50.50	1.27±0.12	16.23	23.02±0.68	26.17	20.70±0.99	23.65	23.45±1.01	26.84	7.14±0.35	30.48	28.68±1.60	32.52	1.94±0.12
	2018	30	45.49	1.50±0.12	16.23	29.90±0.89	20.97	33.03±1.26	16.64	31.30±0.95	29.03	7.93±0.42	20.71	29.17±1.10	44.27	1.09±0.09
Eln	2016	30	32.49	1.17±0.07	14.23	26.27±0.62	25.56	22.91±1.07	11.24	26.18±0.54	32.29	7.98±0.47	20.55	37.36±1.40	36.20	2.23±0.15
	2017	31	40.98	1.29±0.09	16.61	24.03±0.72	30.23	21.43±1.16	15.76	26.27±0.74	23.68	7.79±0.33	18.15	34.37±1.12	28.58	2.27±0.12

ПРИЛОЖЕНИЕ С

Рисунок П.1 – Оценка времени дивергенции таксонов *Delphinium* юго-востока России на основе последовательностей ITS. Красным цветом выделены калибровочные узлы. Калибровка узлов проведена по данным Zhai et al., 2019



## ПРИЛОЖЕНИЕ Т

Таблица П.10. – Лимиты и доверительные интервалы количественных мофометрических признаков некоторых видов рода *Delphinium*

Признак	Вид					
	<i>litwinowii</i>	<i>duhmergii</i>	<i>elatum</i>	<i>pubiflorum</i>	<i>sergii</i>	<i>puniceum</i>
1	2	3	4	5	6	7
Длина генеративного побега, см	50,00-(135,36-143,15)-200,00	23,00-(166,32-211,04)-300,00	111,00-(178,71-205,42)-321,00	45,00-(123,29-129,90)-210,00	31,00-(94,85-110,42)-160,00	25,00-(52,87-58,43)-110,00
Число листьев на генеративном побеге, шт	15,00-(31,39-33,36)-53,00	14,00-(29,08-35,99)-54,00	15,00-(24,83-30,12)-47,00	13,00-(26,55-28,24)-57,00	1,00-(3,35-4,46)-9,00	4,00-(4,87-5,16)-8,00
Длина соцветия, см	5,00-(35,19-39,86)-105,00	7,00-(36,51-52,85)-93,00	13,00-(59,69-81,68)-151,00	4,50-(24,11-26,68)-62,00	7,00-(45,24-56,68)-115,00	10,00-(23,36-26,09)-54,00
Число паракладиев первого порядка, шт	0,00-(6,00-6,74)-16,00	1,00-(5,63-8,51)-15,00	0,00-(2,76-5,15)-22,00	0,00-(5,37-6,18)-19,00	0,00-(1,81-2,46)-6,00	0,00-(0,94-1,23)-4,00
Длина чашелистика, мм	5,59-(9,82-10,32)-15,56	5,15-(8,00-9,40)-12,82	8,00-(11,26-12,19)-15,20	4,45-(10,60-11,17)-19,70	5,47-(7,21-8,04)-12,40	4,75-(7,18-7,53)-11,07
Ширина чашелистика, мм	2,60-(6,78-7,18)-11,54	3,65-(5,75-6,90)-9,91	5,23-(7,09-7,90)-9,99	2,92-(6,94-7,29)-12,80	2,46-(3,64-4,08)-6,04	2,35-(4,02-4,25)-6,68
Длина шпорца, мм	6,91-(12,70-13,35)-21,95	2,40-(11,38-13,33)-16,77	9,46-(15,81-17,41)-20,98	5,33-(11,96-12,60)-19,53	7,07-(10,23-10,96)-13,03	3,85-(9,09-9,54)-13,00
Ширина шпорца, мм	1,21-(2,99-3,21)-9,74	1,71-(3,33-4,62)-7,02	1,60-(2,26-2,52)-3,54	1,26-(2,87-3,07)-8,76	1,11-(2,16-2,52)-3,91	1,34-(2,40-2,59)-4,85
Длина листовой пластинки, мм	51,79-(87,51-92,27)-145,99	47,06-(83,89-99,50)-128,03	65,40-(97,91-107,36)-130,49	51,55-(87,56-91,43)-144,66	23,62-(57,79-68,83)-104,24	12,92-(46,98-52,25)-91,80
Длина нерасчленённой части листовой пластинки, мм	7,83-(18,92-20,39)-37,74	6,32-(13,55-17,68)-32,90	11,68-(23,18-27,33)-48,08	0,00-(15,11-16,60)-42,05	0,00-(0,08-0,83)-8,75	0,00-(0,00-0,15)-3,88
Длина центрального сегмента средней лопасти, мм	19,33-(41,75-44,69)-77,52	26,01-(39,43-48,66)-67,29	16,70-(39,48-44,89)-60,73	15,23-(43,16-45,50)-78,54	17,17-(36,27-43,63)-65,31	11,77-(35,36-39,78)-71,40
Ширина листовой пластинки, мм	65,55-(124,13-130,86)-212,01	88,97-(126,55-147,48)-192,00	108,84-(155,76-169,22)-211,18	70,37-(124,40-129,62)-184,00	30,62-(93,02-115,11)-196,00	19,34-(81,63-91,02)-175,31

1	2	3	4	5	6	7
Ширина основания центрального сегмента средней лопасти, мм	4,42-(10,08-10,86)-20,33	5,55-(9,00-10,54)-14,07	11,20-(19,01-21,82)-31,39	2,56-(7,76-8,30)-15,40	0,86-(2,54-3,47)-6,65	0,91-(2,24-2,66)-9,67
Максимальная ширина средней лопасти, мм	18,08-(38,60-41,52)-93,02	22,62-(40,39-48,07)-67,12	28,41-(51,55-58,02)-92,95	16,62-(41,42-44,34)-79,35	7,68-(34,85-45,39)-86,15	6,32-(36,83-42,45)-98,51
Ширина основания средней лопасти, мм	4,36-(9,94-10,70)-17,99	4,06-(8,21-10,33)-15,66	12,10-(19,30-22,70)-42,38	1,99-(7,12-7,68)-15,87	0,56-(1,03-1,28)-3,01	0,49-(1,29-1,48)-4,25
Длина черешка, мм	13,31-(69,06-75,47)-149,00	46,72-(79,63-101,74)-162,50	69,66-(131,09-151,99)-253,38	14,63-(55,55-59,63)-119,45	10,02-(45,55-60,81)-157,36	10,01-(56,73-65,37)-142,30
Ширина черешка, мм	0,98-(1,80-1,90)-3,10	1,20-(1,58-1,82)-2,34	1,32-(2,06-2,36)-3,48	0,77-(1,50-1,58)-2,74	1,01-(2,12-2,50)-4,06	0,66-(1,68-1,84)-3,87
Длина прицветника, мм	5,38-(9,30-9,95)-18,35	5,16-(8,41-10,02)-14,54	4,88-(7,97-9,74)-18,08	4,93-(12,83-14,17)-35,71	2,89-(5,28-6,59)-12,32	2,73-(5,89-6,41)-11,57
Ширина прицветника, мм	1,38-(2,39-2,55)-4,95	0,93-(1,29-1,58)-2,63	0,31-(0,48-0,64)-1,84	0,20-(0,67-0,74)-1,61	0,18-(0,32-0,38)-0,57	0,22-(0,58-0,65)-1,52
Длина прицветничка, мм	3,69-(6,40-6,79)-13,39	4,48-(5,85-6,70)-8,42	2,65-(4,63-5,37)-8,50	3,54-(6,37-6,72)-11,49	1,54-(3,06-3,46)-4,78	2,20-(4,00-4,26)-6,39
Ширина прицветничка, мм	1,10-(2,08-2,23)-4,68	0,60-(1,10-1,33)-1,66	0,26-(0,43-0,53)-1,30	0,15-(0,57-0,61)-1,26	0,17-(0,30-0,35)-0,53	0,20-(0,44-0,48)-0,92
Длина цветоножки, мм	6,22-(14,53-15,77)-36,21	2,99-(10,12-13,16)-19,20	7,27-(19,43-21,68)-26,60	4,79-(13,71-14,63)-30,37	5,36-(10,19-12,14)-19,34	3,57-(9,31-10,06)-16,55

## ПРИЛОЖЕНИЕ У

Таблица П.11 – Результаты измерения морфологических параметров в исследованных популяциях *Globularia bisnagarica*

Усл. обозн. п.	Признак															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<b>1</b>	1,9 ±0,3	12,0 ±1,0	23,5 ±4,8	55,8 ±4,1	19,6 ±1,5	0,3 ±0,0	5,3 ±1,1	3,6 ±1,0	18,2 ±1,3	1,1 ±0,1	10,4 ±0,8	14,8 ±0,6	5,3 ±0,3	0,1 ±0,0	15,1 ±0,6	8,7 ±0,5
<b>2</b>	2,5 ±0,2	10,4 ±0,9	9,7 ±1,1	41,9 ±3,4	16,2 ±1,0	0,4 ±0,0	2,9 ±0,4	1,2 ±0,2	22,9 ±1,4	1,8 ±0,1	11,2 ±1,1	16,8 ±1,0	4,8 ±0,3	0,2 ±0,0	10,9 ±0,4	8,4 ±0,3
<b>3</b>	2,9 ±0,3	13,1 ±1,1	10,1 ±0,9	49,2 ±3,2	19,0 ±1,1	0,4 ±0,0	3,7 ±0,7	1,3 ±0,2	22,2 ±1,2	1,9 ±0,1	13,3 ±1,2	15,0 ±1,0	4,7 ±0,3	0,2 ±0,0	10,7 ±0,4	8,4 ±0,4
<b>4</b>	3,4 ±0,6	12,2 ±1,4	12,0 ±1,3	49,1 ±4,1	19,2 ±1,3	0,5 ±0,0	5,5 ±1,4	1,6 ±0,2	22,5 ±1,3	1,9 ±0,1	15,4 ±1,2	13,2 ±0,8	3,6 ±0,2	0,2 ±0,0	11,0 ±0,3	8,8 ±0,4
<b>5</b>	2,3 ±0,2	13,5 ±1,2	9,9 ±1,1	60,3 ±4,9	20,2 ±1,7	0,4 ±0,0	2,6 ±0,3	1,2 ±0,1	16,4 ±1,3	1,8 ±0,1	14,2 ±1,1	15,6 ±0,8	3,7 ±0,2	0,2 ±0,0	10,9 ±0,5	7,6 ±0,5
<b>6</b>	3,0 ±0,4	14,1 ±1,0	13,7 ±1,4	55,8 ±3,9	18,8 ±1,2	0,4 ±0,0	3,7 ±0,6	1,3 ±0,2	17,0 ±1,3	1,8 ±0,1	15,7 ±1,5	11,8 ±0,9	3,1 ±0,2	0,2 ±0,0	10,5 ±0,4	8,2 ±0,4
<b>7</b>	2,9 ±0,5	15,8 ±1,5	10,3 ±0,9	64,0 ±6,5	19,0 ±1,3	0,4 ±0,0	3,9 ±1,1	1,3 ±0,2	19,1 ±1,3	1,7 ±0,1	13,2 ±1,1	14,6 ±1,0	3,4 ±0,2	0,2 ±0,0	10,8 ±0,5	8,2 ±0,4
<b>8</b>	2,8 ±0,3	10,7 ±0,8	9,1 ±1,0	42,2 ±2,9	15,7 ±1,0	0,4 ±0,0	3,2 ±0,5	1,2 ±0,1	15,6 ±1,0	1,7 ±0,1	14,8 ±1,3	12,2 ±0,8	3,5 ±0,2	0,1 ±0,0	10,2 ±0,5	7,3 ±0,4
<b>9</b>	3,1 ±0,2	16,0 ±0,9	12,1 ±1,2	68,4 ±3,7	18,4 ±1,5	0,3 ±0,0	3,5 ±1,1	1,2 ±0,5	19,4 ±1,4	1,7 ±0,1	13,6 ±1,1	17,7 ±0,9	4,2 ±0,3	0,2 ±0,0	10,6 ±0,4	7,8 ±0,4
<b>10</b>	4,1 ±0,7	15,4 ±1,4	11,2 ±1,3	56,4 ±4,0	20,4 ±1,3	0,4 ±0,0	5,8 ±1,1	1,7 ±0,2	17,5 ±1,2	1,8 ±0,1	13,9 ±1,0	10,7 ±0,6	2,9 ±0,2	0,2 ±0,0	11,1 ±0,3	8,7 ±0,4
<b>11</b>	3,1 ±0,4	12,3 ±1,0	9,6 ±1,3	47,3 ±4,5	19,0 ±1,8	0,4 ±0,0	4,2 ±0,7	1,5 ±0,2	19,7 ±1,6	1,6 ±0,1	11,6 ±0,9	12,0 ±1,1	3,7 ±0,3	0,2 ±0,0	10,4 ±0,4	8,3 ±0,6
<b>12</b>	3,1 ±0,7	10,7 ±1,0	15,7 ±1,0	54,0 ±5,4	20,7 ±1,5	0,3 ±0,0	5,8 ±1,7	2,3 ±0,5	10,0 ±1,2	1,3 ±0,1	10,7 ±1,1	11,2 ±0,9	4,2 ±0,3	0,1 ±0,0	10,4 ±0,4	7,1 ±0,4
<b>13</b>	2,5 ±0,3	11,6 ±1,3	13,8 ±1,6	65,3 ±5,7	24,9 ±1,1	0,4 ±0,0	4,2 ±1,1	1,7 ±0,4	12,9 ±1,4	1,6 ±0,4	12,7 ±1,2	10,7 ±0,8	3,4 ±0,3	0,1 ±0,0	12,8 ±0,6	8,6 ±0,5
<b>14</b>	2,3 ±0,2	13,3 ±0,9	19,1 ±1,2	62,5 ±3,7	23,9 ±1,5	0,4 ±0,0	5,2 ±1,1	2,6 ±0,5	18,3 ±1,4	1,6 ±0,1	13,1 ±1,1	13,0 ±0,9	4,2 ±0,3	0,1 ±0,0	11,9 ±0,4	8,7 ±0,4

Продолжение табл. П.11

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
15	2,3 ±0,2	9,5 ±0,8	13,1 ±1,2	51,8 ±5,2	17,1 ±1,8	0,3 ±0,0	4,4 ±1,1	2,0 ±0,4	16,6 ±1,4	1,4 ±0,1	12,9 ±1,2	12,0 ±1,1	3,6 ±0,3	0,2 ±0,0	12,3 ±0,4	8,2 ±0,4
16	2,4 ±0,3	13,7 ±0,8	19,0 ±1,3	63,7 ±4,0	25,8 ±1,4	0,4 ±0,0	7,0 ±1,6	3,5 ±0,5	21,8 ±1,0	1,8 ±0,1	14,6 ±1,0	11,4 ±0,8	3,7 ±0,4	0,1 ±0,0	12,3 ±0,4	9,6 ±0,3
17	2,1 ±0,1	12,3 ±0,7	13,8 ±1,3	71,0 ±4,3	24,9 ±1,7	0,3 ±0,0	3,4 ±0,7	1,8 ±0,4	19,5 ±1,4	1,7 ±0,1	13,2 ±1,0	11,4 ±0,8	3,8 ±0,3	0,1 ±0,0	13,5 ±0,4	9,8 ±0,4
18	2,2 ±0,1	11,6 ±0,8	15,2 ±0,9	69,8 ±6,0	23,5 ±1,5	0,4 ±0,0	4,5 ±1,0	2,1 ±0,4	21,8 ±1,6	1,7 ±0,2	12,8 ±0,9	12,9 ±0,7	3,9 ±0,2	0,1 ±0,0	12,9 ±0,6	8,8 ±0,4
19	2,1 ±0,1	9,0 ±0,5	10,5 ±1,0	54,0 ±3,4	20,0 ±1,0	0,4 ±0,0	2,6 ±0,4	1,4 ±0,2	9,2 ±1,1	1,2 ±0,1	8,9 ±0,6	11,5 ±0,8	3,8 ±0,3	0,1 ±0,0	12,5 ±0,5	8,3 ±0,3
20	2,2 ±0,2	11,9 ±0,9	15,2 ±1,6	77,2 ±6,2	26,5 ±2,1	0,4 ±0,0	3,1 ±0,6	1,6 ±0,3	10,3 ±2,1	1,5 ±0,1	14,1 ±1,3	11,7 ±0,7	4,0 ±0,3	0,2 ±0,0	11,2 ±0,5	8,2 ±0,4
21	2,2 ±0,2	8,2 ±0,7	12,5 ±1,1	50,5 ±4,6	18,1 ±1,5	0,3 ±0,0	3,5 ±0,7	1,8 ±0,4	9,5 ±1,0	1,2 ±0,1	10,5 ±0,8	10,1 ±0,5	3,1 ±0,2	0,1 ±0,0	11,1 ±0,5	7,2 ±0,3
22	2,5 ±0,3	10,1 ±0,8	17,2 ±1,4	58,2 ±4,3	21,7 ±1,4	0,5 ±0,0	5,7 ±1,1	2,7 ±0,4	14,1 ±1,4	1,7 ±0,1	13,5 ±1,0	14,9 ±0,8	4,7 ±0,3	0,1 ±0,0	13,8 ±0,6	9,5 ±0,5
23	2,9 ±0,4	11,7 ±0,6	20,1 ±1,4	63,3 ±3,1	21,5 ±1,2	0,4 ±0,0	6,8 ±1,5	2,6 ±0,5	20,7 ±1,0	1,6 ±0,1	13,6 ±1,0	12,8 ±0,7	3,6 ±0,3	0,1 ±0,0	12,4 ±0,6	8,7 ±0,4
24	2,3 ±0,2	8,8 ±0,7	14,6 ±1,5	56,7 ±5,2	21,1 ±2,0	0,4 ±0,0	3,1 ±0,6	1,5 ±0,2	10,9 ±1,3	1,4 ±0,1	13,5 ±1,2	11,5 ±0,8	4,3 ±0,3	0,1 ±0,0	13,0 ±0,5	8,6 ±0,4
25	2,1 ±0,1	7,6 ±0,6	16,6 ±0,9	47,2 ±2,8	17,1 ±1,0	0,3 ±0,0	3,6 ±0,6	2,0 ±0,3	8,5 ±0,9	1,3 ±0,1	11,0 ±0,8	11,5 ±0,5	3,7 ±0,2	0,1 ±0,0	11,8 ±0,5	7,8 ±0,3

*Примечание.* Признаки: 1 – количество розеток; 2 – диаметр розетки; 3 – количество листьев в розетке; 4 – длина розеточного листа; 5 – ширина розеточного листа; 6 – толщина розеточного листа; 7 – количество генеративных побегов у особи; 8 – количество генеративных побегов в розетке; 9 – длина генеративного побега; 10 – диаметр генеративного побега; 11 – количество листьев на генеративном побеге; 12 – длина листа генеративного побега; 13 – ширина листа генеративного побега; 14 – толщина листа генеративного побега; 15 – диаметр соцветия; 16 – высота соцветия. Среднее значение ± доверительный интервал. Условные обозначения популяций те же, что и в табл. 3.4.