

Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова,  
биологический факультет

на правах рукописи

Копылов-Гуськов Юрий Олегович

АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ ПЕРИСТЫХ КОВЫЛЕЙ ГРУППЫ РОДСТВА  
*STIPA DASYPHYLLA* НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

03.02.01 – Ботаника

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель  
д.б.н., профессор Тимонин А.К.

Москва – 2016

## Содержание

Введение	4
Актуальность темы.....	4
Цель и задачи.....	6
1. Обзор литературы	7
1.1. История изучения ковылей родства <i>Stipa dasyphylla</i> Европы.....	7
1.2. Морфологические признаки ковылей группы родства <i>Stipa dasyphylla</i> .....	12
1.3. Экологические особенности ковылей группы родства <i>Stipa dasyphylla</i> .....	20
1.4. Применение молекулярно-генетических методов для разграничения видов ковылей.....	21
1.5. Территории, наиболее перспективные для изучения ковылей группы родства <i>Stipa dasyphylla</i> .....	25
2. Материалы и методы	28
2.1. Анализ морфологических признаков.....	28
2.2. Микросателлитный (SSR) анализ.....	29
2.3. Межмикросателлитный (ISSR) анализ.....	31
2.4. Изучение экологических особенностей видов.....	33
2.5. Изучение типовых образцов .....	33
2.6. Построение ареалов видов.....	34
3. Результаты и их обсуждение	36
3.1. Изменчивость «основных» морфологических признаков	36
3.2. Тестирование дополнительных морфологических признаков.....	71

3.3. Микросателлитный (SSR) анализ.....	77
3.4. Анализ межмикросателлитных участков ДНК (ISSR-анализ).....	93
3.5. Сопоставление результатов проведенных анализов.....	100
3.6. Экологические особенности видов.....	105
3.7. Распространение исследуемых видов в Восточной Европе.....	108
3.8. Таксономический статус отдельных популяций и групп популяций.....	114
<u>4. Заключение</u>	<u>124</u>
<u>Выводы</u>	<u>132</u>
<u>Список литературы</u>	<u>134</u>
<u>Приложения</u>	<u>147</u>
Приложение 1. Популяции и локалитеты сбора образцов, использованных для морфологического и молекулярно-генетических анализов.....	147
Приложение 2. Локализация проанализированных геоботанических описаний.....	149
Приложение 3. Характеристики использованных SSR-праймеров.....	152
Приложение 4. Частоты аллелей взятых в анализ локусов по изученным популяциям (с учетом нуль-аллелей).....	154
Приложение 5. Результаты апостериорного переопределения образцов популяций РОЗ-5 и БО-1 в программе GenAlEx.....	155
Приложение 6. Геоботанические описания, выполненные автором.....	156
Приложение 7. Neighbour joining кладограмма совместной встречаемости видов на проанализированных площадках.....	161
Приложение 8. Изученные гербарные нетиповые образцы...	165

# Введение

## Актуальность темы

Род ковыль (*Stipa* L.) принадлежит к трибе Ковылёвых (*Stipeae* Dumort.) подсемейства Настоящих злаков (*Pooidae* A. Br.) (Цвелев, 1987; GPWG, 2001). Род насчитывает около 350 видов многолетних (редко однолетних) трав, большинство из которых образуют плотные дерновины. Эти растения произрастают в умеренных (кроме большей части лесной зоны) и субтропических широтах Северного полушария (Смелянский, 2015). На территории бывшего СССР встречается около 60 видов рода, принадлежащих к восьми секциям (Цвелев, 1976).

Интерес к ковылям (род *Stipa* L.) обусловлен в основном несколькими причинами.

Несмотря на почти вековую историю подробного изучения ковылей (начиная с работ К.М. Залесского 1918 года), до сих пор среди ученых нет консенсуса по системе рода (Vázquez, Gutiérrez, 2011; Gonzalo et al., 2013), особенно в отношении перистых ковылей из секции *Stipa*. Различные подходы к построению системы дают несовпадающие результаты, а распространенные молекулярные методы не всегда позволяют выявить филогению таксонов (Hamasha et al., 2012). Предки современных ковылей, согласно Н.Н. Цвелеву (1977), возникли в горных районах Центральной или Передней Азии в эпоху Альпийского орогенеза и затем расселились по равнинным районам Евразии, что сопровождалось широкой диверсификацией группы и формированием нескольких групп близкородственных видов. При этом процессы видообразования до сих пор активно идут во многих группах как перистоостистых, так и волосовидноостистых ковылей. В результате ковыли представляют собой «полигон» для проверки применимости различных методик микроэволюционных исследований.



Ситуация еще более усугубляется путаницей в номенклатуре группы, что особенно заметно при сравнении до сих пор актуальных сводок «Flora Europaea» (Martinovský, 1980) и «Злаки СССР» (Цвелев, 1976), где под одним названием понимают разные виды. Например, такая путаница есть с применением названия *Stipa pennata* L. (Цвелев, 1986). Поэтому построение системы, адекватно отражающей филогению ковылей, остается актуальной задачей и для современной ботаники.

Следующая причина, из-за которой исследования ковылей до сих пор востребованы, – природоохранная. Будучи доминантами (или содоминантами) в сообществах степей, ковыли привлекают внимание ботаников с позапрошлого века. Эти дерновинные злаки являются ценозообразователями и эдификаторами различных типов степных сообществ (Лавренко, 1980). Поэтому сохранение видов ковылей и их местообитаний по существу равнозначно сохранению некоторых типов степного биома. Однако если не существует единого мнения о границах видов (примером могут послужить взаимоотношения *S. martinovskyi* Klok. и *S. rubens* P. Smirn. (Цвелев, 1986), *Stipa adoxa* Klok. и *Stipa pulcherrima* C. Koch (Цвелев, 2012)), то эффективность их охраны может снизиться. Соответственно при составлении «Красных книг» и организации охраняемых природных территорий необходима точная видовая идентификация видов *Stipa*, опирающаяся на строго обоснованную систему рода.

В целях охраны природы особенно важно исследовать устойчивость конкретных видов в условиях антропогенного пресса, поскольку даже у разных популяций одного вида со сходной ролью в сообществах подчас возможны сильные отличия в экологической устойчивости (Saltonstall, 2002). Сходные работы на ковылях, как на ценозообразователях степей и значимых кормовых растениях, проводились в Китае (Shan et al., 2006) и в Центральной Европе (Wagner et al., 2012), но до сих пор не проводились в южной России. Исследования, требующие четкого представления о таксономической принадлежности ковылей данного региона, могут быть полезны не только

для разработки эффективных мер их сохранения в природе, но и при восстановлении поврежденного растительного покрова.

### **Цель и задачи работы**

Цель работы – сопоставление морфологической и молекулярно-генетической изменчивости в группе родства *Stipa dasyphylla* в Европейской части России как основание для таксономической ревизии этой группы.

В соответствии с поставленной целью были сформулированы следующие задачи:

1. провести исследование изменчивости морфологических признаков группы;
2. изучить экологические особенности группы;
3. выявить генетическую структуру группы с помощью молекулярно-генетических методов (SSR, ISSR);
4. сопоставить картину морфологической и генетической изменчивости представителей комплекса в различных регионах юга и юго-востока Европейской части России.

# 1. Обзор литературы

## 1.1. История изучения ковылей родства *Stipa dasyphylla* Европы

Понимание таксономического своеобразия ковылей впервые прослеживается в работах К.Линнея, хотя сами эти растения были известны ботаникам и до него (Linnaeus, 1753). К.Линней выделял в роде 3<sup>1</sup> вида – два с голой остью и один с опушенной остью – *Stipa pennata* L. В ранних работах по систематике ковылевых границы рода *Stipa* принимались широко: в ранге подродов (Trinius, Ruprecht, 1842) или секций (Steudel, 1854) в него были включены *Lasiagrostis*, *Oryzopsis*, *Ptilagrostis*, *Jarava* и другие. Широкое понимание рода *Stipa* еще прослеживается в общих сводках и в конце XIX века. Так, в «Die natürlichen Pflanzenfamilien...» (Hackel, 1887) род принят широко, хотя и с оговоркой, что вышеупомянутые группы иногда рассматривают как отдельные роды. С другой стороны, Ашерсон и Грэбнер в «Synopsis der mitteleuropäischen Flora...» (Ascherson, Graebner<sup>2</sup>, 1898–1902) приняли род *Stipa* уже более узко. Авторы выделили 2 внутриродовых таксона 1-го порядка – *Aristella* (с одним видом) и *Eustupa*. Отмечено, что и типовой таксон тоже неоднороден – в нем выделено 2 внутриродовых таксона 2-го порядка – общность (Gesammtart) *S. pennata*, куда вошли все виды с перистой остью, и общность *S. capillata*, включившая все виды с волосовидной остью (сюда же попали и представители *Lasiagrostis*). Во «Флоре СССР» понимание рода уже очень близко к современному, а *Lasiagrostis*, *Oryzopsis*, *Ptilagrostis* представлены как самостоятельные роды. В роде же *Stipa* выделено 7 рядов (*Series*), и к типовому ряду *Pennatae* отнесены только виды с остью более 12 см длиной с голой закрученной нижней частью и нижней цветковой чешуей с опушением из отдельных полосок волосков – так называемые крупноперистые ковыли (Рожевиц,

---

<sup>1</sup> Во втором издании «Species Plantarum...» (Linnaeus, 1762) К. Линней выделял уже 7 видов в роде *Stipa*, но с перистой остью по-прежнему указан только *Stipa pennata* L.

<sup>2</sup> Данные авторы полагают, что линнеевское название рода *Stipa* – результат грамматической ошибки при транслитерации греческого слова στῖπτη (пакля, спутанные волосы); правильное же название рода – *Stupa*, и именно так рассматриваемый род назван в «Synopsis der mitteleuropäischen Flora».

1934). Н.Н. Цвелев в «Злаках СССР» (1976) создал свою систему рода и возвел «Series» Р.Ю. Рожевица в ранг секций, увеличив число секций до 8. Впоследствии Н.Н. Цвелев изменил и эту свою систему рода, например, выделил в самостоятельные роды *Achnatherum* и *Stipella* и, в итоге, пришел к следующей системе рода *Stipa* для России (Цвелев, 2012):

Sect. 1. *Leiostipa* Dumort. — Т у р у с : *S. capillata* L.

Sect. 2. *Hemibarbatae* Tzvelev. — Т у р у с : *S. holosericea* Trin.

Sect. 3. *Barbatae* Junge — Т у р у с : *S. barbata* Desf.

Sect. 4. *Subbarbatae* Tzvelev. — Т у р у с : *S. lessingiana* Trin. et Rupr.

Sect. 5. *Stipa*. — Т у р у с : *S. pennata* L.

Sect. 6. *Smirnovia* Tzvelev. — Т у р у с : *S. caucasica* Schmalh.

В степях Восточной Европы наиболее многочисленна секция *Stipa*. Из обитающих на этой территории 15-ти видов ковылей не менее 12-ти принадлежат к этой секции (Цвелев, 1976; Слюсаренко, 1977; Martinovský, 1980), а в Европейской части России встречается 9 видов секции. К этой секции, включающей по разным оценкам около 30-ти видов, относятся несколько групп близких видов, взаимоотношения внутри которых и между которыми являются предметом дискуссий у систематиков. Это – виды, близкие к *S. eriocaulis* Vrb.; виды, близкие к *S. joannis* Čelak.; виды, близкие к *S. pulcherrima*, и виды родства *S. dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv.

К. Линней (1753) относил все ковыли с перистой остью к виду *Stipa pennata* L. Ж.-Б. Ламарк и О.-П. Де Кандолль в сводке «Sinopsis plantarum...» (Lamarck, De Candolle, 1806), а также Ф. Маршалл фон Биберштейн в «Flora taurico caucasica» (Bieberstein, 1808) приняли этот вид Линнея в том же объеме. К. Триниус и Ф.И. Рупрехт описали много новых переднеазиатских и южноевропейских видов, резко отличающихся от линнеевского *S. pennata* (Trinius, Ruprecht, 1842). В сводки «Nomenclator botanicus...» (Steudel, 1841) и «Species graminum stipaceorum» (Trinius, Ruprecht, 1842) уже были включены перистоостистые ковыли, не входящие в *S. pennata*, например, *S. lessingiana* Trin. et Rupr., однако все так называемые крупноперистые ковыли

(современная секция *Stipa*) по-прежнему относили к *S. pennata* L., внутри которого отдельные формы не выделяли.

Со временем такое состояние систематики перестало удовлетворять ботаников, и из *Stipa pennata* начали выделять самостоятельные виды. В первую очередь статус отдельных видов получили формы, наиболее обособленные по своей морфологии, например *Stipa pulcherrima* C. Koch, описанная как крупная разновидность *Stipa pennata* с иным характером опушения нижней цветковой чешуи (Koch, 1848). Но не все систематики поддерживали дробление *S. pennata*. Так, А. Гризебах, обработавший семейство злаковых для «Flora rossica...» (Grisebach, 1853), не принял *S. pulcherrima* C. Koch, а Ашерсон и Грэбнер (Ascherson, Graebner, 1898–1902) вновь объединили описанные к тому времени и отличные по толщине листьев и характеру их опушения *S. dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv., *S. pulcherrima* C.Koch, *S. tirsia* Stev. и некоторые другие виды в один широко понимаемый вид *S. pennata* в качестве «рас». И.Ф. Шмальгаузен (1897) также не признавал выделение отдельных видов внутри *Stipa pennata*.

В конце 20-х – начале 30-х годов XX века П.А. Смирнов описал пять новых видов перистых ковылей из Восточной Европы: *Stipa ucrainica* P. Smirn. (Smirnow, 1926), *Stipa paradoxa* P. Smirn. (Смирнов, 1927), *Stipa pontica* P. Smirn. (Smirnow, 1929), *Stipa anomala* P. Smirn. (Смирнов в: Рожевиц, 1934), *Stipa lithophila* P. Smirn. (Смирнов в: Рожевиц, 1934). Кроме того, полагая название *Stipa zalesskii* Wilensky сомнительным, П.А. Смирнов переописал этот вид под названием *Stipa rubens* P. Smirn. (Smirnow, 1925), включив в протокол результаты подробных промеров растений, отсутствовавших в описании *Stipa zalesskii* Д.Г. Виленского (Вилинский<sup>3</sup>, 1921). Именно П.А. Смирнов первым обратил внимание на то, что вид *Stipa zalesskii* Wilensky (= *Stipa rubens* P. Smirn.) неоднороден.

В своей работе «Таблицы для определения ковылей» П.А. Смирнов (1927) отмечает, что особого внимания заслуживает «цикл *Stipa dasyphylla*» –

---

<sup>3</sup> В «Дневнике...» опечатка – фамилия автора изменена на «Вилинский».

группа видов крупноперистых ковылей с развитым опушением на листовых пластинках и влагалищах листьев, куда он включил *Stipa dasyphylla*, *Stipa rubens* и *Stipa ucrainica*, с оговоркой, что последние два вида являются «несколько сборными», однако для выделения отдельных мелких видов не хватает массового материала. Однако в 1928 году П.А. Смирнов все же предложил выделять внутри вида *Stipa rubens* три «расы»: *Stipa rubens* s. str., *Stipa rubens proles glabrata*, *Stipa rubens proles rubentiformis* (Смирнов, 1928), но впоследствии эти «расы» так и не были описаны в качестве самостоятельных видов. В пределах же *Stipa ucrainica* П.А. Смирнов (цит. соч.) отдельных рас не выделял.

Сводку рода *Stipa* для «Флоры СССР» Р.Ю. Рожевиц (1934) создал в значительной степени на основе работ П.А. Смирнова. Р.Ю. Рожевиц признал все описанные П.А. Смирновым виды, согласился с неоднородностью *Stipa zalesskii*, указав на нее в описании к виду, но не отразив в определительном ключе (Рожевиц, 1934). Кроме того, Р.Ю. Рожевиц описал в качестве самостоятельных видов *Stipa iljinii* Roshev. (Рожевиц, 1932) – форму из восточного Казахстана, отличающуюся от *S. zalesskii* рассеянными волосками на скрученной части ости, и *Stipa krascheninnikowii* Roshev. (Рожевиц, 1928 – цит. по: Рожевиц, 1934) – форму, почти неотличимую от *S. ucrainica*, но являющуюся арало-каспийским эндемиком и произрастающую в отрыве от основного ареала (впоследствии этот вид был сочтен Н.Н. Цвелевым (1976, 2012) синонимом *S. ucrainica*.

Понятие «группы родства *Stipa dasyphylla*» (Series *Dasyphyllae*) ввел в 1975 году чехословацкий ботаник J. Martinovský (Martinovský, 1975). Типовой вид группы – *Stipa dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv. (Trautvetter, 1884) – изначально был описан как *Stipa pennata*  $\gamma$  *dasyphylla* Lindem. (Lindemann, 1882). J. Martinovský включил в Series *Dasyphyllae* 10 видов:

1. *S. canescens* P. Smirn.
2. *S. dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv.
3. *S. glabrata* P. Smirn. emend. Martin.
4. *S. iljinii* Roshev.

5. *S. pontica* P. Smirn.
6. *S. rubens* P. Smirn. s. str.
7. *S. smirnovii* Martin.
8. *S. turcomanica* P. Smirn.
9. *S. ucrainica* P. Smirn.
10. *S. zaleskii* Wilensky

Таким образом, J. Martinovský значительно расширил объем группы, намеченной П.А. Смирновым под названием «цикл *Stipa dasyphylla*». *Stipa canescens* и *S. turcomanica* встречаются в Закавказье, Передней и Центральной Азии, а самостоятельность *S. glabrata*, *S. iljinii*, *S. rubens* s. str., *S. smirnovii*, *S. zaleskii* далеко не бесспорна (Martinovský, 1975). Возможно, именно поэтому во «Flora Europaea» последние пять видов объединены под названием *S. zaleskii* Wilensky (Martinovský, 1980).

Интерес также представляет работа М.В. Клокова и В.В. Осычнюка «Ковыли Украины» (1976), в которой описано несколько новых видов ковылей, в основном близких к *S. pennata* L. и *S. pulcherrima* C. Koch, большей частью из Крыма. Из видов родства *S. dasyphylla* был описан *Stipa martinovskyi* Klok., сходный со *S. zaleskii*, но с характерными ресничками на язычке. Сам J. Martinovský те же самые гербарные образцы (сборы А. Барабарич и др., KW) ранее отнес к *S. rubens* subsp. *sublevis* Martin. (Martinovský, 1972).

Н.Н. Цвелев в «Злаках СССР» (1976) предложил включить в *S. zaleskii* s.l. в ранге подвидов некоторые виды, выделенные П.А. Смирновым, а именно: *S. canescens*, *S. pontica*, *S. turcomanica* и *S. ucrainica*. Однако впоследствии от включения *S. pontica* и *S. ucrainica* в вид *S. zaleskii* s.l. Н.Н. Цвелев (1986) отказался. Поскольку в работе 1986 г. речь идет только о территории УССР, где *S. canescens* и *S. turcomanica* не встречаются, мнение Н.Н. Цвелева о таксономическом статусе последних в данной работе не отражено, однако он оставил *Stipa martinovskyi* в составе *S. zaleskii* в качестве синонима.

Таким образом, для территории Европейской части России группа родства *Stipa dasyphylla* является наиболее многочисленной из групп, различаемых в секции *Stipa*. Так, к ней относится, по разным сводкам (Флора Нижнего Дона, 1985; Сагалаев, 2006; Цвелев, 2012), от 4 до 5 видов, в то время как к другим подобным группам из Европейской России принадлежат по 1–2 вида. Возможно, поэтому отечественные монографы рода *Stipa* уделяли ковылям родства *S. dasyphylla* особое внимание (Смирнов, 1928; Рожевиц, 1934; Цвелев, 1976, 1986, 2012).

## **1.2. Морфологические признаки, используемые в систематике ковылей группы родства *Stipa dasyphylla***

Учитывая, что большинство таксонов группы родства *Stipa dasyphylla* было описано российскими и советскими агростологами, первоочередное внимание следует, очевидно, обратить на диагностические морфологические признаки и границы их изменчивости у *S. dasyphylla*, *S. pontica*, *S. ucrainica* и *S. zaleskii* в ключевых отечественных обработках рода *Stipa*: «Флора Юго-Востока европейской части СССР» (Смирнов, 1928), «Флора СССР» (Рожевиц, 1934), «Злаки СССР» (Цвелев, 1976), «Злаки Украины» (Слюсаренко, 1977), – а также в «Flora Europaea» (Martinovský, 1980) (табл. 1). Именно эти сводки особенно важны по следующим причинам. Во «Флоре Юго-Востока...» в описаниях *S. rubens* и *S. ucrainica* П.А. Смирнов приводит практически дословный перевод на русский язык своих протологов этих таксонов (Smirnow, 1925, 1926). Протолог *S. pontica* (Smirnow, 1929), еще не описанного на момент выхода «Флоры Юго-Востока...», согласуется с описанием из «Флоры СССР». Подготовленная параллельно со сводкой «Злаки СССР» обработка рода в сводке «Злаки Украины» (Слюсаренко, 1977) содержит оригинальные данные по относительно небольшой по площади, но богатой по числу видов ковылей территории. «Флора СССР», «Злаки СССР» и «Flora Europaea» являют собой фундаментальные сводки по соответствующим территориям.



**Таблица 1.** Сравнение морфологических признаков изученных видов по литературным источникам

Признак	Вид																			
	<i>S. dasypylla</i>					<i>S. pontica</i>				<i>S. ucrainica</i>					<i>S. zaleskii</i>					
	Смирнов, 1928	Рожевиц, 1934	Цвелев, 1976	Слюсаренко, 1977	Martinovský, 1980	Рожевиц, 1934	Цвелев, 1976	Слюсаренко, 1977	Martinovský, 1980	Смирнов, 1928	Рожевиц, 1934	Цвелев, 1976	Слюсаренко, 1977	Martinovský, 1980	Смирнов, 1928	Рожевиц, 1934	Цвелев, 1976	Слюсаренко, 1977	Martinovský, 1980	
Диаметр свернутых листовых пластинок в сухом состоянии, мм	0,8–1,5	–	0,6–1,2	–	Около 1 мм	0,5–0,7	0,3–0,7	0,3–0,5	0,5–0,9	0,4–0,5	0,4–0,5	0,2–0,6	0,4–0,5	Около 0,5	0,4–1	0,6–1 или 0,4–0,5	0,3–1	0,4–0,5	Около 0,5	
Опушенные абаксильной стороны листовых пластинок	Длинные мягкие отстоящие и полуотстоящие волоски, полуприжатые щетинковидные волоски и шипиковидные бугорки	Длинные мягкие волоски	Густые короткие волоски	Длинно-, густо-, мягко-волосистые	Обильные волоски	Полуприжатые волоски	Жесткие щетинки	Сосочки, шипики, часты щетинковидные волоски	Более или менее прижатые волоски	Шипиковидные бугорки и редкие или густые щетинковидные волоски	Острошершавые или покрытые мелкими щетинковидными волосками	Острые бугорки с примесью жестких щетинок, реже – только жесткие щетинки	Острошероховатые	Редкие полуприжатые волоски	Шипиковидные бугорки, щетинковидные волоски, обыкновенно редкие, но иногда густые	Шипиковидные бугорки и нечастые щетинки	Острые бугорки со значительной примесью шипиков или жестких щетинок	Сосочки, шипики, щетинковидные бугорки и щетинки	Бугорки и полуприжатые волоски	
Длина язычка вегетативных побегов, мм	1–3	1–3	0,5–3, часто варьирует в пределах дерновины	3–4	–	0,5–4	0,5–3, часто варьирует в пределах дерновины	3–4	0,5–2	1–2	1–2	0,5–3	1,5–2	–	1–3	0,8–3	0,5–3	–	–	
Опушение влагалищ вегетативных побегов	Опушенные	Опушенные	–	Опушенные	–	–	Голые	Гладкие или едва шероховатые	Гладкие	Голые	Голые	–	Шероховатые, нижние опушены, верхние голые	–	Коротко опушенные	Нижние опушенные, верхние почти голые	Коротковолосистые	–	Опушены	
Окраска влагалищ вегетативных побегов	Обыкновенно фиолетово окрашенные, реже неокрашенные	–	–	–	Красновато-фиолетовые	–	–	–	–	Неокрашенные	–	–	–	Не сиреневеющие	Фиолетово окрашенные	Фиолетово окрашенные	Розоватый оттенок	–	–	

Длина нижней цветковой чешуи, мм	20–22	20–22	18–22	20–22	20–22	16–18	16–18	15–17	Около 17	17–19	17–19	16–20	18–19	Около 17	17–19	17–19	16–19	17–19	17–19
Краяевая полоска волосков на нижней цветковой чешуе	Доходит до ости, реже на 1–1,5 мм не доходит	Доходит до ости, реже немного не доходит	Доходит или не более чем на 1 (1,3) мм не доходит	Доходит	Достигает	Доходит	Доходит или не более чем на 1 (1,3) мм не доходит	Доходит или очень редко не доходит на 1 мм	Достигает	На 2–4 мм не достигает ости	На 2–3 мм не достигает ости	На 1,3–5 мм не достигает ости	Не доходит до основания ости	На 2–4 мм не достигает ости	Доходит до ости, реже на 1–1,5 мм не доходит	Доходит до ости, реже немного не доходит	Доходит или не более чем на 1 (1,3) мм не доходит	Доходит	Достигает

Примечание. Столбцы, закрашенные одним цветом, отражают информацию, приведенную в одном и том же источнике.

Информация, приведенная во «Флоре СССР», в значительной мере согласуется с информацией во «Флоре Юго-Востока...», особенно в отношении таксонов, описанных П.А. Смирновым, в связи с тем, что Р.Ю. Рожевиц, по его собственному признанию (Рожевиц, 1934, С. 79), во многом опирался на данные П.А. Смирнова. Данные из других источников согласуются друг с другом значительно меньше (табл. 1). Например, диаметр свернутых листовых пластинок у *S. pontica* составляет 0,3–0,5 мм по Слюсаренко (1977) и 0,5–0,9 – по Martinovský (1980). В работах Слюсаренко (1977) и Martinovský (1980) также для *S. pontica* нет данных о возможном недодождении краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе до основания ости, хотя такие данные приведены у других авторов. Это говорит о необходимости дальнейшего изучения этой группы и поиска новых диагностических признаков.

По систематике ковылей с перистыми остями в последние годы стали появляться работы, авторы которых использовали больше разных морфологических признаков. Так, М. Vázquez и E. Gutiérrez (2011) в ревизии перистоостистых ковылей Европы, Северной Африки и Передней Азии используют для видов серии *Dasyphyllae* 13 признаков, из которых 5 – характер абаксиальной стороны листовых пластинок, форма кончика листа, опушение влагалищ листьев, длина нижних цветковых чешуй, характер поверхности скрученной части ости – варьируют, а 8 – длина и ширина базальных листьев, форма язычка листьев, характер верхушки колосковых чешуй, форма кончика каллуса, форма кончика нижней цветковой чешуи (наличие лопастей), характер опушения нижней цветковой чешуи и число колен ости – константны.

М.В. Олонова и П.Д. Шаврова (2009) при исследовании *S. pennata* и *S. zaleskii* в Хакасии показали, что из взятых изначально 31 количественного и качественного признаков, 10 константны (число узлов стебля, окраска узлов, открытость нижнего узла, соотношение высоты генеративных и вегетатив-

ных частей растений; ширина метелки, характер заострения колосковых чешуй, ломкость ости, число колен ости, наличие коронки волосков при основании ости<sup>4</sup>), а оставшиеся 21 так или иначе характеризуют размеры и опушение различных частей растений, при этом наибольший вклад в различение форм исследованных видов внесли такие признаки как отношение длины краевой полоски волосков нижней цветковой чешуи к ее длине, характер поверхности листовых пластинок вегетативных и генеративных побегов (мы полагаем, речь здесь идет об абаксиальной стороне листовых пластинок, хотя авторы этого не уточняют) и характер поверхности язычка листьев вегетативных и генеративных побегов. Авторы также показали, что при исключении этих признаков из анализа разделение выборки на группы сохранилось, но с меньшей поддержкой, что можно считать подтверждением важности признаков опушения для систематики ковылей и скоррелированности их с комплексом остальных морфологических признаков. Из остальных признаков наибольшее значение придано длине ости, длине антециума (нижняя цветковая чешуя вкупе с каллусом) и длине каллуса. Для таких признаков как высота растения, диаметр свернутых листовых пластинок вегетативных и генеративных побегов, опушение кончика листа вегетативных и генеративных побегов, длина язычка листа вегетативных и генеративных побегов, длина метелки, длина нижней и верхней колосковых чешуй, длина нижней цветковой чешуи, длина скрученной части ости, длина волосков на ости показана низкая ценность для различения форм по отдельности. Однако в обсуждаемой работе один из использованных признаков – длина антециума (V28, по обозначению авторов) – является простой суммой двух других, а именно: длины каллуса (V29) и длины нижней цветковой чешуи (V31).

Исследования анатомического строения листовых пластинок ковылей из группы родства *Stipa dasyphylla* (Слюсаренко, 1977) и микроморфологических признаков листовой пластинки, таких как расположение и форма

---

<sup>4</sup> Один из признаков (код V25) не упомянут в разделе «Материалы и методы» статьи.

основных клеток эпидермы, расположение и форма трихом и др. (Гудкова, Олонова, 2012), не выявили признаков, которые можно было бы использовать в систематике этой группы.

Исследование анатомии листовых пластинок перистых ковылей (Гудкова и др., 2013) позволило выявить признаки, работающие только на секционном уровне.

Опираясь на вышесказанное, можно подытожить, что в группе родства *Stipa dasyphylla* характер опушения тех или иных частей растения, несмотря на нестабильность признаков опушения, представляются наиболее важными признаками, которым нужно уделять первоочередное внимание. Однако попытки поиска новых признаков, способных внести ясность в различение видов данной группы, прекращать не следует.

Для диагностики и определения злаков используют самые разные признаки как вегетативной, так и генеративной сферы, причем для разных групп систематики делают упор на разных признаках. Так, например, Н.Н. Цвелев для рода *Poa* (Цвелев, 1976) показал значимость признаков опушения цветковых чешуй и длины пыльников; Е.И. Курченко (2010) показала значимость способа возобновления побегов и формы соцветия для систематики рода *Agrostis*; П.А. Смирнов (1958) также отмечал таксономическую значимость способа возобновления для представителей рода *Koeleria*. Для 82 видов злаков из 54 родов, произрастающих в Юго-Восточном Квинсленде (Theile et al., 1996), была показана таксономическая значимость формы пестика и завязи. Применительно к ковылям указанные признаки не берут в расчет. Отказ от использования длины пыльников обусловлен, с одной стороны, трудностями сбора достаточно представительной выборки из-за быстрого отцветания отдельных колосков (1–2 дня) и общего малого числа цветков на растении (Слюсаренко, 1977), а с другой – из-за того, что на гербарном материале тычинки не сохраняются. Поэтому даже полученные с большим трудом результаты невозможно сопоставить с данными из других работ. Признаки пестика и завязи признаны непосто-

янными во времени и при разных погодных условиях даже самими авторами (Theile et al., 1996).

По признакам формы соцветия и характера возобновления ситуация, на наш взгляд, иная – в обобщающих сводках по систематике (Рожевиц, 1934; Цвелев, 1976; Martinovský, 1980) и морфологии (Серебрякова, 1971) отмечено, что для рода *Stipa* характерны узкая, несколько однобокая метелка и плотная дерновина, состоящая из розеточных побегов со строго интравагинальным (внутривагинальным) типом возобновления, в связи с чем специалисты обходили эти признаки вниманием, хотя такие обобщения сделаны на небольшом числе видов, среди которых нет представителей группы родства *Stipa dasyphylla*, а у близкого к *Stipa* роду *Achnatherum* показано наличие удлиненных побегов (Серебрякова, 1971).

В настоящей работе мы сконцентрировали внимание на таких показавших таксономическую значимость морфологических признаках, как размер и характер опушения нижних цветковых чешуй, размер и характер опушения листьев, в том числе язычков и влагалищ, длина разных частей ости. Мы рассматривали только признаки вегетативных листьев, так как неоднократно была показана высокая скоррелированность этих признаков у листьев вегетативных и генеративных побегов (Смирнов, 1928; Олонова, Шаврова, 2009). Кроме того, учитывая данные по близкородственному роду *Achnatherum*, мы уделили внимание и характеру возобновления у изучаемых растений – признаку, который до сих пор не использовался в систематике ковылей.

На основании приведенных выше данных мы сочли возможным сосредоточиться в своем исследовании на одиннадцати признаках (первые пять мы условно назовем «основными», так как именно они являются диагностическими, согласно основным сводкам):

1. Длина нижней цветковой чешуи от каллуса до основания ости (мм);

2. Расстояние, на которое краевая полоска волосков не доходит до основания ости (здесь мы понимаем расстояние между окончанием краевой полоски волосков и основанием ости; мм);
3. Опушение влагалищ листьев вегетативных побегов (есть / нет);
4. Диаметр самого длинного листа вегетативного побега в свернутом состоянии (мм);
5. Число волосков на единицу длины абаксиальной стороны листовой пластинки в средней ее части (далее – удельное число волосков). Единицей длины мы избрали 10 мм<sup>5</sup>;
6. Длина язычка листьев вегетативных побегов (мм);
7. Длина колонки (скрученной части ости; мм);
8. Длина сеты (нескрученной части ости; мм);
9. Отношение длины сеты к длине колонки;
10. Тип возобновления побегов;
11. Окраска влагалищ вегетативных побегов.

В отличие от работы М.В. Олоновой и П.Д. Шавровой (2009) мы считаем целесообразным анализировать не только длину колонки, но и сеты, а также их отношения друг к другу. Кроме того, мы учитывали абсолютную величину недохождения краевой полоски волосков нижней цветковой чешуи до основания ости (рис. 1), а не отношение длины этой полоски к общей длине чешуи.

---

<sup>5</sup> Для удобства измерений мы подсчитывали число волосков на 2,9 мм длины и экстраполировали до 10 мм.

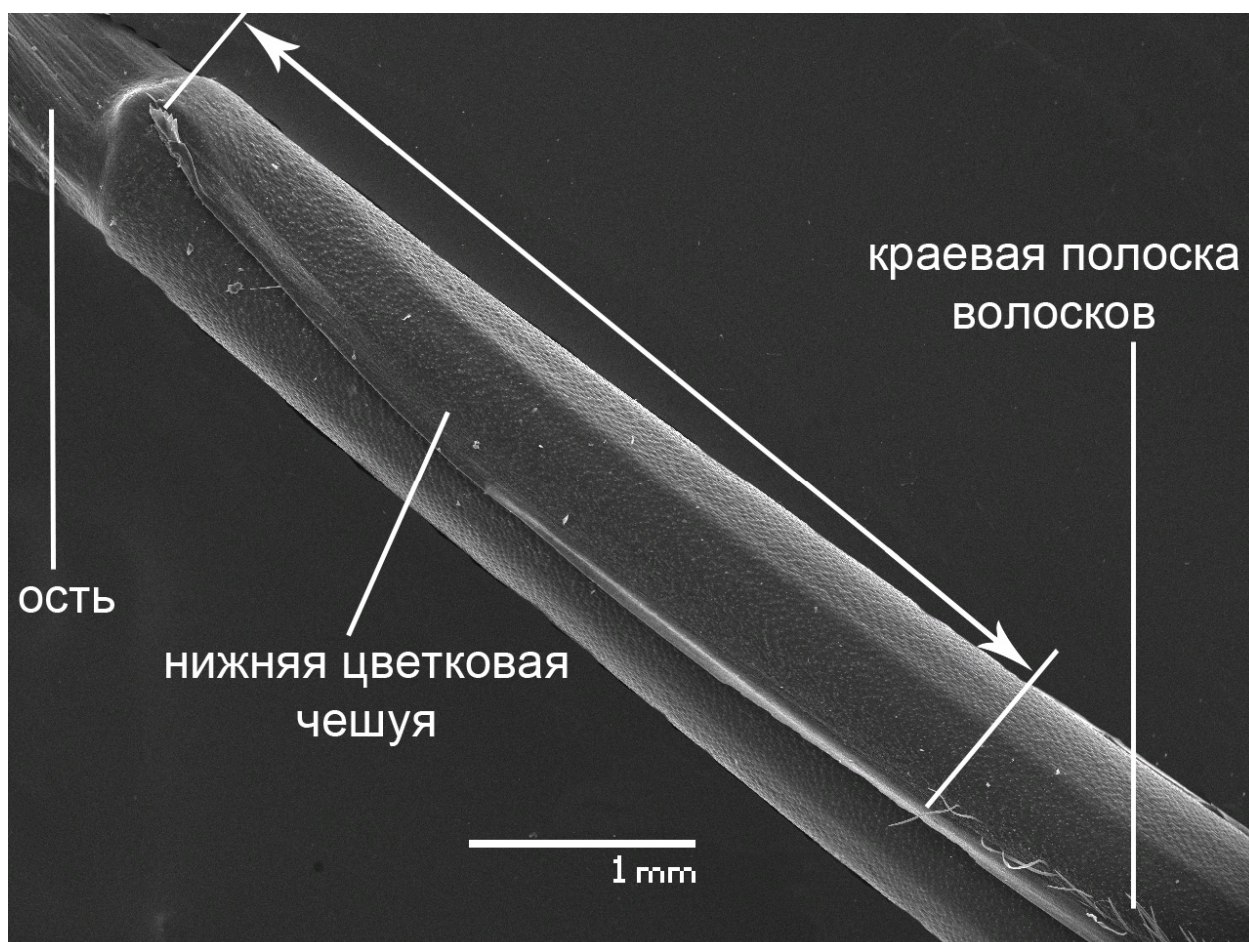


Рисунок 1. Краевая полоска волосков на нижней цветковой чешуе не достигает основания ости у *Stipa ucrainica* P. Smirn.  
 Расстояние на которое краевая полоска волосков не доходит до основания ости показано двусторонней стрелкой.

### 1.3. Экологические особенности ковылей группы родства *Stipa dasyphylla*

Помочь в разделении видов ковылей могли бы данные об их экологии. Известно, что близкие виды могут сильно различаться по своей экологии, более того, различия в экологии могут послужить причиной для изоляции и образования новых видов (Завадский, 1968; Северцов, 2005), а так называемые виды-двойники могут быть, на первый взгляд, неотличимы по своей морфологии, хотя являются настоящими биологическими видами (Грант, 1980). Но на настоящий момент информации по экологии ковылей мало. Наиболее удачная, на наш взгляд, попытка обобщить информацию об экологии европейских ковылей была предпринята Л.П. Слюсаренко в обработке рода для сводки «Злаки Украины» (Слюсаренко, 1977). В этой работе учтено суточное время цветения различных видов *Stipa*. Оно



представляет особый интерес, т.к. для многих близких видов показано расхождение по признакам репродуктивной биологии при сосуществовании на одной территории (Завадский, 1968; Roser, 1997; Avise, 2000), а для злаков показано расхождение именно по суточному времени цветения (Пономарев, 1954, 1959, 1960). Согласно Слюсаренко (1977; со ссылкой на неопубликованные данные Т.Т. Чуприной), *S. ucrainica* цветет утром (начало цветения 08:00), *S. dasyphylla* – ночью (начало цветения 22:00), а *S. zaleskii* (Пономарев, 1966) – ночью или рано утром, в зависимости от погоды. Данных о времени цветения *S. pontica* не приведено. Сразу можно отметить, что данные по *S. dasyphylla* и *S. ucrainica* получены Т.Т. Чуприной для одного локалитета – Донецкого ботанического сада, в то время как данные по *S. zaleskii* получены А.Н. Пономаревым для другого локалитета – Троицкого заказника (Южный Урал). Время цветения *S. zaleskii* в районе Донецка (для возможности сравнения с близкими видами) также неизвестно.

В работе Л.П. Слюсаренко (1977) учтена и фитоценотическая приуроченность этих видов. *S. zaleskii* и *S. dasyphylla* в УССР тяготеют к разнотравно-дерновинно-злаковым степям, при этом *S. zaleskii* чаще ведет себя как доминант или субдоминант в фитоценозах, чем *S. dasyphylla*. *Stipa ucrainica* является более ксерофильным видом и тяготеет к дерновинно-злаковым степям, где часто доминирует, а *S. pontica* приурочен к нагорным степям на Кавказе и степям предгорий Кавказа и Южного побережья Крыма, доминантом обычно не является (Слюсаренко, 1977; Лавренко, 1980). Однако различия видов по этим признакам нечеткие.

#### **1.4. Применение молекулярно-генетических методов для разграничения видов ковылей**

С развитием молекулярно-генетических методов таксономические построения все чаще стали основываться на молекулярно-генетических признаках. В систематике различных групп широкое распространение получил анализ нуклеотидных последовательностей внутренних транскрибируемых

спейсеров (ITS 1 и 2) и гена 5,8S ядерной рРНК, расположенного между ними (см., например, Crous et al., 2003; Luo et al., 2005; Kim et al., 2004; Pelser et al., 2007 и др.).

Ковыли родства *Stipa dasyphylla* также становились предметом филогенетического анализа по нуклеотидным последовательностям ITS ядерной рибосомальной ДНК и, кроме того, 3'-участка гена *matK* – 3' экзона гена *trnK* хлоропластной ДНК с привлечением большого числа других видов *Stipa* и родственных родов (Hamasha et al., 2012). На дереве, построенном с использованием метода максимальной парсимонии, *S. zalesskii* группируется с *S. joannis* Čelak., *S. tirsia* Stev., *S. rubens*, одним из образцов *S. dasyphylla* и с *S. borysthenica* (Bootstrap-поддержка клады 53%); *S. ucrainica* объединяется с *S. capillata* L. и *S. turkestanica* Hack. (Bootstrap-поддержка клады 58%), а второй взятый в анализ экземпляр *S. dasyphylla* вместе с *S. pontica* попал в неразрешенную кладу, включающую всю секцию *Stipa*. На дереве, построенном по данным 3'-участка гена *matK* – 3' экзона гена *trnK* хлоропластной ДНК с использованием Байесовского анализа, почти все евроазиатские ковыли (около 40 видов) образуют единую неразрешенную кладу. Исключение составляют только *S. rubens*, *S. borysthenica* Klok. и один из двух взятых в анализ образцов *S. sareptana* A.K. Becker, являющийся волосовидноостистым ковылем, которые объединились в одну кладу (уровень апостериорной вероятности  $P = 0,82$ ). Таким образом, эти молекулярно-генетические данные не позволяют тестировать систему рода.

Секвенирование другого набора участков хлоропластной ДНК, а именно *trnK*-5'*matK*, *matK*, *trnH*<sup>GUG</sup>-*psbA*, *trnL*5'-*trnF* и *ndhF*, позволило установить деление рода на секции (Romaschenko et al., 2010), но отношения между отдельными видами и даже группами видов внутри секций остались неразрешенными, хотя и не наблюдалось такого резкого различия молекулярно-генетических и морфологических данных, как в работе H.R. Hamasha et al. (2012).

Можно предположить, что это – достаточно молодая группа растений (Цвелев, 1977) и со времени ее иррадиации прошло недостаточно времени для того, чтобы успели накопиться значимые для молекулярно-генетического анализа мутации (Avisе, 2000). Поэтому такие широко используемые методы молекулярной систематики как анализ нуклеотидных последовательностей ядерной (ITS) и хлоропластной ДНК, вероятно, малоперспективны для прояснения взаимоотношений отдельных евроазиатских видов внутри секций рода *Stipa*. К тому же при ее формировании, вероятно, активно происходила гибридизация (Цвелев, 1977), а анализ последовательностей ITS часто плохо применим к случаям гибридизации (Hodkinson et al., 2002). Анализ только хлоропластной ДНК из-за наследования последней по материнской линии без анализа участков ядерной ДНК недостаточен для выявления случаев гибридизации (Avisе, 2000).

Для различения близких видов и внутривидовых таксонов разработаны специальные молекулярно-генетические методы, применяемые на микроэволюционном уровне. Эти методы были успешно применены к евроазиатским ковылям. Так, генетическое разнообразие популяций *S. capillata* из Казахстана и Центральной Европы (Wagner et al., 2011), *S. pennata* L. из России, Украины, Румынии, Чехии и Германии (Wagner et al., 2012) и *S. pulcherrima* C. Koch от Центральной Европы до юго-запада России (Durka et al., 2013) было изучено методом AFLP. Эти работы показали высокий уровень генетического полиморфизма в центральной части ареала у *S. pennata* и *S. pulcherrima* и снижение его к периферии, но у *S. capillata* полиморфизм был одинаково низким и в предполагаемом ядре ареала (Казахстане), и на его окраинах. Ковыли интересующей нас группы не были охвачены подобными исследованиями.

Межмикросателлитные (ISSR) маркеры высоко полиморфны и полезны для изучения генетического разнообразия и филогении (Bornet, Branchard, 2001; Reddy et al. 2002). К плюсам ISSR-анализа можно отнести простоту изготовления праймеров и анализ общей геномной ДНК (так называемый

метод «genome fingerprinting»), что резко повышает результативность метода по сравнению, например, с анализом отдельных нуклеотидных последовательностей. К минусам относится доминантный характер маркеров, не позволяющий отличить гетерозиготу от гомозиготы, и возможность неспецифической амплификации (Zietkiewicz et al., 1994). Однако несмотря на ограничения метода, ISSR-маркеры оказались удачным инструментом для изучения генетической структуры популяций и внутривидовой дифференциации близких видов и для выявления межвидовой гибридизации в разных группах растений (Wolfe et al., 1998; Archibald et al., 2004; Zhang et al., 2007; Kramina et al., 2012 и др.). Анализ полиморфизма длин межмикросателлитных участков генома был успешно применён и для изучения генетического разнообразия у азиатских видов ковылей, *S. grandis* P. Smirn. (Shan et al., 2006) и *S. purpurea* Griseb. (Liu et al., 2009). Ковыли же группы *S. dasyphylla* этим методом изучены ещё не были.

Микросателлитные (SSR) маркеры также являются высоко полиморфными, но имеют некоторые существенные преимущества перед межмикросателлитными. SSR-маркеры являются кодоминантными, позволяющими отличить гетерозиготу от гомозиготы, а из-за высоко специфичных праймеров вероятность неспецифической амплификации резко понижается (Slatkin, 1995). Это делает анализ SSR-маркеров удобным методом для выявления внутривидового генетического разнообразия и оценки интенсивности генетических потоков между популяциями. В то же время возникают значительные трудности с разработкой праймеров, а одна пара праймеров позволяет анализировать только один локус генома. Тем не менее, микросателлитный анализ успешно применяется для исследований таких групп, как миртовые (Ochieng et al., 2007), злаки (Sharma et al., 2008), хвойные (Орешкова и др. 2013) и др. Из-за упомянутой сложности изготовления праймеров работ по SSR-анализу ковылей меньше, чем по ISSR-анализу. Тем не менее, были разработаны праймеры и оценено генетическое разнообразие популяций *S. purpurea* (Liu et al., 2011) и

*Achnatherum sibiricum* (L.) B.S. Sun et J. Qian (Chen et al. 2008) – представителя ближайшего к *Stipa* роду трибы *Stipeae* (Romaschenko, 2010). Ковыли же группы *S. dasyphylla*, как и в случае с ISSR-анализом, этим методом изучены ещё не были.

### **1.5. Территории, наиболее перспективные для изучения ковылей группы родства *Stipa dasyphylla***

В пределах ареала одни и те же формы могут вести себя либо как настоящие виды, либо как внутривидовые единицы. Подобная картина ранее была описана, например, для пчелы *Hoplitis producta* в Северной Америке (Michener, 1947, цит. по: Грант, 1980) и для синицы *Parus major* (Кейн, 1968, цит. по: Северцов, 2005) в Евразии. Поэтому при решении вопросов о взаимоотношениях внутри группы близких форм особое внимание нужно уделять территориям, где они сосуществуют симпатрично, поскольку в этом случае можно ожидать наиболее полного проявления их видовой/подвидовой природы. Примерами могут послужить подвиды мышевидных хомячков *Peromyscus maniculatus* (Wagner) в Северной Америке, которые в районах перекрытия ареалов по морфологическим признакам ведут себя как настоящие виды (Hall, Kelson, 1959, цит. по: Воронцов, 1963), а также сосуществующие без смешения на Балканах и Кавказе формы *Corydalis marshalliana* Pers. с желтым и пурпурным венчиком, тогда как в Европейской части России между этими формами имеются переходы – растения с пестро окрашенным венчиком (Скворцов, 1971).

Значительное число уклоняющихся форм из группы *S. dasyphylla*, описанных из различных (и часто удаленных друг от друга) районов общего ареала позволяет предположить, что и они могут вести себя в одних частях ареала как виды, а в других – как внутривидовые единицы (Скворцов, 1971). Поэтому для изучения взаимоотношений этих форм наиболее интересны области, где встречается наибольшее их число.

*Stipa dasyphylla*, *S. ucrainica* и *S. zaleskii* совместно встречаются на обширной территории Восточной Европы – от центральных районов Украины на западе до Южного Поволжья на востоке и от Кавказа на юге до Курской и Тамбовской (Соколов, Соколова, 2015) областей на севере. *Stipa ucrainica* в целом тяготеет к причерноморскому региону, к востоку от Волги встречаются только *S. dasyphylla* и *S. zaleskii* (Ломоносова, 1990; Сагалаев, 2006). *Stipa pontica* произрастает только в причерноморском регионе в районах с выраженной складчатостью (Слюсаренко, 1977), хотя по данным М.В. Клокова и В.В. Осычнюка (1976) в Сальской степи (Ростовская область) обитают растения, очень близкие к данному виду; авторы описывают их как *Stipa aff. pontica* P.Smirn. Все четыре вида симпатричны в Крыму, в Краснодарском и Ставропольском краях и, возможно, в Ростовской области (Клоков, Осычнюк, 1976; Цвелев, 1976, 2006). Таким образом, именно в районе Приазовья встречаются все четыре вида интересующей нас группы, вследствие чего данный район наиболее перспективен для изучения их таксономических отношений.

По предположению Н.Н. Цвелева (1977), предки современных ковылей Европы возникли во время оледенения в горах Центральной Азии, а после ухода ледника заняли возникший степной биом и быстро иррадиировали на множество видов, еще довольно слабо обособленных друг от друга, что отчасти подтверждается невозможностью различить их по последовательностям участков хлоропластной ДНК (см. стр. 21). Можно также предположить, что из места возникновения ковыли этой группы расселялись по степям Евразии как через Казахстан и далее севернее Каспия на территорию Заволжья и Южного Урала (с последующим распространением как на запад, так и на восток), так и южнее Каспия через Закавказье и Западный Кавказ в бассейн Дона и Предволжье. Быстрое продвижение ковылей в Европу по ставшим пригодными местообитаниям в числе прочего могло оставить следы в виде рефугиумов на территориях с более выраженным рельефом, например, на Кавказе, на Донецком Кряже и в Крыму. В подобных местах могли

сохраняться исходные формы, впоследствии гибридизирующие с растениями плакоров, и таким образом не только ассимилирующиеся (Клоков, Осычнюк, 1976), но и обеспечивающие поток генов (Грант, 1980) в популяции на плакорах, или, наоборот, постепенно все более обособляющиеся от них и дающие начало новым видам (Завадский, 1968; Грант, 1980).

Таким образом, территория российского Причерноморья может быть местом встречи расселявшихся двумя путями ковылей и местом их возможного вторичного контакта, что заслуживает отдельного изучения. Кроме того, здесь можно встретить все четыре вида из группы родства *Stipa dasyphylla*, что ещё более повышает ценность изучения этого региона для выяснения взаимоотношений видов в этой группе. В качестве территории для сравнения можно использовать степи Южного Урала и Сибири, где встречаются только два вида – *S. zaleskii* и *S. dasyphylla* (Цвелев, 1976; Ломоносова, 1990) – и где, предположительно, не происходил вторичный контакт между видами, расселяющимися различными путями.

## 2. Материалы и методы

### 2.1. Анализ морфологических признаков

Для анализа морфологических признаков мы собрали 11 выборок (202 гербарных образца; Приложение 1) из рода *Stipa*, явно принадлежащих к группе родства *S. dasyphylla*. Материал был собран в 2009–2014 гг. в Курской, Оренбургской, Ростовской областях и Краснодарском крае. Видовую принадлежность растений на этом этапе принципиально не определяли, а принадлежность к изучаемой группе родства мы устанавливали по признакам опушения вегетативных органов, специфичных для таксонов этой группы в данных регионах. Данный прием был возможен, так как остальные отмеченные для указанных регионов виды ковылей имеют один или более признаков, резко отличающих их от видов группы родства *S. dasyphylla* (Смирнов, 1928; Цвелев, 1976). Такие растения мы отсеивали, чтобы не допустить попадания их в анализ интересующей нас группы.

В гербарии Центрально-чернозёмного заповедника нами были обнаружены два образца, собранные в Белгородской области, промежуточные по морфологии между *S. dasyphylla* и *S. ucrainica*. Эти два растения были включены и в морфологический, и в молекулярно-генетические анализы и составили двенадцатую выборку.

Измерения мы проводили в пяти повторностях для каждого гербарного образца, так как ранее было отмечено варьирование морфологических признаков даже в пределах одной куртины (Смирнов, 1928; Цвелев, 1986). При этом, вегетативные побеги для измерений выбирали случайным образом но измеряли на каждом самый длинный лист. Расселительные диаспоры – комплексные структуры, состоящие из склеротизированной оси колоска, нижней цветковой чешуи, охватывающей остальные части цветка, и ости – как и вегетативные побеги, выбирали случайным образом. Диаметр листовых пластинок, длину язычков листьев вегетативных побегов, длину нижних цветковых чешуй и расстояние недохождения краевой полоски волосков на



них до основания ости мы измеряли с точностью до десятых долей миллиметра, длину же колонки и сеты – с точностью до миллиметра.

Перед морфологическим анализом собранные выборки были проверены на однородность с помощью построения гистограмм.

Средние значения признаков у изученных популяций были сопоставлены с использованием *post hoc* критерия Тьюки по результатам дисперсионного анализа для признаков 1, 4–9 (см. стр. 18–19) и с использованием попарного сравнения по результатам непараметрического дисперсионного анализа Краскела–Уоллиса для признаков 2 и 3 (см. стр. 19). Подобный выбор критериев обусловлен тем, что, по нашим предварительным данным, признаки 1, 4–9 удовлетворяют критериям параметрических данных, а признаки 2 и 3 – нет: распределение признака 2 для некоторых популяций ненормальное, а признак 3 – балльный. Обработка данных была проведена в программах STATISTICA 8 (Stat Soft Inc., 2006) и PAST (Hammer, 2001).

## 2.2. Микросателлитный (SSR) анализ

Число взятых для SSR анализа образцов из каждой выборки приведено в Приложении 1. Объем общей выборки составил 115 образцов.

Выделение ДНК проводили с помощью набора Nucleospin Plant II (Macherey-Nagel) и методом СТАВ (Doyle, 1991). Так как специально для изучаемых видов не разработано праймеров для SSR-анализа, были взяты праймеры, разработанные для подобного анализа у *Stipa purpurea* Griseb. – SP18, SP52, SP90, SP152, SP166, SP182, SP185, SP199, SP202, SP207, SP396, SP419, SP441, SP462, SP475 (Приложение 2; Liu et al., 2011) и у *Achnatherum sibiricum* (L.) B.S.Sun et J.Qian – Asi002, Asi003, Asi012, Asi015, Asi024, Asi026, Asi032, Asi043, Asi048, Asi061, Asi070 (Приложение 2; Chen et al., 2008). Для приготовления реакционной смеси были использованы готовые наборы реактивов GenePak® PCR Core (ООО «Лаборатория Изоген»). Реакционная смесь (20 мкл) содержала 50–100 нг ДНК, 25 пмоль каждого праймера и готовую реакционную смесь GenePak® PCR Core (200 мкМ

каждого dNTP, 2,5 mM MgCl<sub>2</sub>, 1 ед. Taq-полимеразы и буфер, ООО «Лаборатория Изоген»)

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторах MJ Research PTC-220 DNA Engine Dyad (Bio-Rad Ltd., США) и Master Cycler (Eppendorf AG) по следующим программам: для праймеров SP\*\* – денатурация при 94 °C – 5 мин., 35 циклов в режиме: денатурация при 94 °C – 30 с., отжиг при соответствующей температуре – 30 с., элонгация при 72 °C – 40 с., финальная элонгация при 72 °C – 10 мин.; для праймеров Asi\*\*\* – денатурация при 94 °C – 3 мин., 35 циклов в режиме: денатурация при 94 °C – 30 с., отжиг при соответствующей температуре – 30 с., элонгация при 72 °C – 40 с., финальная элонгация при 72 °C – 7 мин.

Амплифицированные фрагменты разделяли электрофоретически в 6% ПААГ при 300 В с последующей окраской бромистым этидием, визуализировали в ультрафиолетовом свете с помощью трансиллюминатора. В качестве маркера длины использовали ДНК плазмиды pBR322, обработанную рестриктазой *HpaII* (Политов и др., 2011). Определение длин искомым фрагментов проводили в программе Photo-Capt (Vilber Lourmat, 2006) путем сравнения с маркером.

Были вычислены следующие показатели генетической изменчивости: частоты аллелей, среднее число аллелей на локус ( $N_a$ ), эффективное число аллелей ( $N_e$ ), наблюдаемая ( $H_o$ ) и ожидаемая ( $H_e$ ) гетерозиготность, индекс фиксации Райта ( $F_{is}$ ), а также генетическое расстояние Неи ( $Nei D$ ,  $Nei$ , 1972)<sup>6</sup> между отдельными популяциями. Соответствующие вычисления проводили

---

<sup>6</sup> Показатели были вычислены по следующим формулам (Nei, 1972; Hartl, Clark, 1997):

$N_e = 1 / (\sum p^2)$ , где  $\sum p^2$  – сумма квадратов частот аллелей в популяции;

$H_o = N_{het} / N$ , где  $N_{het}$  – число гетерозигот,  $N$  – объем выборки;

$H_e = 1 - \sum p^2$ , где  $\sum p^2$  – сумма квадратов частот аллелей в популяции;

$F_{is} = (H_e - H_o) / H_e$ , где  $H_e$  – ожидаемая гетерозиготность;  $H_o$  – наблюдаемая гетерозиготность;

$Nei D = -\ln(Nei I)$ ;  $Nei I = (\sum p_{ix}p_{iy} / N_{loci}) / ((\sum p_{ix}^2 / N_{loci}) (\sum p_{iy}^2 / N_{loci}))^{0.5}$ ,

где  $\sum p_{ix}p_{iy}$  – сумма произведений частот аллелей в популяции  $x$  и в популяции  $y$  по всем локусам,  $\sum p_{ix}^2$  – сумма квадратов частот аллелей в популяции  $x$  по всем локусам,  $\sum p_{iy}^2$  – сумма квадратов частот аллелей в популяции  $y$  по всем локусам,  $N_{loci}$  – число локусов.

в программе GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006). Ординация отдельных популяций на основании матрицы генетических расстояний Nei была проведена с помощью метода неметрического многомерного шкалирования. Также в программе GenAlEx была вычислена величина правдоподобия отнесения каждого из образцов к каждой из проанализированных популяций. Результаты этого анализа были визуализированы с помощью метода главных компонент. Помимо ординации образцов по вычисленным величинам логарифмов правдоподобия, было произведено апостериорное переопределение образцов в зависимости от максимальной величины правдоподобия принадлежности образца к определенной группе.

Для анализа внутренней структуры данных мы использовали байесовский анализ марковских цепей Монте-Карло, реализованный в программе STRUCTURE 2.3 (Pritchard et al., 2000; Falush et al., 2007; Pritchard et al., 2010). Анализ проводили с использованием модели генетического смешения (admixture) и скоррелированности частот аллелей в разных популяциях (Крамина, Шанцер, 2010). Предварительный выбор стартовой точки марковской цепи (burn in) проводили в течение 50 тыс. итераций, с последующим построением марковской цепи в течение 500 тыс. итераций для предполагаемого числа групп в выборке  $K$ , равного от 1 до 11 в шести повторностях для каждой величины  $K$ . Для определения истинного числа групп, на которые распадается выборка, был применен метод анализа величины  $\Delta K$ , предложенный G. Evanno et al. (2005) и реализованный сервисом STRUCTURE HARVESTER (Earl, vonHoldt, 2012).

### **2.3. Межмикросателлитный (ISSR) анализ**

Число взятых для ISSR анализа образцов из каждой выборки приведено в Приложении 1. Объем общей выборки составил 93 образца. Выделение ДНК проводили из высушенных листьев с помощью специализированного набора Nucleo Spin Plant II (Macherey Nagel GmbH, Германия) в соответствии с протоколом производителя.

В качестве праймеров для ПЦР были использованы 5 олигонуклеотидных последовательностей, комплементарных микросателлитным повторам: HB12 [(CAC)<sub>8</sub>GC], HB13 [(GAG)<sub>8</sub>GC], M2 [(AC)<sub>8</sub>(C/T)G], M4 [(AG)<sub>8</sub>(C/T)C] и UBC868 [(GAA)<sub>6</sub>]. Праймеры выбирали по результатам предварительного анализа, отбирая те, которые давали не менее трёх полос при электрофорезе продуктов ПЦР. Отжиг праймеров HB12, HB13 проводили при  $t = 48,5$  °C; UBC868, M2 – при  $t = 50$  °C; M4 – при  $t = 52$  °C. Реакционная смесь (20 мкл) содержала 10–20 нг ДНК, 20 пмоль праймера и готовую реакционную смесь MaGMix (200 мкМ каждого dNTP, 1,5 мМ MgCl<sub>2</sub>, 1,5 ед. Taq-полимеразы и буфер, Диалат ЛТд, Россия). ПЦР с предварительной денатурацией (95 °C – 3 мин) проводили в амплификаторе MJ Research PTC-220 DNA Engine Dyad (Bio-Rad Ltd., США) в течение 35 циклов в режиме: денатурация при 94 °C – 30 с, отжиг при соответствующей температуре – 30 с., элонгация при 72 °C – 40 с. с прибавлением 2 с. на каждый цикл (Крамина, Шанцер, 2010; Kramina et al., 2012).

Разделение продуктов ПЦР проводили с помощью электрофореза в 1,7%-м агарозном (Amresco) геле в 0,5-кратном трис-боратном буфере с окрашиванием бромидом этидия (0,5 мкг/мл) при 125 В и фотографировали цифровым фотоаппаратом. Полученные фотографии гелей анализировали в программе Cross Checker 2.91 (Buntjer, 2000). В результате анализа была получена бинарная матрица присутствия/отсутствия фрагментов одинаковой длины, которая и подвергалась дальнейшему анализу. Для определения устойчивости полос мы провели повторную амплификацию 10-ти случайно выбранных образцов и подсчитали число несовпадающих полос в исходных спектрах и повторностях.

Для ординации образцов по степени их генетического родства в пространстве небольшой размерности был применен метод главных координат, реализованный в программе PAST (Hammer et al., 2001). В качестве меры сходства образцов использовали коэффициент Жаккара (Крамина, Шанцер, 2010; Wagner, 2012).

Для анализа внутренней структуры данных мы использовали байесовский анализ марковских цепей Монте-Карло, реализованный в программе STRUCTURE 2.3. Методика анализа была аналогична той, что мы использовали при микросателлитном анализе.

#### **2.4. Изучение экологических особенностей видов**

Для выявления экологических предпочтений изучаемых видов было проанализировано 131 геоботаническое описание за 2008 – 2014 гг. из Воронежской и Ростовской областей (см. Приложение 2) с участием этих видов. Размер площадок составлял 100 м<sup>2</sup>. В качестве меры обилия произрастающих на площадках видов мы использовали площадь проективного покрытия. Если проективное покрытие какого-либо вида было меньше 1 м<sup>2</sup> (1% от площади площадки), то точное значение проективного покрытия для такого вида мы не определяли, а вид отмечали как «присутствующий».

Для оценки совместной встречаемости разных видов матрица проективных покрытий была переведена в бинарный вид (вид отсутствует / вид присутствует). Объекты этой производной матрицы были кластеризованы с помощью метода связывания ближайшего соседа (Neighbour joining). В качестве меры сходства был использован коэффициент Жаккара. Обработка геоботанических данных была проведена в программе PAST.

#### **2.5. Изучение типовых образцов**

В рамках данной работы мы познакомились с типовыми образцами по изучаемым видам, а именно:

1. *Stipa dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv. Lectotypus «Харьков, на холмах и косогорах у р. Рогани, 13 VI 1853, В. Черняев» (LE!); лектотип выбран Н.Н. Цвелевым (1976: 589);
2. *Stipa pontica* P. Smirn. Isotypus «Pl. Anatoliae orientalis. Pontus Galaticus: in vineis ad Amasia, 400 m.s.m. №2577, 20. VI 1890, J. Bornmüller» (P; W).

П.А. Смирнов (Smirnow, 1929) указал в качестве типового образец, хранящийся в LE, однако специальные поиски данного образца и в типовой коллекции, и в основных фондах гербария не дали результата. Однако изотипы вида хранятся в нескольких европейских гербариях, в том числе в оцифрованном виде. Мы использовали цифровые изображения образца из гербария Национального музея естественной истории в Париже (P; № MNHN-P-P02361412; Muséum national d'Histoire naturelle, 2015) и из гербария Национального музея естественной истории в Вене (W; № W 1898-0010815; Virtual Herbaria Austria, 2015). Качество изображений позволило измерить диаметр листовых пластинок, оценить опушение влагалищ листьев вегетативных побегов, измерить длину нижних цветковых чешуй и расстояние недодождения полоски волосков на нижней цветковой чешуе до основания ости. Оценить же удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок качество данных изображений не позволило.

3. *Stipa pontica* P. Smirn. Paratypus. «Восточный Крым. Карадаг. Холмы под «Зубом». 2 VI 1928, Д. Сырейщиков» (MW!);
4. *Stipa ucrainica* P. Smirn. Holotypus. «Екатеринославская губ., Александровский у., близ хут. Миргородовка, степной склон Терновой балки, В. Алехин» (MW!).
5. *Stipa zalesskii* Wilensky. Lectotypus. «Окр. Саратова, на южн. склоне в р-не дач Калюбанова, за фермой, 5 VI 1918, Д. Виленский» (LE!); лектотип выбран Н.Н. Цвелевым (1976: 587).
6. *Stipa rubens* P. Smirn. Holotypus. «Акмолинская обл. и у. на залежи верстах в 11 на восток от Акмолинска, 27 V 1914, С.С. Ганешин» (MW!).

## 2.6. Построение ареалов видов

Для построения ареалов наряду с собственными сборами были использованы образцы изучаемых видов, хранящиеся в фондах Гербария им.

Д.П. Сырейщикова Московского государственного университета (MW, всего 396 гербарных листов), гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE, 348 листов), гербария Южного федерального университета (RV, 115 листов), гербария Ботанического сада Южного федерального университета (RWBG, 71 лист), гербария Центрально-Чернозёмного заповедника (38 листов), гербария Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА, 35 листов; всего 1003 гербарных листа; Приложение 8). Для построения значковых карт ареалов мы использовали программу Atlas Florae Europaeae Data Editor 2010 (Botanical Museum, University of Helsinki, 2010).

### 3. Результаты и их обсуждение

#### 3.1. Изменчивость «основных» морфологических признаков в популяциях

Проверка собранных выборок на однородность показала, что однородны 11 выборок из 12 (рис. 2–5). Неоднородной оказалась выборка РОЗ-1: по трем из четырех проанализированных количественным признакам – диаметру свернутых листовых пластинок (рис. 2), удельному числу волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок (рис. 3) и длине нижних цветковых чешуй (рис. 4) – эта выборка демонстрирует явно бимодальное распределение. По расстоянию же между основанием ости и краевой полоской волосков на нижней цветковой чешуе (рис. 5) все выборки оказались более или менее однородными.

По балльному признаку опушения влагалищ листьев вегетативных побегов мы не проверяли выборки на однородность из-за различения только двух его состояний.

Исходя из проверки на однородность, мы сочли 11 однородных выборок униспецифичными и рассматривали в дальнейшем как популяции, а выборку РОЗ-1 рассматривали как смешанную из 2-х популяций, первая из которых (собственно РОЗ-1) включила растения с преимущественно более широкими листьями (от 0,8 до 1,2 мм), бóльшим (более 100) удельным числом волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок и более длинными (более 21 мм) нижними цветковыми чешуями. Вторая популяция (обозначенная нами как РОЗ-5) включила растения с более узкими (от 0,4 до 0,8 мм) листьями, с меньшим (до 80 шт) удельным числом волосков и более короткими (до 21 мм) нижними цветковыми чешуями.



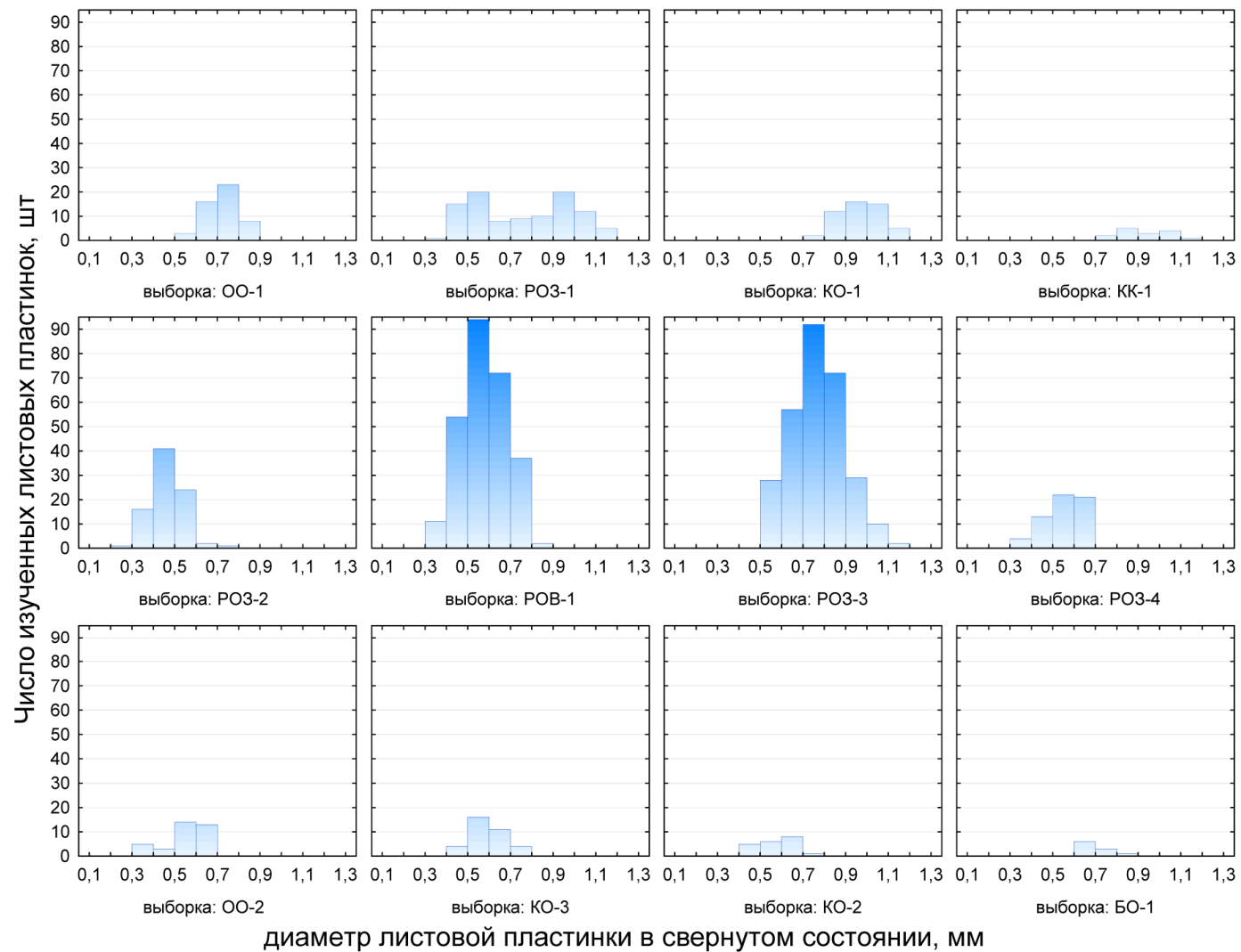


Рисунок 2. Диаметр свернутых листовых пластинок в изученных выборках.

Примечание. РОЗ – Ростовская область (запад), РОВ – Ростовская область (восток), ОО – Оренбургская область, КК – Краснодарский край, КО – Курская область, БО – Белгородская область.

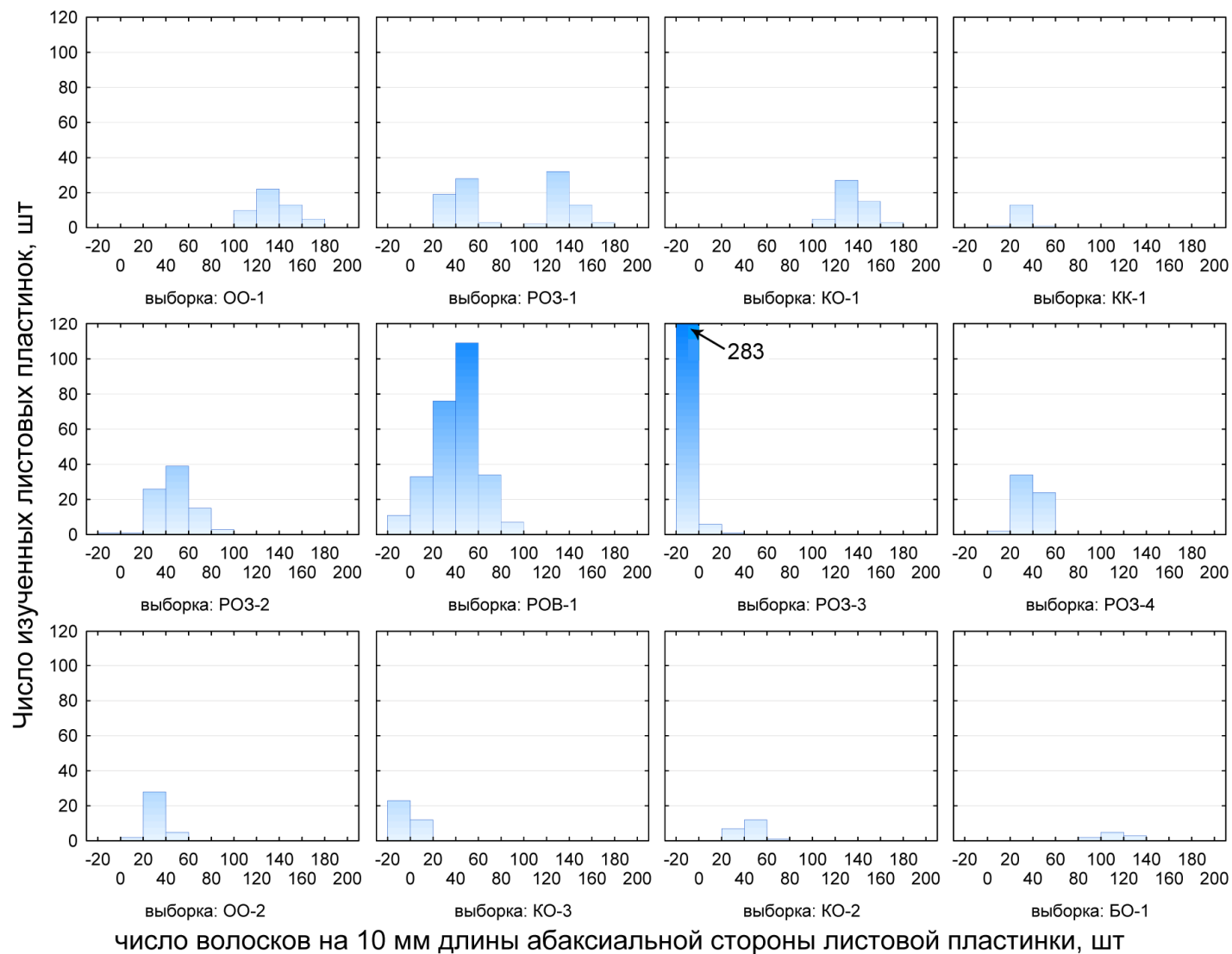


Рисунок 3. Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки в изученных выборках. Стрелка показывает число наблюдений для столбца, не вошедшего полностью на диаграмму в данном масштабе.

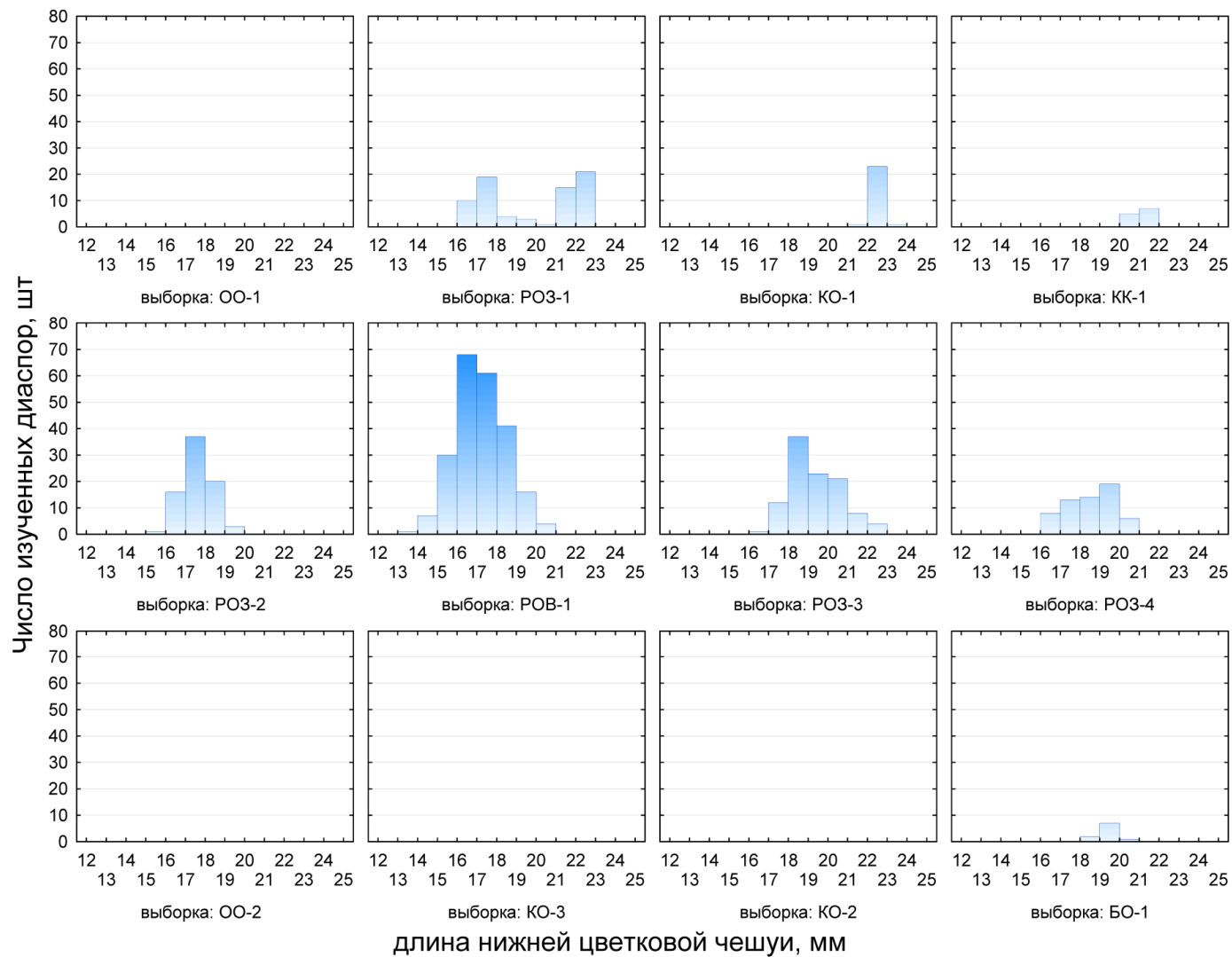


Рисунок 4. Длина нижней цветковой чешуи в изученных выборках.  
 Пустые ячейки отражают популяции, по которым отсутствуют данные.

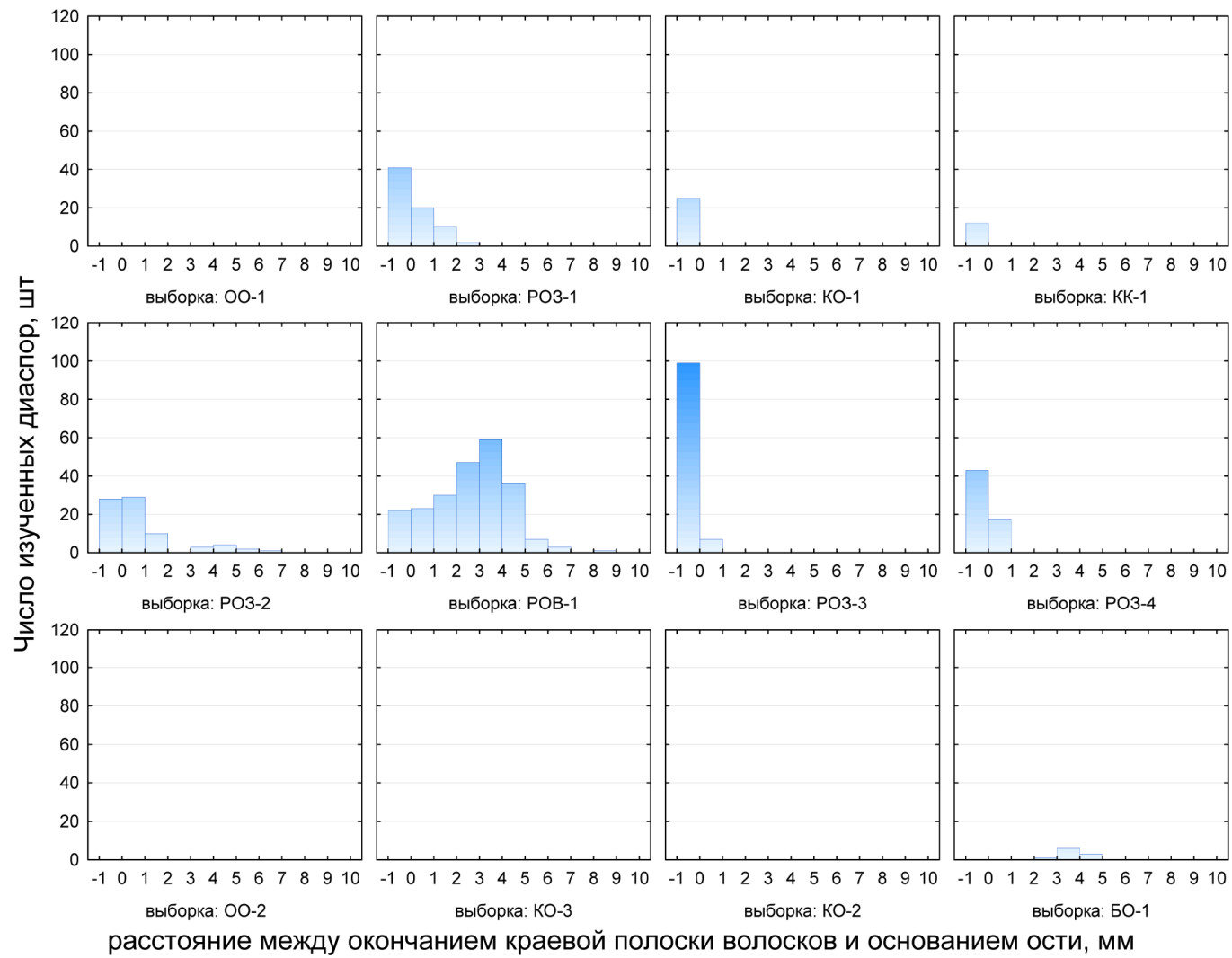


Рисунок 5. Расстояние между окончанием краевой полоски волосков и основанием ости в изученных выборках. Пустые ячейки отражают популяции, по которым отсутствуют данные.

По результатам измерений традиционно используемых в систематике ковылей морфологических признаков была построена таблица, отражающая их изменчивость в 13 популяциях (табл. 2).

**Таблица 2.** Изменчивость изученных популяций по «основным» морфологическим признакам

Популяция	Диаметр листовой пластинки в свернутом состоянии, мм	Число волосков на 10 мм длины абаксиальной стороны листовой пластинки, шт	Опушение влагалищ листьев вегетативных побегов, балл*	Длина нижней цветковой чешуи, мм	Расстояние от окончания краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе до ости, мм*
РОЗ-1	1,01±0,01 (0,8–1,2) n=50	135,8±2,0 (110–166) n=50	(1)–1–(1) n=50	22,2±0,1 (21,4–22,9) n=36	(0)–0–(0) n=36
ОО-1	0,77±0,01 (0,6–0,8) n=50	134,9±2,5 (103–176) n=50	(1)–1–(1) n=50	n=0	n=0
КО-1	1,02±0,02 (0,8–1,2) n=50	135,4±2,0 (107–166) n=50	(1)–1–(1) n=50	22,7±0,1 (22,0–23,1) n=25	(0)–0–(0) n=25
КК-1	0,98±0,03 (0,8–1,2) n=15	31±1,8 (17–45) n=15	(0)–0–(1) n=15	21,1±0,1 (20,5–21,7) n=12	(0)–0–(0) n=12
РОЗ-2	0,46±0,01 (0,3–0,6) n=85	48,5±1,9 (0–90) n=85	(0)–0–(1) n=85	17,6±0,1 (15,1–19,5) n=77	(0)–0,2–(6,0) n=77
РОВ-1	0,57±0,01 (0,3–0,9) n=270	40,9±1,3 (0–97) n=270	(0)–0–(0) n=170	17,1±0,1 (7,9–20,2) n=228	(0)–2,8–(8,4) n=228
КО-2	0,55±0,02 (0,4–0,8) n=20	45,0±2,3 (28–62) n=20	(0)–0–(1) n=20	n=0	n=0
РОЗ-3	0,76±0,01 (0,5–1,1) n=290	0,2±0,1 (0–28) n=290	(0)–1–(1) n=290	19,4±0,1 (16,5–22,7) n=106	(0)–0,0–(0,6) n=106
РОЗ-4	0,53±0,01 (0,4–0,7) n=60	37,3±1,3 (14–59) n=60	(1)–1–(1) n=60	18,6±0,2 (16,9–20,5) n=60	(0)–0–(0,8) n=60

ОО-2	0,54±0,01 (0,4–0,7) n=40	30,0±1,4 (10–48) n=40	(1)–1–(1) n=40	n=0	n=0
КО-3	0,64±0,01 (0,5–0,8) n=35	2,56±0,7 (0–10) n=35	(1)–1–(1) n=35	n=0	n=0
БО-1	0,73±0,03 (0,6–0,9) n=10	114,8±5,0 (90–138) n=10	(0)–0,5–(1) n=10	19,5±0,2 (18,7–20,2) n=10	(3,0)–3,8–(4,4) n=10
РОЗ-5	0,57±0,01 (0,4–0,8) n=50	43,0±1,3 (24–66) n=50	(0)–0–(1) n=50	17,5±0,2 (16,1–20,1) n=37	(0)–0,8–(2,2) n=37

Примечание. Представление данных: среднее ± стандартная ошибка среднего (наименьшее значение – наибольшее значение); для признаков, отмеченных \* – (наименьшее значение) – медиана – (наибольшее значение)<sup>7</sup>;

n – число измеренных вегетативных побегов или диаспор<sup>7</sup>.

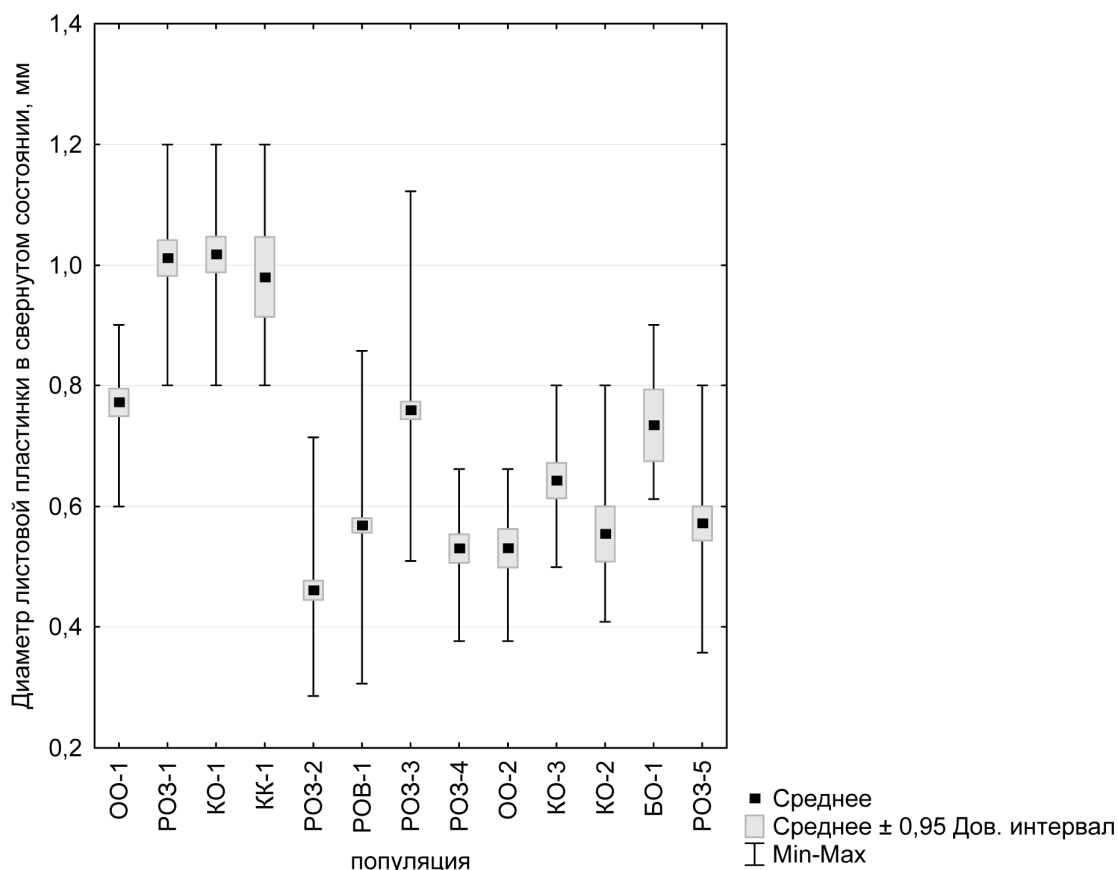
РОЗ – Ростовская область (запад), РОВ – Ростовская область (восток), ОО – Оренбургская область, КК – Краснодарский край, КО – Курская область, БО – Белгородская область.

Опушение, балл = 0 – влагилице неопушено, балл = 1 – опушено.

Результаты попарного сравнения всех популяций между собой представлены на рисунках 6–10.

**Диаметр свернутой листовой пластинки (рис. 6).** Среди изученных популяций более широкими (более 0,9 мм) листовыми пластинками выделяются популяции РОЗ-1, КО-1 и КК-1. Эти три популяции достоверно отличаются от остальных, но между ними достоверных отличий выявлено не было. Популяция РОЗ-2 характеризовалась наиболее узкими (до 0,6 мм) листьями, однако, согласно результатам теста Тьюки, она достоверно не отличается от популяций КО-2 и ОО-2. Остальные популяции заняли промежуточное положение между описанными, и ни одна из них не была обособлена одновременно от всех прочих популяций.

<sup>7</sup> n не кратное 5 показывает, что у одного или нескольких растений было менее 5 пригодных для анализа диаспор.



тест Тьюки для неравных выборок

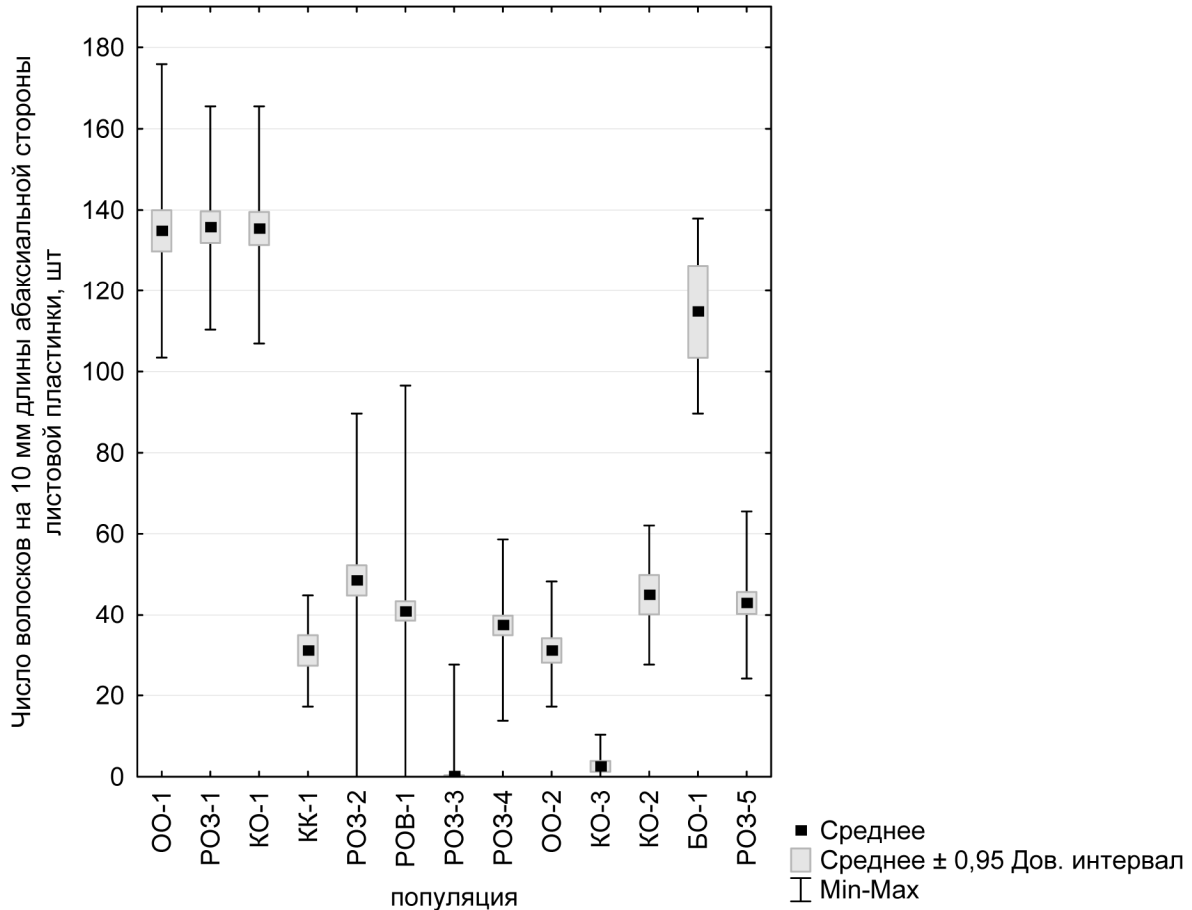
номер	популяция	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}
1	РОЗ-2	.46190	0,000020	0,208454	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,020210	0,085945	0,000020	0,000021	0,000032
2	РОВ-1	0,000020		1,000000	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,749026	0,972879	0,146974	0,027104	1,000000
3	КО-2	0,208454	1,000000		0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,999962	0,999997	0,285352	0,009241	0,999999
4	ОО-1	0,000020	0,000020	0,000020		0,000020	0,000020	0,000025	0,999991	0,000020	0,000020	0,000041	0,999868	0,000020
5	РОЗ-1	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020		1,000000		0,999813	0,000020	0,000020	0,000020	0,000021	0,000020
6	КО-1	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	1,000000		0,998921	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020
7	КК-1	0,000020	0,000020	0,000020	0,000025	0,999813	0,998921		0,000021	0,000020	0,000020	0,000020	0,000033	0,000020
8	РОЗ-3	0,000020	0,000020	0,000020	0,999991	0,000020	0,000020	0,000021		0,000020	0,000020	0,000325	0,999999	0,000020
9	РОЗ-4	0,020210	0,749026	0,999962	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020		1,000000	0,000659	0,001178	0,759833
10	ОО-2	0,085945	0,972879	0,999997	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	1,000000		0,001506	0,001838	0,944514
11	КО-3	0,000020	0,146974	0,285352	0,000041	0,000020	0,000020	0,000020	0,000325	0,000659	0,001506		0,774923	0,201348
12	БО-1	0,000021	0,027104	0,009241	0,999868	0,000021	0,000020	0,000033	0,999999	0,001178	0,001838	0,774923		0,034147
13	РОЗ-5	0,000032	1,000000	0,999999	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,759833	0,944514	0,201348	0,034147	

Рисунок 6. Диаметр свернутых листовых пластинок в изученных популяциях; матрица результатов теста Тьюки попарного сравнения выборок всех популяций. Объем выборок соответствует таблице 2.

**Примечание.** Здесь и далее в матрицах попарного сравнения значения p-value < 0,05, что соответствует достоверным отличиям между сравниваемыми выборками, выделены красным цветом.

**Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок (рис. 7).** Резко выделяются значительным (более 90 волосков) удельным числом волосков и достоверно отличаются от остальных популяции ОО-1, РОЗ-1, КО-1 и БО-1. При этом популяции ОО-1, РОЗ-1 и КО-1 не различаются между собой, а ОО-1 не отличается и от БО-1. У растений из популяции КО-3 листовые пластинки почти полностью лишены волосков на

абаксиальной стороне (менее 10). Эта популяция достоверно не отличаются только от популяции РОЗ-3, и вместе они отличаются от всех других популяций. Остальные популяции имеют промежуточное число волосков.



тест Тьюки для неравных выборок

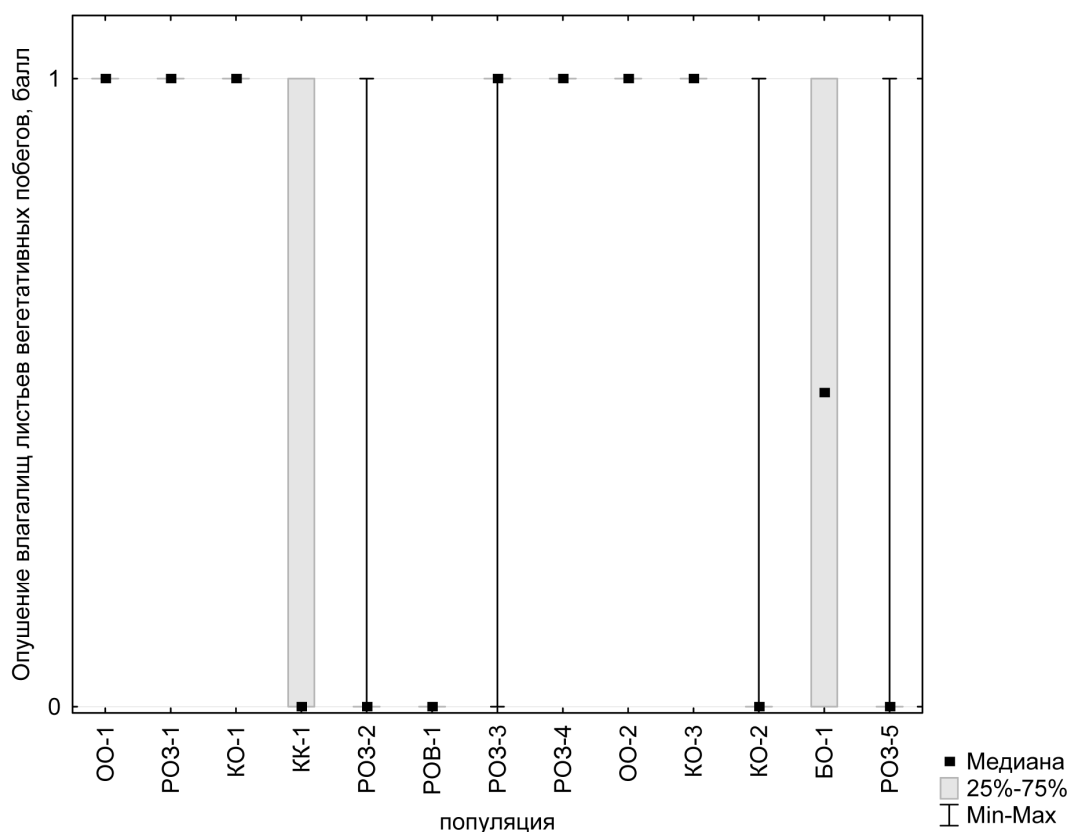
номер	популяция	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}
		14,071	11,856	13,050	39,120	39,380	39,280	9,0000	0,4828	10,817	8,7250	7,4286	33,300	12,460
1	РОЗ-2		0,020415	0,999873	0,000020	0,000020	0,000020	0,032543	0,000020	0,000709	0,000020	0,000020	0,000020	0,733995
2	РОВ-1	0,020415		0,999355	0,000020	0,000020	0,000020	0,771039	0,000020	0,972708	0,029629	0,000020	0,000020	0,999937
3	КО-2	0,999873	0,999355		0,000020	0,000020	0,000020	0,224711	0,000020	0,872585	0,038562	0,000020	0,000020	1,000000
4	ОО-1	0,000020	0,000020	0,000020		1,000000	1,000000	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,064326	0,000020
5	РОЗ-1	0,000020	0,000020	0,000020	1,000000		1,000000	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,041153	0,000020
6	КО-1	0,000020	0,000020	0,000020	1,000000	1,000000		0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,049040	0,000020
7	КК-1	0,032543	0,771039	0,224711	0,000020	0,000020	0,000020		0,000020	0,991171	1,000000	0,000022	0,000020	0,478616
8	РОЗ-3	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020		0,000020	0,000020	0,999959	0,000020	0,000020
9	РОЗ-4	0,000709	0,972708	0,872585	0,000020	0,000020	0,000020	0,991171	0,000020		0,500750	0,000020	0,000020	0,706618
10	ОО-2	0,000021	0,029629	0,038562	0,000020	0,000020	0,000020	1,000000	0,000020	0,500750		0,000020	0,000020	0,002370
11	КО-3	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000022	0,999959	0,000020	0,000020		0,000020	0,000020
12	БО-1	0,000020	0,000020	0,000020	0,064326	0,041153	0,049040	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020		0,000020
13	РОЗ-5	0,733995	0,999937	1,000000	0,000020	0,000020	0,000020	0,478616	0,000020	0,706618	0,002370	0,000020	0,000020	

Рисунок 7. Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки у изученных популяций; матрица результатов теста Тьюки попарного сравнения выборок всех популяций. Объем выборок соответствует таблице 2.

**Опушение влагалищ листьев вегетативных побегов (рис. 8).** Влагалища листьев всех без исключения изученных вегетативных побегов у растений из



популяций ОО-1, РОЗ-1, КО-1, РОЗ-4, ОО-2, КО-3 и 287 из 290 (98,97%) побегов у растений из популяции РОЗ-3 были опушены. Листья всех изученных побегов растений популяции РОВ-1, 83 из 85 (97,65%) побегов популяции РОЗ-2 и 18 из 20 (90%) побегов популяции КО-2 имели голые влагища. В популяции РОЗ-5 опушение влагищ листьев вегетативных побегов было обнаружено у 4 из 10 растений: у 2-х опушенным было 1 из 5 изученных влагищ листьев; у 1 – 2 из 5 были опушены; еще у 1 – 3 из 5.



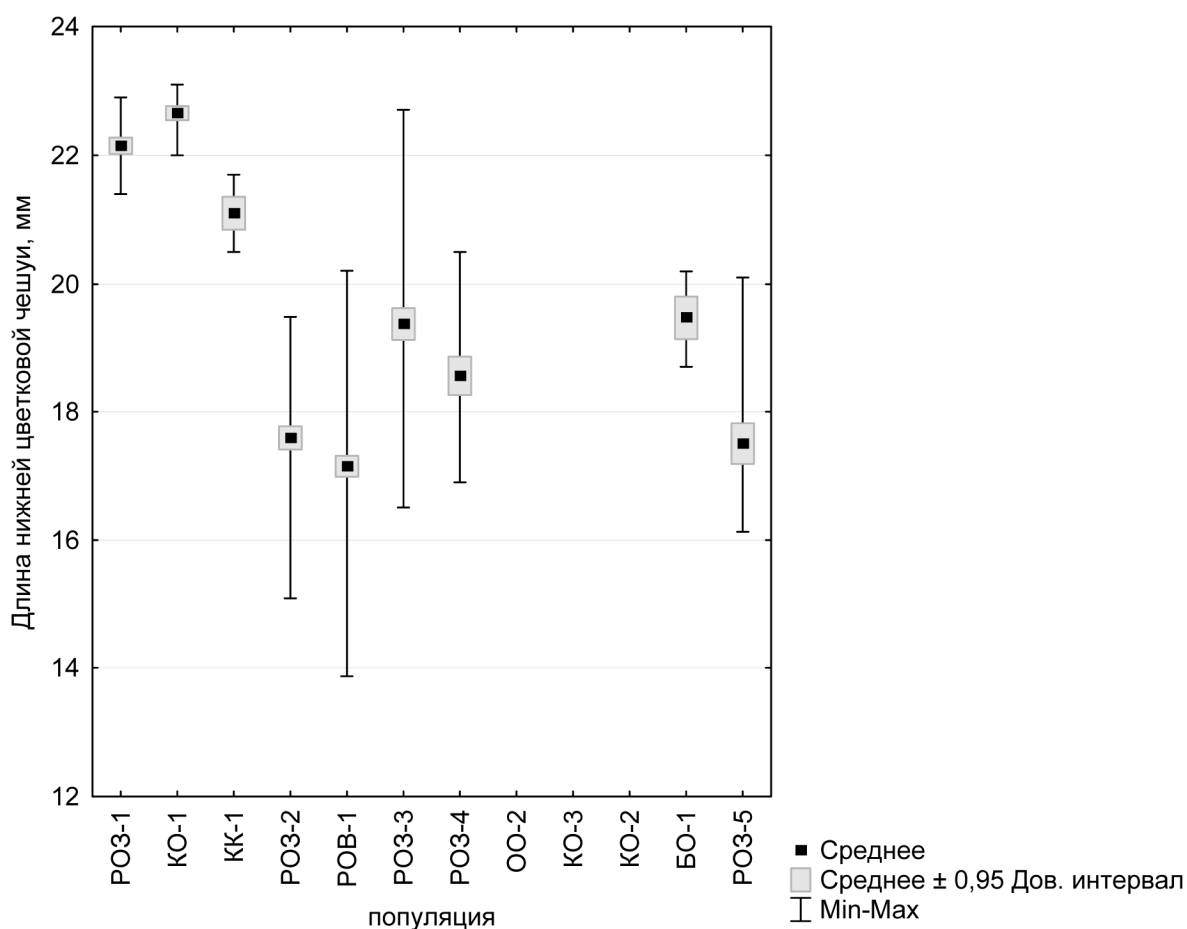
Попарное сравнение выборок наосновании теста Краскела-Уоллиса

популяция	ОО-1	РОЗ-1	КО-1	КК-1	РОЗ-2	РОВ-1	РОЗ-3	РОЗ-4	ОО-2	КО-3	КО-2	БО-1	РОЗ-5
ОО-1	R:727,00	1,000000	1,000000	0,001259	0,000000	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000000	0,972061	0,000000
РОЗ-1	1,000000	R:727,00	1,000000	0,001259	0,000000	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000000	0,972061	0,000000
КО-1	1,000000	1,000000	R:727,00	0,001259	0,000000	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000000	0,972061	0,000000
КК-1	0,001259	0,001259	0,001259	R:353,00	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
РОЗ-2	0,000000	0,000000	0,000000	1,000000	R:229,00	1,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000
РОВ-1	0,000000	0,000000	0,000000	1,000000	1,000000	R:217,00	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	1,000000	0,560764	1,000000
РОЗ-3	1,000000	1,000000	1,000000	0,00178	0,000000	0,000000	R:721,72	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,655146	0,000000
РОЗ-4	1,000000	1,000000	1,000000	0,000853	0,000000	0,000000	R:727,00	R:727,00	1,000000	1,000000	1,000000	0,879042	0,000000
ОО-2	1,000000	1,000000	1,000000	0,003036	0,000000	0,000000	R:727,00	R:727,00	R:727,00	1,000000	1,000000	0,000002	1,000000
КО-3	1,000000	1,000000	1,000000	0,003036	0,000000	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000	R:268,00	1,000000	0,000002	1,000000
КО-2	0,000000	0,000000	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000000	0,000000	0,000002	0,000002	R:472,00	1,000000	1,000000
БО-1	0,972061	0,972061	0,972061	1,000000	1,000000	0,560764	0,655146	0,879042	1,000000	1,000000	1,000000	R:288,40	1,000000
РОЗ-5	0,000000	0,000000	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000

Рисунок 8. Опушение влагищ листьев вегетативных побегов в изученных популяциях; матрица результатов попарного сравнения выборок всех популяций непараметрического дисперсионного анализа Краскела–Уоллиса. Объем выборок соответствует таблице 2.

**Длина нижней цветковой чешуи (рис. 9).** Наибольшая длина нижней цветковой чешуи (более 20,5 мм) наблюдалась у популяций РОЗ-1, КО-1 и

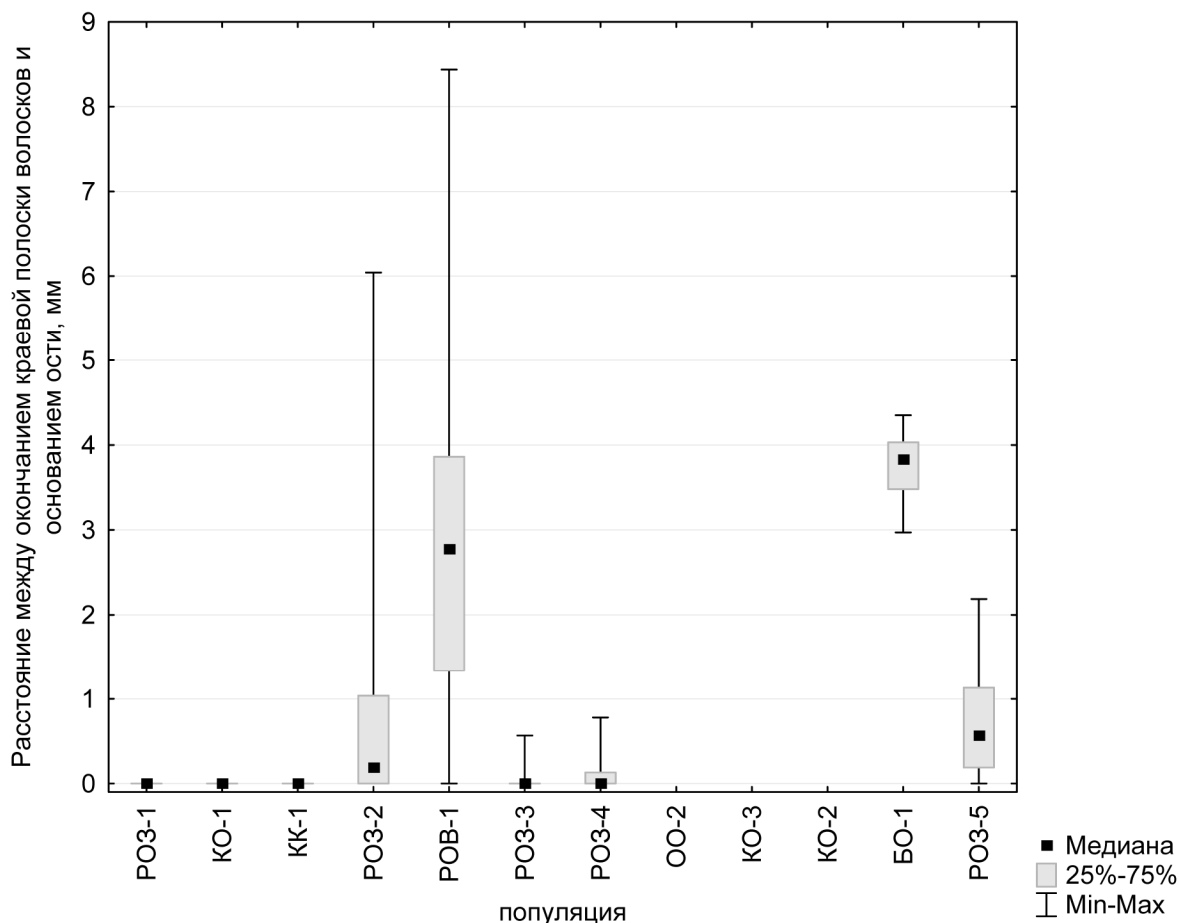
КК-1. Эти три популяции достоверно отличались от других, при этом также было обнаружено достоверное отличие растений популяции КО-1 от КК-1 (у представителей КО-1 нижняя цветковая чешуя оказалась длиннее). У растений из популяций РОЗ-2, РОВ-1 и РОЗ-5 нижние цветковые чешуи были наиболее короткими (до 19 мм). Эти три популяции достоверно не различались между собой и одновременно достоверно отличались от остальных популяций.



тест Тьюки для неравных выборок										
номер	популяция	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}
		17,593	17,107	22,150	22,656	21,100	19,368	18,560	19,470	17,505
1	РОЗ-2		0,189610	0,000010	0,000010	0,000010	0,000010	0,000212	0,009376	0,999996
2	РОВ-1	0,189610		0,000010	0,000010	0,000010	0,000010	0,000010	0,000220	0,869242
3	РОЗ-1	0,000010	0,000010		0,837634	0,398105	0,000010	0,000010	0,000019	0,000010
4	КО-1	0,000010	0,000010	0,837634		0,029093	0,000010	0,000010	0,000010	0,000010
5	КК-1	0,000010	0,000010	0,398105	0,029093		0,008095	0,000013	0,045440	0,000010
6	РОЗ-3	0,000010	0,000010	0,000010	0,000010	0,008095		0,004529	1,000000	0,000010
7	РОЗ-4	0,000212	0,000010	0,000010	0,000010	0,000013	0,004529		0,715475	0,003087
8	БО-1	0,009376	0,000220	0,000019	0,000010	0,045440	1,000000	0,715475		0,004989
9	РОЗ-5	0,999996	0,869242	0,000010	0,000010	0,000010	0,000010	0,003087	0,004989	

Рисунок 9. Длина нижней цветковой чешуи у изученных популяций; матрица результатов теста Тьюки попарного сравнения выборок всех популяций. Объем выборок соответствует таблице 2.

**Дохождение / недохождение краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе до основания ости (рис. 10).** У всех изученных диаспор популяций РОЗ-1, КО-1, КК-1, РОЗ-3 и РОЗ-4 краевая полоска волосков на нижней цветковой чешуе либо достигала основания ости, либо прерывалась менее чем в 1 мм от него. Популяции РОЗ-1, КО-1, РОЗ-3 и РОЗ-4 достоверно не отличаются друг от друга и отличаются от других популяций. Популяция КК-1 дополнительно достоверно не отличается от РОЗ-2. Наибольшее расстояние, на которое полоска волосков не доходит до ости, отмечено в популяциях РОВ-1 и БО-1, при этом размах значений этого признака у растений популяции РОВ-1 максимален.



попарное сравнение выборок на основании теста Краскела-Уоллиса

популяция	РОЗ-2 R:292,45	РОВ-1 R:429,14	РОЗ-1 R:138,50	КО-1 R:138,50	КК-1 R:138,50	РОЗ-3 R:149,91	РОЗ-4 R:190,18	БО-1 R:516,20	РОЗ-5 R:324,30
РОЗ-2		0,000000	0,000287	0,003229	0,132145	0,000001	0,018156	0,003487	1,000000
РОВ-1	0,000000		0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	1,000000	0,019125
РОЗ-1	0,000287	0,000000		1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000000	0,000121
КО-1	0,003229	0,000000	1,000000		1,000000	1,000000	1,000000	0,000000	0,000949
КК-1	0,132145	0,000000	1,000000	1,000000		1,000000	1,000000	0,000009	0,037980
РОЗ-3	0,000001	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000		1,000000	0,000000	0,000003
РОЗ-4	0,018156	0,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000		0,000001	0,006172
БО-1	0,003487	1,000000	0,000000	0,000000	0,000009	0,000000	0,000001		0,058111
РОЗ-5	1,000000	0,019125	0,000121	0,000949	0,037980	0,000003	0,006172	0,058111	

Рисунок 10. Расстояние от окончания краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе до основания ости у изученных популяций; матрица результатов попарного сравнения выборок всех популяций непараметрического дисперсионного анализа Краскела–Уоллиса. Объем выборок соответствует таблице 2.

Сопоставление рисунков 6–10 показывает, что, с одной стороны, изученные популяции в большинстве своем не формируют каких-либо обособленных групп, а с другой, что большинство пар популяций между собой достоверно различаются. Варьирование количественных морфологических признаков внутри изученных популяций в большинстве случаев невысоко и составляет не более трети от общего размаха изменчивости в

группе. Исключением из данной закономерности можно считать разброс значений расстояния между окончанием краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе и основанием ости (рис. 10) – признак, считающийся (Смирнов, 1928; Рожевиц, 1934; Цвелев, 1976; Слюсаренко, 1977; Martinovský, 1980; Ломоносова, 1990; Сагалаев, 2006) одним из важных и надежных при определении ковылей. В популяции РОВ-1 разброс значений по этому признаку максимален (100% общей выявленной изменчивости), а в популяции РОЗ-2 – составляет более 70% от максимального разброса.

При рассмотрении изученных популяций по регионам их произрастания наблюдается их расхождение, сопровождающееся даже образованием хиатуса в распределениях признаков. Так, популяции из Оренбургской области (ОО-1 и ОО-2) отличаются друг друга по удельному числу волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки и по диаметру свернутых листовых пластинок, причем по первому признаку наблюдается хиатус между популяциями. Однако по опушению влагалищ листьев вегетативных побегов они достоверно не различаются (рис. 11, 12, 13).

**Диаметр листовых пластинок (рис. 11).** Среди изученных растений, собранных на западе Ростовской области (популяции РОЗ-1, РОЗ-2, РОЗ-3, РОЗ-4 и РОЗ-5), распределение этого признака близко к колоколообразному. У растений из Оренбургской области (популяции ОО-1 и ОО-2) картина в целом схожа, но несколько преобладают узкие листовые пластинки. Обобщенная же выборка из Курской области (популяции КО-1, КО-2 и КО-3) имеет бимодальное распределение по этому признаку с локальными максимумами в диапазонах от 0,5 до 0,6 мм и от 0,9 до 1,0 мм.

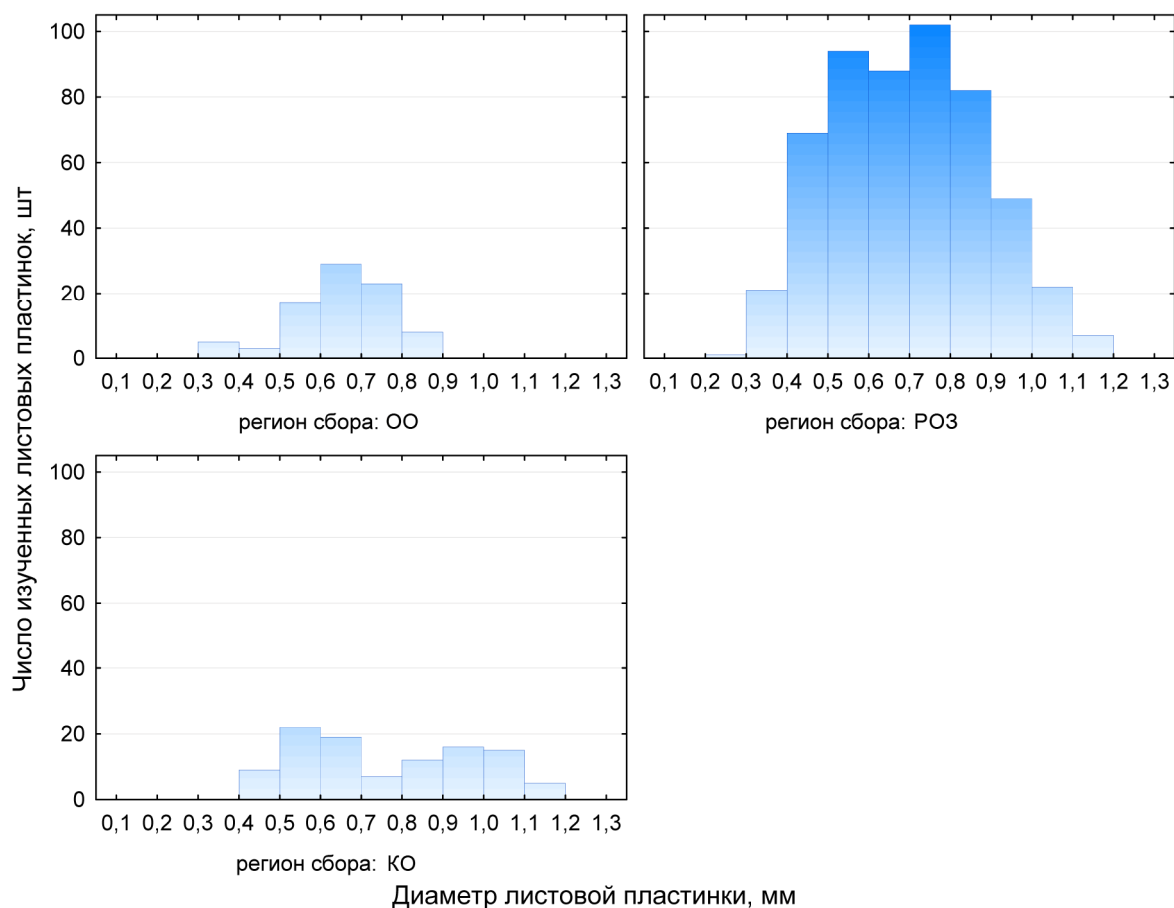


Рисунок 11. Распределение диаметра листовой пластинки у изученных растений из тех регионов сбора, где были собраны более одной популяции.  
 ОО – Оренбургская область, РОЗ – запад Ростовской области, КО – Курская область.

**Удельное число волосков (рис. 12).** Во всех изученных регионах по данному признаку прослеживаются две группы, разделенные хиатусом. Одна группа всегда унимодальная с удельным числом волосков более 100 штук. Вторая же группа (с удельным числом волосков менее 90 штук) с запада Ростовской и из Курской областей – бимодальная, а из Оренбургской области – унимодальная.

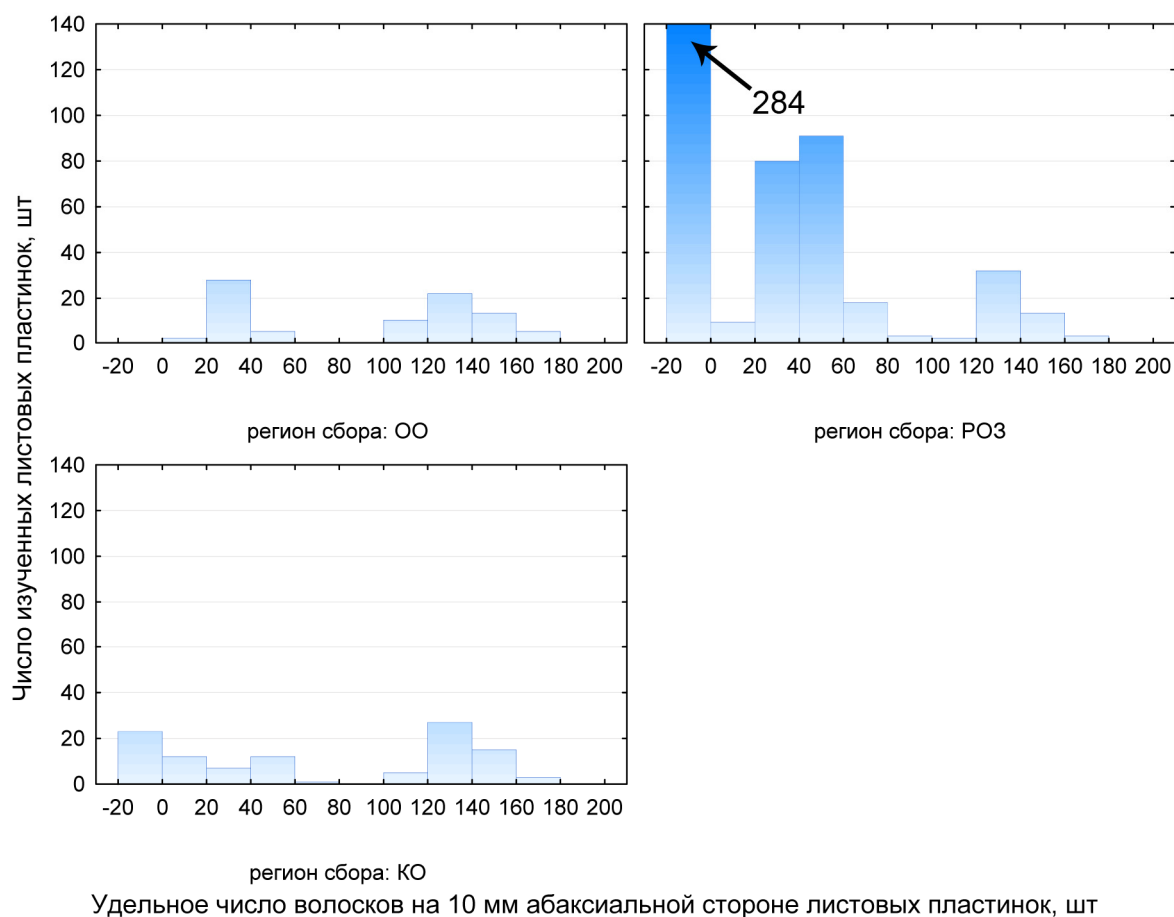


Рисунок 12. Распределение удельного числа волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки у изученных растений из тех регионов сбора, где были собраны более одной популяции.

ОО – Оренбургская область, РОЗ – запад Ростовской области, КО – Курская область.

Стрелка показывает число наблюдений для столбца, не вошедшего полностью на диаграмму в данном масштабе.

**Опушение влагалищ вегетативных побегов (рис. 13).** На западе Ростовской (популяции РОЗ-1, РОЗ-2, РОЗ-3, РОЗ-4 и РОЗ-5) и в Курской областях (популяции КО-1, КО-2 и КО-3) были обнаружены растения как с опушенными, так и с голыми влагалищами вегетативных побегов. В Оренбургской же области (популяции ОО-1 и ОО-2) влагалища листьев всех изученных вегетативных побегов были опушены.

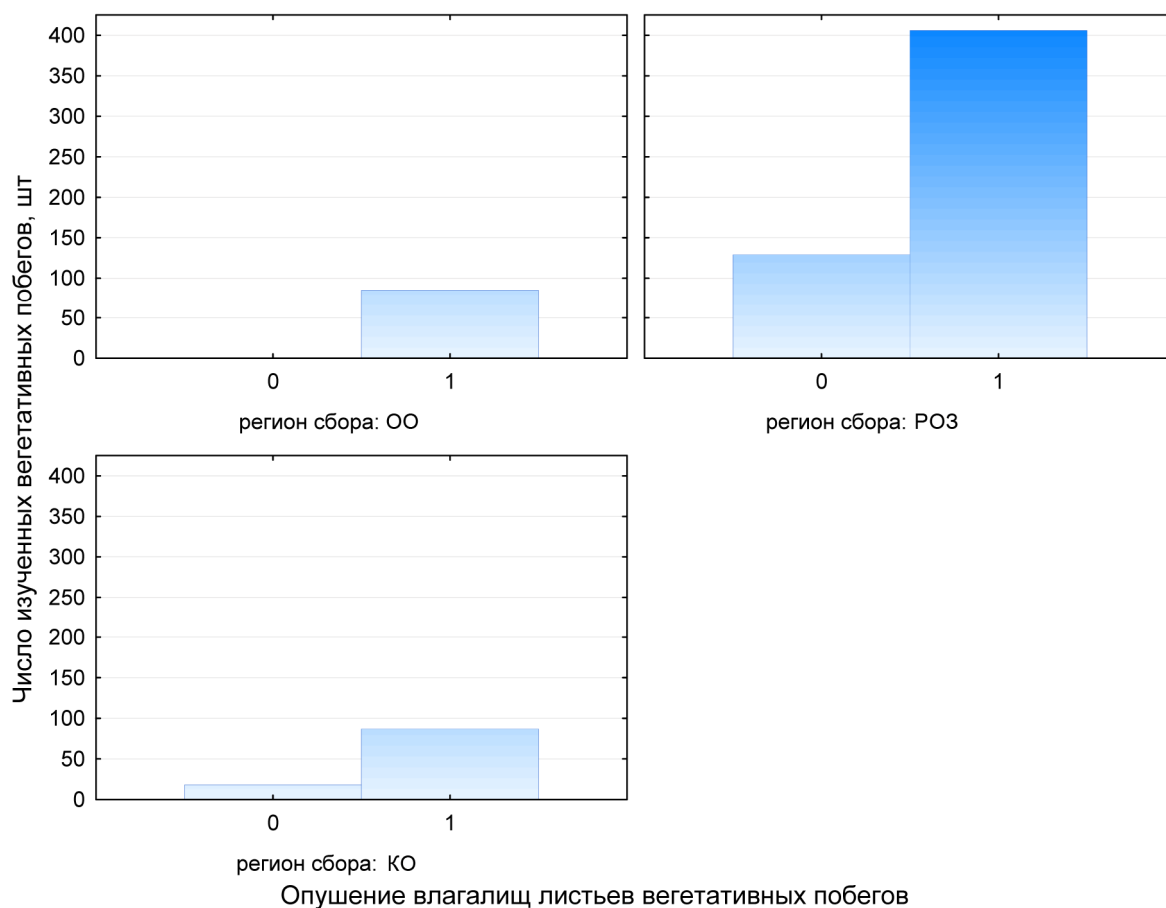


Рисунок 13 Опущение влагалищ листьев вегетативных побегов у изученных растений из тех регионов сбора, где были собраны более одной популяции. ОО – Оренбургская область, РОЗ – запад Ростовской области, КО – Курская область.

**Длина нижней цветковой чешуи (рис. 14).**<sup>8</sup> У растений, собранных на западе Ростовской области (популяции РОЗ-1, РОЗ-2, РОЗ-3, РОЗ-4 и РОЗ-5), распределение этого признака демонстрирует асимметрию вследствие преобладания более длинных нижних цветковых чешуй.

**Расстояние между краевой полоской волосков на нижней цветковой чешуе и основанием ости (рис. 15).** У растений, собранных на западе Ростовской области, кривая распределения этого признака имеет резкую асимметрию: у наибольшего числа (211) измеренных образцов расстояние между краевой полоской волосков на нижней цветковой чешуе и основанием ости равнялось 0 мм (т.е. полоска достигала ости). Только около четверти

<sup>8</sup> Для этого и следующего признаков приведено распределение только для запада Ростовской области, так как только для этого региона сбора имеются данные более чем по одной популяции.



образцов показали расстояние от 0 до 0,5 мм. Число же образцов со значением признака от 3 мм и более было крайне мало.

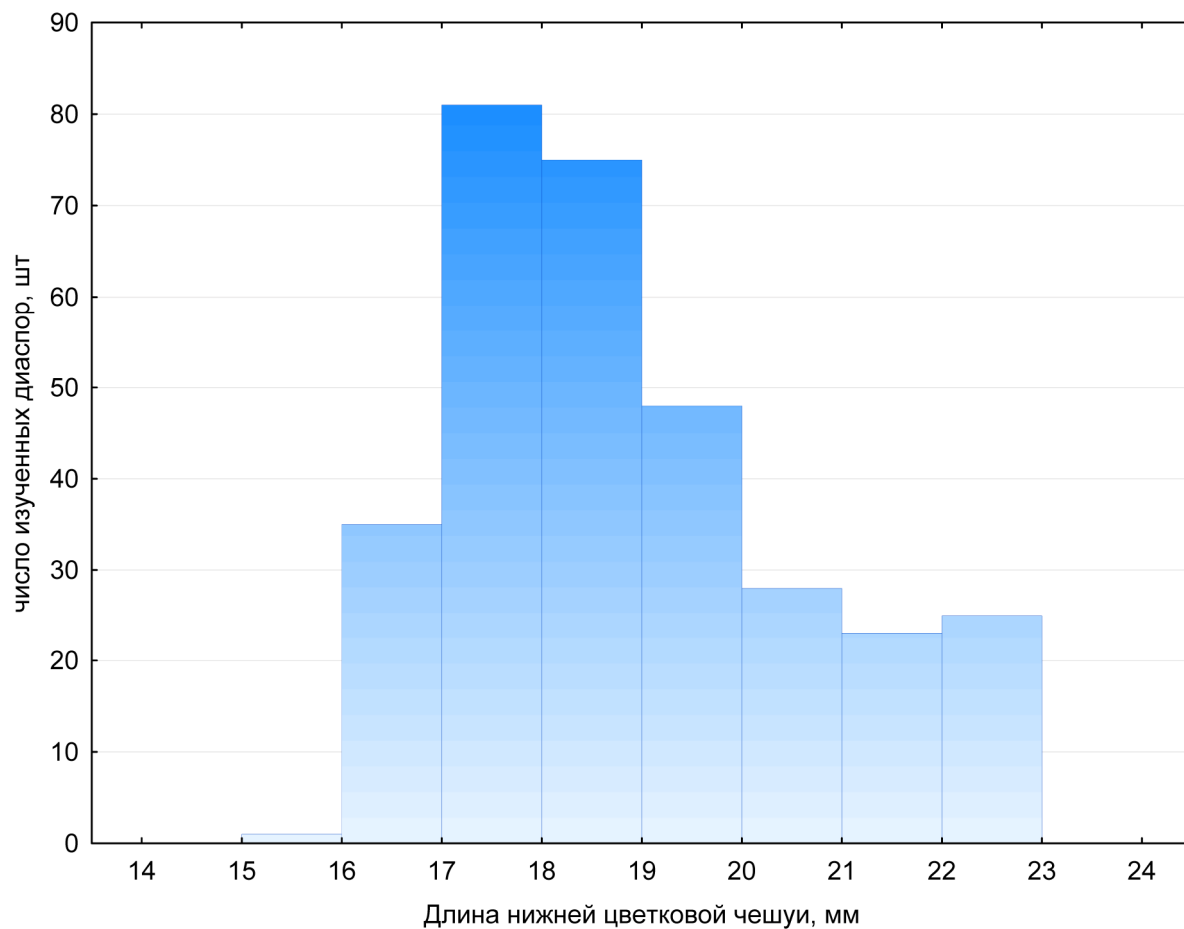


Рисунок 14. Распределение длины нижней цветковой чешуи у изученных растений с запада Ростовской области.

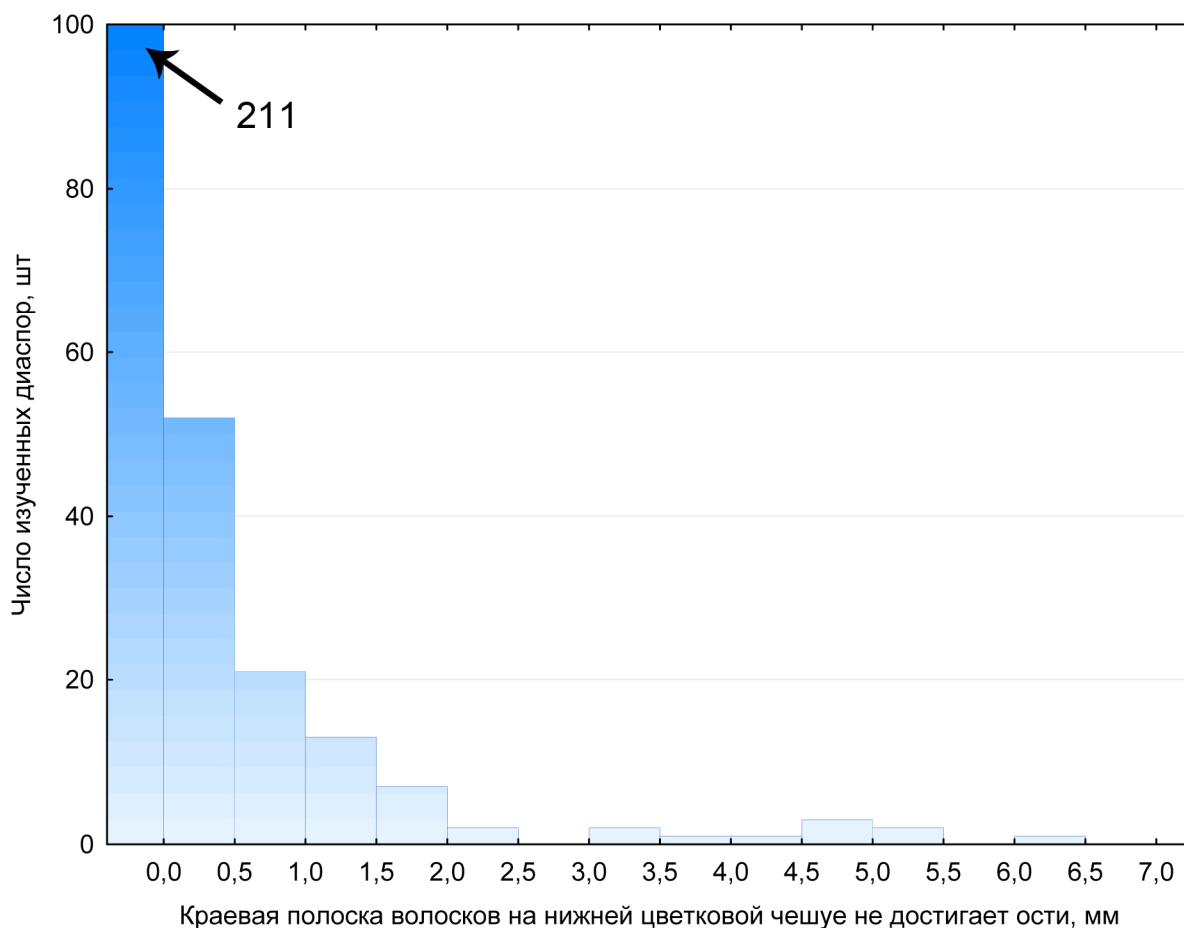


Рисунок 15. Распределение значений недохождения краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе у изученных растений с запада Ростовской области. Стрелка показывает число наблюдений для столбца, не вошедшего полностью на диаграмму в данном масштабе.

Из таблицы 2 (см. стр. 41–42) видно, что изменчивость признаков по объединенной выборке из 13 популяций непрерывна. При рассмотрении данных, обобщенных по регионам сбора материала, в которых произрастает более одной популяции, обнаружены либо бимодальные распределения значений признаков, либо группы, разделенные хиатусом.

В Курской области (популяции КО-1, КО-2 и КО-3) все растения с удельным числом волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки более 100 шт. / 10 мм принадлежат популяции КО-1 (10 растений; рис. 12). Левая же часть гистограммы отражает популяции КО-2 и КО-3 (суммарно 11 растений), которые достоверно разделяются по балльному признаку опушения влагалищ листьев вегетативных побегов (несмотря на то, что у 2 из 20 изученных побегов популяции КО-2 влагалища были опушены; рис. 8).

Популяции из Ростовской области (РОЗ-1, РОЗ-2, РОЗ-3, РОЗ-4, РОЗ-5 и РОВ-1) ни по одному из изученных признаков не отделены друг от друга хиатусом, но вследствие низкой внутривидовой изменчивости (кроме признака недодождения краевой полосы волосков до основания ости у РОЗ-2 и РОВ-1) любые две выборки могут быть достоверно различены (рис. 6–10) по тому или иному морфологическому признаку.

**Таксономическая принадлежность изученных популяций по результатам анализа изменчивости их морфологических признаков.**

Сравнение полученных результатов (табл. 2) с литературными данными позволяет отнести большинство изученных популяций к тому или иному виду (табл. 3).

**Таблица 3.** Соотношение популяций и видов

Популяция	Вид
ОО-1	<i>Stipa dasyphylla</i>
ОО-2	<i>Stipa zaleskii</i>
КО-1	<i>Stipa dasyphylla</i>
КО-2	<i>Stipa ucrainica</i>
КО-3	<i>Stipa zaleskii</i>
РОЗ-1	<i>Stipa dasyphylla</i>
РОЗ-2	<i>Stipa ucrainica</i>
РОЗ-3	<i>Stipa zaleskii</i>
РОЗ-4	<i>Stipa zaleskii</i>
РОЗ-5	не определено
РОВ-1	<i>Stipa ucrainica</i>
КК-1	<i>Stipa pontica</i>
БО-1	не определено

Популяция РОЗ-5 могла бы быть отнесена к *S. pontica*, но для Ростовской области этот вид указывают только М.В. Клоков и В.В. Осычнюк (1976), а в других обработках он не указан для данного региона. Два растения из популяции БО-1 занимают промежуточное положение между *S. ucrainica*

и *S. dasyphylla*, проявляя сходство по признакам генеративной сферы с первым, а по признакам вегетативной сферы – со вторым. Таким образом, последние две популяции мы не можем однозначно отнести к какому-либо виду. Границы изменчивости «основных» морфологических признаков, выявленные по поученным данным, приведены в таблице 4.

**Таблица 4.** Изменчивость изученных видов и популяций неясной видовой принадлежности по морфологическим признакам

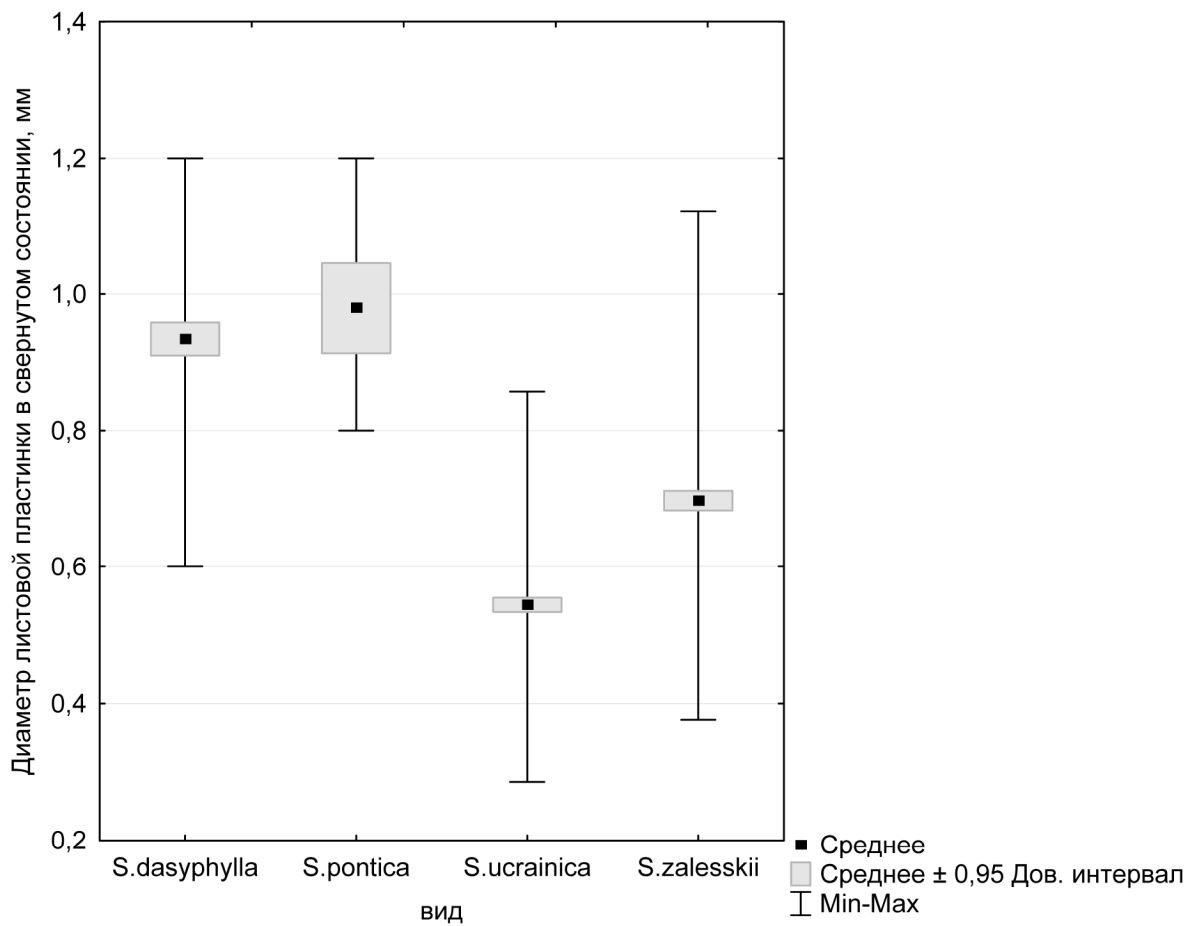
Вид / популяция	Диаметр листовой пластинки в свернутом состоянии, мм	Число волосков на 10 мм длины абаксиальной стороны листовой пластинки, шт	Опушение влагилиц листьев вегетативных побегов, балл*	Длина нижней цветковой чешуи, мм	Расстояние от окончания краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе до ости, мм*
<i>Stipa dasyphylla</i>	0,93±0,01 (0,6–1,2) n=150	135,4±1,3 (103–176) n=150	(1)–1–(1) n=150	22,4±0,1 (21,4–23,1) n=61	(0)–0–(0) n=61
<i>Stipa pontica</i>	0,98±0,03 (0,8–1,2) n=15	31,0±1,8 (17–45) n=15	(0)–0–(1) n=15	21,1±0,1 (20,5–21,7) n=12	(0)–0–(0) n=12
<i>Stipa ucrainica</i>	0,54±0,01 (0,3–0,9) n=375	42,8±1,0 (0–97) n=375	(0)–0–(1) n=375	17,2±0,1 (14,6–20,2) n=305	(0)–2,1–(8,4) n=305
<i>Stipa zalesskii</i>	0,70±0,01 (0,4–1,1) n=420	8,24±0,8 (0–59) n=420	(0)–1–(1) n=420	19,1±0,1 (16,5–22,7) n=166	(0)–0–(0,8) n=166
БО-1	0,73±0,03 (0,6–0,9) n=10	114,8±5,0 (90–138) n=10	(0)–0,5–(1) n=10	19,5±0,2 (18,7–20,2) n=10	(3,0)–3,8–(4,4) n=10
РОЗ-5	0,57±0,01 (0,4–0,8) n=50	43,0±1,3 (24–66) n=50	(0)–0–(1) n=50	17,5±0,2 (16,1–20,1) n=37	(0)–0,8–(2,2) n=37

**Примечание.** Представление данных – среднее ± стандартная ошибка среднего (наименьшее значение – наибольшее значение); для признаков, отмеченных \* – (наименьшее значение) – медиана – (наибольшее значение); n – число измеренных вегетативных побегов или диаспор<sup>9</sup>.

<sup>9</sup> n некратное 5 показывает, что у одного или нескольких растений было менее 5 пригодных для анализа диаспор.

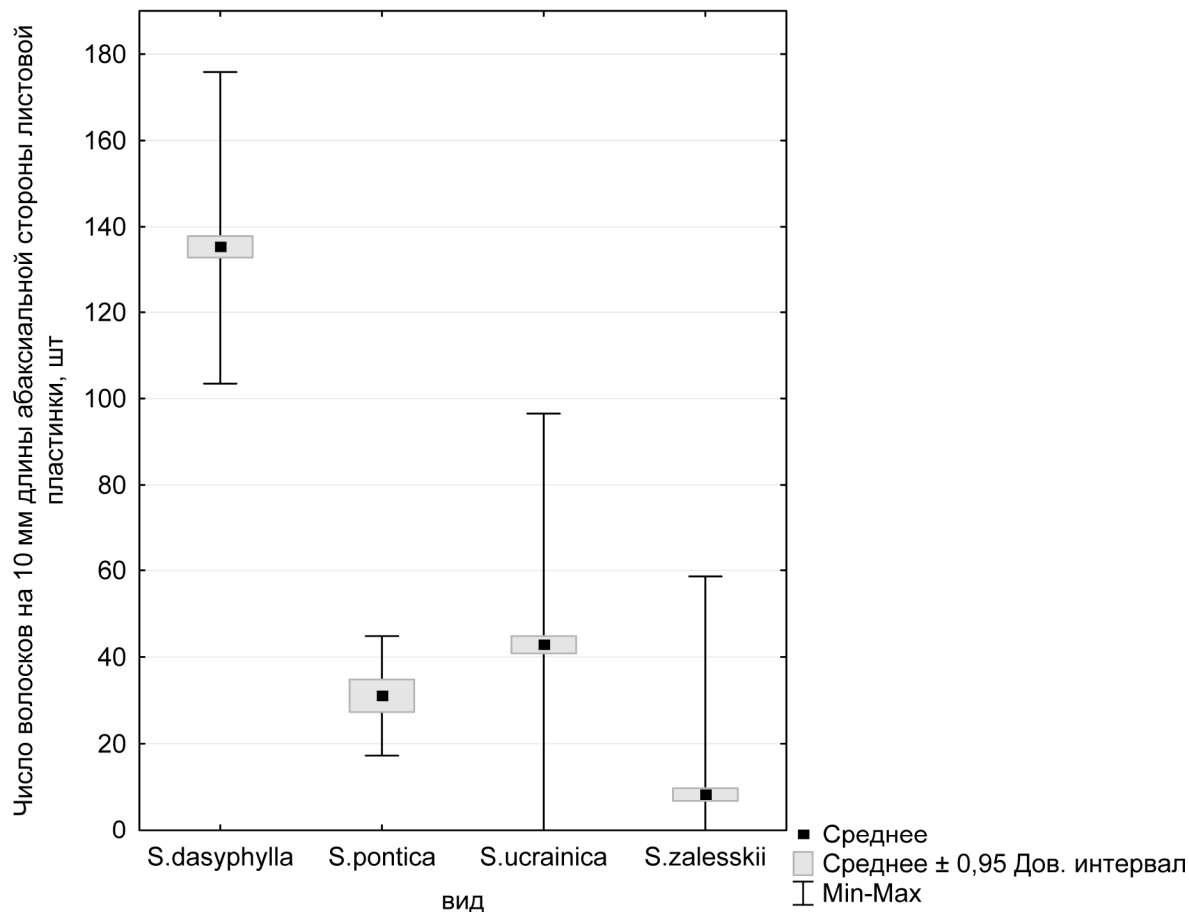
При сравнении полученных обобщенных данных (рис. 16–20) по всем четырем видам видно, что в большинстве случаев выборки разных видов достоверно отличаются друг от друга, несмотря на незначительные различия в абсолютных величинах, например, достоверны различия диаметра листовой пластинки между *S. ucrainica* (0,54 мм) и *S. zaleskii* (0,70 мм; рис. 16) или длины нижней цветковой чешуи – между *S. dasyphylla* (22,4 мм) и *S. pontica* (21,1 мм; рис. 19).

Три из четырех видов (кроме *S. pontica*) имеют один или более признаков, отличающий их от остальных (табл. 4). Для *S. dasyphylla* это – удельное число волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки (в среднем 39 штук на 10 мм длины) и длина нижней цветковой чешуи (в среднем 22,4 мм), для *S. ucrainica* – расстояние между краевой полоски волосков и основанием ости (медиана 2,1 мм; рис. 20), для *S. zaleskii* – удельное число волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки (в среднем 8 штук на 10 мм длины). Однако подобные различия оказываются «смазанными» из-за сильного разброса значений количественных признаков. Так, абсолютный разброс значений мог составлять 25% – 185% от среднего (для удельного числа волосков на нижней стороне листовой пластинки у *S. ucrainica*, рис. 16), в то время как 95%-ный доверительный интервал составлял только 90% – 110% от среднего. Наибольший разброс выявлен для *S. ucrainica* и *S. zaleskii* (рис. 16, 17, 20).



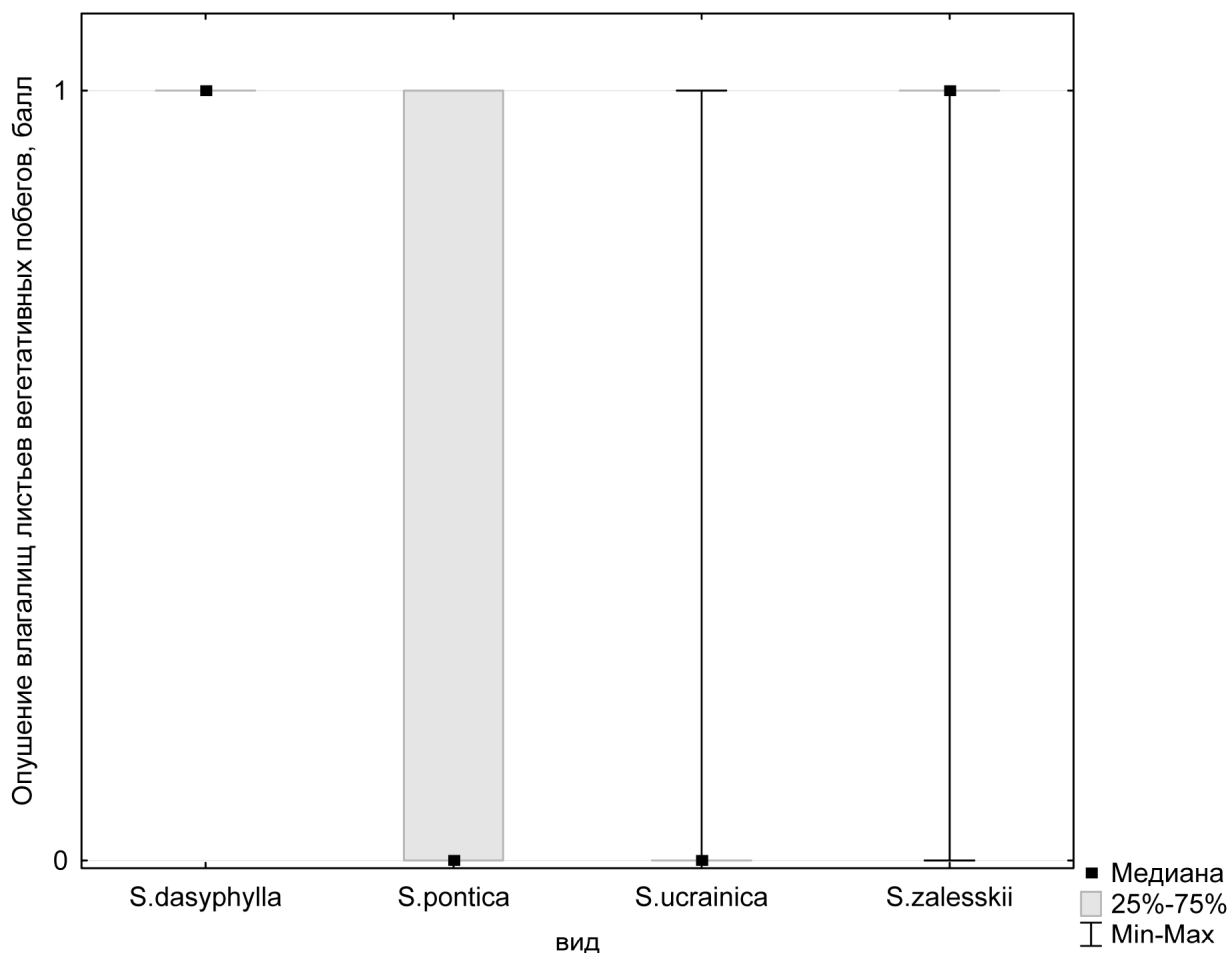
Тест Тьюки для неравных выборок					
номер	вид	{1}	{2}	{3}	{4}
1	S. dasyphylla	1,0115	0,974437	0,000008	0,000008
2	S. pontica	0,974437		0,000008	0,000008
3	S. ucrainica	0,000008	0,000008		0,000008
4	S. zalesskii	0,000008	0,000008	0,000008	

Рисунок 16. Диаметр свернутой листовой пластинки у изученных видов; матрица результатов теста Тьюки для попарного сравнения выборок. Объем выборок соответствует таблице 3.



Тест Тьюки для неравных выборок					
номер	вид	{1}	{2}	{3}	{4}
1	S. dasyphylla	39,213	9,0000	12,134	3,9217
2	S. pontica	0,000008		0,502619	0,107610
3	S. ucrainica	0,000008	0,502619		0,000008
4	S. zalesskii	0,000008	0,107610	0,000008	

Рисунок 17. Удельное число волосков на абаксиальной стороне листа у изученных видов; матрица результатов теста Тьюки для попарного сравнения выборок. Объем выборок соответствует таблице 3.

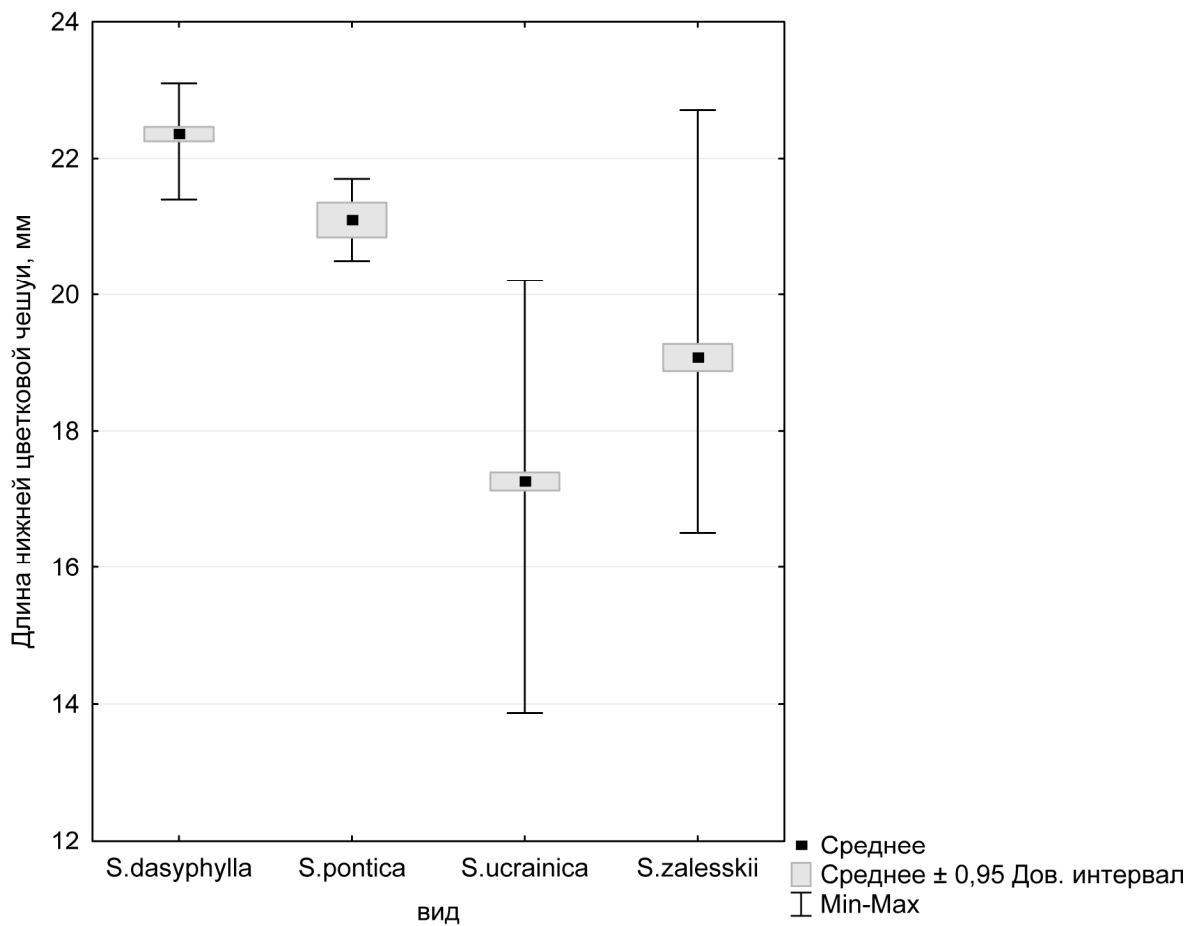


Попарное сравнение выборок на основании теста Краскела-Уоллиса

вид	ucrainica R: 198,12	zalesskii R: 669,57	dasyphylla R: 673,00	pontica R: 321,00
ucrainica		0,000000	0,000000	0,554163
zalesskii	0,000000		1,000000	0,000010
dasyphylla	0,000000	1,000000		0,000017
pontica	0,554163	0,000010	0,000017	

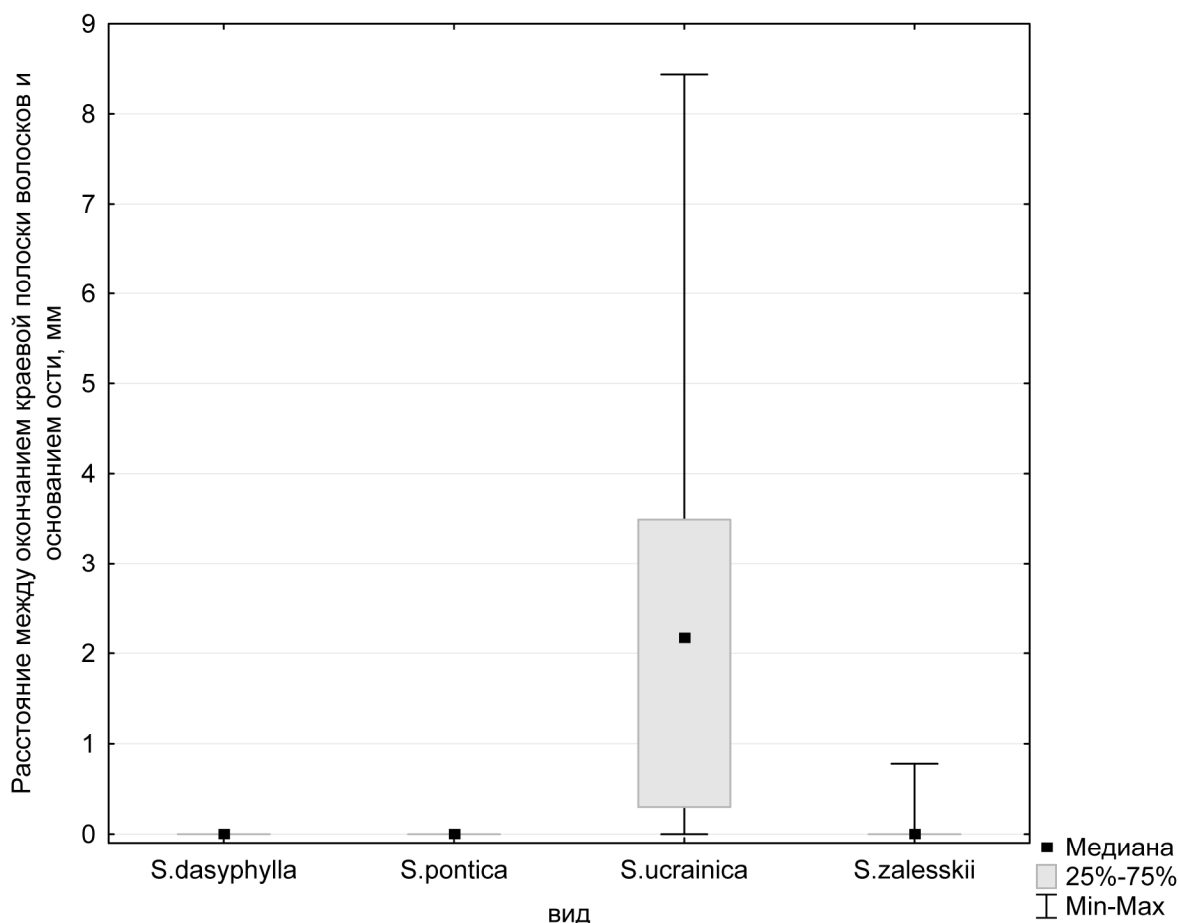
Рисунок 18. Опушение влагалищ листьев вегетативных побегов у изученных видов; матрица результатов попарного сравнения выборок на основании непараметрического дисперсионного анализа. Объем выборок соответствует таблице 3.





Тест Тьюки для неравных выборок					
номер	вид	{1}	{2}	{3}	{4}
		22,357	21,100	17,263	19,076
1	S. dasyphylla		0,036085	0,000008	0,000008
2	S. pontica	0,036085		0,000008	0,000094
3	S. ucrainica	0,000008	0,000008		0,000008
4	S. zalesskii	0,000008	0,000094	0,000008	

Рисунок 19. Длина нижней цветковой чешуи у изученных видов; матрица результатов теста Тьюки для попарного сравнения выборок. Объем выборок соответствует таблице 3.



вид	Попарное сравнение выборок на основании теста Краскела-Уоллиса			
	S. dasyphylla R:136,00	S. pontica R:136,00	S. ucrainica R:366,16	S. zalesskii R:160,45
S. dasyphylla		1,000000	0,000000	1,000000
S. pontica	1,000000		0,000004	1,000000
S. ucrainica	0,000000	0,000004		0,000000
S. zalesskii	1,000000	1,000000	0,000000	

Рисунок 20. Расстояние, на которое краевая полоска волосков на нижней цветковой чешуе не достигает основания ости у изученных видов; матрица результатов попарного сравнения выборок на основании непараметрического дисперсионного анализа. Объем выборок соответствует таблице 3.

По диаметру свернутой листовой пластинки видно, что *S. dasyphylla* и *S. zalesskii* с Урала (популяции ОО-1 и ОО-2, рис. 6), а также *S. dasyphylla*, *S. ucrainica* и *S. zalesskii* из Ростовской области (популяции РОЗ-1, РОЗ-2, РОЗ-3, РОЗ-4 и РОВ-1, рис. 6) различаются. Для видов ковылей из Курской области подобной закономерности не наблюдается: *S. ucrainica* (популяция КО-2) и *S. zalesskii* (популяция КО-3) из этого региона не различаются (рис. 6). Тот факт, что этот признак не используют как основной в определительных ключах (Смирнов, 1928; Рожевиц, 1934; Цвелев, 1976; Слюсаренко, 1977; Martinovský, 1980; Ломоносова, 1990; Сагалаев, 2006), представляется

вполне оправданным. Популяция неясной видовой принадлежности с запада Ростовской области (РОЗ-5) по этому признаку сходна только с узколистной популяцией *S. zaleskii* (РОЗ-4; рис. 6).

Три популяции *S. dasyphylla* (ОО-1, КО-1 и РОЗ-1) по удельному числу волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки обособлены от популяций остальных исследованных видов и практически не отличаются друг от друга (рис. 7). Внутри других видов по этому признаку такое единообразие отсутствует – хотя бы пара популяций достоверно различается. В то же время, некоторые популяции разных видов не различаются (рис. 7). Варьирование этого признака отмечено в обработках рода (Смирнов, 1928; Цвелев, 1976; Martinovský 1975, 1980), в связи с чем, вероятно, монографы больше внимания уделяют составу опушения, а обилие трихом приводят как вспомогательный признак (Цвелев, 1976). Однако если популяции *S. dasyphylla*, *S. ucrainica* и *S. zaleskii* встречаются на одной территории (РОЗ-1, РОЗ-2, РОЗ-3 и РОЗ-4; КО-1, КО-2 и КО-3; ОО-1 и ОО-2), то они достоверно отличаются друг от друга по этому признаку (рис. 7). Исключение представляет популяция РОЗ-5, достоверно не отличающаяся от популяций *S. ucrainica* (РОЗ-2, РОВ-1) и узколистной популяции *S. zaleskii* из Ростовской области (РОЗ-4).

Балльная оценка опушения влагалищ листьев вегетативных побегов из-за различия только двух ее состояний не может дать такую же точную картину изменчивости, как количественные признаки, но даже при этом ограничении можно говорить о наименьшем межпопуляционном разбросе внутри *S. dasyphylla* (100% изученных вегетативных побегов имели опушенные влагалища). Из 375 изученных вегетативных побегов *S. ucrainica* опушены были 4 (1,07%). *S. zaleskii* характеризуется почти исключительно опушенными влагалищами: голыми оказались влагалища листьев на 3 из 420 (0,71%) изученных вегетативных побегов. У *S. pontica* влагалища листьев 4 из 15 (26,67%) осмотренных побегов были опушены. По характеру опушения влагалищ популяция неясной видовой принадлежности с запада Ростовской

области (РОЗ-5) оказалась ближе к местной популяции *S. ucrainica* (РОЗ-2), чем к любой из местных популяций *S. zaleskii* (РОЗ-3 или РОЗ-4).

По длине нижней цветковой чешуи картина менее показательная: всегда, как минимум, одна популяция отличается от других конспецифических и, как минимум, одна популяция другого вида попадает в границы изменчивости рассматриваемого вида (рис. 9).

Наибольшим оказался разброс значений недохождения краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе до основания ости (табл. 2, рис. 10) – признака, считающегося (Смирнов, 1928; Рожевиц, 1934; Цвелев, 1976; Слюсаренко, 1977; Martinovský, 1980; Ломоносова, 1990; Сагалаев, 2006) одним из важных и надежных при определении ковылей. У популяции *S. ucrainica* с востока Ростовской области (РОВ-1) разброс охватывает 100% общей выявленной по этому признаку изменчивости, а у популяции *S. ucrainica* с запада Ростовской области (РОЗ-2) – более 70%. Таким образом, принятое (Смирнов, 1928; Рожевиц, 1934; Цвелев, 1976; Слюсаренко, 1977; Martinovský, 1980; Ломоносова, 1990; Сагалаев, 2006) «критическое» для отличия *S. ucrainica* от других видов данной группы значение расстояния между краевой полоской волосков на нижней цветковой чешуе и основанием ости в 1 – 1,5 мм может приводить к ошибкам в определении отдельных растений. Можно добавить, что значения этого признака у *S. dasyphylla*, *S. zaleskii* и *S. pontica*, в отличие от *S. ucrainica*, все же лежат в границах, указанных в литературных источниках (табл. 5–8). Обращает на себя внимание и популяция РОЗ-5, по данному признаку не отличающаяся от популяции *S. ucrainica* из этого же региона (РОЗ-2).

Исследованные растения по значениям трех наиболее часто используемых в основных сводках диагностических вегетативных признаков образовали три группы (рис. 21). *S. dasyphylla* наиболее обособлен от остальных видов, *S. zaleskii*, несмотря на перекрывание по количественным признакам с *S. ucrainica*, отделяется от последнего по опушенным влаглящим листьям вегетативных побегов. В тех случаях, когда у *S. zaleskii*

влагалища не были опушены (или же было отмечено опушение влагалищ у *S. ucrainica*), различить эти группы позволяет удельное число волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки – листья у *S. zalesskii* слабее опушены. Растения *S. pontica*, собранные в урочище Утрищ, по характеру опушения влагалищ и листовых пластинок сходны с *S. ucrainica*, но отличаются бóльшим диаметром листовых пластинок.

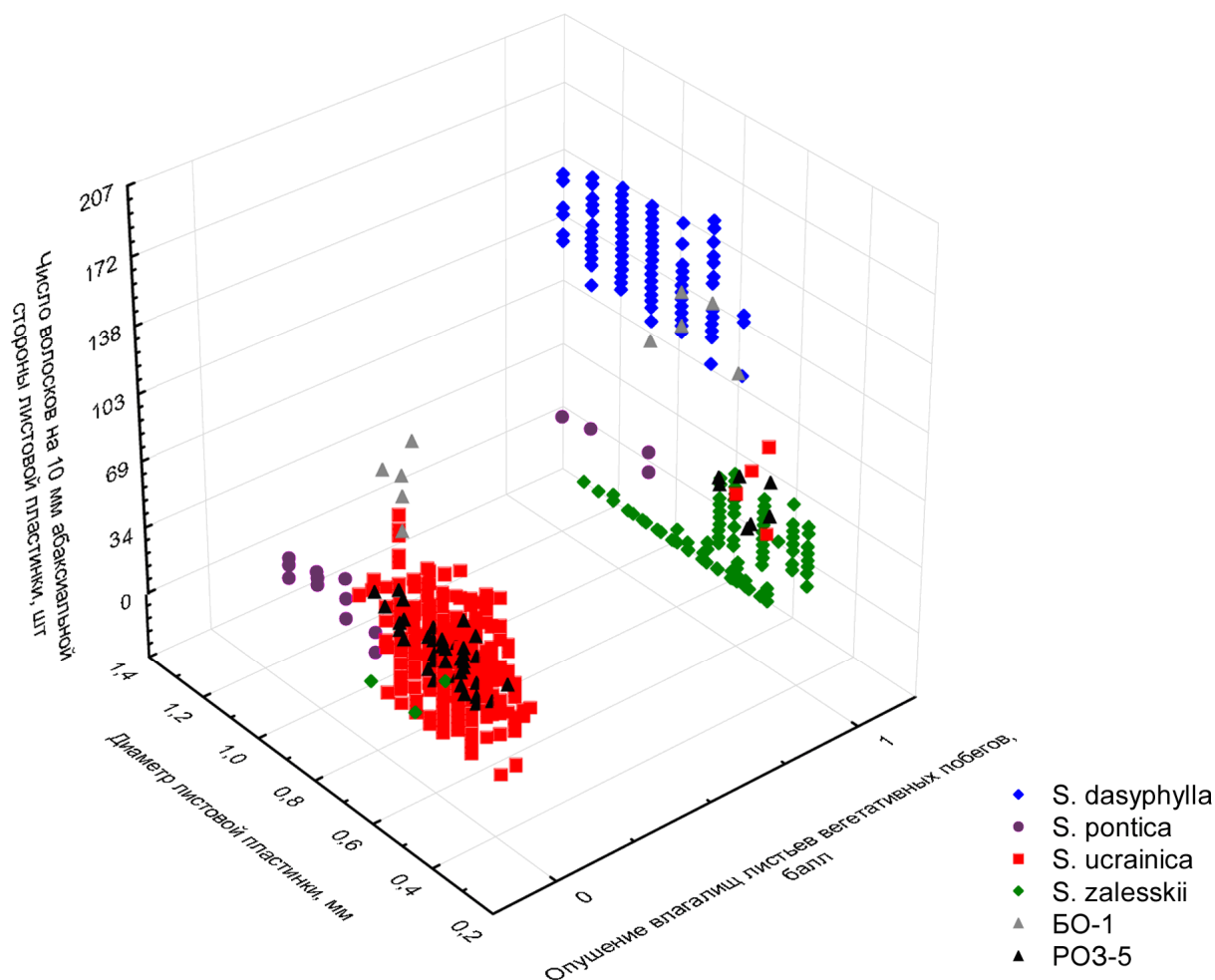


Рисунок 21. Распределение 1020 исследованных вегетативных побегов 4-х видов по 3-м признакам: диаметру листовой пластинки, опушению влагалищ листьев вегетативных побегов и удельному числу волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок.

Образцы *S. pontica* образовали два облака, различающиеся опушением влагалищ вегетативных побегов. Одно из этих облаков располагается на периферии облака *S. ucrainica*, другое, меньшее по объему, – между облаками *S. zalesskii* и *S. dasyphylla*.

Образцы популяции неясной видовой принадлежности из Белгородской области образуют облака по периферии облаков *S. ucrainica* и *S. dasyphylla*, а популяция неясной видовой принадлежности из Ростовской области попадает в границы изменчивости *S. ucrainica*.

Наложение результатов промеров типовых образцов на картину распределения исследованных образцов (рис. 22) показывает, что типовые образцы попадают в границы изменчивости соответствующих, определенных нами, видов. Только у паратипа *S. pontica* 3 из 5 промеренных листа оказались уже, чем у растений, собранных в урочище Утриш. У изученных изотипов *S. pontica* листья (на рисунке не показаны из-за невозможности измерить удельное число волосков) также оказались уже, чем у растений анализируемой выборки. Кроме того видно, что лектотип *S. zalesskii* и голотип *S. rubens*, несмотря на близость по морфологическим признакам, явно между собой различаются.

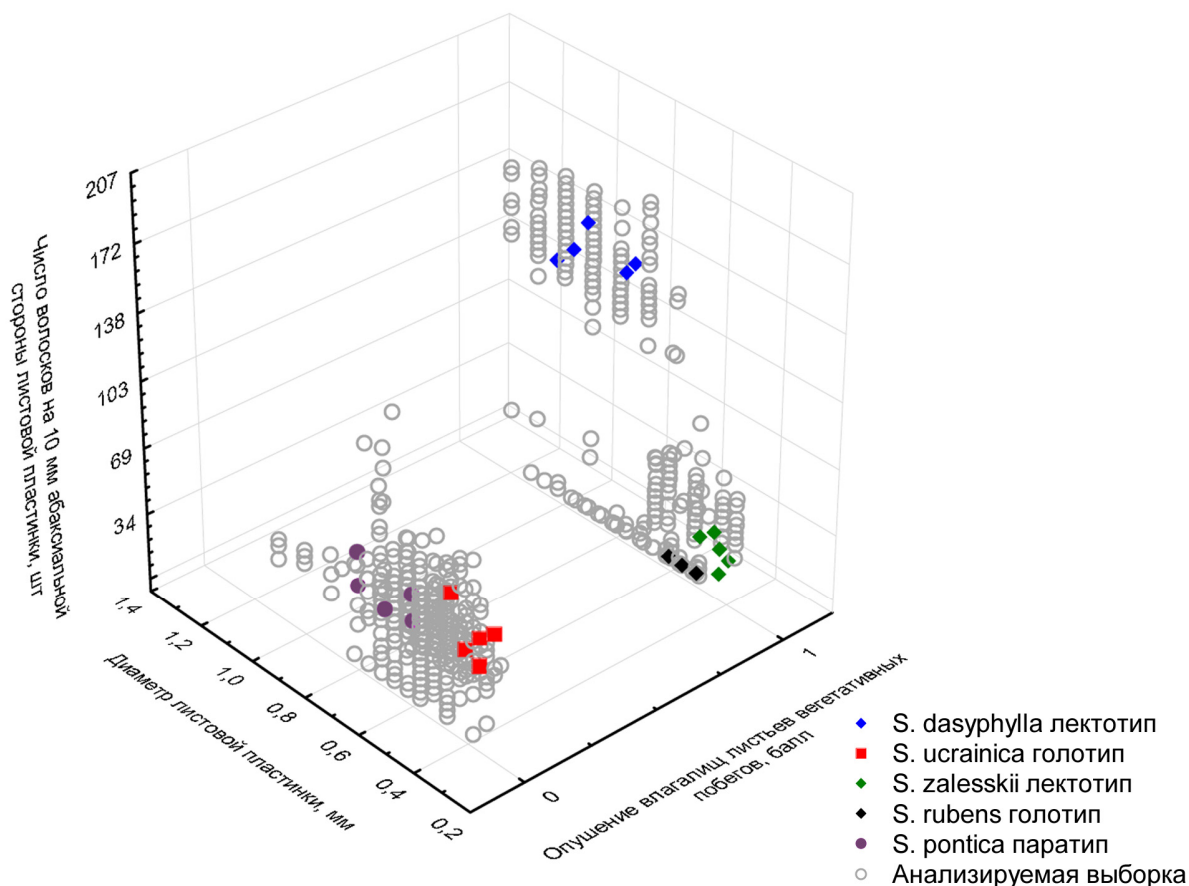


Рисунок 22. Соотношение анализируемой выборки и типовых образцов по трем морфологическим признакам: диаметру листовой пластинки, опушению влагалищ листьев вегетативных побегов и удельному числу волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок.

Хотя полученные нами характеристики таксонов (табл. 4) в целом совпадают с данными литературы (за исключением диаметра свернутых листьев и длины нижней цветковой чешуи у экземпляров *S. pontica*, собранных в урочище Утриш), выявленный по обобщенной по всем исследованным популяциям выборке (204 образца) значительный разброс значений морфологических признаков сильно затрудняет отнесение конкретного образца к тому или иному виду (табл. 5–8). С этим, возможно, связаны до сих пор непроясненные данные о произрастании *S. pontica* вне черноморского региона (неподтвержденное и непровергнутое предположение М.В. Клокова и В.В. Осычнюка (1976) о произрастании *S. pontica* в Ростовской области).

**Таблица 5.** Сравнение литературных и полученных нами данных по морфологическим признакам *Stipa dasyphylla*

Признак	Полученные данные	Смирнов, 1928	Рожевиц, 1934	Цвелев, 1976	Слюсаренко, 1977	Martinovský, 1980
Диаметр листовых пластинок в сухом состоянии, мм	<b>0,6–1,2</b>  (у типа <b>0,8–1,0</b> )	0,8–1,5	–	0,6–1,2	–	Около 1 мм
Опушение абаксиальной стороны листовых пластинок	<b>103–176</b> <b>волосков на 10 мм длины</b>  (у типа <b>121–148</b> )	Длинные мягкие отстоящие и полустоящие волоски, полуприжатые щетинковидные волоски и шипиковидные бугорки	Длинные мягкие волоски	Густые короткие волоски	Длинно-, густо-, мягко волосистые	Обильные волоски
Опушение влагалищ	<b>Опушены</b>	Опушенные	Опушенные	–	Опушенные	–

вегетативных побегов	(у типа опушены)					
Длина нижней цветковой чешуи, мм	21,4–23,1	20–22	20–22	18–22	20–22	20–22
	(у типа отсутствует)					
Краевая полоска волосков на нижней цветковой чешуе	Всегда доходит (у типа отсутствует)	Доходит до ости, реже на 1–1,5 мм не доходит	Доходит до ости, реже немного не доходит	Доходит или не более чем на 1 (1,3) мм не доходит	Доходит	Достигает

**Таблица 6.** Сравнение литературных и полученных данных по морфологическим признакам *Stipa pontica*

Признак	Полученные данные	Рожевиц, 1934	Цвелев, 1976	Слюсаренко, 1977	Martinovský, 1980
Диаметр листовых пластинок в сухом состоянии, мм	0,8–1,2 (у изотипа 0,5–0,7; у паратипа 0,6–0,8)	0,5–0,7	0,3–0,7	0,3–0,5	0,5–0,9
Опушение абаксиальной стороны листовых пластинок	17–45 волосков на 10 мм длины (у изотипа не измерено; у паратипа 34–55)	Полуприжатые волоски	Жесткие щетинки	Сосочки, шипики, части щетинковидные волоски	Более или менее прижатые волоски
Опушение влагалищ вегетативных побегов	Голые или опушенные (у изотипа голые; у паратипа голые)	–	голые	Гладкие или едва шероховатые	гладкие
Длина нижней цветковой чешуи, мм	20,5–21,7 (у изотипа 21,1–23,2; у паратипа 18,5–19,4)	16–18	16–18	15–17	Около 17
Краевая полоска	Всегда доходит	Доходит	Доходит или не	Доходит или очень редко	Достигает



волосков на нижней цветковой чешуе не достигает ости	(у изотипа <b>0,0–0,1;</b> у паратипа <b>0,0–0,3)</b>	более чем на 1 (1,3) мм не доходит	не доходит на 1 мм
--	--	------------------------------------	--------------------

**Таблица 7.** Сравнение литературных и полученных данных по морфологическим признакам *Stipa ucrainica*

Признак	Полученные данные	Смирнов, 1928	Рожевиц, 1934	Цвелев, 1976	Слюсаренко, 1977	Martinovský, 1980
Диаметр листовых пластинок в сухом состоянии, мм	<b>0,3–0,9</b>  (у типа <b>0,3–0,5)</b>	0,4–0,5	0,4–0,5	0,2–0,6	0,4–0,5	Около 0,5
Опушение абаксиальной стороны листовых пластинок	<b>0–97 волосков на 10 мм длины</b>  (у типа <b>38–66)</b>	Шипиковидные бугорки и редкие или густые щетинковидные волоски	Острошершавые или покрытые мелкими щетинковидными волосками	Острые бугорки с примесью жестких щетинок, реже – только жесткие щетинки	Острошершавые	Редкие полуприжатые волоски
Опушение влагалищ вегетативных побегов	<b>Голые, очень редко опушенные</b>  (у типа <b>голые)</b>	Голые	Голые	–	Шероховатые, нижние опушены, верхние голые	–
Длина нижней цветковой чешуи, мм	<b>14,6–20,2</b>  (у типа <b>17,7–19,2)</b>	17–19	17–19	16–20	18–19	Около 17
Краевая полоска волосков на нижней цветковой чешуе	<b>Доходит или до 8,43 мм не доходит</b>  (у типа <b>3,1–6,0)</b>	На 2–4 мм не достигает ости	На 2–3 мм не достигает ости	На 1,3–5 мм не достигает ости	Не доходит до основания ости	На 2–4 мм не достигает ости

**Таблица 8.** Сравнение литературных и полученных данных по морфологическим признакам *Stipa zalesskii*

Признак	Полученные данные	Смирнов, 1928	Рожевиц, 1934	Цвелев, 1976	Слюсаренко, 1977	Martinovský, 1980
Диаметр листовых пластинок в сухом состоянии, мм	0,4–1,1 (у лектотипа S.z. 0,4–0,5; у типа S.r. 0,5–0,6)	0,4–1	0,6–1 или 0,4–0,5	0,3–1	0,4–0,5	Около 0,5
Опушение абаксиальной стороны листовых пластинок	0–59 волосков на 10 мм (у лектотипа S.z. 7–28; у типа S.r. 0–0)	Шипиковидные бугорки щетинковидные волоски, обыкновенно редкие, но иногда густые	Шипиковидные бугорки и нечастые щетинки	Острые бугорки со значительной примесью шипиков или жестких щетинок	Сосочки, шипики, щетиновидные бугорки и щетинки	Бугорки и полуприжатые волоски
Опушение влагалищ вегетативных побегов	Опушены, очень редко голые (у лектотипа S.z. опушены; у типа S.r. опушены)	Короткоопушенные	Нижние опушенные, верхние почти голые	Коротковолосистые	–	Опушены
Длина нижней цветковой чешуи, мм	16,5–22,7 (у лектотипа S.z. 18,5–19,0; у типа S.r. 19,0–20,6)	17–19	17–19	16–19	17–19	17–19
Краевая полоска волосков на нижней цветковой чешуе	Доходит или до 0,78 мм не доходит (у лектотипа	Доходит до ости, реже на 1–1,5 мм не доходит	Доходит до ости, реже немного не доходит	Доходит или не более чем на 1 (1,3) мм не доходит	Доходит	Достигает

S.z. 0,1–  
0,5; у типа  
S.r. 0,0–  
0,6)

Примечание: S.z. – *S. zalesskii*; S.r. – *S. rubens*

Значительный разброс морфологических (особенно количественных; см. табл. 4) признаков крайне затрудняет создание определительных ключей.

Использование рассмотренных морфологических признаков для составления ключей представляется вполне оправданным, если использовать три из них – удельное число волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки, опушение влагалищ листьев вегетативных побегов и недохождение полоски волосков на нижней цветковой чешуе до основания ости – в качестве диагностических. Уточнения же должны касаться значимости отдельных признаков: так, признак недохождения полоски до ости предпочтительнее использовать в качестве дополнительного, а удельное число волосков на листовой пластинке – в качестве основного.

### 3.2. Тестирование «дополнительных» морфологических признаков.

Так же как и для «основных» диагностических признаков была построена таблица, отражающая изменчивость «дополнительных» морфологических признаков в 13 изученных популяциях (табл. 9).

**Таблица 9.** Изменчивость изученных популяций по «дополнительным» морфологическим признакам

Популяция	Длина язычка листьев вегетативных побегов, мм	Длина колонки, мм	Длина сеты, мм	Отношение длины сеты к длине колонки	Тип возобновления / тип побегов
РОЗ-1	1,85±0,14 (1,0–3,5) n=50	80,6±2,4 (65–93) n=36	264±11 (215–309) n=36	3,12±0,09 (2,87–3,43) n=36	Внутривлагалищное / розеточные
ОО-1	1,77±0,15 (0,8–3,5) n=50	n=0	n=0	n=0	Внутривлагалищное / розеточные

КО-1	1,97±0,21 (0,9–4,1) n=50	81,2±2,5 (69–97) n=25	275±16 (235–324) n=25	3,18±0,11 (2,94–3,34) n=25	Внутривлагалищное / розеточные
КК-1	1,83±0,35 (1,1–3,7) n=15	78,6±3,6 (65–87) n=12	251±21 (209–308) n=12	3,21±0,14 (2,99–3,52) n=12	Внутривлагалищное / розеточные
РОЗ-2	1,76±0,14 (0,8–3,1) n=50	78,0±2,0 (62–95) n=50	248±13 (220–315) n=50	3,08±0,09 (2,82–3,41) n=50	Внутривлагалищное / розеточные
РОВ-1	1,95±0,17 (0,9–3,9) n=50	78,7±2,2 (59–95) n=50	253±14 (217–330) n=50	3,10±0,13 (2,78–3,51) n=50	Внутривлагалищное / розеточные
КО-2	1,79±0,22 (1,1–3,1) n=20	n=0	n=0	n=0	Внутривлагалищное / розеточные
РОЗ-3	1,76±0,16 (0,9–3,3) n=50	80,4±1,8 (64–91) n=50	211±9 (187–275) n=50	2,60±0,07 (2,34–3,17) n=50	Внутривлагалищное / розеточные
РОЗ-4	1,53±0,12 (0,8–3,0) n=50	78,1±1,9 (61–86) n=50	204±7 (161–254) n=50	2,52±0,05 (2,24–3,06) n=50	Внутривлагалищное / розеточные
ОО-2	1,64±0,14 (0,8–2,9) n=40	n=0	n=0	n=0	Внутривлагалищное / розеточные
КО-3	1,74±0,24 (0,9–3,8) n=35	n=0	n=0	n=0	Внутривлагалищное / розеточные
БО-1	2,13±0,28 (1,4–2,9) n=10	82,1±4,9 (68–94) n=10	270±24 (234–318) n=10	3,24±0,30 (2,93–3,66) n=10	Внутривлагалищное / розеточные
РОЗ-5	1,62±0,11 (0,9–3,4) n=50	77,9±2,3 (64–89) n=37	249±11 (214–295) n=37	3,18±0,06 (3,06–3,31) n=37	Внутривлагалищное / розеточные

Примечание. Представление данных: среднее ± стандартная ошибка среднего (наименьшее значение – наибольшее значение);

n – число измеренных вегетативных побегов или диаспор<sup>10</sup>.

РОЗ – Ростовская область (запад), РОВ – Ростовская область (восток), ОО – Оренбургская область, КК – Краснодарский край, КО – Курская область, БО – Белгородская область.

<sup>10</sup> n не кратное 5 показывает, что у одного или нескольких растений было менее 5 пригодных для анализа диаспор.

У всех исследованных растений возобновление побегов внутривлагалищное, а вегетативные побеги розеточные (рис. 23).



Рисунок 23. Внутривлагалищное возобновление у *Stipa zalesskii* (популяция РОЗ-3). Влагалище кроющего листа интактно (а); влагалище кроющего листа удалено, стрелкой указан боковой побег (б).

Длина язычка на листьях вегетативных побегов в изученных популяциях достоверно не различалась (однофакторный дисперсионный анализ;  $p = 0,295$ ) и колебалась в пределах от 0,8 до 4,1 мм (в среднем по выборке  $1,78 \pm 0,16$  мм), равно

как и длина колонки (изменялась от 59 до 97 мм, в среднем по выборке  $79,6 \pm 1,8$  мм; однофакторный дисперсионный анализ,  $p = 0,159$ ). Длина же сеты и отношение длины сеты к длине колонки у растений из популяций РОЗ-3 и РОЗ-4 (обе отнесены нами к *S. zalesskii*) достоверно меньше (однофакторный дисперсионный анализ;  $p = 0,0005$ ), чем у представителей остальных изученных популяций. Внутри этих двух групп достоверных различий не наблюдалось, значения признаков составили 207 мм и 2,56 (среднее по РОЗ-3 и РОЗ-4) против 258 мм и 3,07 (среднее по остальной выборке).

Помимо отличий по длине сеты и отношению длины сеты к длине колонки, мы также обнаружили особый тип опушения влагалищ вегетативных побегов у растений из популяций РОЗ-3 и РОЗ-4 – реснички по краям влагалища, заходящие на язычок листа (рис. 24). У растений из других популяций такого типа опушения мы не встретили.

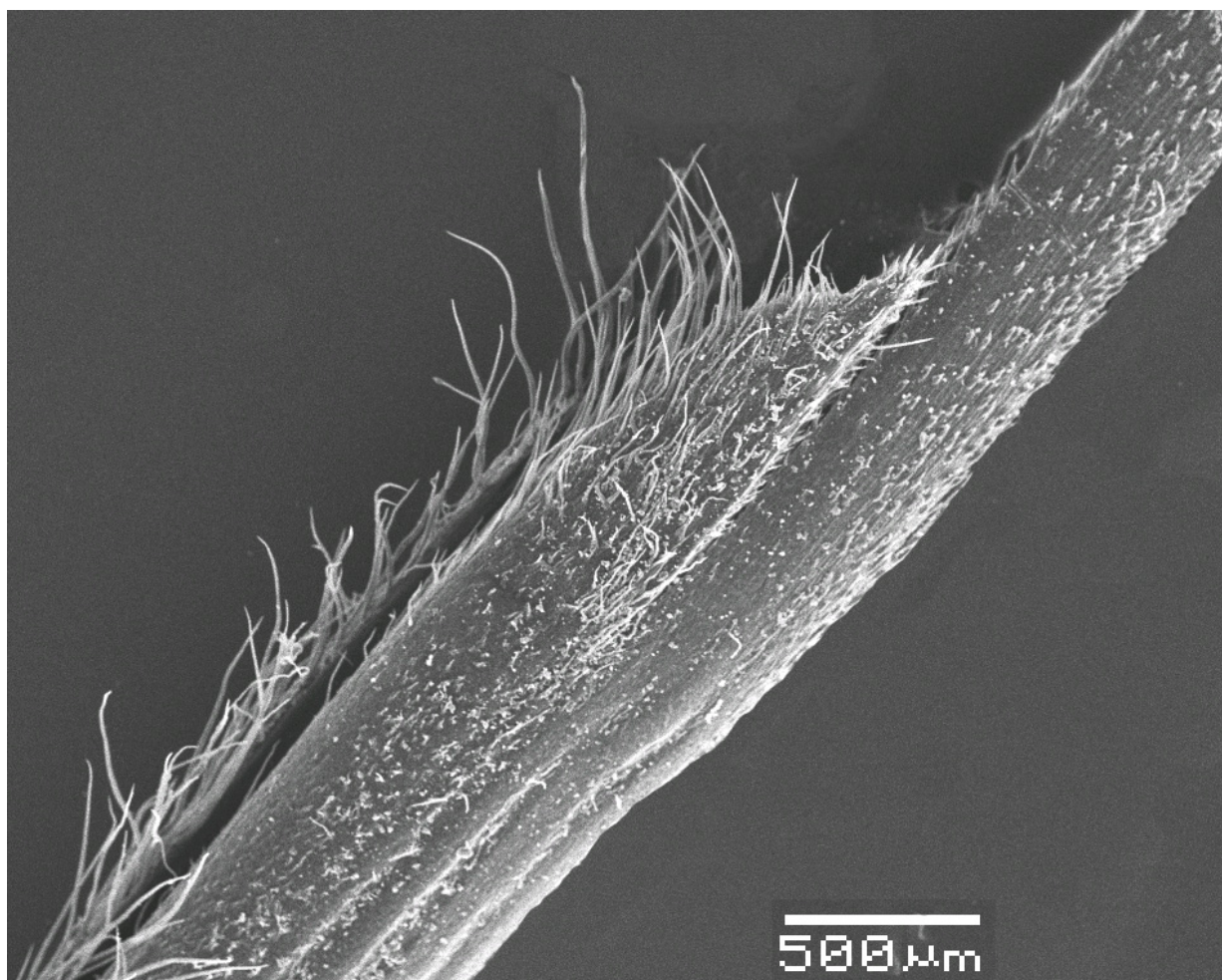


Рисунок 24. Реснички по краю влагалища и на язычке у растения из популяции РОЗ-3 (*S. zalesskii*).



Подробное изучение состава трихом на абаксиальной стороне листовых пластинок показало, что даже на незначительном по протяженности (несколько миллиметров) участке листовой пластинки можно обнаружить практически непрерывный ряд переходных по длине трихом (от шипика до волоска; рис. 25). По этой причине от описания качественного состава опушения абаксиальной стороны листовых пластинок мы отказались.

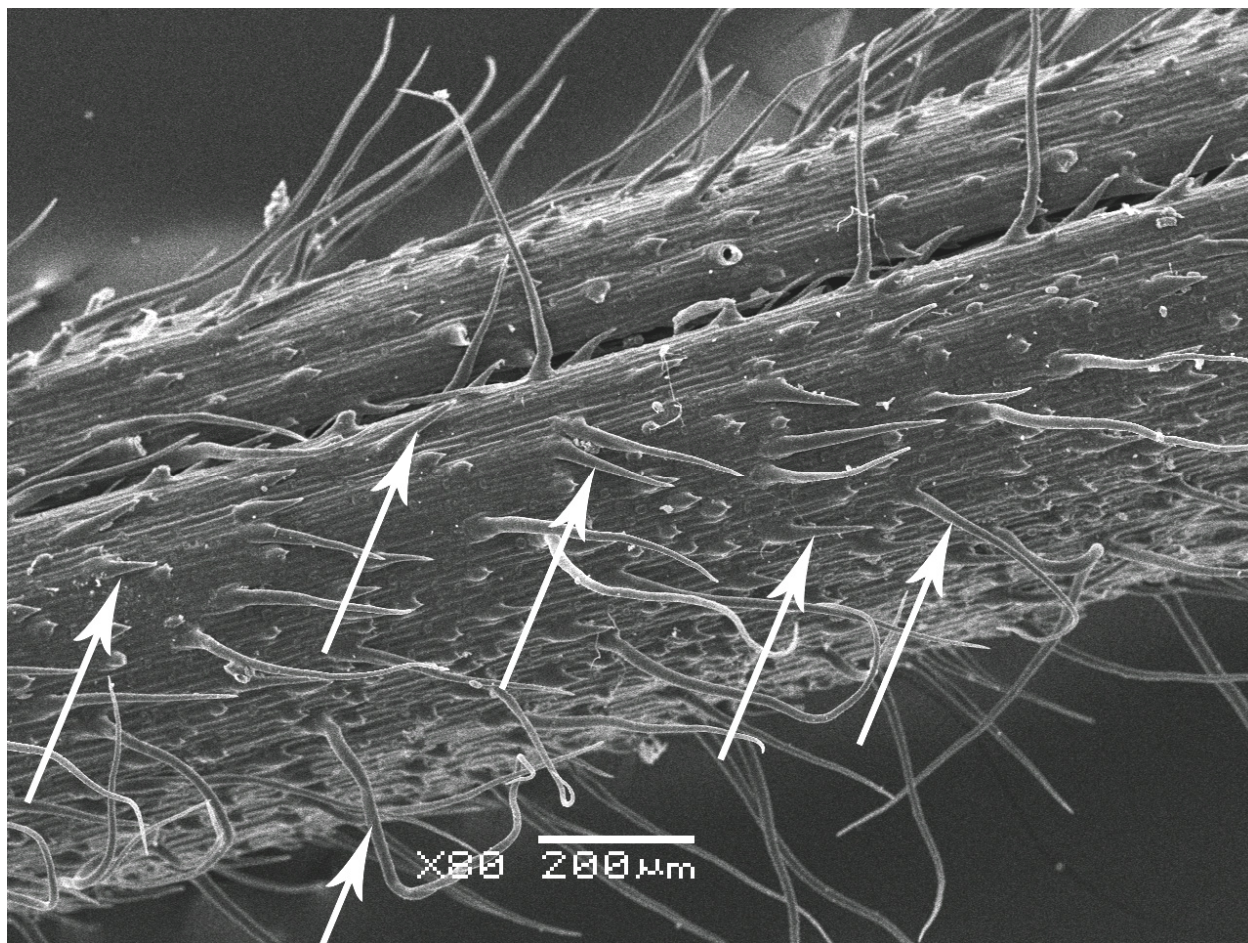


Рисунок 25. Различные по длине трихомы на абаксиальной стороне листовой пластинки у *S. dasyphylla*.

Предпринятые нами попытки найти новые морфологические признаки, пригодные для различения видов, увенчались успехом лишь отчасти: были обнаружены достоверные отличия популяций *S. zalesskii* из Ростовской области от других популяций по длине сеты (у данных популяций она короче) и по отчасти связанному признаку – отношению длины сеты к длине колонки (этот индекс у указанных популяций ниже). Также только у этих

популяций был обнаружен особый тип опушения влагалищ листьев вегетативных побегов – реснички по краям влагалища (Копылов-Гуськов, 2012). Эти данные позволяют предположить, что, несмотря на сходство по основным морфологическим признакам с растениями из Курской области, популяции РОЗ-3 и РОЗ-4 стоят от них особняком.

П.А. Смирнов (1928) и J.O. Martinovský (1980) отмечают в качестве одного из признаков окраску влагалищ листьев вегетативных побегов (см. табл. 1), вызванную накоплением антоцианов. Мы предприняли попытки использовать этот признак, но столкнулись с трудностями в формализации его состояний. По нашим наблюдениям, общая окраска формируется не в результате равномерного изменения окраски всех клеток эпидермы, а вследствие изменения доли окрашенных и неокрашенных клеток. Принимая во внимание связь синтеза антоцианов с погодными условиями (в условиях низких температур и повышенной инсоляции синтез антоцианов усиливается (Раздорский, 1949; Lundegardh, 1960)), мы полагаем, что решение вопроса о таксономической значимости признака окраски влагалищ листьев в роде *Stipa* требует дополнительных специальных исследований.

Таким образом проведенный анализ морфологического разнообразия показал, что морфологические признаки имеют низкое диагностическое и таксономическое значение в рассматриваемой группе в целом, но в пределах сравнительно небольших конкретных регионов они обычно позволяют с приемлемой точностью различать сообитающие там виды. Поэтому имеет смысл создавать определительные ключи для региональных флор, и при определении растений из того или иного региона отдавать предпочтение именно региональному ключу перед ключом для определения видов группы в целом.



### 3.3. Микросателлитный (SSR) анализ

Из 26 протестированных пар праймеров (табл. 10) 6 показали четкие полиморфные, т.е. сохраняющиеся от ПЦР к ПЦР и имеющие частоту встречаемости самого распространенного аллеля не более 95%, амплифицируемые фрагменты ДНК. Это праймеры SP18, SP152, SP185, SP419, Asi024, Asi061. Именно локусы, фланкированные этими праймерами, были использованы в дальнейшем для анализа. Другие 4 пары праймеров – SP90 (123 п.н.), SP199 (104 п.н.), SP202 (100 п.н.), SP462 (109) – показали четкие, но одинаковые у всех образцов фрагменты. Так как такие данные не несут информации для разделения групп, локусы, ограниченные этими праймерами, в анализ включены не были.

**Таблица 10.** Результаты тестирования праймеров

Название праймера (локуса)	Использованная температура отжига, °C	Результат ПЦР	Использование в анализе
<b>SP18</b>	<b>56</b>	<b>Полиморфные фрагменты</b>	<b>Да</b>
SP52	57	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
SP90	56	Мономорфный фрагмент (123 п.н.)	Нет
<b>SP152</b>	<b>55</b>	<b>Полиморфные фрагменты</b>	<b>Да</b>
SP166	57	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
SP182	57	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
<b>SP185</b>	<b>58</b>	<b>Полиморфные фрагменты</b>	<b>Да</b>
SP199	56	Мономорфный фрагмент (104 п.н.)	Нет
SP202	56	Мономорфный фрагмент (100 п.н.)	Нет

SP207	57	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
SP396	58	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
<b>SP419</b>	<b>57</b>	<b>Полиморфные фрагменты</b>	<b>Да</b>
SP441	56	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
SP462	52	Мономорфный фрагмент (109 п.н.)	Нет
SP475	54	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
Asi002	55	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
Asi003	56	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
Asi012	56	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
Asi015	51	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
<b>Asi024</b>	<b>53</b>	<b>Полиморфные фрагменты</b>	<b>Да</b>
Asi026	56	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
Asi032	57	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
Asi043	53	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
Asi048	56	Нет ожидаемых фрагментов	Нет
<b>Asi061</b>	<b>51</b>	<b>Полиморфные фрагменты</b>	<b>Да</b>
Asi070	47	Нет ожидаемых фрагментов	Нет

Отобранные для анализа локусы были предварительно протестированы на наличие скрытых аллелей (нуль-аллелей) по методу Brookfield (1996), так как все образцы дали хотя бы один ожидаемый фрагмент. Тест на наличие нуль-аллелей проводили в программе Micro-Checker (van Oosterhout et al., 2004). По результатам обработки, наличие таких аллелей с вероятностью более 95% было предсказано для локусов SP152 и SP419 на основании дефицита гетерозигот по методу Brookfield (1996). Последующие анализы проводили по уточненной таблице генотипов.

Как уже отмечалось, микросателлитные маркеры являются высокоспецифичными (Slatkin, 1995), поэтому сам факт того, что праймеры, разработанные для *S. purpurea* (Liu et al., 2011) – азиатского ковыля из секции *Barbatae* и даже для близкого рода *Achnatherum* (Chen et al., 2008), оказались применимы к четырём исследованным европейским перистоостистым видам, говорит о высоком сходстве геномов не только внутри отдельных групп *Stipa*, но и в роде в целом. Поскольку изученные виды перистых ковылей резко отличаются от *S. purpurea* и *A. sibiricum* не только морфологически, но и географически, и экологически, то, возможно, мы имеем здесь дело с несоответствием «дерева видов» «дереву генов» (Avice, 2000), а точнее – с ситуацией, когда изменения генома отстают от дивергенции таксонов на морфологическом уровне. Это косвенно подтверждается невозможностью выявить филогению европейских перистых ковылей методами секвенирования различных участков генома (Hamasha et al., 2012; Romaschenko et al., 2012).

Из 26 протестированных пар праймеров приемлемый результат дали только 6 (около 23%), причем из этих шести 4 были разработаны для *S. purpurea* и только две пары – для *A. sibiricum*. Это, в свою очередь, может говорить о постепенном расхождении геномов не только родов *Stipa* и *Achnatherum*, но и внутривидовых таксонов *Stipa*.

Список аллелей разных локусов и их частота в исследованных популяциях приведены в Приложении 3. Наибольшее число аллелей (15)

было обнаружено у локуса SP185, наименьшее (3) – у локуса SP18. Частота присутствующих аллелей в популяциях колебалась от 1,9% (аллели 99 и 103 локуса SP152 популяции *S. zaleskii* с запада Ростовской области) до 100% (Приложение 3).

Наибольшее число уникальных аллелей было обнаружено в уральской популяции *S. zaleskii* (7 аллелей разных локусов). Из 16 обнаруженных уникальных аллелей больше всего (6) аллелей дал локус SP419, меньше всего – по одному аллелю – дали локусы SP18 и Asi024 (табл. 11).

**Таблица 11.** Уникальные аллели и их частоты

Популяция	Вид	Локус	Аллель	Частота
ОО-1	<i>S. dasyphylla</i>	SP185	120	0,450
КК-1	<i>S. dasyphylla</i>	SP419	168	0,667
РОВ-1	<i>S. ucrainica</i>	SP185	132	0,029
КО-2	<i>S. ucrainica</i>	Asi061	122	0,625
РОЗ-3	<i>S. zaleskii</i>	SP419	152	0,423
РОЗ-3	<i>S. zaleskii</i>	SP419	154	0,442
РОЗ-3	<i>S. zaleskii</i>	SP18	133	0,500
ОО-2	<i>S. zaleskii</i>	SP185	102	0,714
ОО-2	<i>S. zaleskii</i>	SP419	144	0,214
ОО-2	<i>S. zaleskii</i>	SP419	146	0,214
ОО-2	<i>S. zaleskii</i>	SP419	148	0,214
ОО-2	<i>S. zaleskii</i>	Asi024	155	0,500
ОО-2	<i>S. zaleskii</i>	Asi061	130	0,929
ОО-2	<i>S. zaleskii</i>	Asi061	140	0,071
КО-3	<i>S. zaleskii</i>	SP185	110	0,071
КО-3	<i>S. zaleskii</i>	SP185	122	0,071

Значения среднего числа аллелей на локус ( $N_a$ ), эффективного числа аллелей ( $N_e$ ), наблюдаемой ( $H_o$ ) и ожидаемой ( $H_e$ ) гетерозиготности, а также индекса фиксации Райта ( $F_{is}$ , Wright, 1965) для популяций приведены в таблице 12. Обращает на себя внимание факт, что во всех популяциях за исключением *S. zaleskii* из Курской области (популяция КО-3) наблюдается избыток гетерозигот ( $F_{is} < 0$ ).

**Таблица 12.** Параметры генетической изменчивости для изученных популяций<sup>11</sup>

Популяция	Вид		N	Na	Ne	Ho	He	F <sub>is</sub>
РОЗ-3	<i>S. zalesskii</i>	Значение	26	3,333	2,061	0,615	0,493	-0,210
		СТ. ОШ.		0,715	0,178	0,173	0,051	0,309
ОО-2	<i>S. zalesskii</i>	Значение	7	2,500	1,997	0,476	0,395	-0,211
		СТ. ОШ.		0,428	0,407	0,164	0,113	0,218
КО-3	<i>S. zalesskii</i>	Значение	7	3,500	2,623	0,500	0,507	0,003
		СТ. ОШ.		0,957	0,670	0,142	0,092	0,238
РОЗ-2	<i>S. ucrainica</i>	Значение	12	2,167	1,873	0,611	0,373	-0,673
		СТ. ОШ.		0,477	0,299	0,200	0,120	0,176
РОВ-1	<i>S. ucrainica</i>	Значение	17	3,500	2,436	0,637	0,485	-0,308
		СТ. ОШ.		0,847	0,485	0,179	0,114	0,234
КО-2	<i>S. ucrainica</i>	Значение	4	1,833	1,755	0,667	0,396	-0,680
		СТ. ОШ.		0,167	0,152	0,139	0,079	0,073
ОО-1	<i>S. dasyphylla</i>	Значение	10	2,333	2,072	0,417	0,325	-0,371
		СТ. ОШ.		0,715	0,561	0,201	0,150	0,277
РОЗ-1	<i>S. dasyphylla</i>	Значение	10	1,500	1,390	0,383	0,209	-0,725
		СТ. ОШ.		0,224	0,200	0,201	0,100	0,194
КО-1	<i>S. dasyphylla</i>	Значение	10	1,667	1,537	0,533	0,280	-0,778
		СТ. ОШ.		0,211	0,210	0,211	0,102	0,181
КК-1	<i>S. pontica</i>	Значение	3	2,333	1,995	0,500	0,435	-0,127
		СТ. ОШ.		0,422	0,286	0,167	0,096	0,276
РОЗ-5	He определен	Значение	7	2,667	2,072	0,595	0,412	-0,430
		СТ. ОШ.		0,615	0,411	0,190	0,116	0,232

Основываясь на отнесении популяций к тому или иному виду по морфологическим признакам (табл. 3), мы проанализировали нашу выборку в контексте видовой принадлежности. Так же как и в отдельных популяциях, у видов наблюдается картина избытка гетерозигот ( $F_{is} < 0$ ; табл. 13), причем наибольший избыток наблюдается у *S. dasyphylla* ( $F_{is} = -0,653$ ), а наименьший у *S. zalesskii* ( $F_{is} = -0,172$ ).

Выборка в целом и отдельные виды характеризуются высокими показателями изолированности популяций ( $F_{st} > 0,25$ ; табл. 13) или, другими

<sup>11</sup> Для популяции неясной видовой принадлежности из Белгородской области (БО-1) показатели не были вычислены из-за крайне малой выборки.

словами, высокой долей межпопуляционной генетической изменчивости. Наибольшее значение этот параметр имеет для *S. dasyphylla* (0,396), наименьшее – для *S. ucrainica* (0,276). В целом, по общей выборке для всех трех видов, 41,2% генетической изменчивости приходится на межпопуляционную изменчивость ( $F_{st} = 0,412$ ).

Вычисление генетического расстояния Неи (Nei, 1972) показало, что наиболее далеки друг от друга популяции из Оренбургской области: *S. dasyphylla* (популяция ОО-1) и *S. zaleskii* (популяция ОО-2;  $D = 2,243$ ). Наиболее близкими оказались популяции *S. dasyphylla* из Оренбургской области (ОО-1) и *S. dasyphylla* с запада Ростовской области (РОЗ-1; табл. 14; рис. 26). Оценка скоррелированности матрицы генетических и матрицы географических расстояний, проведенная с помощью теста Мантела, показала отсутствие линейной связи между генетическими и географическими расстояниями между популяциями ( $R^2 = 0,091$ ).

**Таблица 13.** F-статистики Райта для изученных видов<sup>12</sup>

	Локус	$F_{is}$	$F_{it}$	$F_{st}$
Выборка в целом	SP18	-0,832	-0,129	0,384
	SP152	0,170	0,382	0,255
	SP185	-0,521	-0,040	0,316
	SP419	0,204	0,670	0,585
	Asi024	-0,929	-0,588	0,177
	Asi061	0,007	0,757	0,755
	Среднее	-0,317	0,175	0,412
<i>S. dasyphylla</i>	SP18	0,167	0,544	0,452
	SP152	-0,780	-0,556	0,126
	SP185	#Н/Д	#Н/Д	#Н/Д

<sup>12</sup> Показатели были вычислены по следующим формулам (Wright, 1965):

$F_{is} = (\text{mean } H_e - \text{mean } H_o) / \text{mean } H_e$ , где  $\text{mean } H_e$  – среднее значение ожидаемой гетерозиготности;  $\text{mean } H_o$  – среднее значение наблюдаемой гетерозиготности;

$F_{it} = (H_t - \text{mean } H_o) / H_t$ , где  $H_t$  – общая ожидаемая гетерозиготность,  $\text{mean } H_o$  – среднее значение наблюдаемой гетерозиготности;

$F_{st} = (H_t - \text{mean } H_e) / H_t$ , где  $H_t$  – общая ожидаемая гетерозиготность,  $\text{mean } H_e$  – среднее значение ожидаемой гетерозиготности.

	SP419	-1,000	-1,000	0,000
	Asi024	#Н/Д	1,000	1,000
	Asi061	-1,000	-0,200	0,400
	Среднее	-0,653	-0,042	0,396
<i>S. ucrainica</i>	SP18	-0,092	0,061	0,140
	SP152	-0,489	0,035	0,352
	SP185	-0,207	0,369	0,477
	SP419	-0,887	-0,610	0,147
	Asi024	-0,600	0,242	0,526
	Asi061	-0,872	-0,846	0,014
	Среднее	-0,525	-0,125	0,276
<i>S. zaleskii</i>	SP18	0,453	0,554	0,185
	SP152	-0,369	0,037	0,296
	SP185	0,215	0,455	0,305
	SP419	-1,000	-0,636	0,182
	Asi024	0,398	0,753	0,590
	Asi061	-0,726	-0,215	0,296
	Среднее	-0,172	0,158	0,309

**Примечание.**

Из-за малого числа образцов *Stipa pontica* при составлении таблицы этот вид не учитывался.

**Таблица 14.** Генетические расстояния Неи между изученными популяциями

PO3-3 (S.zalesskii)	OO-2 (S.zalesskii)	KO-3 (S.zalesskii)	PO3-2 (S.ucrainica)	POB-1 (S.ucrainica)	KO-2 (S.ucrainica)	OO-1 (S.dasyphylla)	PO3-1 (S.dasyphylla)	KO-1 (S.dasyphylla)	KK-1 (S.pontica)	PO3-5 (неопределено)	BO-1 (неопределено)	
0,000												PO3-3 (S.zalesskii)
1,155	0,000											OO-2 (S.zalesskii)
0,452	0,985	0,000										KO-3 (S.zalesskii)
0,653	1,344	0,460	0,000									PO3-2 (S.ucrainica)
0,551	1,117	0,189	0,347	0,000								POB-1 (S.ucrainica)
0,694	1,155	0,400	0,583	0,456	0,000							KO-2 (S.ucrainica)
0,681	2,243	0,362	0,628	0,204	0,592	0,000						OO-1 (S.dasyphylla)
0,598	1,911	0,395	0,555	0,170	0,446	0,086	0,000					PO3-1 (S.dasyphylla)
1,232	1,194	0,408	1,394	0,486	0,747	0,631	0,588	0,000				KO-1 (S.dasyphylla)
0,524	1,042	0,363	0,426	0,306	0,416	0,646	0,589	0,811	0,000			KK-1 (S.pontica)
0,605	1,165	0,430	0,086	0,236	0,380	0,560	0,457	1,100	0,287	0,000		PO3-5 (неопределено)
0,683	1,251	0,240	0,673	0,349	0,323	0,358	0,275	0,203	0,669	0,581	0,000	BO-1 (неопределено)

Примечание. Цветом выделены генетические расстояния между популяциями предполагаемых видов

Примечание. Цветом выделены генетические расстояния между популяциями одного вида.



Ординация популяций на основании полученной матрицы генетических расстояний, проведенная методом неметрического многомерного шкалирования (рис. 26), показала, что популяции, произрастающие в Ростовской области, сгруппировались в левом верхнем квадранте диаграммы. На диаграмме также видно, что популяции, отнесенные на основании морфологических признаков к одному виду, не формируют изолированных от популяций других видов облаков.

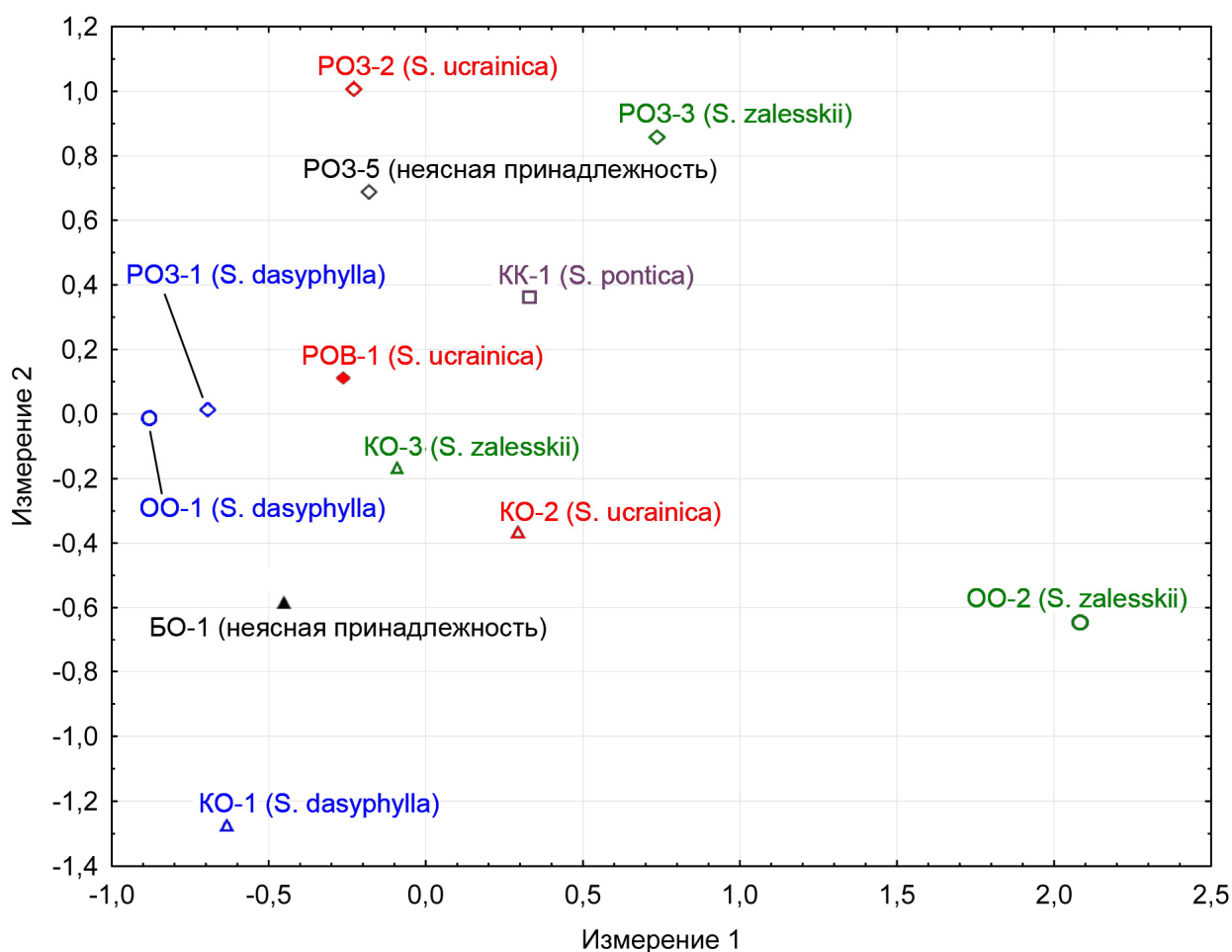


Рисунок 26. Расположение изученных популяций в зависимости от генетического расстояния Неи между ними; ординация выполнена методом неметрического многомерного шкалирования. Цвет подписей точек соответствует принадлежности популяции тому или иному виду на основании морфологических признаков.

Вычисление сходства образцов между собой с последующей ординацией методом главных компонент показало, что образцы образуют в пространстве первых трех главных компонент сложную фигуру. Так, в

пространстве первой и второй главных компонент (рис. 27а) образцы формируют более или менее единое облако, «края» которого образуют *S. zalesskii*, *S. ucrainica* и *S. dasyphylla*. В пространстве же первой и третьей главных компонент (рис. 27б) в отдельные облака выделяются образцы *S. zalesskii* из Оренбургской области (популяция ОО-2) и с запада Ростовской области (популяция РОЗ-3). На первые три главные компоненты приходится 53,47%, 19,93%, и 15,14% разброса соответственно.

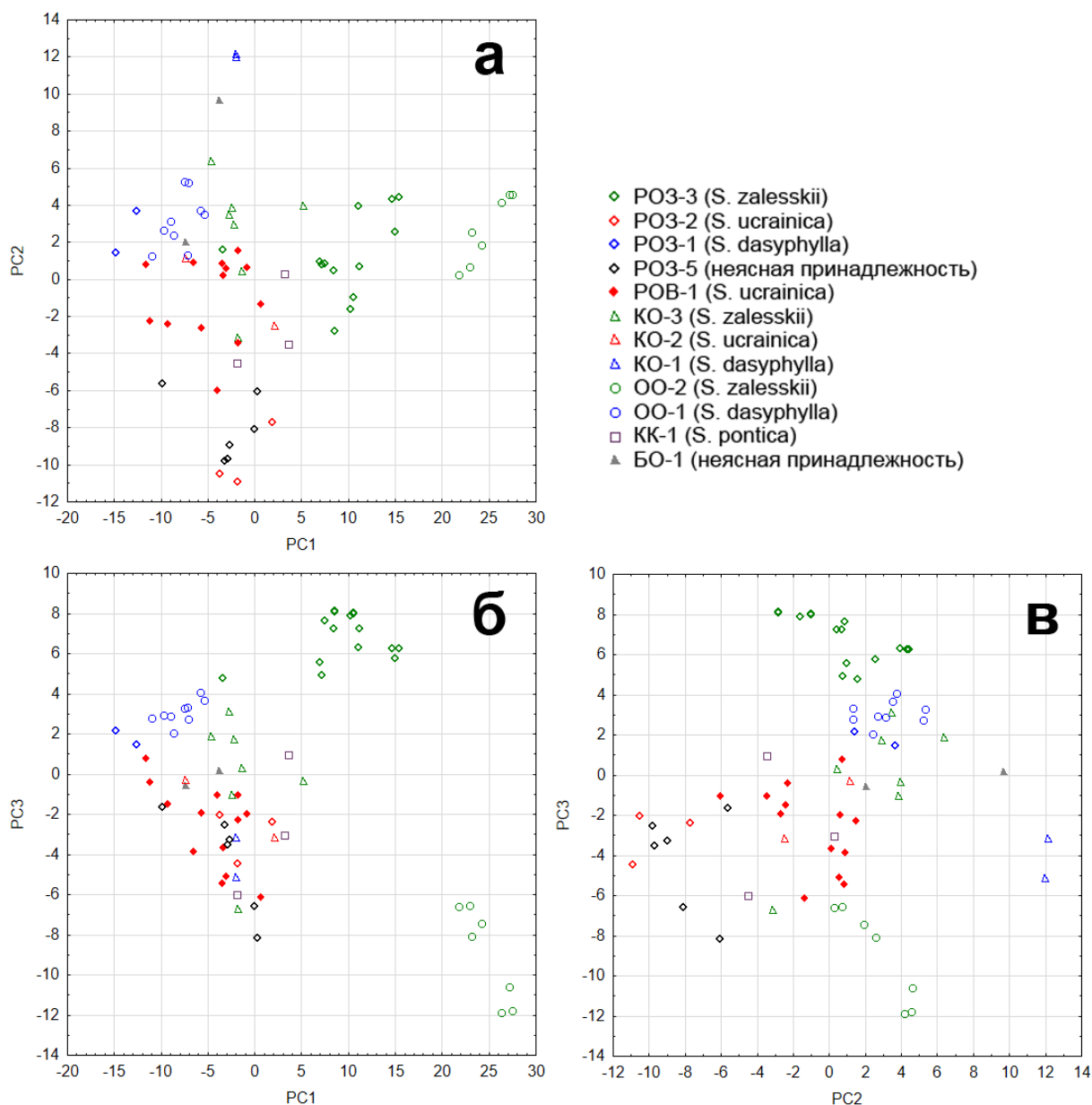


Рисунок 27. Распределение образцов изученных популяций в пространстве первых трех главных компонент в зависимости от их генотипа по 6 микросателлитным локусам на основании обработки в программе GenAlEx.

Цвет точек соответствует принадлежности к тому или иному виду на основании морфологических признаков: синий – *S. dasyphylla*, фиолетовый – *S. pontica*, красный – *S. ucrainica*, зеленый – *S. zalesskii*, черный – не определено.

Форма значков отражает регион сбора: ромб – запад Ростовской обл., ромб закрашенный – восток Ростовской обл., треугольник – Курская обл., треугольник закрашенный – Белгородская обл., круг – Оренбургская обл., квадрат – Краснодарский край.

**Обработка данных SSR в программе STRUCTURE.** Байесовский анализ разбиения выборки на группы, проведённый в программе STRUCTURE, показал, что с наибольшей вероятностью изучаемая выборка разбивается на 6 групп. Метод определения истинного числа групп в выборке, предложенный

G. Evanno et al. (2005), подтвердил, что в исследуемой выборке выделяются 6 групп (рис. 28). Картина такого разбиения выборки представлена на рисунке 29. Наиболее обособленными (все образцы без исключения с вероятностью более 95% принадлежали одной группе) оказались популяции *S. zaleskii* из Оренбургской области (ОО-2, на рисунке 29 показана оранжевым), *S. dasyphylla* из Курской области (КО-1, на рисунке 29 показана светло-серым) и группа, состоящая из популяций *S. dasyphylla* из Оренбургской и с запада Ростовской областей (ОО-1 и РОЗ-1 соответственно, на рисунке 29 показана темно-серым).

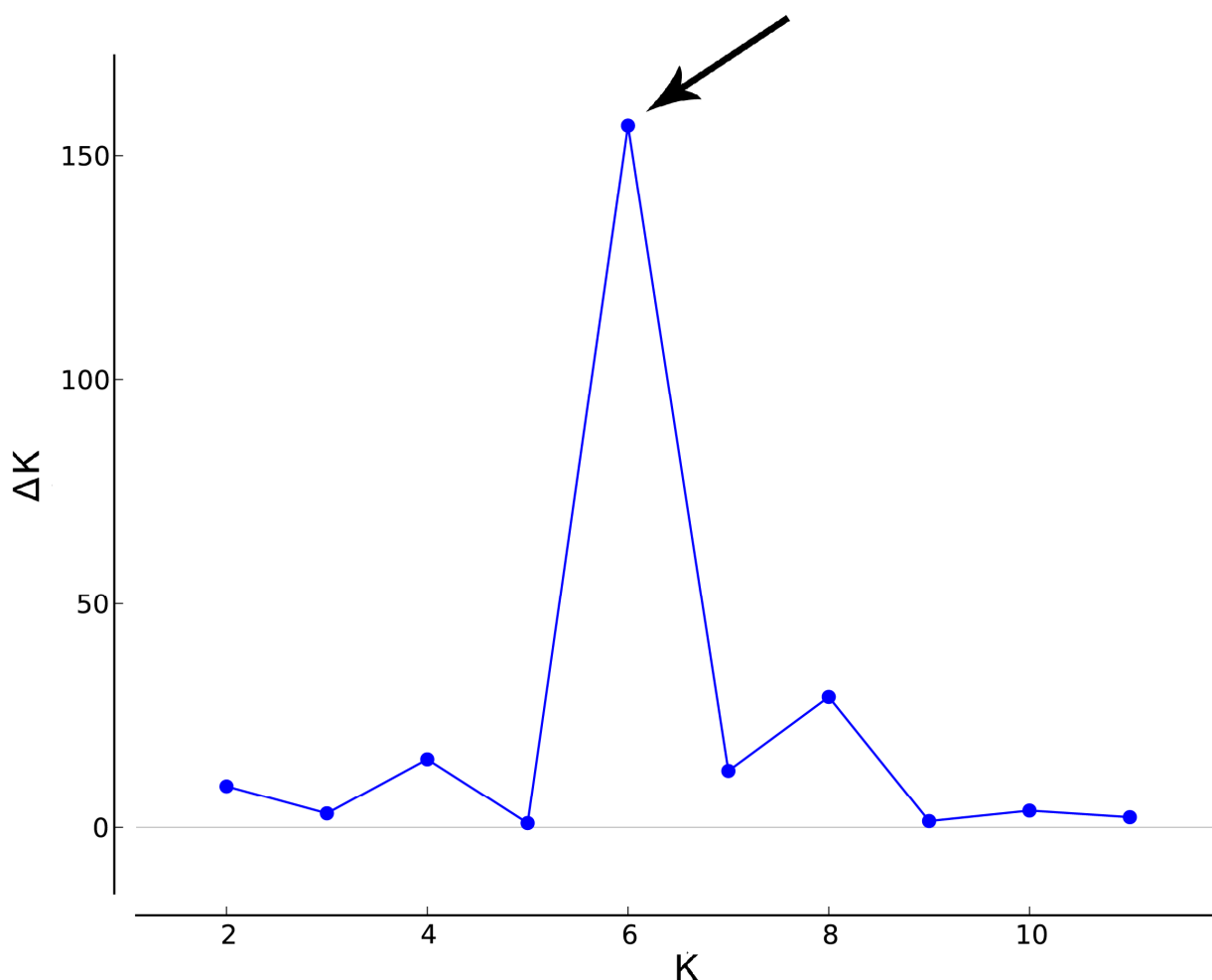


Рисунок 28. График зависимости ад-хок статистики  $\Delta K$  (основанной на скорости изменения логарифма вероятности разбиения выборки на  $K$  групп) от  $K$  (предполагаемого числа групп). Максимальное значение  $\Delta K$  при  $K = 6$  (отмечено стрелкой) показывает, что именно это значение  $K$  является истинным.

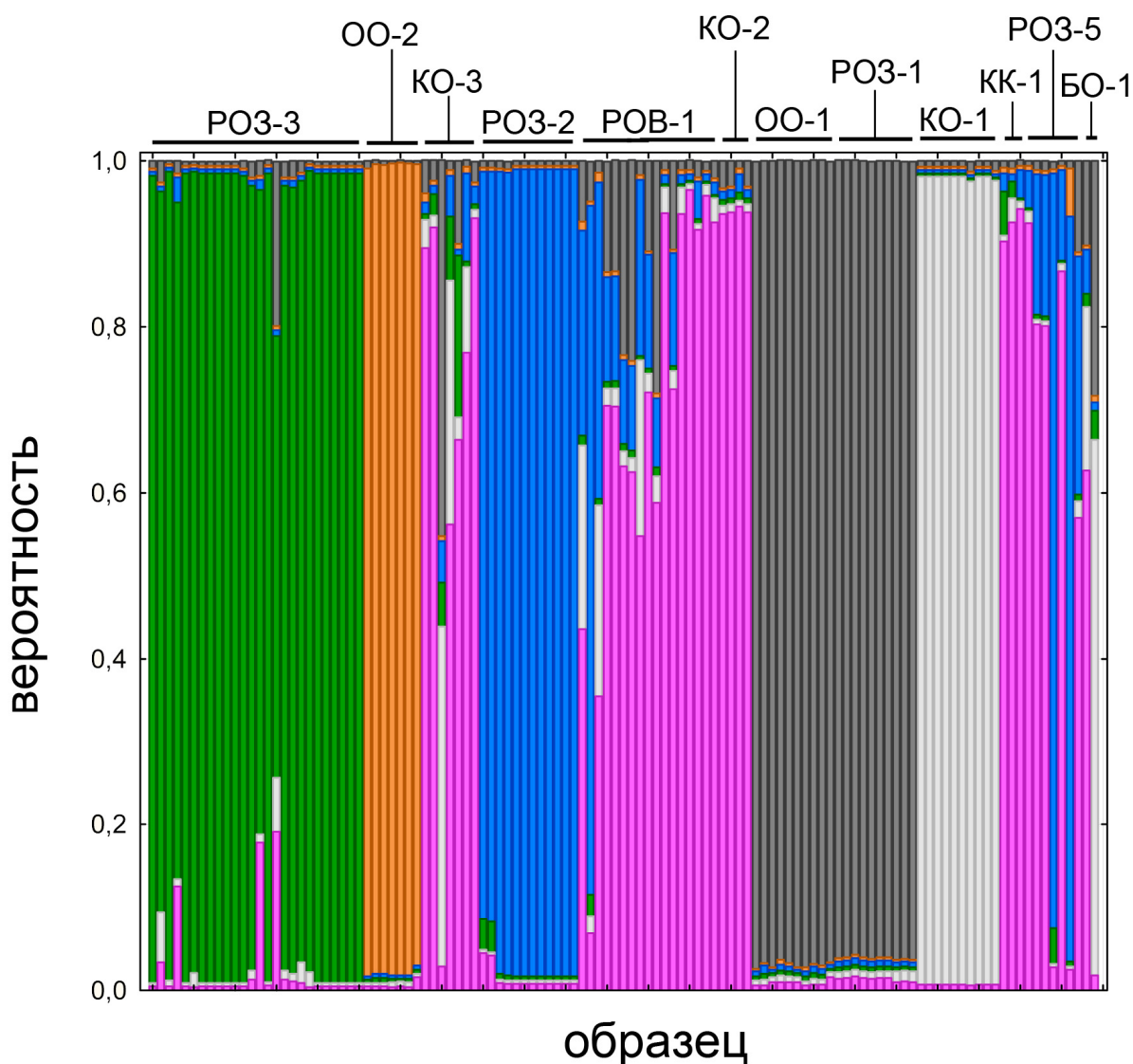


Рисунок 29. Результаты обработки SSR-данных в программе STRUCTURE: вероятности отнесения каждого образца к одной из шести предполагаемых групп по результатам байесовского анализа.

Популяция *S. zalesskii* с запада Ростовской области (PO3-3) тоже оказалась более или менее обособленной – хотя все взятые из нее образцы и принадлежали к «зеленой» группе, для 4-х образцов вероятность отнесения к ней была меньше 95%.

Все образцы, отнесенные по морфологическим признакам к *S. ucrainica*, попали либо в «синюю», либо в «сиреневую» группы, при этом все образцы популяции PO3-2 (*S. ucrainica* с запада Ростовской области) попали в «синюю» группу, а все образцы популяции KO-2 (*S. ucrainica* из Курской области) – в «сиреневую». Одна часть образцов популяции POB-1 (*S.*

*ucrainica* с востока Ростовской области) была отнесена к «синей» группе, а другая – к «сиреневой».

Шесть из семи образцов популяции КО-3 (*S. zalesskii* из Курской области согласно морфологическому анализу) попали в «сиреневую группу», седьмой же занял промежуточное положение между «светло-» и «темно-серой» группами.

Не выделились в отдельную группу образцы *S. pontica* (популяция КК-1), эти растения попали в «сиреневую» группу.

Пять из семи представителей популяции неясной видовой принадлежности с запада Ростовской области (популяция РОЗ-5) попали в «сиреневую» группу, оставшиеся два – в «синюю». Один образец популяции БО-1 был отнесен к «сиреневой» группе, второй – к «светло-серой» (см. табл. 16).

Обращает на себя внимание резкое отличие популяции *S. zalesskii* с Южного Урала (ОО-2) не только от других популяций этого вида (КО-3 и РОЗ-3), но и от всех исследованных популяций прочих видов – генетическое расстояние  $F_{st}$  между обсуждаемой популяцией и любой другой не опускается ниже 0,98 (табл. 14, рис. 26). При этом популяция *S. dasyphylla* из того же региона (Оренбургская область, ОО-1), даже несмотря на несколько большую в целом изолированность популяций *S. dasyphylla* друг от друга ( $F_{st} = 0,396$  против 0,309 у *S. zalesskii*), согласно вычисленному генетическому расстоянию, оказалась крайне близка к популяции *S. dasyphylla* из Ростовской (РОЗ-1) области (генетическое расстояние составило 0,086; табл. 14, рис. 26). Этот феномен можно было бы объяснить меньшей генетической дивергенцией у части популяций *S. dasyphylla* и большей в пределах *S. zalesskii*. Этот результат может служить подтверждением предположения П.А. Смирнова (1928) и Н.Н. Цвелева (2012) о более глубокой дивергенции популяций внутри *S. zalesskii*. Однако следует отметить, что в пространстве генетических расстояний (рис. 26) популяция *S. dasyphylla* из Курской области (КО-1) располагается особняком не только от двух других

популяций этого же вида (РОЗ-1 и ОО-1), но и от всех остальных изученных популяций, и это не согласуется с предположением о слабой генетической дивергенции в пределах *S. dasyphylla*.

Среди изученных видов наименьшая изоляция популяций друг от друга была выявлена у *S. ucrainica* ( $F_{st} = 0,276$ ), но и для этого вида генетические расстояния между популяциями сравнимы с генетическими расстояниями между популяциями для других видов (за исключением популяции *S. zalesskii* с Южного Урала – ОО2). Полученные нами данные о генетической обособленности отдельных популяций укладываются в границы, выявленные для других видов *Stipa* по AFLP-маркерам (Wagner et al., 2012), причем популяции изученных видов по сравнению с некоторыми другими видами ковылей являются менее обособленными – так, для *S. arabica* Trin. et Rupr., *S. capensis* Thunb. и *S. lagascae* Roem. et Schult. значение  $F_{st}$  составило соответственно 0,57, 0,36 и 0,60 (Wagner et al., 2012), что, возможно, говорит о высоком уровне инбридинга. С другой стороны, по нашим данным, у 10 из 11 популяций наблюдаемая гетерозиготность превышает ожидаемую (табл. 12), что не только противоречит предположению о высоком уровне инбридинга, но даже может служить косвенным подтверждением возможной межвидовой гибридизации (возможность образования в роде *Stipa* даже межсекционных гибридов отмечалась и ранее (Nobis, 2011)).

Что касается популяций неясной видовой принадлежности, то популяция РОЗ-5 оказалась «между» западной и восточной популяциями *S. ucrainica* из Ростовской области (РОЗ-2 и РОВ-1; рис. 26) и популяцией *S. pontica* из урочища Утриш (КК-1; рис. 26), но ближе к популяции *S. ucrainica* с запада Ростовской области. Картина же распределения отдельных образцов, предварительно отнесенных к одному из видов на основании морфологических признаков, показала, что представители популяции РОЗ-5 тяготели в основном к облаку *S. ucrainica* (рис. 27). Согласно результатам апостериорного переопределения каждого образца в отдельности в программе GenAlEx (Приложение 5), 6 из 7 растений были

отнесены к *S. ucrainica*. Оставшееся растение было все же отнесено к *S. pontica*, хотя и с незначительным перевесом (обратный логарифм подобия 4,895 для *S. ucrainica* против 4,738 для *S. pontica*). Нельзя отбрасывать и тот факт, что в анализе были использованы только три референсных образца *S. pontica*, из-за чего картина генетического разнообразия по SSR-маркерам этой популяции не могла быть выявлена полностью, что вносило помехи в анализ. С последним, вероятно, связан и тот факт, что референсные образцы *S. pontica* не были выделены программой STRUCTURE в качестве отдельной группы (рис. 29).

Популяция БО-1, представленная двумя растениями из гербария Центрально-Черноземного заповедника, расположена практически на равном генетическом расстоянии от популяций *S. dasyphylla*, *S. ucrainica* и *S. zalesskii* из Курской области и популяции *S. dasyphylla* из Ростовской области. Согласно анализу главных компонент, образцы этой популяции оказываются ближе либо к *S. dasyphylla* (рис. 27а), либо к *S. ucrainica* (рис. 27б). По результатам апостериорного переопределения (Приложение 5) одно из растений отнесено к *S. dasyphylla*, а другое – к *S. ucrainica*, что, в отличие от предыдущего случая, можно считать достоверным результатом, т.к. в анализ включены 30 референсных образцов *S. dasyphylla* и 33 референсных образца *S. ucrainica*. Вероятной причиной расхождения результатов апостериорного анализа и диаграммы, полученной методом главных компонент (рис. 27), мы считаем то, что в апостериорном анализе решение принимается только на основании наименьшего значения обратного логарифма правдоподобия (то есть, наибольшего правдоподобия; Приложение 5), в то время как при анализе главных компонент остальные значения правдоподобия отнесения к остальным группам тоже вносят свой вклад, который в данной ситуации фактически является помехами. В пользу последнего утверждения говорит и согласие результатов байесовского анализа именно с результатами апостериорного переопределения.



### 3.4. Анализ межмикросателлитных участков ДНК (ISSR-анализ)

В общей сложности были получены 72 различных ISSR-фрагмента, из которых полиморфизм на уровне выше 5% проявили 56 (77,8%; табл. 15). Проверка воспроизводимости фрагментов на 10 случайным образом выбранных образцах показала, что несовпадения имеются только у 3 из 72 маркеров (4,1%; два амплифицированы с праймера М4, один – с праймера НВ12), доля же несовпадающих полос составила 2,6% (19 из 722 полос).

**Таблица 15.** Число полиморфных и уникальных ISSR-фрагментов у изученных видов

	<i>Stipa dasyphylla</i>	<i>Stipa ucrainica</i>	<i>Stipa zalesskii</i>
Число полиморфных фрагментов (на уровне 5%)	15	36	50
Число диагностических маркеров	1	1	0

**Примечание.** Из-за малого числа образцов *Stipa pontica* при составлении таблицы этот вид не учитывался.

Анализ главных координат, проведенный по общей матрице присутствия/отсутствия ISSR-маркеров у изученных популяций без отнесения к видам, показал, что выборка распадается на 3 более или менее обособленные группы (рис. 30), одну из которых образуют образцы *S. zalesskii* из Оренбургской области (популяция ОО-2), другую – образцы *S. zalesskii* с запада Ростовской области (популяция РОЗ-3) и третью – остальные образцы. Первые три главные координаты описывают соответственно 24,30%, 18,68% и 11,82% разброса данных.

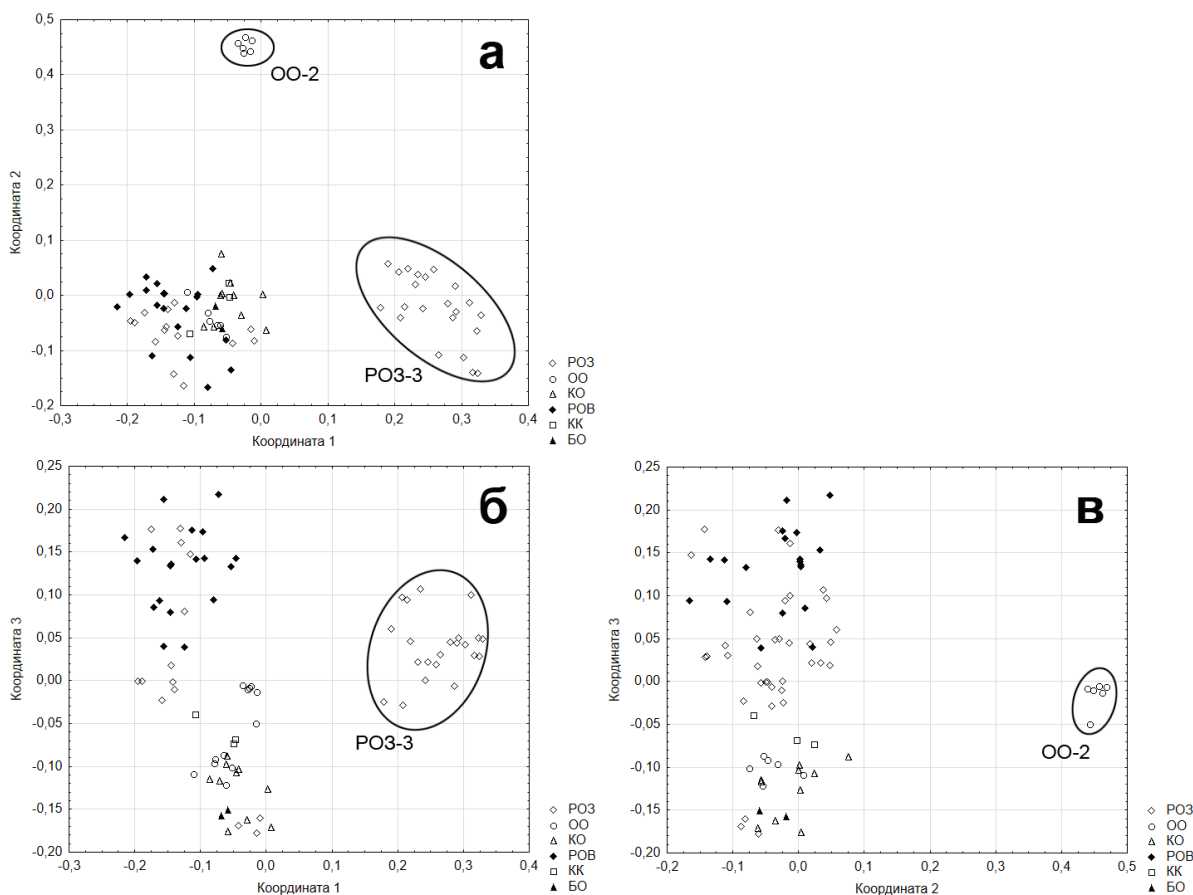


Рисунок 30. Результаты анализа главных координат, проведенного по присутствию/отсутствию каждого из 72 ISSR-маркеров у изучаемых популяций ковылей. Эллипсами обозначены популяции, выделяющиеся из общего облака точек.

Форма значков отражает регион сбора: ромб – запад Ростовской обл., ромб закрашенный – восток Ростовской обл., треугольник – Курская обл., треугольник закрашенный – Белгородская обл., круг – Оренбургская обл., квадрат – Краснодарский край.

### Сопоставление результатов ISSR-анализа и данных морфологии.

Картина распределения этих же образцов в пространстве первых трех главных координат по присутствию/отсутствию ISSR-фрагментов (рис. 30) при отнесении образцов к тому или иному виду по морфологическим признакам (табл. 3) представлена на рисунке 31. Дифференциальная окраска точек в зависимости от видовой принадлежности дополнительно показывает обособленность *S. ucrainica* из Ростовской области (популяции PO3-2 и POB-1; рис. 31б). Кроме того, становится очевидна близость образцов из популяции неясной видовой принадлежности из Ростовской области (PO3-5)

к представителям *S. ucrainica* из Ростовской области (рис. 31б) по результатам ISSR-анализа.

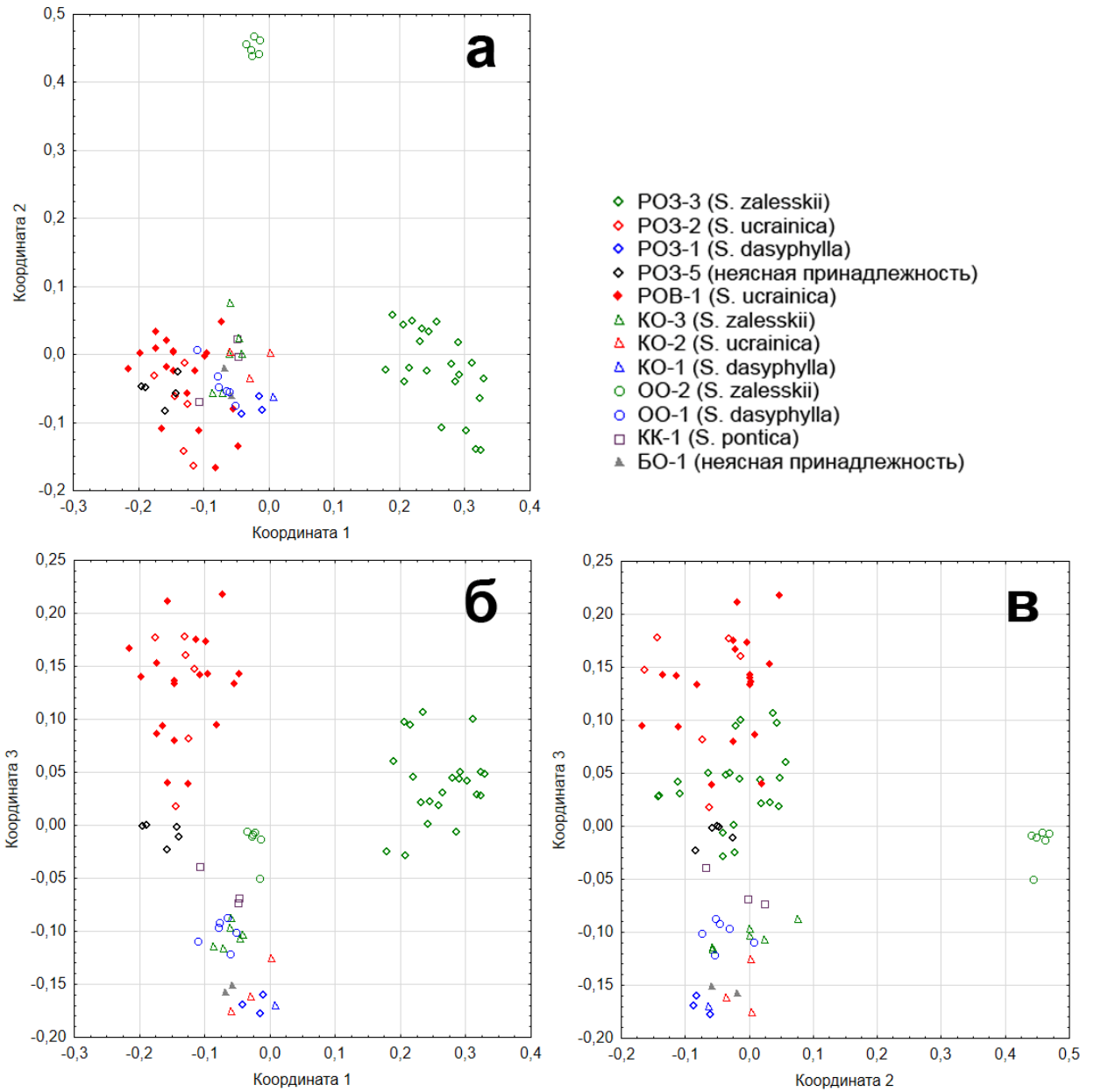


Рисунок 31. Соответствие распределения образцов в пространстве первых трех главных координат по спектрам IRRS-фрагментов и отнесения этих образцов к изучаемым видам по морфологическим признакам.

Цвет точек соответствует принадлежности к тому или иному виду на основании морфологических признаков: синий – *S. dasyphylla*, фиолетовый – *S. pontica*, красный – *S. ucrainica*, зеленый – *S. zalesskii*, черный – не определено.

Форма значков отражает регион сбора: ромб – запад Ростовской обл., ромб закрашенный – восток Ростовской обл., треугольник – Курская обл., треугольник закрашенный – Белгородская обл., круг – Оренбургская обл., квадрат – Краснодарский край.

**Обработка данных ISSR в программе STRUCTURE.** Байесовский анализ разбиения выборки на группы, проведенный в программе STRUCTURE, показал, что с наибольшей вероятностью изучаемая выборка разбивается на 4 и 6 групп. Метод определения истинного числа групп в выборке, предложенный G. Evanno et al. (2005), однозначно показал, что в исследуемой выборке выделяются 4 группы (рис. 32).

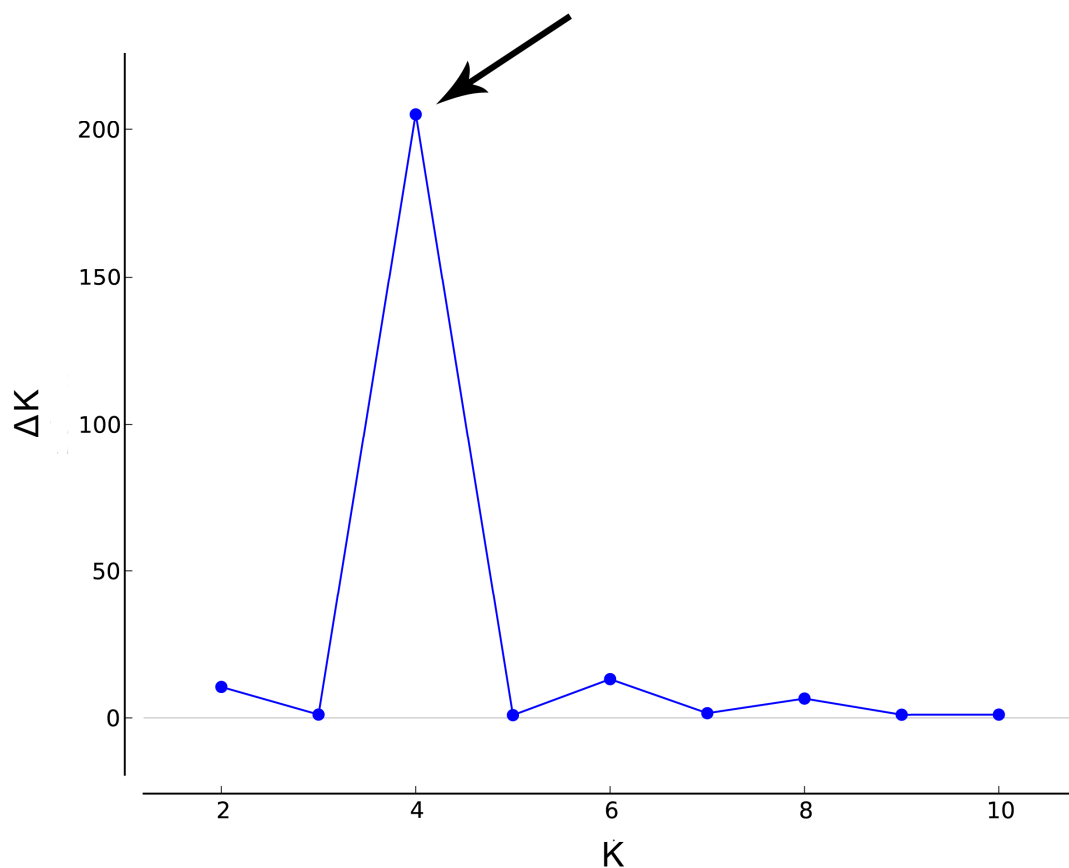


Рисунок 32. График зависимости ад-хок статистики  $\Delta K$  (основанной на скорости изменения логарифма вероятности разбиения выборки на  $K$  групп) от  $K$  (предполагаемого числа групп). Максимальное значение  $\Delta K$  при  $K = 4$  (отмечено стрелкой) показывает, что именно это значение  $K$  является истинным.

Картина такого разбиения выборки представлена на рисунке 33. С высокой вероятностью (более 95%) одну группу (обозначенную зеленым) формируют образцы *S zaleskii* из Оренбургской области (ОО-2), вторую (обозначенную синим) – образцы *S zaleskii* с запада Ростовской области (РОЗ-3). Третью группу (обозначенную красным) сформировали представители *S. ucrainica* из Ростовской области, как с запада, так и с

востока (популяции РОЗ-2 и РОВ-1), а также образцы из популяции неясной видовой принадлежности с запада Ростовской области (РОЗ-5). Четвертая же группа (обозначенная фиолетовым) образована образцами остальных популяций (см. табл. 16).

Только один из образцов – один из 3-х представителей *S. pontica* (популяция КК-1) – продемонстрировал практически равную вероятность отнесения к нескольким группам (52,5% к «красной» против 46,9% к «фиолетовой»).

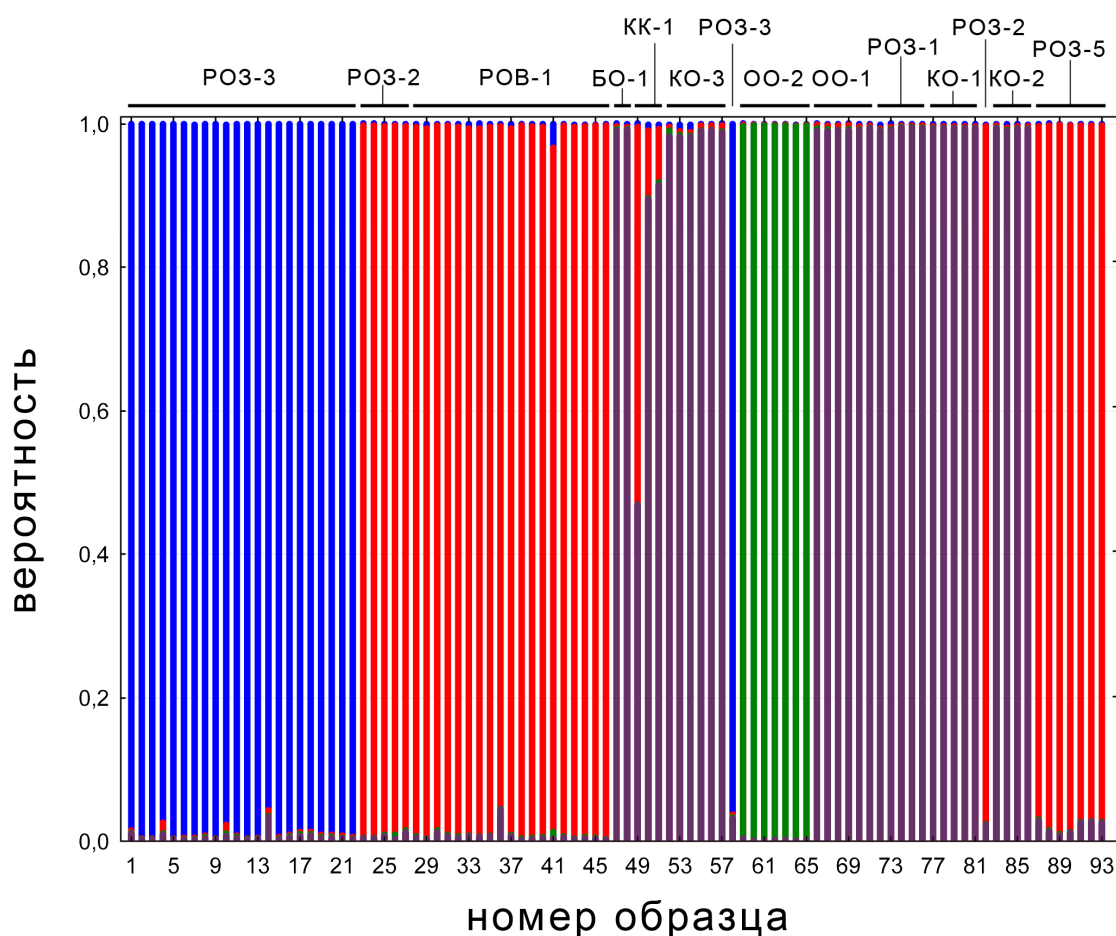


Рисунок 33. Результаты обработки ISSR-данных в программе STRUCTURE: вероятности отнесения каждого образца к одной из четырех предполагаемых групп по результатам байесовского анализа.

Соответствие выделенных программой STRUCTURE групп распределению образцов в пространстве первых трех главных координат представлено на рисунке 34. Данный вариант дифференциальной окраски распреде-

ления, изображенного на рисунке 30, позволяет нагляднее представить, какой из групп, выделенных программой STRUCTURE, соответствует та или иная точка картины распределения образцов по присутствию / отсутствию ISSR-фрагментов.

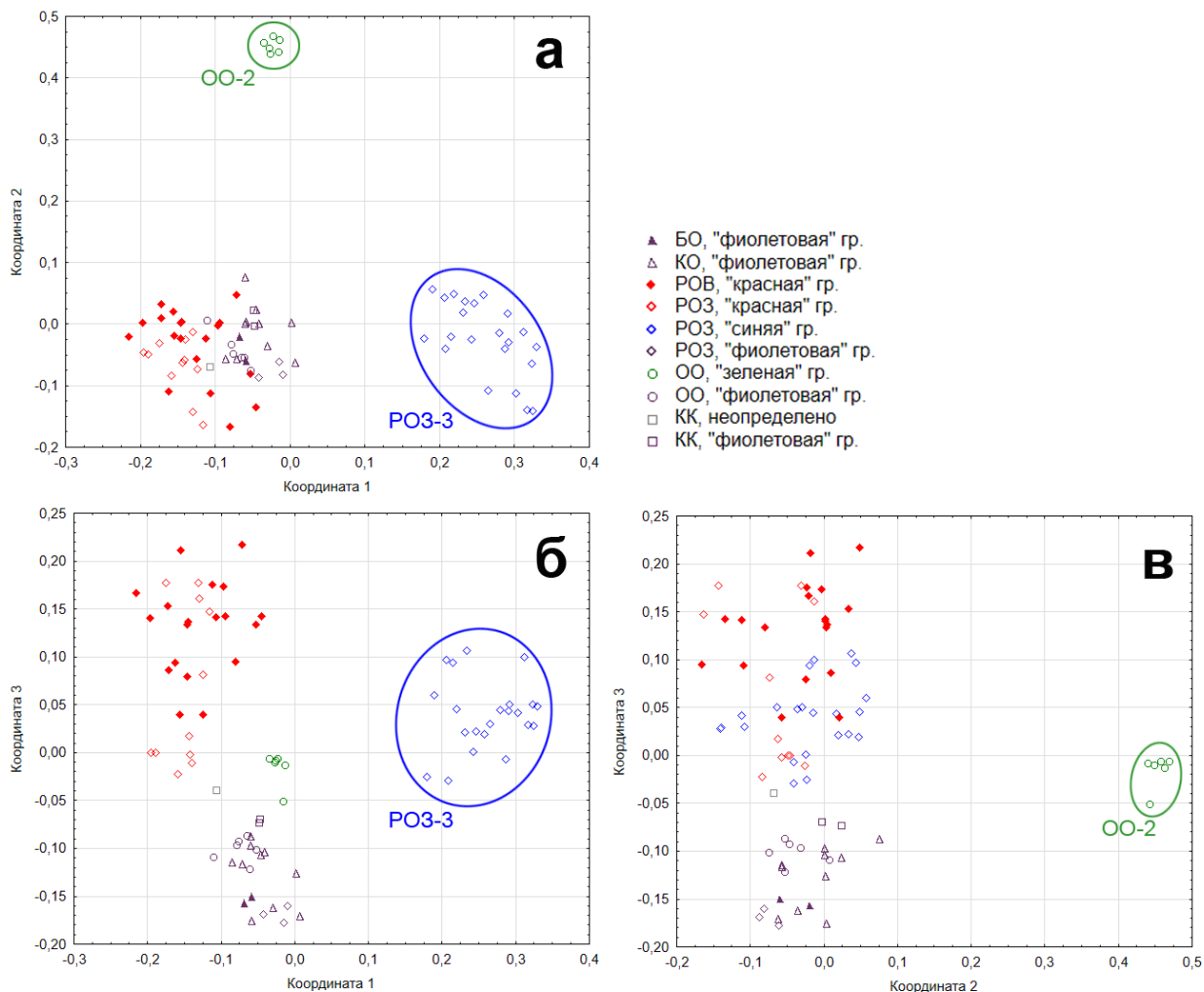


Рисунок 34. Результаты анализа главных координат, проведенного по присутствию/отсутствию каждого из 72 ISSR-маркеров у изучаемых популяций ковылей. Цвет точек соответствует наибольшей вероятности отнесения образцов к одной из четырех групп по результатам байесовского анализа в программе STRUCTURE.

Форма значков отражает регион сбора: ромб – запад Ростовской обл., ромб закрашенный – восток Ростовской обл., треугольник – Курская обл., треугольник закрашенный – Белгородская обл., круг – Оренбургская обл., квадрат – Краснодарский край.

**Сопоставление выделенных программой STRUCTURE групп по результатам межмикросателлитного анализа и результатов морфологического анализа.** Сопоставление рисунков 31 и 34 показывает, что математический аппарат программы STRUCTURE подтверждает обособленность популяций *S. zalesskii* из Оренбургской (OO-2), и с запада

Ростовской (РОЗ-3) областей – каждая из этих двух популяций расценена программой STRUCTURE как единая группа, обособленная от других.

Близость между собой подтверждена для двух популяций *S. ucrainica* из Ростовской области (РОЗ-2 и РОВ-1). Кроме того, к группе двух последних популяций также относятся все образцы популяции неясной видовой принадлежности с запада Ростовской области (РОЗ-5). Эти три популяции (РОЗ-2, РОВ-1 и РОЗ-5) вместе формируют группу, обособленную от других.

Оставшиеся же 7 популяций (РОЗ-1, ОО-1, КО-1, КО-2, КО-3, КК-1 и БО-1), в свою очередь, образуют единую группу. Таким образом, она состоит из всех трех взятых в анализ популяций *S. dasyphylla* (РОЗ-1, КО-1 и ОО-1), популяций *S. zalesskii* и *S. ucrainica* из Курской области (КО-2 и КО-3), популяции *S. pontica* (КК-1) и популяции неясной видовой принадлежности из Белгородской области (БО-1)

**Сопоставление выделенных программой STRUCTURE по результатам межмикросателлитного анализа групп с результатами микросателлитного анализа.** Сопоставление картины распределения образцов в пространстве первых трех главных компонент по результатам микросателлитного анализа (рис. 27) с группами, выделенными программой STRUCTURE, показало согласие микросателлитного и межмикросателлитного анализов относительно обособленности популяций *S. zalesskii* из Оренбургской области (ОО-2) и с запада Ростовской области (РОЗ-3; рис. 35). Образцы, отнесенные программой STRUCTURE к «красной» (популяции РОЗ-2, РОВ-1 и РОЗ-5) и «фиолетовой» (популяции РОЗ-1, ОО-1, КО-1, КО-2, КО-3, КК-1 и БО-1) группам, согласно результатам микросателлитного анализа, образуют облака, неполностью перекрывающиеся в пространстве главных компонент.

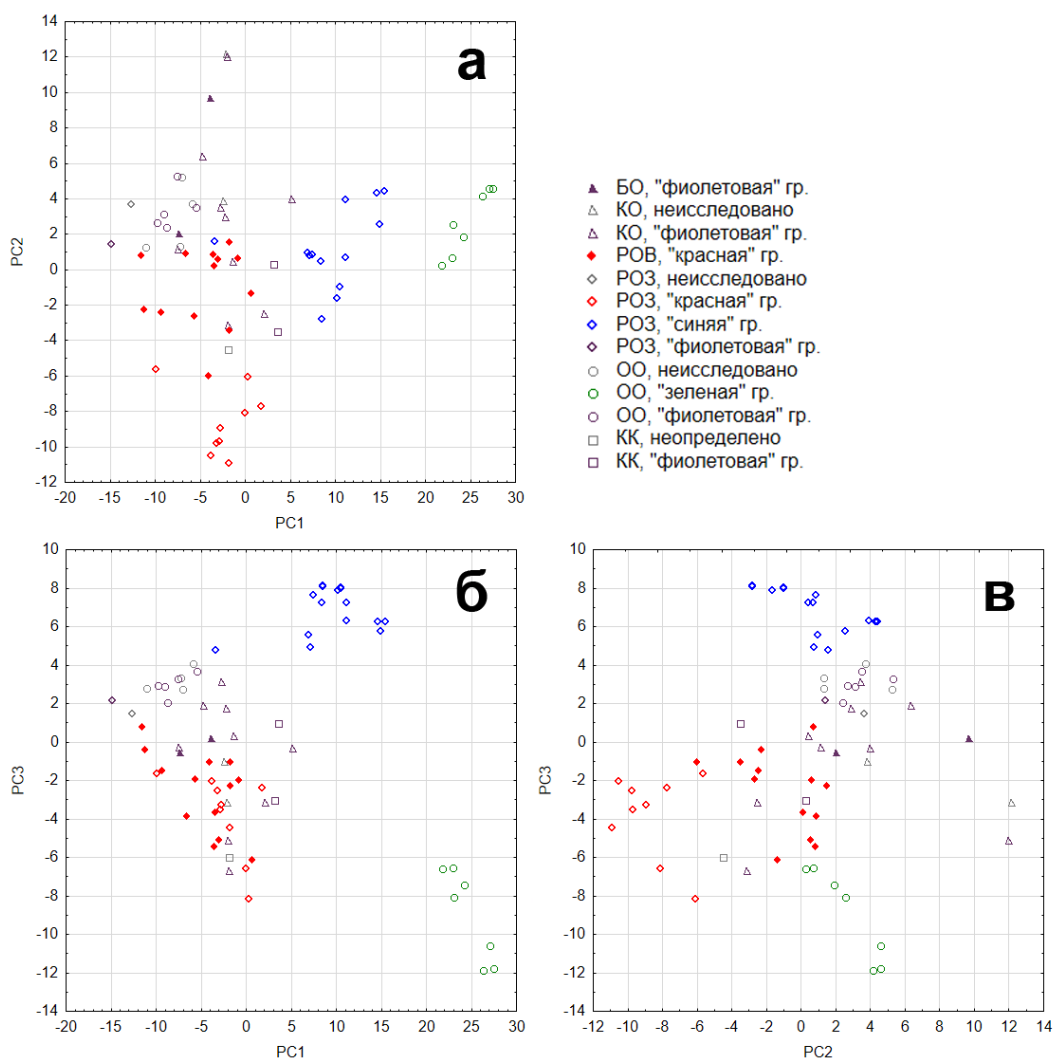


Рисунок 35. Распределение образцов изученных популяций в пространстве первых трех главных компонент в зависимости от их генотипа по 6 микросателлитным локусам на основании обработки в программе GenA1EX.

Цвет точек соответствует наибольшей вероятности отнесения образцов к одной из четырех групп по результатам байесовского анализа в программе STRUCTURE.

Форма значков отражает регион сбора: ромб – запад Ростовской обл., ромб закрашенный – восток Ростовской обл., треугольник – Курская обл., треугольник закрашенный – Белгородская обл., круг – Оренбургская обл., квадрат – Краснодарский край.

### 3.5. Сопоставление результатов морфологического, микросателлитного и межмикросателлитного анализов

На основании полученных результатов по всем проведенным анализам (морфологическому, SSR и ISSR) мы составили таблицу соответствия исследованных популяций тем или иным группам, выявленным в каждом из анализов (табл. 16).



**Таблица 16.** Распределение образцов из разных популяций по видам и группам по результатам морфологического, микросателлитного и межмикросателлитного анализов.

Образец (рабочий номер)	Популяция	Вид, согласно морфологическому анализу	Популяция, согласно SSR-анализу (апостериорное переопределение)	Группа, согласно обработке в программе STRUCTURE (SSR)	Группа, согласно обработке в программе STRUCTURE (ISSR)
1_10	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
1_11	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
1_12	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
1_131	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
1_135	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
1_6	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
1_8	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
1_9	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
11_1	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
11_2	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
11_3	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
11_4	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
11_5	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
11_6	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
11_7	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
11_8	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
11_9	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
14_1	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
14_2	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
14_3	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
14_4	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
14_5	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
14_6	PO3-3	S. zaleskii	PO3-3	"зеленая"	"синяя"
29_1	OO-2	S. zaleskii	OO-2	"оранжевая"	"зеленая"
29_2	OO-2	S. zaleskii	OO-2	"оранжевая"	"зеленая"
29_3	OO-2	S. zaleskii	OO-2	"оранжевая"	"зеленая"
29_4	OO-2	S. zaleskii	OO-2	"оранжевая"	"зеленая"
29_5	OO-2	S. zaleskii	OO-2	"оранжевая"	"зеленая"
29_6	OO-2	S. zaleskii	OO-2	"оранжевая"	"зеленая"
29_8	OO-2	S. zaleskii	OO-2	"оранжевая"	"зеленая"
45_2	KO-3	S. zaleskii	KO-3	"сиреневая"	"фиолетовая"
45_3	KO-3	S. zaleskii	OO-1	не определено	"фиолетовая"
45_4	KO-3	S. zaleskii	KO-1	"сиреневая"	"фиолетовая"

45_5	KO-3	S. zalesskii	PO3-3	"сиреневая"	"фиолетовая"
45_6	KO-3	S. zalesskii	POB-1	"сиреневая"	"фиолетовая"
45_7	KO-3	S. zalesskii	KO-2	"сиреневая"	"фиолетовая"
10_16	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
10_17	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
10_18	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
10_19	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
10_3	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
10_4	POB-1	S. ucrainica	PO3-2	"синяя"	"красная"
10_9	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"синяя"	"красная"
17_2	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
17_3	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
17_4	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
17_5	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
17_6	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
18_2	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
18_3	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
18_4	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
18_5	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
18_6	POB-1	S. ucrainica	POB-1	"сиреневая"	"красная"
2_11	PO3-2	S. ucrainica	PO3-2	"синяя"	"красная"
2_12	PO3-2	S. ucrainica	PO3-2	"синяя"	"красная"
2_4	PO3-2	S. ucrainica	PO3-2	"синяя"	"красная"
2_5	PO3-2	S. ucrainica	PO3-2	"синяя"	"красная"
38_1	PO3-2	S. ucrainica	PO3-2	"синяя"	"красная"
38_5	PO3-2	S. ucrainica	PO3-2	"синяя"	"красная"
38_8	PO3-2	S. ucrainica	PO3-2	"синяя"	"красная"
44_1	KO-2	S. ucrainica	KO-2	"сиреневая"	"фиолетовая"
44_2	KO-2	S. ucrainica	KO-2	"сиреневая"	"фиолетовая"
44_3	KO-2	S. ucrainica	KO-2	"сиреневая"	"фиолетовая"
44_4	KO-2	S. ucrainica	KO-2	"сиреневая"	"фиолетовая"
K_1	KK-1	S.pontica	KK-1	"сиреневая"	"фиолетовая"
K_2	KK-1	S.pontica	KK-1	"сиреневая"	"фиолетовая"
K_3	KK-1	S.pontica	POB-1	"сиреневая"	не определено
35_1	OO-1	S. dasyphylla	OO-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
35_2	OO-1	S. dasyphylla	OO-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
35_3	OO-1	S. dasyphylla	OO-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
35_4	OO-1	S. dasyphylla	OO-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
35_5	OO-1	S. dasyphylla	OO-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
35_6	OO-1	S. dasyphylla	OO-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
42d_1	PO3-1	S. dasyphylla	PO3-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
42d_2	PO3-1	S. dasyphylla	PO3-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
42d_3	PO3-1	S. dasyphylla	PO3-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
42d_4	PO3-1	S. dasyphylla	PO3-1	"темно-серая"	"фиолетовая"

42d_5	PO3-1	<i>S. dasyphylla</i>	PO3-1	"темно-серая"	"фиолетовая"
43_1	KO-1	<i>S. dasyphylla</i>	KO-1	"светло-серая"	"фиолетовая"
43_2	KO-1	<i>S. dasyphylla</i>	KO-1	"светло-серая"	"фиолетовая"
43_3	KO-1	<i>S. dasyphylla</i>	KO-1	"светло-серая"	"фиолетовая"
43_4	KO-1	<i>S. dasyphylla</i>	KO-1	"светло-серая"	"фиолетовая"
43_5	KO-1	<i>S. dasyphylla</i>	KO-1	"светло-серая"	"фиолетовая"
U_1	BO-1	Не определено	KO-2	"сиреневая"	"фиолетовая"
U_2	BO-1	Не определено	KO-1	"светло-серая"	"фиолетовая"
42_10	PO3-5	Не определено	POB-1	"сиреневая"	"красная"
42_13	PO3-5	Не определено	POB-1	"сиреневая"	"красная"
42_14	PO3-5	Не определено	PO3-2	"синяя"	"красная"
42_15	PO3-5	Не определено	KK-1	"сиреневая"	"красная"
42_16	PO3-5	Не определено	PO3-2	"синяя"	"красная"
42_17	PO3-5	Не определено	POB-1	"сиреневая"	"красная"
42_9	PO3-5	Не определено	POB-1	"сиреневая"	"красная"

Межмикросателлитный (ISSR) анализ, с одной стороны, показал обособленность популяции OO-2 (предполагаемая популяция *S. zaleskii*) и позволил с более чем 95% вероятностью отнести все образцы из Ростовской области к той или иной из 4 выделенных групп. При этом ни разу не возникла ситуация, когда образцы из одной популяции были бы отнесены к разным группам (хотя, например, растения PO3-1 и PO3-5 произрастали в непосредственной близости друг от друга), что можно рассматривать как дополнительное подтверждение высокой изолированности отдельных популяций. С другой же стороны, объединение в одну группу таких отличающихся по морфологии и географии произрастания популяций как PO3-1, KO-1, OO-1, KO-2, KO-3, KK-1 и BO-1 вызывает вопросы. Если предположить, что данная группа объединяет популяции, близкие к *S. dasyphylla* (так как сюда попали все популяции, по морфологическим признакам соответствующие этому виду, вне зависимости от места сбора), то нужно признать несоответствие морфологических и молекулярно-генетических признаков. Если же группа была выделена по «остаточному принципу», то есть расценена программой STRUCTURE при ISSR-анализе как единая общность на основании сравнения с другими более обособленными группами (OO-2, PO3-3, PO3-2 + POB-1 + PO3-5), то можно было бы предположить,

что эта сборная группа является собой не относящуюся к какому-либо таксону совокупность организмов (Павлинов, 1992). Однако тот факт, что популяции РОЗ-1, КО-1 и ОО-1 этой совокупности по морфологическим признакам подпадают под описание *S. dasyphylla*, заставляет сомневаться и в этой интерпретации.

При обработке же программой STRUCTURE данных по набору аллелей микросателлитных локусов встречались ситуации как менее 95% отнесения образца к той или иной группе (популяции БО-1, КК-1, КО-3, РОВ-1, РОЗ-2, РОЗ-3, РОЗ-5; см. рис. 29), так и отнесения образцов одной популяции к разным группам (популяции БО-1, КО-3, РОВ-1, РОЗ-5, табл. 16).

Результаты апостериорного переопределения образцов на основании наборов аллелей микросателлитных локусов наилучшим образом согласуются с разбиением выборки программой STRUCTURE по этим же маркерам. Различия заключаются в различии при апостериорном переопределении популяций ОО-1 и РОЗ-1, объединенных в одну группу программой STRUCTURE, а также несогласием по отдельным образцам из популяций КО-3, РОВ-1, КК-1, БО-1 и РОЗ-5 (табл. 16).

Описанные несовпадения могут быть связаны с большей вариабельностью микросателлитов, по сравнению с межмикросателлитными участками: выборка распалась не на 4, а на 6 групп, в результате чего все представители *S. dasyphylla* (популяции КО-1, ОО-1, РОЗ-1) попали либо в «светло-серую», либо в «темно-серую» группы. Кроме *S. dasyphylla* к «светло-серой» группе был отнесен один из образцов популяции БО-1. *S. pontica* в отдельную группу не выделилась – все три образца популяции КК-1 были отнесены к «сиреневой» группе. Также к сиреневой группе были отнесены большинство образцов популяции КО-3 (*S. zalesskii* из Курской области) и некоторые представители *S. ucrainica* из Ростовской области. Таким образом, при подобном разбиении сборная группа сохраняется. Возможной причиной этого может быть небольшое число исследованных микросателлитных локусов.

### 3.6. Экологические особенности видов

Из-за несоответствия результатов двух использованных молекулярно-генетических методов между собой при анализе экологических особенностей изучаемых видов для определения растений мы использовали морфологические признаки.

Анализ встречаемости четырех видов ковылей на основании 131 геоботанического описания показал, что чаще других изучаемых видов на описанных площадках<sup>13</sup> встречался *S. ucrainica* (отмечен на 115 из 131 площадки; 87,8 %). *S. zaleskii* встречался реже (найден на 32 площадках; 24,4 %), *S. dasyphylla* был найден только на 18 (13,7 %) площадках. При этом на 27 площадках (20,6 %) отмечено совместное произрастание *S. ucrainica* и *S. zaleskii* и на 7 (5,3 %) площадках – совместное произрастание *S. ucrainica* и *S. dasyphylla*. Совместного произрастания на одной площадке *S. dasyphylla* и *S. zaleskii*, а также всех трех видов не отмечалось. Проективное покрытие более 10% наблюдалось на 38 площадках у *S. ucrainica*, на 13 площадках – у *S. zaleskii* и на 7 площадках – у *S. dasyphylla*. При этом содоминирование этих видов на одной площадке наблюдается исключительно редко – на 3 площадках вместе и обильно произрастали *S. ucrainica* и *S. dasyphylla* и на 2 – *S. ucrainica* и *S. zaleskii*.

Кластерный анализ совместного произрастания видов методом ближайшего связывания показал (Приложение 7), что совместно с *S. dasyphylla* чаще всего произрастают *Ajuga genevensis* L., *Erysimum repandum* L., *Fragaria viridis* (Duch.) Weston, *Stipa pennata* L., *Trifolium montanum* L. и *Vicia tenuifolia* Roth. На одних площадках с *S. ucrainica* мы чаще других видов фиксировали *Arenaria serpyllifolia* L., *Artemisia austriaca* Jaqc., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca valesiaca* Gaud., *Galatella villosa* (L.) Reichenb. fil., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Poa bulbosa* L., *Scorzonera mollis* Bieb. и *Stipa lessingiana*. Вместе с *S. zaleskii* же чаще произрастали *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub, *Eryngium campestre* L., *Erysimum canescens* Roth., *Euphorbia*

<sup>13</sup> Геоботанические описания, выполненные автором, приведены в Приложении 6.

*seguieriana* Neck., *Festuca pseudovina* Hackel ex Wiesb., *Stipa capillata* L. и *Thymus marschallianus* Willd.

Полученные результаты позволяют оценить степень ксерофильности изученных видов. Так, совместно с *S. ucrainica* чаще произрастают наиболее ксерофильные виды (например, *Galatella villosa*, *Festuca valesiaca* и *Stipa lessingiana*; Лавренко, 1980), а с *S. dasyphylla* – наименее ксерофильные (*Ajuga genevensis*, *Fragaria viridis* и *Trifolium montanum*; см.: Лавренко, 1980). Совместно с *S. zaleskii* произрастали как ксерофильные (*Festuca pseudovina*), так и более мезофильные виды (*Bromopsis riparia*). Обращает на себя внимание тот факт, что и близкие виды *Festuca valesiaca* и *F. pseudovina* также демонстрируют разделение по совместной встречаемости: *Festuca valesiaca* чаще произрастает с *S. ucrainica*, а *Festuca pseudovina* – с *S. zaleskii*.

В мае 2014 г. на западе Ростовской области нам удалось наблюдать цветение *S. zaleskii* и *S. ucrainica*. Так, 13 мая в 18:05 в одной из широколистных популяций *S. zaleskii* были отмечены растения (рис. 36) с раскрытыми цветковыми чешуями и выставленными наружу рыльцами и тычинками. При этом рыльца выглядели достаточно обводненными, а пыльники уже начинали подсыхать. Цветение *S. ucrainica* было отмечено 14 мая в 10:15 у одиночно растущей особи. Цветковые чешуи у растения были раскрыты, пыльники только начинали выставляться за их пределы, рылец видно не было. Цветение *S. dasyphylla* и *S. pontica* наблюдать не удалось.

Сопоставление полученных нами данных с литературными (см. главу «Обзор литературы», стр. 21) приведено в таблице 17. Из таблицы видно, что полученные данные согласуются с литературными в отношении *S. ucrainica* и не согласуются в отношении *S. zaleskii*. Последнее мы связываем с тем, что А.Н. Пономарев проводил свои наблюдения в Троицком заказнике (Южный Урал), где суточные ритмы цветения ковылей могут отличаться от таковых в Ростовской области. В то же время данные, приведенные Л.П. Слюсаренко, получены в Донецкой области, граничащей с Ростовской областью.



**Таблица 17.** Сравнение полученных и литературных данных по цветению изученных видов

вид	Полученные данные	Слюсаренко, 1977	Пономарев, 1966
<i>S. zaleskii</i>	18:05	Не приведены	Ночь–утро
<i>S. ucrainica</i>	10:15	С 08:00	Не приведены

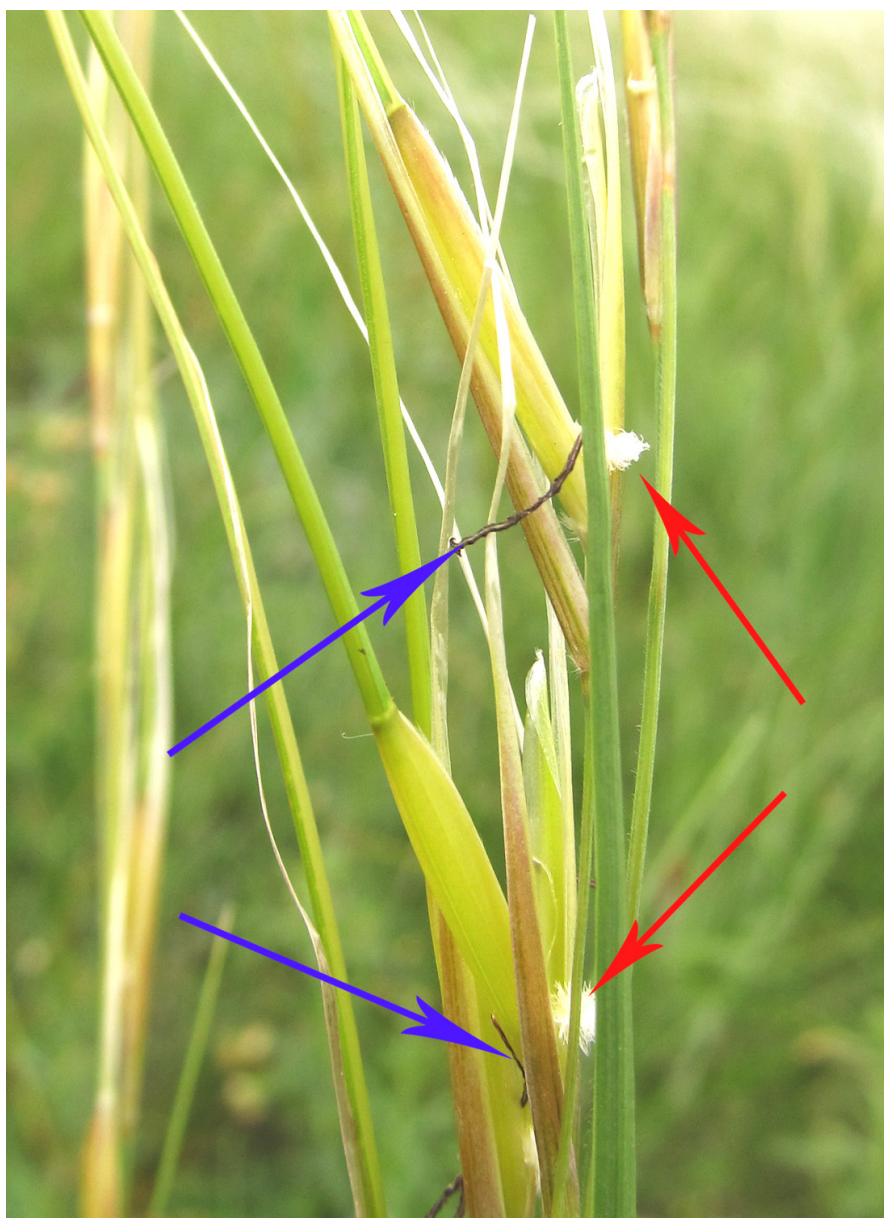


Рисунок 36. Цветение *S. zaleskii*. Красные стрелки указывают на рыльца, синие – на пыльники.

### 3.7. Распространение исследуемых видов в Восточной Европе

На основании данных этикеток образцов, хранящихся в фондах LE, MW, МНА, RV, RWBG и гербария ЦЧЗ, а также собственных сборов были построены значковые ареалы изучаемых видов. Сами образцы были критически изучены и в случае несогласия с определением переопределены. Однако такие переопределения были единичными и не отразились на полученных картинах распространения исследованных видов. Дополнительным результатом геоботанических исследований стало уточнение распространения видов *Stipa* в Ростовской области, а именно находка *S. zaleskii* в Каменском районе Ростовской области и *S. pulcherrima* в Чертковском районе Ростовской области (Копылов-Гуськов и др., 2015).

Ареал *Stipa ucrainica* занимает восточные и юго-восточные районы Украины и юг европейской части России (рис. 37), также вид был обнаружен на Кавказе (LE). На север вид доходит лишь до Курской<sup>14</sup> области (гербарий ЦЧЗ). Самая восточная находка вида вне отрыва от основного ареала известна с востока Астраханской области в 50 км от оз. Баскунчак (МНА).

*Stipa ucrainica* обнаружен на западе Румынии (Stefanut, 2009) и на западе Болгарии (Apostolova et al., 2008). Местонахождения, приведенные в статье I. Apostolova et al. (l. c.), по имеющейся у нас информации являются самыми южными местонахождениями вида.

Если учитывать находку М.М. Ильина и М.Н. Аврамчика, описанную Р.Ю. Рожевицем как *S. krascheninnikowii* (Актюбинская область, Казахстан), то вид проникает на восток до 57° восточной долготы.

---

<sup>14</sup> Согласно новейшим данным (Соколов, Соколова, 2015), самая северная точка вида находится в Тамбовской области, приблизительно на 20–30 км севернее местонахождений в Курской области.



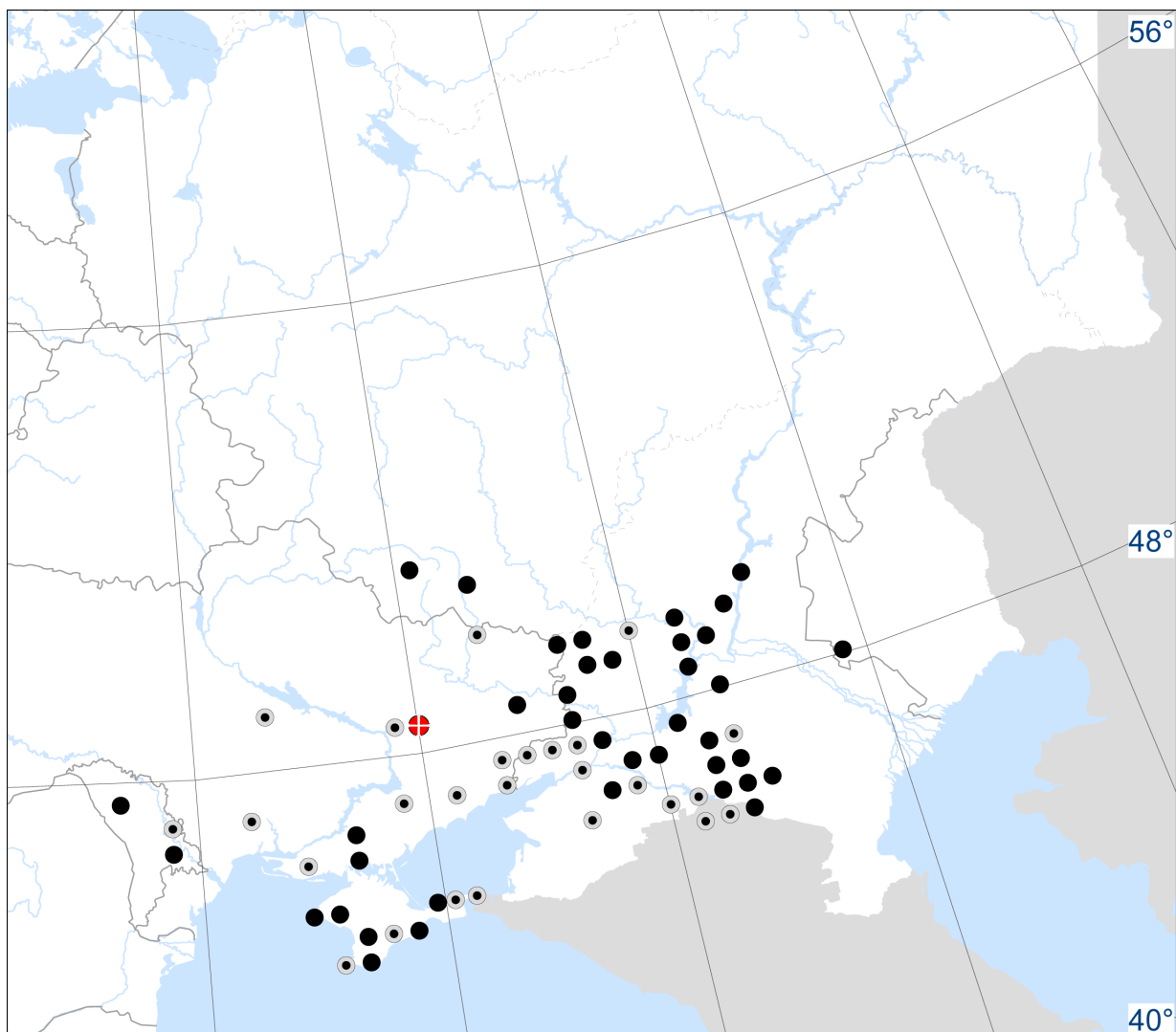


Рисунок 37. Значковый ареал *Stipa ucraïnica*, на основании фондов MW, LE, МНА, RV, RWBG, гербария ЦЧЗ и собственных данных.

- – последний сбор из данной точки сделан ранее 1950 года
- – последний сбор из данной точки сделан позднее 1950 года
- ⊕ – место сбора типового образца

Серым цветом закрашены территории, не являющиеся Европой согласно Atlas Florae Europaeae.

*S. zaleskii*, в отличие от предыдущего вида, не проникает на запад дальше Крыма (LE). Крымские местонахождения одновременно являются и самыми южными (рис. 38). Ареал *S. zaleskii* на востоке проходит по южным районам Сибири и Казахстану. Необходимо отметить, что голотип *S. rubens* (являющегося синонимом *S. zaleskii*; MW!) собран именно в юго-восточной части ареала – в окрестностях Акмолинска (современное название – Астана; на карте не показан), в Казахстане. Самые северные точки, из которых имеются гербарные сборы вида – север республики Башкортостан (LE) и

правый берег Волги на юге Нижегородской области (MW). Около трёх четвертей всех сборов сделаны в Заволжье – в Башкортостане, Оренбургской, Самарской, Саратовской областях и др.

Согласно данным литературы (Лавренко, Синская, 1965), *S. zaleskii* проникает на восток до Тянь-Шаня.

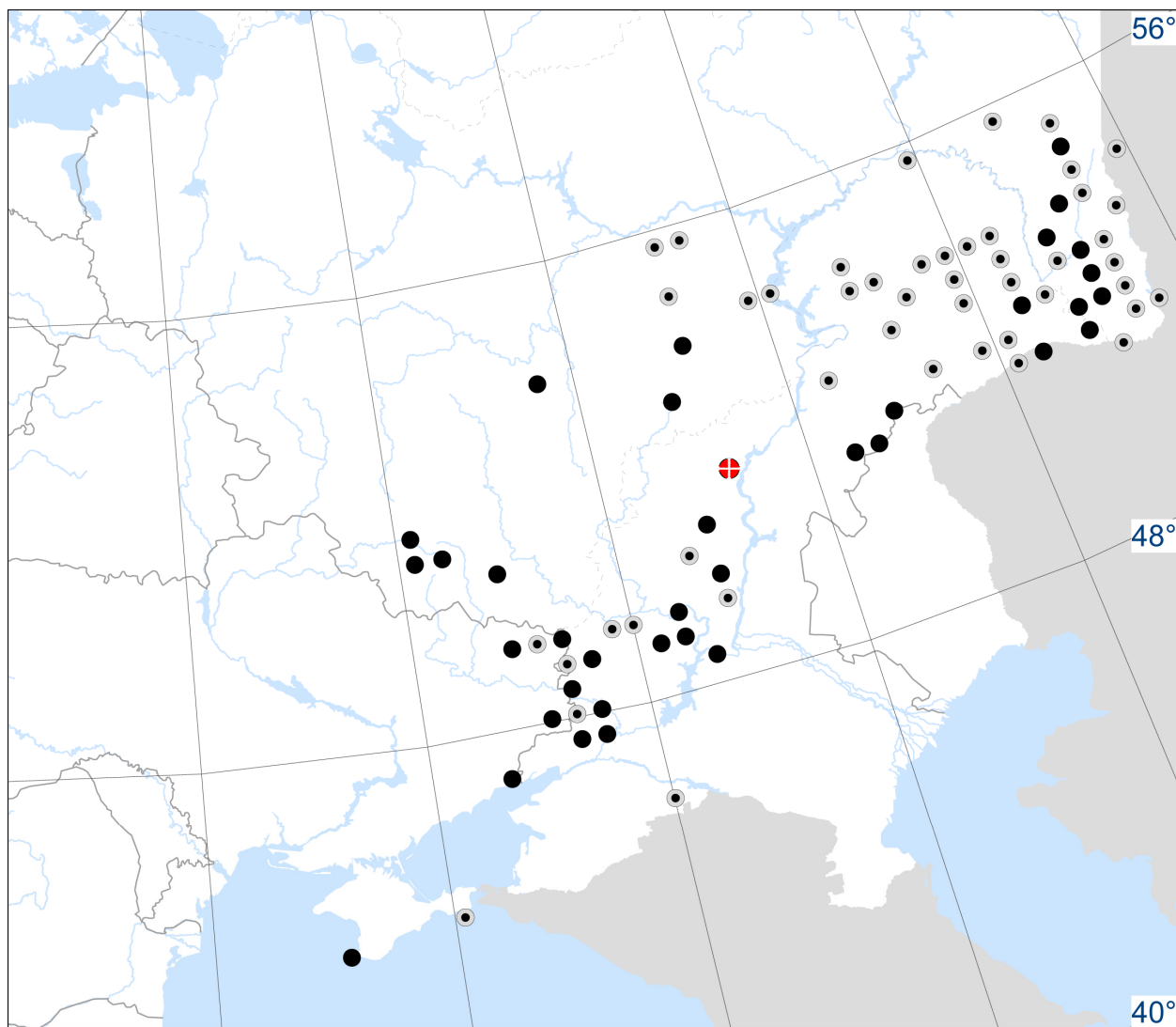


Рисунок 38. Значковый ареал *Stipa zaleskii*, на основании фондов MW, LE, МНА, RV, RWBG, гербария ЦЧЗ и собственных данных.

- – последний сбор из данной точки сделан ранее 1950 года
- – последний сбор из данной точки сделан позднее 1950 года
- ⊕ – место сбора типового образца

Серым цветом закрашены территории, не являющиеся Европой согласно Atlas Florae Europaeae.

Ареал *S. dasyphylla* в широтном аспекте схож с ареалом *S. zalesskii*: самые северные местонахождения – юг Нижегородской области (MW) и север Башкортостана (LE), а самые южные – Ставропольский край (MW) и северный Казахстан (MW). Но в отличие от *S. zalesskii*, *S. dasyphylla* не заходит в Восточную Сибирь (рис. 39; Ломоносова, 1990).

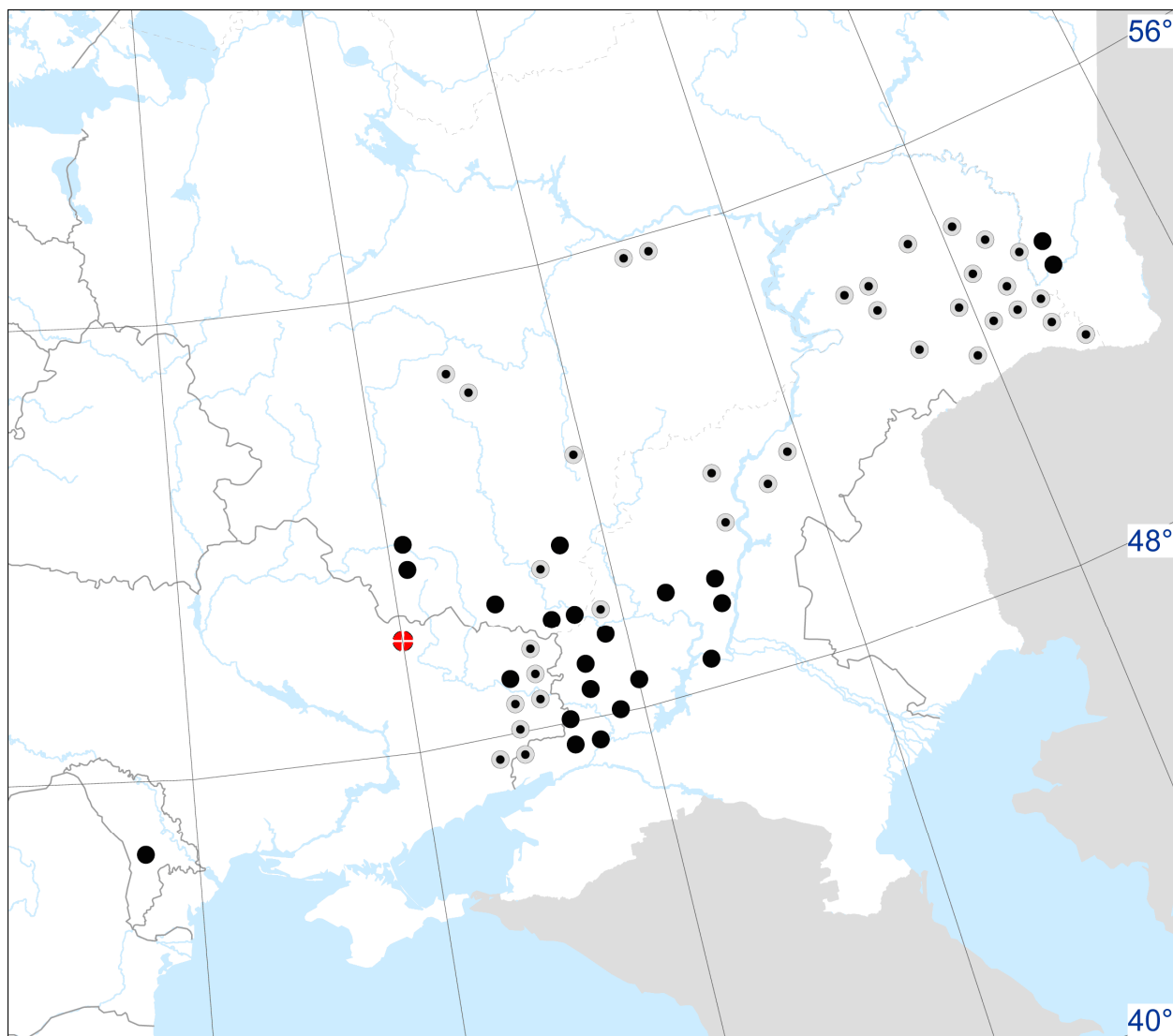


Рисунок 39. Значковый ареал *Stipa dasyphylla*, на основании фондов MW, LE, МНА, RV, RWBG, гербария ЦЧЗ и собственных данных.

- – последний сбор из данной точки сделан ранее 1950 года
- – последний сбор из данной точки сделан позднее 1950 года
- ⊕ – место сбора типового образца

Серым цветом закрашены территории, не являющиеся Европой согласно Atlas Florae Europaeae.

*S. pontica* имеет самый ограниченный ареал в Европе (рис. 40) и беднее остальных видов представлен в фондах гербариев (60 образцов в MW и LE вместе взятых). Ареал *S. pontica* явно тяготеет к горным степям Причерноморья и Кавказа<sup>15</sup>. Данный вид встречается в гористых районах южной части Крыма (LE), в Армении, Грузии и Азербайджане (MW). Тип вида собран в северной части Турции (близ Амасьи; P, W), включенный в морфологический анализ паратип (показан на карте) – в Юго-Восточном Крыму (рис. 40).

---

<sup>15</sup> Так как на территории Европы расположена незначительная часть ареала *S. pontica*, то для этого вида на рисунке 40 приведены точки сборов за пределами Европы согласно Atlas Florae Europaeae.



Рисунок 40. Значковый ареал *Stipa pontica*, на основании фондов MW, LE, МНА, RV, RWBG, гербария ЦЧЗ и собственных данных.

⊙ – последний сбор из данной точки сделан ранее 1950 года

● – последний сбор из данной точки сделан позднее 1950 года

⊕ – место сбора исследованного паратипа

Серым цветом закрашены территории, не являющиеся Европой согласно Atlas Florae Europaeae.

### 3.8. Таксономический статус отдельных популяций и групп популяций

Подавляющее большинство биологов не сомневаются в реальности видов (Линней, 1989; Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Завадский, 1967; Avise, 2000 и др.). Поскольку процессы видообразования протекают у разных организмов по-разному (Никольский, 1962; Завадский 1967; Грант; 1980 и др.), виды организмов как явление не тождественны между собой (Павлинов, 1992). Кроме того, процессы видообразования до сих пор не закончены, поэтому можно обнаружить как формы, достаточно давно достигшие видового статуса и потому хорошо различимые, так и формы, в разной степени приблизившиеся к статусу различимых видов (Завадский 1967; Майр, 1968). Из-за указанных причин до сих пор не удалось выработать универсальной концепции вида и универсальных критериев вида (Рубцов, 1941; Гриценко и др., 1983; Baum, Donoghue, 1995). Поэтому выявлять совокупности организмов (популяций), которым было бы возможно придать статус вида, фактически предлагается *ad hoc*, по возможности, на основании комплексного подхода (Avise, 2000) и опираясь на собственное мировоззрение исследователя (Скворцов, 2001).

Следуя традиционной практике (см., например, Расницын, 1975; Скворцов, 2001), мы полагаем, что видовой статус целесообразно придавать формам, отграниченным от других подобных форм, то есть между этими формами должен наблюдаться хиатус. Чем больше независимых типов данных подтверждает такую отграниченность конкретной формы, тем с большей уверенностью мы можем говорить о том, что данная форма достигла уровня вида. Однако отсутствие хиатуса далеко не во всех случаях может свидетельствовать против признания видового статуса интересующей нас формы. Так, Х.Р. Дадобаев (1984) показал, что хиатус в морфологических признаках элитр самок жуков-чернотелок трибы *Vlartini* появляется только в случае сосуществования нескольких видов на одной территории. Если же сравнивать элитры самок разных видов из районов, где обитает только один из этих видов, то различий между ними наблюдаться не будет. Таким

образом, обобщенные характеристики вида по всему его ареалу могут маскировать реальное отличие его от других видов, и потому хиатус между изучаемыми формами следует искать именно в местах их сосуществования.

С другой стороны, хиатус может существовать и между подвидами одного вида (Грант, 1984; Северцов, 2005). Однако одной из важнейших характеристик подвида является наличие собственного ареала, не перекрывающегося или лишь незначительно перекрывающегося с ареалами других подвидов данного вида (см., например, Семенов-Тянь-Шанский, 1910; Огнев, 1947; Завадский, 1968, Северцов, 2005), и потому формы, обитающие на одной территории, при наличии между ними хиатуса в значениях признаков следует считать именно видами.

Популяции КО-1, ОО-1 и РОЗ-1 представляют наиболее однородную морфологически группу. Эта группа всегда отделена хиатусом от других исследованных популяций из тех же регионов по удельному числу волосков на абаксиальной стороне листа (рис. 7). На картине распределения популяций в зависимости от генетического расстояния по набору микросателлитных аллелей (рис. 26) эти три популяции не попадают в область, занятую другими исследованными популяциями. Микросателлитный анализ выявил более сильные отличия популяции КО-1 (Курская область) от популяций ОО-1 (Оренбургская область) и РОЗ-1 (запад Ростовской области), которые, согласно нашим данным, оказались близки. По спектрам ISSR-фрагментов близость с популяциями КО-1, ОО-1 и РОЗ-1 показали также популяции КО-2, КО-3, КК-1 и БО-1 (рис. 33). Такое отсутствие уникальности популяций КО-1, ОО-1 и РОЗ-1 по ISSR-маркерам мы объясняем «сборностью» выявленной математическими методами группы, куда они попали. Однако внутри этой сборной группы образцы популяций КО-1, ОО-1 и РОЗ-1 группируются более или менее компактно (рис. 31). Исходя из сказанного, мы считаем, что популяции КО-1, ОО-1 и РОЗ-1 принадлежат к одному таксону видового ранга, и отличия популяции КО-1 по набору

микросателлитных аллелей от популяций ОО-1 и РОЗ-1 не являются основанием для выделения ее как отдельного криптического вида.

Мы полагаем, что обнаруженные отличия популяции КО-1 можно объяснить тем, что в Курской области встречаются и явно не конспецифичные ей популяции КО-2 и КО-3. Последние достаточно сходны с аллопатричными к ним популяциями ОО-1 и РОЗ-1, и потому отсутствие значимых отличий популяции КО-1 от конспецифичных ей популяций ОО-1 и РОЗ-1 привело бы к ее большему сходству с другими, неконспецифичными популяциями из Курской области (рис. 26). По-видимому, отмеченное отличие данной популяции от других исследованных конспецификов представляет собой проявление феномена расхождения близких видов, обитающих на одной территории (см. Воронцов, 1968).

На основании вышеизложенного правомерно рассматривать эти три популяции как конспецифичные. Так как по морфологическим признакам в границы изменчивости трех описываемых популяций попадает лектотип *Stipa dasyphylla* (рис. 21, 22), мы отождествляем их с *S. dasyphylla*.

Разброс значений морфологических признаков популяций КО-2, РОВ-1 и РОЗ-2, в отличие от популяций, соотнесенных с *S. dasyphylla*, оказался весьма значительным (см. рис. 6–10 и стр. 57). При рассмотрении этих трех популяций в целом не удается выявить хиатусов, отделяющих их от других исследованных популяций. Но при рассмотрении их по-отдельности, по регионам сбора, такие хиатусы обнаружены. Популяция КО-2 отделена по удельному числу волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок от других исследованных популяций из Курской области (рис. 7). Популяция РОЗ-2 наилучшим образом отличается от других популяций, произрастающих на западе Ростовской области, по отсутствию опушения влагалищ вегетативных побегов. Хотя в данном случае хиатуса не наблюдается (из 485 вегетативных побегов, изученных у растений из этого региона, 5 (1,03%) демонстрируют перекрытие значений признаков), мы считаем возможным пренебречь этой незначительной долей перекрывающихся объектов, прини-



мая во внимание концепцию С.В. Мейена (2007) о частотной природе таксонов. Популяция РОВ-1 также наилучшим образом отличается от других популяций из Ростовской области (кроме РОЗ-2) именно по отсутствию опушения на влагищах вегетативных побегов. В данном случае, как и с РОЗ-2, имеется незначительное перекрытие значений признаков (3 из 670 (0,44%) вегетативных побегов), которым мы считаем возможным пренебречь при решении таксономических вопросов. Правомерность такого игнорирования подтверждает и сходство этих популяций между собой по молекулярно-генетическим признакам, которые, помимо этого, также показывают отличие популяций РОВ-1, РОЗ-2 и, в наименьшей степени, КО-2 (подробнее см. стр. 120–121) от остальных изученных популяций (по микросателлитному анализу см. рис. 27, по межмикросателлитному см. рис. 31, а также табл. 16). Таким образом, и популяции КО-2, РОВ-1 и РОЗ-2 мы полагаем принадлежащими к одному таксону видового ранга и по причине наибольшего сходства образцов из этих популяций с голотипом *Stipa ucrainica* мы соотносим их с данным видом.

Тот факт, что молекулярно-генетические методы не позволили выявить отличия популяции КК-1 (Краснодарский край) от других, мы, в первую очередь, связываем с малой выборкой, не позволившей максимально полно выявить набор микросателлитных аллелей и спектр межмикросателлитных фрагментов. Однако морфологическое своеобразие исследованных растений, выражающееся в наличии широких (0,98 мм) листовых пластинок со сравнительно небольшим удельным числом волосков на их абаксиальной стороне (31 шт. / 10 мм) и преимущественно неопушенными влагищами вегетативных побегов (табл. 4; рис. 21), не позволяет нам отрицать принадлежность данной популяции к *S. pontica*. Более того, ранее была показана возможность делать выводы о таксономических отношениях между видами ковылей и на малых выборках (Krzakowa et al., 2006). Поэтому на основании морфологического анализа типового материала (рис. 21, 22) и

описания из протолога мы полагаем возможным соотнести популяцию КК-1 с *S. pontica*.

Популяции, КО-3, ОО-2, РОЗ-3 и РОЗ-4 продемонстрировали наибольшую разнородность, причем если в случае с популяциями, отнесенными к *S. ucrainica*, наблюдался широкий разброс значений морфологических признаков как таковой, то в данном случае выделяются две группы популяций – КО-3 и РОЗ-3, характеризующиеся более широкими листовыми пластинками с меньшим удельным числом волосков на них, и ОО-2 и РОЗ-4 с более узкими листовыми пластинками с большим удельным числом волосков (рис. 6, 7), при этом хиатуса в значениях указанных признаков не было обнаружено. Особенно ярко разнородность между описываемыми популяциями проявилась по молекулярно-генетическим признакам: популяция ОО-2 (Оренбургская область) по результатам и микросателлитного, и межмикросателлитного анализов резко отличается от всех исследованных популяций в целом. Популяция РОЗ-3 по результатам проведенных молекулярно-генетических анализов тоже демонстрирует обособленность от остальных изученных популяций, хотя и в меньшей степени по сравнению с ОО-2. Тем не менее, на основании изучения морфологических признаков типовых образцов и протологов все описываемые популяции мы соотносим с *S. zaleskii*, поскольку практически во всех описаниях *S. zaleskii* указывается на наличие в нем нескольких различающихся «рас» (Смирнов, 1928; Рожевиц, 1934; Цвелев, 1976, Слюсаренко, 1977 и др.).

Наиболее удачное, по нашему мнению, таксономическое решение данного случая принадлежит Н.Н. Цвелеву (2012), выделившему широколистные экземпляры *S. zaleskii* в *S. rubens* P. Smirn. (согласно голотипу из MW), а узколистные оставившему в *S. zaleskii* (согласно лектотипу из LE). Полученные нами данные о сильном отличии образцов популяции ОО-2 (которые сходны именно с лектотипом из LE) согласуются с данной позицией, хотя для более обоснованного решения необходим анализ материала из Поволжья. Дополнительным косвенным аргументом в пользу

такого разделения может служить и различная величина хиатуса между изученными популяциями в разных частях общего ареала и близкими видами. Так, у растений из Оренбургской области хиатус по удельному числу волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки между популяциями ОО-2 и ОО-1 (*S. dasypylla*) составил от 49 до 102, а у растений из Курской области (популяции КО-1 и КО-3) – от 11 до 106 (табл. 2).

Однако и *S. rubens*, по нашему мнению, не является единой группой – выделяется популяция РОЗ-3. Об этом говорят полученные данные молекулярно-генетических анализов, в первую очередь ISSR, а также устойчивые на территории Ростовской области морфологические признаки – особое (наличие ресничек по краю) опушение влагалищ листьев вегетативных побегов и более короткая сета (табл. 9). Возможно, следует наметить выделение южного подвида внутри *S. rubens*.

Решение Н.Н. Цвелева, предложенное им в сводке «Злаки СССР» (1976), заключающееся в присвоении *S. zaleskii*, *S. ucrainica* и *S. pontica* ранга подвигов внутри *S. zaleskii*, на наш взгляд неудачно, так как обсуждаемые таксоны имеют значительные области перекрывания ареалов, что, как было отмечено выше, не свойственно подвидам.

Результаты проведенных геоботанических описаний служат дополнительным подтверждением обособленности всех 4-х рассматриваемых видов *Stipa*. Редкое совместное их произрастание показывает разные требования к условиям обитания, а различные по степени ксерофильности сопутствующие виды дополнительно это подтверждают. Единичное наблюдение разновременного цветения растений из разных популяций также, на наш взгляд, согласуется с признанием их самостоятельными видами.

Различия между изученными популяциями *S. dasiphylla*, *S. ucrainica* и *S. zaleskii* из Ростовской области и *S. dasiphylla* и *S. zaleskii* из Оренбургской области, выявленные с помощью морфологического анализа, согласуются с различиями, выявленными для популяций этих же видов с помощью молекулярно-генетических анализов. Для изученных популяций *S. ucrainica*

и *S. zaleskii* из Курской области (КО-2 и КО-3 соответственно) степень морфологических отличий – имеется хиатус между популяциями по удельному числу волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок (рис. 7) и высокодостоверные отличия по опушению влагалищ листьев вегетативных побегов (рис. 8) – превышает степень генетических отличий. Согласно результатам обработки в программе STRUCTURE данных и по набору микросателлитных аллелей, и по спектрам ISSR-фрагментов, популяции КО-2 и КО-3 попадают в одну группу (табл. 16), а генетическое расстояние Неи между ними меньше, чем, например, расстояние между популяциями КО-2 и РОВ-1 (табл. 14), которые мы полагаем конспецифическими.

Курская область является территорией, находящейся на границе ареала как *S. ucrainica* (северной; рис. 37), так и *S. zaleskii* (северо-западной; рис. 38). Согласно К.В. Арнольди (1957), популяции на краю ареала вида начинают выходить из зоны экологического оптимума и входить в зону пессимума и, таким образом, подвергаются определенному стрессу. Учитывая возможность спонтанной гибридизации, спровоцированной экстремальными условиями среды обитания (Скворцов, Долгачева, 1984), мы полагаем, что описанное выше несоответствие между результатами морфологического и молекулярно-генетических анализов может быть следствием частичного разрушения изоляционных барьеров между *S. ucrainica* и *S. zaleskii* и обмена генами между ними. В связи с этим, решая вопросы таксономического характера, в данном случае мы отдаем предпочтение морфологическим данным.

Популяция неясной видовой принадлежности с запада Ростовской области (РОЗ-5) по совокупности морфологических признаков является промежуточной между *S. ucrainica* и *S. pontica*, но результаты молекулярно-генетических анализов такой статус не подтверждают. Согласно результатам микросателлитного анализа по генетическому расстоянию Неи (табл. 14), популяция РОЗ-5 ближе всего к популяциям РОЗ-2 и РОВ-1, отнесенным нами к *S. ucrainica* ( $D = 0,086$  и  $0,236$  соответственно). Генетическое же

расстояние между популяцией РОЗ-5 и популяцией КК-1 (отнесенной нами к *S. pontica*) составило 0,278. При апостериорном переопределении образцов на основании набора микросателлитных аллелей (табл. 16) шесть из семи исследованных нами образцов из популяции РОЗ-5 были отнесены к популяциям, отождествленных нами с *S. ucrainica* (4 – к РОВ-1, 2 – к РОЗ-2) и только один образец был отнесен к популяции КК-1. По результатам ISSR-анализа все семь исследованных образцов из популяции РОЗ-5 попали в одну группу с образцами *S. ucrainica* из Ростовской области (РОВ-1 и РОЗ-2; рис. 33, 34, табл. 16), образцы *S. pontica* (популяция КК-1) попали при этом в другую группу. Таким образом, отнесение образцов популяции РОЗ-5 к *S. ucrainica* представляется нам правомерным, поскольку ее связи с *S. ucrainica* оказались более близкими.

Однако обращает на себя внимание промежуточность растений из популяции РОЗ-5 по морфологическим признакам между *S. ucrainica* и *S. pontica*. Наличие у местных популяций *S. ucrainica* отдельных признаков, сближающих их с *S. pontica* как на морфологическом, так и на генетическом (один образец по результатам апостериорного переопределения по набору аллелей микросателлитных локусов был отнесен именно к популяции КК-1) уровнях можно рассматривать и как свидетельство гибридизации между этими видами.

Хотя данных о произрастании в районе Донецкого края, как и в Ростовской области, популяций, явно принадлежащих к *S. pontica* (табл. 4, 9), нет, нельзя полностью исключать возможность их произрастания там в прошлом. *S. pontica* распространен в основном южнее Черного моря, но встречается и в Приазовье и Крыму (рис. 40). Поэтому бывшее наличие этого вида на Донецком крае вполне правдоподобно, равно как и гибридизация этих наиболее северных популяций *S. pontica* с приуроченным к северному Причерноморью *S. ucrainica*.

Крайняя редкость и малочисленность таких предполагаемых гибридов наводит на мысль о независимом проникновении обоих предполагаемых

родительских видов в северное Причерноморье. Если предположить наличие одного пути расселения *S. ucrainica* и *S. pontica* или их совместное расселение из Центральной Азии, то следует ожидать существование широкой полосы промежуточных форм или рассеянных гибридных популяций и в других районах. Однако таковые формы, насколько мы могли выяснить, не известны. Современный ареал *S. ucrainica* лежит целиком к северу от Черного моря (рис. 37), тогда как основная часть ареала *S. pontica* располагается южнее Черного моря, и лишь незначительные фрагменты представлены в Крыму и западном Приазовье. Если допустить, что *S. ucrainica* или его предковая форма расселялась в северное Причерноморье по «северному» пути, обогнув Каспийское море с севера, а *S. pontica* или его предок попали в регион Черного моря по «южному» пути расселения, обогнув Каспийское море и Кавказ с юга, то вполне ожидаема приуроченность предполагаемых гибридов именно к Донецкому кряжу – месту, где крайние северные наиболее долго сохранившиеся популяции *S. pontica* могли оказаться внутри ареала *S. ucrainica*. Поэтому полученные данные представляются нам косвенным подтверждением предположения о двух независимых путях расселения перистых ковылей в Восточной Европе.

Два растения из популяции БО-1 (Белгородская область) оказались промежуточными между *S. dasyphylla* и *S. ucrainica* по морфологии – будучи сходными с *S. dasyphylla* по признакам вегетативной сферы (рис. 6–8), по признакам генеративной сферы они оказались ближе к *S. ucrainica* (рис. 9–10). По набору микросателлитных аллелей один из образцов этой популяции оказался ближе к *S. dasyphylla* (к популяции из Курской области), а другой – к *S. ucrainica* (также к популяции из Курской области). По спектрам же ISSR-фрагментов оба растения оказались ближе к *S. dasyphylla* (табл. 16). Подобный результат можно объяснить или спонтанной гибридизацией, которая могла быть спровоцирована экстремальными условиями среды обитания (Скворцов, Долгачева, 1984) и косвенные доказательства возможности которой были нами получены в ходе микросателлитного анализа (см. стр.

91), или же редкой гипотетической мутацией, приводящей к изменению опушения цветковых чешуй (Н.Н. Цвелев неоднократно (1976, 1986, 2012) допускал возможность подобных мутаций, но ссылки на работы, подтверждающие их существование, не приводил). С чем бы мы ни столкнулись в данном случае, факт существования таких растений не может ставить под сомнение видовую самостоятельность *S. dasyphylla* и *S. ucrainica*, поскольку ни в гербарном материале, ни при полевых исследованиях мы больше не обнаружили подобных растений с остальной территории перекрытия ареалов этих видов.

Таким образом, 12 из 13 изученных популяций мы считаем возможным отнести к одному из 4-х видов: популяции КО-1, ОО-1, РОЗ-1 – к *S. dasyphylla*; КО-2, РОЗ-2, РОЗ-5, РОВ-1 – к *S. ucrainica*; КО-3, ОО-2, РОЗ-3, РОЗ-4 – к *S. zaleskii*; КК-1 – к *S. pontica*. Кроме того, популяция БО-1 состоит из растений, которые не удалось достаточно аргументированно отнести ни к одному из изученных видов *Stipa*. Вероятнее всего, здесь мы встречаемся с явлением нетаксономического разнообразия, то есть существования особей, которые принципиально невозможно отнести к тому или иному таксону (Павлинов, 1992).

## 4. Заключение

На основании полученных данных мы отнесли большинство изученных популяций к четырем видам, трактовка которых оказалась промежуточной между «узким» пониманием видов М.В. Клоковым и В.В. Осычнюком (1976) и «широким» их пониманием Н.Н. Цвелевым в сводке «Злаки СССР» (1976):

1. *Stipa dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv. 1884, Acta Horti Petropolitani, 9: 350; Czern. 1859, Consp. Pl. Charcov. : 75, nom. nud.; Рожевиц 1934, Фл. СССР, 2: 100; Клоков, Осычнюк, 1976, Нов. сист. высш. и низш. раст.: 31; Цвелев 1976, Злаки СССР: 588; Martinovský 1980, Fl. Eur., 5: 249. — *Stipa pennata* L.  $\gamma$  *dasyphylla* Czern. ex Lindem. 1882, Fl. Cherson., 2: 283. — **Ковыль опушеннолистный.**

— Лектотип: «Харьков, на холмах и косогорах у р. Рогани, 13 VI 1853, В. Черняев» (LE!); лектотип выбран Н.Н. Цвелевым (1976: 589).

Для вида характерны относительно широкие листья (0,6–1,2 мм) вегетативных побегов со значительным удельным числом волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки (более 100 шт. / 10 мм длины) и опушенными влагалищами. На территории Ростовской области чаще произрастает с наименее ксерофильными видами (*Ajuga genevensis*, *Fragaria viridis* и др.). Встречается в Центральной и Восточной Европе, Западной Сибири.

Мы считаем невозможным принять точку зрения М.В. Клокова и В.В. Осычнюка (1976) о том, что приоритетным следует считать название В.М. Черняева, так как В.М. Черняев (1859: 75) одинаковым набором признаков – «...2. Aristis plumosis...» и «...b. Foliis vivis planis, demum convolutis...» – охарактеризовал *Stipa platyphylla* Czernw., *Stipa dasyphylla* Czernw. и *Stipa pennata* L., не дав отдельных описаний для этих таксонов. Также мы полагаем неверной комбинацию *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Czern. ex Roshev. (Tropicos.org, 2015), так как впервые название *Stipa dasyphylla* со ссылкой на



описание Э.Э. Линдемана (Lindemann, 1882) предложил Э.Р. Траутфеттер (Trautvetter, 1884), а не Р.Ю. Рожевиц (1934).

2. *Stipa pontica* P. Smirn. 1929, Feddes Repert., 26: 268; Рожевиц 1934, Фл. СССР, 2: 102; Клоков, Осычнюк, 1976, Новости сист. высш. и низш. раст.: 32; Martinovský 1980, Fl. Eur., 5: 250. — *Stipa poëtica* Klok. 1976, Новости сист. высш. и низш. раст.: 57 (Крым, Феодосийский р-н, Планерское, гора М. Волошина, 02.06.1965, М. Клоков); — *S. zalesskii* subsp. *pontica* (P. Smirn.) Tzvel. 1974, Новости сист. высш. раст., 11: 18; Цвелев 1976, Злаки СССР: 588. — **Ковыль понтийский.**

— Голотип: «Pl. Anatoliae orientalis. Pontus Galaticus: in vineis ad Amasia, 400 m.s.m. №2577, 20. VI 1890, J. Bornmüller» (LE). Изотип: P, W.

Характеризуется широкими (в среднем 0,98 мм в свернутом состоянии) листьями и длинной (в среднем 21,1 мм) нижней цветковой чешуей с брюшной полоской волосков, достигающей ости, а также тяготением к горным районам Причерноморья и Кавказа.

Результаты наших исследований не подтвердили данные М.В. Клокова и В.В. Осычнюка (1976) о произрастании в Ростовской области растений, близких к *S. pontica*. По нашим данным такие растения должны быть отнесены к *S. ucrainica*.

3. *Stipa ucrainica* P. Smirn. 1926, Feddes Repert., 22: 374; Рожевиц 1934, Фл. СССР, 2: 97; Клоков, Осычнюк 1976, Новости сист. высш. и низш. раст.: 82; Martinovský 1980, Fl. Eur., 5: 250. — *S. zalesskii* subsp. *ucrainica* (P. Smirn.) Tzvel. 1974, Новости сист. высш. раст., 11: 17; Цвелев 1976, Злаки СССР: 588. — *S. krascheninnikowii* Roshev. 1928, Мат. комисс. эксп. иссл. АН СССР, сер. Казахст. 5: 253 (Актюбинская губ. Басс. р. Хобды, Склон водораздела между Сары-мола и р. Тамдой. Ковыльно-типчаковая степь, 06 VII 1926, М.М. Ильин и М.Н. Аврамчик, LE); Рожевиц 1934, Фл. СССР, 2: 98. — **Ковыль украинский.**

— Голотип: «Екатеринославская губ., Александровский у., близ хут. Миргородовка, степной склон Терновой балки, В. Алехин» (MW!).

Отличительными признаками данного вида можно считать почти исключительно (98,93%) неопушенные влагалища листьев вегетативных побегов, а также промежуточное между *S. dasyphylla* и *S. zalesskii* удельное число волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки (в среднем, 41–52 шт / 10 мм длины). В Ростовской области чаще произрастает с наиболее ксерофильными видами – *Artemisia austriaca*, *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa* и другими. Отмечено утреннее цветение вида в Ростовской области.

Произрастает в Восточной Европе; отдельное местонахождение в Казахстане.

4. *Stipa zalesskii* Wilensky 1921, Дневн. 1-го Всерос. Съезда рус. ботан.: 41; Рожевиц 1934, Фл. СССР, 2: 102; Цвелев 1976, Злаки СССР: 587; Martinovský 1980, Fl. Eur., 5: 249. — *Stipa maeotica* Klok. et Ossycznjuk 1976, Новости сист. высш. и низш. раст.: 60 (Донецкая обл., Новоазовский р-н, Хомутовская степь, 11.06.1955, Ф. Гринь); — *S. rubens* P. Smirn. 1925, Feddes Repert., 21: 231 (Акмолинская обл. и у. на залежи верстах в 11 на восток от Акмолинска, 27 V 1914, С.С. Ганешин, MW). — *S. rubens* proles *rubentiformis* P. Smirn. 1928, Фл. Юго-Вост., 2: 115. — *S. rubens* proles *glabrata* P. Smirn. 1928, Фл. Юго-Вост., 2: 115. — *S. iljinii* Roshev. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30: 294 (Семипалатинский р-н, окр. с. Знаменское, песчаная ковыльная степь, 6 VII 1928, М.М. Ильин и А.О. Грейнризон, LE); Рожевиц 1934, Фл. СССР, 2: 101. — *S. martinovskyi* Klok. 1976, Новости сист. высш. и низш. раст.: 37 (УССР, Крымская обл., Симферопольский р-н, с. Партизанское, Холодная балка, на скале среди кустарников, 01 VII 1965, А. Барабарич, Д. Доброчаева, М. Кукало, KW). — **Ковыль Залесского.**

— Лектотип: «Окр. Саратова, на южн. склоне в р-не дач Калюбанова, за фермой, 5 VI 1918, Д. Виленский» (LE!); лектотип выбран Н.Н. Цвелевым (1976: 587).

Признаком, объединяющим все популяции этого вида, служат опушенные влагалища листьев вегетативных побегов (99,3%), а популяции из Ростовской области дополнительно характеризуются более короткими (в среднем 207 мм) сетами и наличием ресничек по краям влагалищ листьев. Для Ростовской области показано произрастание вида как с ксерофильными видами (*Stipa capillata*, *Thymus marschallianus*) так и с более мезофильными (*Bromopsis riparia*, *Erysimum canescens*), также отмечено вечернее цветение вида в Ростовской области.

Встречается в Восточной Европе и Южной Сибири.

Наши данные можно рассматривать как подтверждение точки зрения Н.Н. Цвелева (2012) о необходимости разделения *S. zaleskii* на два вида:

4а. *Stipa zaleskii* Wilensky 1921, Дневн. 1-го Всерос. Съезда рус. ботан.: 41. — *S. rubens* proles *rubentiformis* P. Smirn. 1928, Фл. Юго-Вост., 2: 115. — *Stipa maeotica* Klok. et Ossychnjuk 1976, Новости сист. высш. и низш. раст.: 60 — **Ковыль Залесского**. — Лектотип: «Окр. Саратова, на южн. склоне в р-не дач Калюбанова, за фермой, 5 VI 1918, Д. Виленский» (LE!); лектотип выбран Н.Н. Цвелевым (1976: 587).

4б. *S. rubens* P. Smirn. 1925, Feddes Repert., 21: 231. — *S. rubens* proles *glabrata* P. Smirn. 1928, Фл. Юго-Вост., 2: 115. — *S. iljinii* Roshev. 1932, Изв. Бот. сада АН СССР, 30: 294 (Голотип: Семипалатинский р-н, окр. с. Знаменское, песчаная ковыльная степь, 6 VII 1928, М.М. Ильин и А.О. Грейнризон, LE); Рожевиц 1934, Фл. СССР, 2: 101. — *S. martinovskyi* Klok. 1976, Новости сист. высш. и низш. раст.: 37 (Голотип: УССР, Крымская обл., Симферопольский р-н, с. Партизанское, Холодная балка, на скале среди кустарников, 01 VII 1965, А. Барабарич, Д. Доброчаева, М. Кукало, KW). — **Ковыль красноватый**.

— Голотип: «Акмолинская обл. и у. на залежи верстах в 11 на восток от Акмолинска, 27 V 1914, С.С. Ганешин» (MW!).

Но мы все же считаем, что для окончательного ответа на вопрос о самостоятельности *S. zalesskii* и *S. rubens* необходимо включить в анализ материал из Поволжья.

Несмотря на довольно широкие и в целом совпадающие границы варьирования признаков у популяций 4 исследованных видов, в местах перекрывания их ареалов наблюдается их расхождение друг от друга в признаковом пространстве. Оно заключается в более сильных различиях популяций разных видов в районах их сосуществования по морфологическим признакам (популяции Курской, Оренбургской и Ростовской областей), по экологическим признакам (редкое совместное произрастание, единичные наблюдения различного времени цветения в популяциях Ростовской и Воронежской областей), по набору микросателлитных аллелей (популяции Курской области) и по спектрам ISSR-фрагментов (популяции Ростовской и Оренбургской областей), что может быть косвенным подтверждением принципа расхождения экологических ниш и конкурентного исключения близких видов (Gause, 1934).

Полученные результаты анализа группы родства *Stipa dasyphylla* дополнительно показывают, что для изучения таксономически сложных групп наиболее ценны данные, полученные из регионов перекрывания ареалов сравниваемых форм, так как именно в таких местах различия между реально существующими таксонами становятся более явными (см. рис. 11–15, а также стр. 118), а нетаксономическое разнообразие слабее «скрывает» общие слабые различия между таксонами.

По этой же причине следует признать, что широко используемые при определении *S. dasyphylla*, *S. pontica*, *S. ucrainica* и *S. zalesskii* морфологические признаки срабатывают точнее для региональных флор, чем для всей охваченной территории. При этом необходимо пересмотреть значимость отдельных признаков – так, удельное число волосков на абаксиальной стороне листа следует рассматривать в качестве основного диагностического

признака, а расстояние недохождения краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе до основания ости – в качестве дополнительного.

### **Ключи для различения видов перистых ковылей группы родства *S. dasyphylla* в исследованных регионах их совместного произрастания**

#### **Оренбургская область**

1. Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок листьев вегетативных побегов более 100 штук на 10 мм; диаметр листовых пластинок листьев вегетативных побегов в свернутом состоянии в среднем 0,77 мм (варьирует от 0,6 до 0,8 мм) ..... *S. dasyphylla*  
— Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок листьев вегетативных побегов менее 60 штук на 10 мм; диаметр листовых пластинок листьев вегетативных побегов в свернутом состоянии в среднем 0,54 мм (варьирует от 0,4 до 0,7 мм) ..... *S. zaleskii* s.l.

#### **Курская область**

1. Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок листьев вегетативных побегов менее 20 штук на 10 мм; диаметр листовых пластинок листьев вегетативных побегов в свернутом состоянии в среднем 0,64 мм (варьирует от 0,5 до 0,8 мм) ..... *S. zaleskii* s.l.  
— Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок листьев вегетативных побегов более 20 штук на 10 мм ..... 2
2. Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок листьев вегетативных побегов более 100 штук на 10 мм; диаметр листовых пластинок листьев вегетативных побегов в свернутом состоянии в среднем 1,02 мм (варьирует от 0,8 до 1,2 мм); влагалища листьев вегетативных побегов опушены ..... *S. dasyphylla*  
— Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок листьев вегетативных побегов менее 70 штук на 10 мм; диаметр листовых пластинок листьев вегетативных побегов в свернутом состоянии в среднем 0,55 мм (варьирует от 0,4 до 0,8 мм); большинство листьев вегетативных побегов имеют неопушенные влагалища ..... *S. ucrainica*

#### **Ростовская область**

1. Влагалища листьев вегетативных побегов опушены (в исключительных случаях опушение влагалищ отдельных листьев, чаще молодых, может отсутствовать, но в пределах куртины всегда есть листья с опушенными влагалищами и их большинство) ..... 2  
— Влагалища листьев вегетативных побегов неопушены (в исключительных случаях опушение влагалищ отдельных листьев может присутствовать, но в пределах куртины всегда есть листья с неопушенными влагалищами и их большинство) ..... *S. ucrainica*

2. Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок листьев вегетативных побегов более 100 штук на 10 мм; диаметр листовых пластинок листьев вегетативных побегов в свернутом состоянии в среднем 1,01 мм (варьирует от 0,8 до 1,2 мм) ..... *S. dasyphylla*  
— Удельное число волосков на абаксиальной стороне листовых пластинок листьев вегетативных побегов менее 60 штук на 10 мм; диаметр листовых пластинок листьев вегетативных побегов в свернутом состоянии в среднем 0,72 мм (варьирует от 0,4 до 1,1 мм) ..... *S. zaleskii* s.l.

В то же время было выявлено нетаксономическое разнообразие в смысле И.Я. Павлинова (1992) ковылей данной группы, представленное двумя растениями из Белгородской области. Возможно, оно возникло в результате гибридизации между таксонами рассматриваемой группы. Однако возможное возникновение отдельных малочисленных гибридных популяций, не говоря уж о единичных гибридах, не представляется нам достаточным основанием для отказа от придания видового статуса их родительским видам (см. также Северцов, 2005).

Полученные уточненные и новые данные о структуре морфологического разнообразия в обсуждаемой группе в целом нашли подтверждение и при использовании молекулярно-генетических признаков. Во всех таких случаях, на наш взгляд, можно говорить об обнаружении реально существующих таксонов. Однако в ряде случаев (популяции БО-1, КК-1, РОЗ-5) молекулярно-генетические данные заметно расходятся с морфологическими (табл. 16). Выход из подобных ситуаций видели в выделении особых генотаксонов, в общем случае не соответствующих традиционно выделяемым таксонам (Антонов, 2000, 2003). Мы полагаем, что несогласия между результатами разных подходов – не столько повод описывать отдельно традиционно выделяемые и генотаксоны, сколько предмет более подробного комплексного изучения соответствующих форм, включая и их биологические особенности.

Таким образом, на основании проделанной работы мы считаем возможным выдвинуть следующие положения:

1. Комплексное исследование морфологических и молекулярно-генетических признаков в группе родства *S. dasyphylla*, как правило, позволяет выявлять не только реальные достаточно хорошо обособленные таксоны, но и «нетаксономическое разнообразие».
2. Ранг выявляемых форм ковылей группы родства *Stipa dasyphylla* наиболее адекватно возможно установить при анализе разнообразия популяций с территорий их совместного произрастания.

Автор благодарит А.К. Тимонина за научное руководство и помощь в подготовке диссертации; О.Н. Демину за всестороннюю помощь в сборе материала в Ростовской области и Краснодарском крае и при работе в гербариях RV и RWBG; Н.И. Золотухина за помощь во время работы в Центрально-черноземном заповеднике; Т.Е. Крамину за помощь в освоении методики ISSR-анализа и ценные замечания по содержанию работы; М.М. Белоконь и Ю.С. Белоконя за помощь в освоении методики SSR-анализа, О.В. Юрцеву и Д.Д. Соколова за ценные замечания по содержанию работы и улучшению текста работы, а также всех, кто чем-либо помогал автору на любом из этапов работы. Работа поддержана грантом РФФ № 14-50-00029 (частично микросателлитный анализ, частично межмикросателлитный анализ, частично апробация работы) и грантами РФФИ №№ 14-04-01094 А и 15-29-02486 офи\_м.

## Выводы

1. *Stipa dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Traut., *S. pontica* P. Smirn., *S. ucrainica* P. Smirn. и *S. zaleskii* Wilensky представляют собой самостоятельные виды. Не исключена возможность разделения *S. zaleskii* на два вида – *S. zaleskii* Wilensky s. str. и *S. rubens* P. Smirn., различающиеся по диаметру листовых пластинок, а также по удельному числу волосков на абаксиальной стороне листа.
2. Популяции *S. zaleskii* Wilensky s. l. из Ростовской области, отличающиеся более короткой волосистой частью ости (сетой), пониженному отношению длины сеты к длине колонки (скрученной части ости) и ресничками по краю влагалищ вегетативных побегов, заслуживают дополнительных исследований таксономического статуса.
3. В районах совместного произрастания изученных видов степень различий между их популяциями выше, чем по изученной территории в целом.
4. Популяции *S. dasyphylla*, *S. ucrainica* и *S. zaleskii* из Ростовской и Воронежской областей различаются по спектрам сопутствующих видов, а *S. ucrainica* и *S. zaleskii* в Ростовской области – и по времени цветения.
5. Праймеры SP18, SP152, SP185, SP419, разработанные для *Stipa purpurea*, и Asi024, Asi061, разработанные для *Achnatherum sibiricum*, пригодны для микросателлитного анализа *S. dasyphylla*, *S. pontica*, *S. ucrainica* и *S. zaleskii*.
6. Несоответствие между результатами морфологического и молекулярно-генетических анализов относительно степени отличий изученных популяций *S. ucrainica* и *S. zaleskii* из Курской области может быть связано с нарушением их изоляции из-за неоптимальных условий обитания на границе ареалов соответствующих видов.



7. Популяцию из Ростовской области, по морфологическим признакам промежуточную между *S. ucrainica* и *S. pontica*, на основании комплексного анализа следует относить к *S. ucrainica*.
8. Растения неясной видовой принадлежности из Белгородской области проявляют примерно равное сходство и с *S. dasyphylla*, и с *S. ucrainica* как по морфологическим, так и по молекулярно-генетическим признакам и не могут быть включены ни в один исследованный вид.
9. Для различения *Stipa dasyphylla*, *S. pontica*, *S. ucrainica* и *S. zaleskii* пригодны такие признаки, как удельное число волосков на абаксиальной стороне листа, характер опушения влагалищ листовых пластинок и расстояние недохождения краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе до основания ости.
10. Удельному числу волосков на абаксиальной стороне листовой пластинки необходимо придавать первостепенное диагностическое значение, а расстоянию недохождения краевой полоски волосков на нижней цветковой чешуе до основания ости – второстепенное.
11. Длина язычка листьев вегетативных побегов, длина нижней цветковой чешуи, длина колонки и способ возобновления не имеют таксономического и диагностического значения в исследованной группе. Для оценки таксономической значимости окраски влагалищ листьев в изученной группе требуются дополнительные исследования.

## Список литературы

1. Антонов А.С. Основы геносистематики высших растений. — М.: МАИК «Наука/Интерпериодика», 2000. — 135 с.
2. Антонов А.С. О взаимосвязи геносистематики и геномики // Журнал общей биологии. — 2003. — Т. 64, № 2. — С. 181–186.
3. Арнольди К.В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // Зоологический журнал. — 1957. — Т. 36, № 11. — С. 1609–1629.
4. Вилинский Г.Д. О новом виде ковыля из цикла *St. pennata* L., распространенном в Ю.-В. России // Дневник 1-го Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде в 1921 году. — Пг., 1921. — С. 40–41.
5. Воронцов Н. Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов // Проблемы эволюции. — Т. 1. — Новосибирск: Наука, 1968. — С. 202–207.
6. Грант В. Эволюция организмов / Пер. с англ. Н.О. Фоминой. — М.: Мир, 1980. — 408 с.
7. Грант В. Видообразование у растений / Пер. с англ. — М.: Мир, 1984. — 528 с.
8. Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. Концепции вида и симпатрическое видообразование / под ред. А.С. Северцова. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 192 с.
9. Гудкова П.Д., Олонова М.В. Микроморфологическое изучение абаксиальной эпидермы листовых пластинок сибирских видов рода *Stipa* L. // Вестник Томского государственного университета. Биология. — 2012. — Т. 19, № 3. — С. 33–45.
10. Гудкова П.Д., Олонова М.В., Смирнов С.В., Нобис М. Анатомическое строение листовой пластинки сибирских ковылей (Poaceae: *Stipa*) // Turczaninowia. — 2013. — Т. 16, № 4. — С. 63–71.

11. Дадобаев Х.Р. Некоторые особенности полового диморфизма жуков-чернотелок трибы *Vlaptini* // Микроэволюция: сборник тезисов 1-ой Всесоюзной конференции по проблемам эволюции. — М., 1984. — С. 11.
12. Завадский К.М. Вид и видообразование. — Л.: Наука, 1967. — 396 с.
13. Залесский К.М. Материалы к познанию растительности Донских степей. — Ростов-на-Дону: С.С. Сивожелезов и К<sup>о</sup>, 1918. — 216 с.
14. Клоков М.В., Осычнюк В.В. Ковыли Украины // Новости сист. высш. и низш. растений. — Киев: Наукова Думка, 1976. — С. 7–92.
15. Копылов-Гуськов Ю.О., Крамина Т.Е. Изучение *Stipa ucrainica* и *Stipa zaleskii* (Poaceae) из Ростовской области с использованием морфологического и ISSR-анализов // Бюлетень МОИП. Отдел Биологический — 2014. — Т. 119, вып. 5. — С. 46–53.
16. Копылов-Гуськов Ю.О., Дудов С.В., Серегин А.П. Новые находки видов Красной книги Ростовской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. — 2015. — Т. 9, № 3. — С. 129–134.
17. Крамина Т.Е., Шанцер И.А. Анализ спонтанной гибридизации двух диплоидных видов *Lotus* (Fabaceae) в Волгоградской области // Ботанический журнал. — 2010. — Т. 95, № 6. — С. 93–106.
18. Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран. — М.: Прометей, 2010. — 516 с.
19. Лавренко Е.М. Степи // Растительность Европейской части СССР. — Л.: Наука, 1980. — С. 203–272.
20. Лавренко Е.М., Синская Н.И. О распространении в Монгольском Алтае, Джунгарии и Восточном Тянь-Шане некоторых западных видов ковыля // Ботанический журнал — 1965. — Т. 50, № 10. — С. 1419–1429.
21. Линней К. Философия ботаники. — М.: Наука, 1989. — 456 с.
22. Ломоносова М.Н. *Stipa* L. – Ковыль // Флора Сибири. — Т. 2: Poaceae (Gramineae). — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1990. — С. 222–230.

23. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. — М.: Мир, 1968. — 598 с.
24. Мейен С.В. Форма – система – эволюция // In memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель. — М.: ГЕОС, 2007. — С. 156–161.
25. Никольский Г.В. Вид и видообразование. — М.: Знание, 1962. — 48 с.
26. Огнев С.И. Вид, низшие категории вида, насущные задачи систематики // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. — 1947. — Т. 52, № 1. С. 3–21.
27. Олонова М. В., Шаврова П. Д. Популяционная изменчивость ковылей (Poaceae) родства *Stipa pennata* L. горных районов юга Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. — 2009. — Т. 2, № 6. — С. 17–28.
28. Орешкова Н.В., Белоконь М.М., Жамъянсурен С. Генетическое разнообразие, популяционная структура и дифференциация листовниц сибирской, Гмелина и Каяндера по данным SSR-маркеров // Генетика. — 2013. — Т. 49, № 2. — С. 204–213.
29. Павлинов И.Я. Есть ли биологический вид, или в чем «вред» систематики // Журнал общей биологии. — 1992. — Т. 53, № 5. — С. 757–767.
30. Политов Д.В., Белоконь М.М., Белоконь Ю.С. Анализ полиморфизма аллозимов ДНК хвойных. — М.: Цифровичок, 2011. — 53 с.
31. Пономарев А.Н. Экология цветения и опыления злаков и люцерны // Бот. журн. — 1954. — Т. 39, № 5. — С. 706–720.
32. Пономарев А.Н. О биологической изоляции *Festuca sulcata* Hack. и *Festuca pseudoovina* Hack. // ДАН СССР — 1959. — Т. 127, № 3. — С. 710–712.
33. Пономарев А.Н. Некоторые приспособления злаков к опылению ветром // Бот. журн. — 1966. — Т. 51, № 1. — С. 28–39.
34. Раздорский В.Ф. Анатомия растений. — М.: Советская наука, 1949. — 524 с.

35. Расницын А.П. К вопросу о виде и видообразовании // Проблемы эволюции. — Вып. 4. — Новосибирск, 1975. — С. 221–230.
36. Рожевиц Р.Ю. Новые злаки, ч. II // Известия Главного ботанического сада. — 1932. — Т. 30. — С. 293–304.
37. Рожевиц Р.Ю. Ковыль – *Stipa* L. // Флора СССР. — Т. 2. — Л.: Изд-во АН СССР, 1934. — С. 79–112.
38. Рубцов А.И. Теория круга форм в энтомологии // Труды Зоологического института АН СССР. — 1941. — Т. 6, вып. 4. — С. 191–206
39. Сагалаев В.А. *Stipa* L. – Ковыль // Флора Нижнего Поволжья. — Т. 1. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006.— С. 142–149.
40. Северцов А.С. Теория эволюции. — М.: ВЛАДОС, 2005. — 380 с.
41. Семенов-Тянь-Шанский А.П. Таксономические границы вида и его подразделений: Опыт точной категоризации низших таксономических единиц // Записки Императорской Академии наук, физ-мат. отделение. — 1910. — Т. 25, №. 1. — С. 1–29.
42. Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — М.: Наука, 1971. — 360 с.
43. Скворцов А.К. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений (некоторые соображения и предложения) // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. — 1971. — Т. 86, вып. 5: С. 72–81; вып. 6: С. 74–84.
44. Скворцов А.К. Вид в систематике сегодняшнего дня // Эволюционная биология: Материалы конф. «Проблема вида и видообразование». — Т. 1. — Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001.— С. 122–127.
45. Скворцов А.К., Долгачева В.С. Естественная межвидовая гибридизация у пупавок (*Anthemis*) в горах Крыма // Макроэволюция: материалы 1-ой Всесоюзной конференции по проблемам эволюции. — М., 1984. — С. 31–37.
46. Слюсаренко Л.П. *Stipa* – Ковыль // Злаки Украины. — Киев: Наукова думка, 1977. — С. 405–424.

47. Смелянский И.Э. Предисловие // Ковыли и ковыльные степи Белгородской, Курской, Орловской областей: кадастр сведений, вопросы охраны / Н.И. Золотухин, А.В. Полуянов, Л.Л. Киселева и др. — Курск, 2015. — С. 3–4.
48. Смирнов П.А. Таблицы для определения ковылей. — М.: Издание автора, 1927. — 8 с.
49. Смирнов П.А. *Stipa* L. – Ковыль // Флора Юго-Востока европейской части СССР. — Л.: Изд. Гл. бот. сада, 1928. — Вып. 2. — С. 98–118.
50. Смирнов П.А. Флора Приокско-террасного государственного заповедника // Труды Приокско-террасного государственного заповедника. — Вып. 2. — М., 1958. — С. 11–246.
51. Соколов А.С., Соколова Л.А. О ковылях Тамбовской области: история исследования, распространение, встречаемость // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический — 2015. — Т. 120, вып. 1. — С. 49–60.
52. Флора Нижнего Дона (определитель): в 2 ч. / Под ред. Г.М. Зозулина, В.В. Федяевой. — Ч. 2. — Ростов-на-Дону: изд-во Рост. ун-та, 1985. — 240 с.
53. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. — Л.: Наука, 1976. — 788 с.
54. Цвелев Н.Н. О происхождении и эволюции ковылей (*Stipa* L.) // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. — Л.: Наука, 1977. — С. 139–150.
55. Цвелев Н.Н. О ковылях (*Stipa* L., Gramineae) Украины // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1986. — Т. 91, вып. 1. — С. 116–123.
56. Цвелёв Н.Н. Система злаков (Poaceae) и их эволюция. — Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. — 75 с. — (Комаровские чтения; 37).
57. Цвелев Н.Н. Poaceae Varnhart (Gramineae Juss.) // Конспект флоры Кавказа. — Т. 2. — СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2006. — С. 248–378.
58. Цвелев Н.Н. Заметки о трибе Ковылевых (Stipeae Dumort., Poaceae) // Новости систематики высших растений. — 2012. — Т. 43. — С. 20–29.

59. Черняев В.М. Конспект растений дикорастущих и разводимых в окрестностях Харькова и в Украине. — Харьков, 1859. — 90 с.
60. Шмальгаузен И.Ф. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. — Т. 2. — Киев: Типография И.Н. Кушнерев и Ко., 1897. — 752 с.
61. Apostolova I, Petrova A.S., Meshinev T., Danihelka J. *Stipa ucrainica* (Poaceae): a recently recognized native species of the Bulgarian flora // Phytologia Balcanica. — 2008. — Vol. 14, № 2. — P. 257–262.
62. Archibald J.K., Wolfe A.D., Johnson S.D. Hybridization and gene flow between a day- and night-flowering species of *Zaluzianskya* (Scrophulariaceae, tribe Manuleeae) // American Journal of Botany. — 2004. — Vol. 91, N 9. — P. 1333–1344.
63. Ascherson P., Graebner P. *Stipa* // Synopsis der mitteleuropäischen Flora. — Band 2, Abth. 1. — Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898–1902. — S. 100–115.
64. Atlas Florae Europaeae Data Editor 2010 [Electronic resource] / Botanical Museum, University of Helsinki. — 2010. — Mode of access: <http://www.luomus.fi/english/botany/afe/tools/index.htm>
65. Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. — Harvard: University press, 2000. — 452 p.
66. Baum D.A., Donoghue M.J. Choosing among alternative "phylogenetic" species concepts // Systematic botany. — 1995. — Vol. 20, No. 4. — P. 560–573.
67. Marschall von Bieberstein F. Flora Taurico-Caucasica exhibens stirpes phanerogamas in Chersoneso Taurica et Regionibus Caucasicis. — Т. 1. — Charkouiae: Typis academicis, 1808. — P. 75–76.
68. Bornet B., Branchard M. Nonanchored inter simple sequence repeat (ISSR) markers: reproducible and specific tools for genome fingerprinting // Plant molecular biology reporter. — 2001. — Vol. 19, No. 3. — P. 209–215.

69. Brookfield J.F.Y. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency // *Molecular Ecology*. — 1996. — Vol. 5. — P. 453–455.
70. Buntjer J. B. Cross Checker: computer assisted scoring of genetic AFLP data // *Plant and animal genome, VIII Conference*. — San Diego, CA, January 9–12, 2000.
71. Chen N., Yang Y., Li C.-J., Nan Z.-B. Isolation and characterization of polymorphic microsatellite loci in *Achnatherum sibiricum* (Poaceae) // *Conservation Genetics*. — 2008. — Vol. 9, No. 6. — P. 1699–1701.
72. Crous P.W., Groenewald J.Z. Gams W. Eyespot of cereals revisited: ITS phylogeny reveals new species relationships // *European Journal of Plant Pathology*. — 2003. — Vol. 109. — P. 841–850.
73. Doyle J. DNA protocols for plants // *Molecular techniques in taxonomy*. — Berlin: Springer, 1991. — P. 283–293.
74. Durka W., Nossol C., Welk E., Ruprecht E., Wagner V., Wesche K., Hensen I. Extreme genetic depauperation and differentiation of both populations and species in Eurasian feather grasses (*Stipa*) // *Plant Systematics and Evolution*. — 2013. — Vol. 299. — P. 259–269.
75. Earl D.A., van Holdt B.M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // *Conservation genetics resources*. — 2012. — Vol. 4, No. 2. — P. 359–361.
76. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study // *Molecular ecology*. — 2005. — Vol. 14, No. 8. — P. 2611–2620.
77. Falush D., Stephens M., Pritchard J. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles // *Molecular Ecology Notes*. — 2007. — Vol. 7. — P. 574–578.
78. Gause G.F. *The struggle for existence*. — Baltimore: Williams & Wilkins, 1934. — 164 p.



79. Gonzalo R., Aedo C., Garcia M.A. Taxonomic revision of the Eurasian *Stipa* subsections *Stipa* and *Tirsae* (Poaceae) // Systematic Botany. — 2013. — Vol. 38, No. 2. — 344–378.
80. Grass Phylogeny Working Group (GPWG). Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae) // Annals of the Missouri Botanical Garden. — 2001. Vol. 88, № 3. — P. 373–457.
81. Grisebach A. Ordo CXLII. Gramineae. Juss. // C. F. Ledebour. Flora Rossica sive, enumeratio plantarum in totius Imperii Rossici provinciis Europaeis, Asiaticis et Americanis hucusque observatarum. — Stuttgartiae: Sumptibus Librariae E. Schweizerbart, 1853. — P. 324–484.
82. Hackel E. Gramineae // A. Engler, K. Prantl (eds.). Die natürlichen Pflanzenfamilien... — Teil. II, Abth. 2. — Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1887. — S. 1–97.
83. Hamasha H.R., von Hagen K.B., Röser M. *Stipa* (Poaceae) and allies in the Old World: molecular phylogenetics realigns genus circumscription and gives evidence on the origin of American and Australian lineages // Plant Systematics and Evolution — 2012. — Vol. 298, No. 2. — P. 351–367.
84. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. — 2001. — Vol. 4, No. 1. — 9 p.
85. Hartl D. L., Clark A. G. Principles of population genetics. — Sunderland: Sinauer associates, 1997. — 563 p.
86. Hodkinson T.R., Chase M.W., Takahashi C., Leitch I.J., Bennett M.D., Renvoize S.A. The use of DNA sequencing (ITS and *trnL-F*), AFLP and fluorescent in situ hybridization to study allopolyploid *Miscanthus* (Poaceae) // American Journal of Botany. — 2002. — Vol. 89, No. 2. — P. 279–286.
87. Kim Y.-D., Kim S.-H., Landrum L. R. Taxonomic and phytogeographic implications from ITS phylogeny in *Berberis* (Berberidaceae) // Journal of Plant Research. — 2004. — Vol. 117. — P. 175–182.

88. Koch C. LXX. *Stipa* L. cod. No. XCVI // *Linnaea* 1848. — Bd. 21, Abth. 2. — S. 440–441.
89. Kramina T. E., Degtjareva G. V., Meschersky I. G. Analysis of hybridization between tetraploid *Lotus corniculatus* and diploid *Lotus stepposus* (Fabaceae-Loteae): morphological and molecular aspects // *Plant Systematics and Evolution*. — 2012. — Vol. 298, No. 3. — P. 629–644.
90. Krzakowa M., Michalak M., Judek M. Genetic differences among the four *Stipa* species endangered and protected in Poland // *Biodiversity: Research and Conservation*. — 2006. — № 1–2. — P. 45–49.
91. Lamarck J. B., de Candolle A. P. *Stipa* // *Synopsis plantarum in flora Gallica descriptarum*. — Paris: H. Agasse, 1806. — P. 124–125.
92. Lindemann E. *Flora Chersonensis*. — Vol. 2. — Odessae, 1882. — 329 p.
93. Linnaeus C. *Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. — T. 1. — Stockholm: Laurentii Salvii, 1753. — 560 p.
94. Linnaeus C. *Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. — Editio Secunda, aucta — T. 1. — Stockholm: Laurentii Salvii, 1762. — 784 p.
95. Liu W.S., Dong M., Song Z.P., Wei W. Genetic diversity pattern of *Stipa purpurea* populations in the hinterland of Qinghai-Tibet Plateau // *Annals of Applied Biology*. — 2009. — Vol. 154, No. 1. — P. 57–65.
96. Liu W., Liao H., Zhou Y., Zhao Y., Song Z. Microsatellite primers in *Stipa purpurea* (Poaceae), a dominant species of the steppe on the Qinghai-Tibetan Plateau // *American Journal of Botany*. — 2011. — Vol. 98, No. 6. — P. 150–151.
97. Lundegardh H. *Pflanzenphysiologie*. — Jena: Veb Gustav Fischer Verlag, 1960. — 717 S.

98. Luo Y., Zhang F., Yang Q.-E. Phylogeny of *Aconitum* subgenus *Aconitum* (Ranunculaceae) inferred from ITS sequences // Plant Systematics and Evolution. — 2005. — Vol. 252. — P. 11–25.
99. Martinovský J.O. Studien über einige submediterrane Federgrassipen // Preslia. — 1972. — Bd. 44. — S. 7–23.
100. Martinovský J.O. Taxonomische Studie über die *Stipa*-Serie *Dasyphyllae* // Preslia. — 1975. — Bd. 47. — S. 249–261.
101. Martinovský J.O. *Stipa* // Flora Europaea. — Vol. 5: Alismataceae to Orchidaceae (Monocotyledones). — Cambridge etc.: Univ. Press, 1980. — P. 247–252.
102. Muséum national d'Histoire naturelle. Vascular Plants collection (P) [electronic resource]. — 2015. — Mode of access: <https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/p/item/search>.
103. Nei M. Genetic distance between populations // American naturalist. — 1972. — Vol. 106. — C. 283–292.
104. Nobis M. *Stipa* × *brozhiana* (Poaceae) nothosp. nov. from the western Pamir Alai Mts (middle Asia) and taxonomical notes on *Stipa* × *tzvelevii* // Nordic Journal of Botany. — 2011. — Vol. 29, No. 4. — P. 458–464.
105. Ochieng J. W., Steane D.A., Ladiges P.Y., Baverstock P.R., Henry R.J., Shepherd M. Microsatellites retain phylogenetic signals across genera in eucalypts (Myrtaceae) // Genetics and Molecular Biology. — 2007. — Vol. 30, No. 4. — P. 1125–1134.
106. van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Willis D.P.M., Shipley P. MICRO - CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Molecular Ecology Notes. — 2004. — Vol. 4, No. 3. — P. 535–538.
107. Peakall R. O. D., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular ecology notes. — 2006. — T. 6, No. 1. — P. 288–295.

108. Pelsler P.B., Nordenstam B., Kadereit J.W., Watson L.E. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. // *Taxon*. — 2007. — Vol. 56, No. 4. — P. 1077.
109. Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. — 2000.— Vol. 155. — P. 945–959.
110. Pritchard J. K., Wen X., Falush D. Documentation for structure software: Version 2.3 [electronic resource]. — 2010. — Mode of access: <http://pritchardlab.stanford.edu/structure.html>
111. Reddy M. P., Sarla N., Siddiq E.A. Inter simple sequence repeat (ISSR) polymorphism and its application in plant breeding // *Euphytica*. — 2002. — Vol. 128. — P. 9–17.
112. Romaschenko K., Peterson P.M., Soreng R.J., Garcia-Jacas N., Susanna A. Phylogenetics of Stipeae (Poaceae, Pooideae) based on plastid and nuclear DNA sequences // *Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons*. — Aarhus: Univ. Press, 2010. — P. 511–537.
113. Romaschenko K., Peterson P.M., Soreng R.J., Garcia-Jacas N., Futorna O., Susanna A. Systematics and evolution of the needle grasses (Poaceae: Pooideae: Stipeae) based on analysis of multiple chloroplast loci, ITS, and lemma micromorphology // *Taxon*. — 2012. — T. 61, No. 1. — P. 18–44.
114. Saltonstall K. Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2002. — Vol. 99, No. 4. — P. 2445–2449.
115. Shan D., Zhao M., Han B., Han G. Examining the genetic diversity of *Stipa grandis* under various grazing pressures // *Acta Ecologica Sinica*. — 2006. — Vol. 26, No. 10. — P. 3175–3183.
116. Sharma R.K., Gupta P., Sharma V., Sood A., Mohapatra T., Ahuja P.S. Evaluation of rice and sugarcane SSR markers for phylogenetic and genetic

- diversity analyses in bamboo // *Genome*. — 2008. — Vol. 51, No. 2. — P. 91–103.
117. Slatkin M. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies // *Genetics*. — 1995. — Vol. 139. — No. 1. — P. 457–462.
118. Stefanut M. The chorology of *Stipa ucrainica* in Romania // *Romanian Journal of Biology. Plant Biology*. — 2009. — Vol. 54, N 2. — P. 149–156.
119. Smirnow P. Die neuen russischen *Stipa-pennata*-Arten // *Feddes Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*. — 1925. — Fasc. 21. — S. 231–235.
120. Smirnow P. Zwei neue russische Stipen // *Feddes Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*. — 1926. — Fasc. 22. — S. 374–375.
121. Smirnow P. Neue Stipen // *Feddes Repertorium specierum novarum regni vegetabilis*. — 1929. — Fasc. 26. — S. 264–271.
122. StatSoft Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 8. — 2006. — Mode of access: <http://www.statsoft.com>.
123. Steudel E.G. *Nomenclator botanicus seu: synonymia plantarum universalis, enumerans ordine alphabetico nomina atque synonyma, tum generica tum specifica et a Linnaeo et a recentioribus de re botanica scriptoribus plantis phanerogamis imposita. Editio secunda ex novo elaborata et aucta. — Pars II. Lit. L – Z. — Stuttgartiae et Tubingae: Cottae, 1841. — 810 S.*
124. Steudel E. G. *Synopsis plantarum glumacearum. — Pars I: Gramineae. — Stuttgartiae: J.B. Metzler, 1854. — 475 p.*
125. Theile H.L., Clifford H.T., Rogers R.W. Diversity in the grass pistil and its taxonomic significance // *Australian systematic botany*. — 1996. — Vol. 9, No. 6. — P. 903–912.
126. Trautvetter E.R. *Incrementa florum phanerogamae rossicae. Fasciculus IV // Acta Horti Petropolitani. — 1884. — T. 9. — P. 224–415.*
127. Trinius C.B., Ruprecht F. *Species graminum stipaceorum. — Petropoli: Typis Academiae Imperialis Scientiarum, 1842. — 189 p.*

128. Tropicos.org / Missouri Botanical Garden [electronic resource]. — 2015. — Mode of access: <http://www.tropicos.org>.
129. Vázquez F.M., Gutiérrez M. Classification of species of *Stipa* with awns having plumose distal segments // *Telopea*. — 2011. — Vol. 13, No. 1 – 2. — P. 155–176.
130. Virtual Herbaria Austria (electronic resource). — 2015. — Mode of access: <http://herbarium.univie.ac.at/database/search.php>.
131. Wagner V., Durka W., Hensen I. Increased genetic differentiation but no reduced genetic diversity in peripheral vs. central populations of a steppe grass // *American Journal of Botany*. — 2011. — Vol. 98, No. 7. — P. 1173–1179.
132. Wagner V., Treiber J., Danihelka J., Ruprecht E., Wesche K., Hensen I. Declining genetic diversity and increasing genetic isolation toward the range periphery of *Stipa pennata*, a Eurasian feather grass // *International Journal of Plant Sciences*. — 2012. — Vol. 173, No. 7. — P. 802–811.
133. Wolfe A. D., Xiang Q.-Y., Kephart S. R. Assessing hybridization in natural populations of *Penstemon* (Scrophulariaceae) using hypervariable intersimple sequence repeat (ISSR) bands // *Molecular Ecology*. — 1998. — Vol. 7, No. 9. — P. 1107–1125.
134. Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // *Evolution*. — 1965. — Vol. 19. — P. 395–420.
135. Zhang X.-L., Yuan Y.-M., Ge X.-J. Genetic structure and differentiation of *Gentiana atunsiensis* W.W. Smith and *G. striolata* T.N. Ho (Gentianaceae) as revealed by ISSR markers // *Botanical Journal of Linnean Society*. — 2007. — Vol. 154. — P. 225–232.
136. Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // *Genomics*. — 1994. — Vol. 20, No. 2. — P. 176–183.

## ПРИЛОЖЕНИЯ

### Приложение 1. Популяции и локалитеты сбора образцов, использованных для морфологического и молекулярно-генетических анализов

Обозначение выборки	Обозначение популяции	Локалитеты сборов	Число образцов для анализа		
			Морф.	SSR	ISSR
БО-1	БО-1	Белгородская обл., Вейделевский р-н, окрестности хутора Попов, 23.05.2012	2	2	2
КК-1	КК-1	Краснодарский край, городской округ Новороссийск, 7 км к Ю от станицы Раевская N 44°47', E 37°30', 19.05.2013	3	3	3
КО-1	КО-1	Курская обл. Курский р-н, 5 км к В от дер Шатовка N 51°32'15", E 36°17'43", 22.06.2013	10	10	5
КО-2	КО-2	Курская обл. Курский р-н, 5 км к В от дер Шатовка N 51°32'04", E 36°17'51", 22.06.2013	4	4	4
КО-3	КО-3	Курская обл., Курский р-н 4 км к СВ от дер. Березка N 51°35'22", E 36°09'44", 22.06.2013	7	7	6
ОО-1	ОО-1	Оренбургская обл., Беляевский р-н, 15 км к СЗ от дер. Воздвиженка N 51°14'02", E 56°41'01", 07.05.2013	10	10	6
ОО-2	ОО-2	Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, 2 км к ЮВ от пос. Айтуар N 51°06'30", E 57°40'54", 30.04.2013	7	7	7
		Ростовская обл., Орловский р-н, 3 км к СВВ от пос. Маныч N 46°27' E 42°43' 17.06.2011	14	0	0
РОВ-1	РОВ-1	Ростовская обл., Заветинский р-н, 10 км на СВ от хут. Киселёвка N 47°22'31" E 44°15'12" 04.06.2010	19	7	9
		Ростовская обл., Орловский р-н, 5 км к ЮЗ от пос. Стрепетов N 46°33' E 42°27' 17.06.2011	21	10	10
РОЗ-1	РОЗ-1	Ростовская обл., Каменский р-н, 2 км к С от пос. Волченский N 48°15'36", E 40°07'47", 05.06.2013	10	10	5

РОЗ-1	РОЗ-5	Ростовская обл., Каменский р-н, 2 км к С от пос. Волченский N 48°15'36", E 40°07'47", 05.06.2013	10	7	7
РОЗ-2	РОЗ-2	Ростовская обл., Мясниковский р-н, 3 км к С от хут. Недвиговка N 47°17' E 39°23', 27.05.2009, 03.06.2013	17	12	6
		Ростовская обл., Мясниковский р-н, 2 км к СВ от хут. Недвиговка N 47°17'02" E 39°22'54" 27.05.2009, 05.06.2011	28	11	8
РОЗ-3	РОЗ-3	Ростовская обл., Куйбышевский р-н, 1.5 км к С от пос. Лысогорка N 47°43'20" E 39°12'33" 11.06.2010	14	9	9
		Ростовская обл., Радионово-Несветайский р-н, 3 км к З от с. Персиановка N47°31' E 39°23' 11.06.2011	16	6	6
РОЗ-4	РОЗ-4	Ростовская область, Красносулинский район, 2 км к ЮВ от д. Малая Федоровка N 47°57'42", E 40°23'59", 12.05.2014	12	0	0



## Приложение 2. Локализация проанализированных геоботанических описаний.<sup>16</sup>

**Ростовская обл. Октябрьский р-н:** **1 – 3** — 2 км на юго-запад от пос. Ягодинка, 12.05.2009; **4 – 7** — 2 км на юго-запад от пос. Николаевка, 12.05.2009. **89** — в 3,3 км к ЮВ от пос. Заозерье, балка Сухая, 10.05.2014. **Мясниковской р-н:** **8** — 4,5 км на юго-восток от пос. Весёлый, Чулекская балка, 17.07.2009; **9, 10** — 4,5 км на юго-запад от с. Генеральское, 12.05.2009; **65** — 3,5 км на юго-восток от пос. Весёлый, Чулекская балка, 12.06.2011; **68** — 5 км на юго-восток от пос. Новостроенка, 06.06.2010. **Орловский р-н:** **11 – 19** — Ростовский заповедник, о. Водный, юго-восточная оконечность, 05.06.2010; **20 – 21** — Ростовский заповедник, о. Водный, центральная часть, 05.06.2010; **38** — там же, 11.08.2011; **22 – 24** — Ростовский заповедник, о. Водный, северо-восточная оконечность, 05.06.2010; **40, 41, 48** — там же, 12.08.2011; **43, 44** — там же, 20.07.2009; **25 – 29** — Ростовский заповедник, о. Водный, западная оконечность, 06.06.2010; **30 – 34** — Ростовский заповедник, о. Водный, северо-западная оконечность, 06.06.2010; **37** — там же, 11.08.2011; **36** — 10 км на юго-запад от пос. Волочаевский, остров, 11.08.2011; **39, 42** — 3 км на северо-восток от пос. Маныч, 12.08.2011; **45 – 47** — 3 км на север от пос. Маныч, 12.08.2011; **49, 50**, — 6 км на юго-запад от пос. Стрепетов, 30.06.2009; **52, 53** — там же, 13.07.2009; **51** — 4 км на юго-запад от пос. Стрепетов, 13.07.2009; **54** — 7 км на северо-восток от хут. Рунный, 11.08.2011; **55** — 6 км на север от хут. Рунный, 26.06.2011; **56** — там же, 13.07.2011; **58** — окраина пос. Черкесский, 30.06.2009; **59** — 6,5 км на юго-запад от пос. Камышевка, 30.06.2009; **62** — там же, 13.07.2009; **60** — 4,5 км на север от пос. Черкесский, 13.07.2009; **61, 63** — 3,5 км на север от пос. Пролетарский, 13.07.2009. **Дубовский р-н:** **35** — 2,5 км на запад от хут. Крюков, 11.08.2011. **Пролетарский р-н:** **57** — 1 км на северо-восток от Пролетарска, 30.06.2009. **Мартыновский р-н:** **64, 80 – 88** — 3,5 км на восток

<sup>16</sup> Описания 1–10 и 35–88 сделаны О.Н. Деминой.

от пос. Новоселовка, 17.08.2009. *Радионово-Несветайский р-н*: **66** — 1,5 км на северо-запад от пос. Атамано-Власовка, 12.08.2011; **67** — 0,5 км на северо-запад от пос. Алексеево-Тузловка, 12.08.2011. *Красносулинский р-н*: **69** — 7,5 км на северо-запад от пос. Божковка, 25.06.2009. **112, 121 – 123** — левый берег р. Лихая, 2,5 км к ВСВ от хут. Чернецов, 13.05.2014. **113, 124** — 2,5 км к С от д. Зайцевка, балка Ольховая, 13.05.2014. **114 – 116, 129** — 3,5 км к З от хут. Садки, балка Панская, 12.05.2014. **125** — 1,5 км к СЗ от д. Зайцевка, балка Отножкина, 13.05.2014. **126** — 1,5 км к СВ от д. Малая Федоровка, балка Калиновая, 12.05.2014. **127, 128** — правобережье р. Кундрючья, 2 км к ЮЗ от д. Малая Федоровка, скальная гряда, 12.05.2014. **130** — 3,5 км к Ю от д. Малая Федоровка, 12.05.2014. **131** — 4 км к ЮЗ от хут. Садки, балка Бирючья, 11.05.2014. *Цимлянский р-н*: **70, 71, 76 – 78** — 4 км на юг от пос. Синий Курган, 22.07.2009; **72 – 75, 79** — 3 км на юго-восток от пос. Синий Курган, 22.07.2009. *Миллеровский район*: **93 – 94** — в 3 км к СЗ от д. Новоуколова, балка Брилева, 19.05.2014. **99** — в 3 км к ССВ от д. Фоминка, балка Михалкина, 18.05.2014. **100, 104** — в 2 км к СЗ от д. Иллиодоровка, балка Попасная, 17.05.2014. **101** — в 3,8 км к С от дер. Каменка, водораздел балки Сухой и Попасной, 17.05.2014. *Чертковский район*: **95** — в 3 км от с. Сохрановка, балка Николин Яр, 20.05.2014. **96** — в 4,5 км к ЮВ от с. Сохрановка, балка Дубинина, 20.05.2014. **97** — в 5 км в З от с. Малая Лозовка, в 300 м к В от трассы "М-4", балка Перерватая, 20.05.2014. **98** — в 7 км к СЗ от с. Алексеево-Лозовское, в 500 м к З от трассы "М-4", балка Букареевская, 20.05.2014. *Каменский район*: **102, 107, 110** — в 2 км к СВВ от дер. Таловатая балка, балка Таловатая, 16.05.2014. **103** — в 4 км к ЮЗ от пос. Гусев, балка Редкая, 16.05.2014. **108** — в 5 км к ЮЗ от хут. Нижнеерохин, балка Грачевская, 16.05.2014. **111, 119** — 1 км к СЗ от хут. Васильевский, 14.05.2014. **117** — 1 км к ЮЮЗ от хут. Нижнеясиновский, балка Ясиновская, 14.05.2014. **118** — 1 км к Ю от хут. Нижнеясиновский, отвершек балки Ясиновской, 14.05.2014. **120** — 0,75 км к Ю от хут. Верхнеясиновский,

верховья балки Ясиновской, 14.05.2014. *Тарасовский район*: **105, 106, 109** — в 2,5 км к С от пос. Штоколов, балка Крутая, 16.05.2014.

**Воронежская обл.** *Кантемировский район*: **90** — 3 км к СЗ от дер. Марьевка, левый борт долины р. Левая Богучарка, 22.05.2014. *Богучарский район*: **91** — в 3,5 км к В от хутора Криничный, верховья балки Криничная, 21.05.2014. **92** — в 3 км к С от пос. Новоникольск, балка Ткачев яр, 21.05.2014.

**Приложение 3. Характеристики использованных SSR-праймеров (по Liu et al., 2011 и Chen et al., 2008)**

<b>Праймер</b>	<b>Последовательность</b>	<b>Рекомендованная температура отжига, °C</b>
SP18	F: GAAGAAGAGCGATGCTAACG R: TGGTGCCTCCTACCGATT	55
SP52	F: CTTAACCTTTTCAAATTGGAAG R: GCAGATCAAGCAGGCAGA	57
SP90	F: ACGTGCCCTGCTCGTCAA R: ACCCTCATCATCCCCTCC	56
SP152	F: CTCAATTTGTCCTTATTTATCT R: TGAAGAATAATATGGAGGTGT	55
SP166	F: ATCAGTGTCGGCCAGCTC R: GTAAAACGACGGCCAGTG	55
SP182	F: CTTCCGAGACCGTTCAGA R: GCTTGAGCTCTTGTCATGA	57
SP185	F: TTCTTCACAACTCTGCAAT R: ATGTCTCCTTTGCCATCA	58
SP199	F: CAAGTCCTATGGGGTCAAC R: AGTAATCTATTCAATCCATCCTT	56
SP202	F: AATTATACGTTAATGAACCAAC R: TCAATGGAGCTTCTTTCC	56
SP207	F: GTGGTCTGTACGGTCACTCA R: CTTGCTTCCATCAGGATTT	57
SP396	F: ATCCATGGCTGCTCCATC R: TGAAAAGTCGCAACAACCT	57
SP419	F: TGTTCCCTACATCGGTAGAACA R: TGAAATCGTAATGATCAGTCA	57
SP441	F: TGATGCCGCATTAACATG R: TTTCGCCATTTGTTTACG	56
SP462	F: GAGAAGGCCATGAACAAG R: GGGCACAACACTGACATC	52
SP475	F: GGGGTGCGAACAAGAAC R: GTAAAACGACGGCCAGTG	54

Asi002	F: AAGACTGCTTGGACTTGGCGAG R: ATCTGTTCCCTATTCCGTCGTG	55
Asi003	F: GCCGAAGCTCGCCAATACCTAC R: AGCAGAATCCCCATCGCAGAAC	58
Asi012	F: CAGAATCTGCAACCCTAGCCG R: TCACCTCACTCGATCTCCTCC	54
Asi015	F: CAAAATCCATTCCGTTTCACAAC R: CAAAATCCATTCCGTTTCACAAC	50
Asi024	F: GGTTACGTCTCCTCGCTGTC R: CAAGTGGGAGGGGGAGGATTC	53
Asi026	F: CCTTACCGGCGCCATTTTTTC R: ACCTACCGTCAGCGGGAGATC	56
Asi032	F: CGCTCCCCTAGCTTTCGTCTC R: ATGCCTGCAGGTCGACGATTG	57
Asi043	F: GACGCGTCTGTGGTGCGAAAG R: TTTCCTCTCTCTCAGCGCAAC	53
Asi048	F: TCCGGCTCCTGAGGTAGTTCATC R: TTCAATAGCAAGAGTGCCCGCC	56
Asi061	F: ACAGCCTCACAGCCACCCAAAGA R: GTGCTGGTAGTGTGACAGTTCAG	51
Asi070	F: TAAGAAGAGTCAACCTCAATACC R: TTCAGAAGAAGGCTAAACAACAG	47

---

Приложение 4. Частоты аллелей взятых в анализ локусов по изученным популяциям (с учетом нуль-аллелей)

Локус	Аллель	PO3-3	OO-2	KO-3	PO3-2	POB-1	KO-2	OO-1	PO3-1	KO-1	KK-1	PO3-5	BO-1
SP18	N	26	7	7	12	17	4	10	10	10	3	7	2
	133	0,500	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	139	0,500	1,000	0,857	0,500	0,500	0,625	0,000	0,000	0,500	0,667	0,500	0,500
	142	0,000	0,000	0,143	0,500	0,500	0,375	1,000	1,000	0,500	0,333	0,500	0,500
SP152	N	26	7	7	12	17	4	10	10	10	3	7	2
	91	0,000	0,071	0,214	0,000	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	93	0,000	0,500	0,143	0,000	0,324	0,000	0,000	0,000	0,900	0,500	0,214	0,000
	95	0,692	0,429	0,071	0,500	0,324	0,625	0,350	0,850	0,000	0,167	0,571	0,500
	97	0,135	0,000	0,143	0,167	0,000	0,000	0,200	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	99	0,019	0,000	0,286	0,000	0,000	0,375	0,200	0,000	0,000	0,000	0,000	0,250
	103	0,019	0,000	0,000	0,333	0,118	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167	0,071	0,000
	105	0,000	0,000	0,071	0,000	0,059	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167	0,000	0,000
	107	0,038	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,150	0,000	0,000	0,000	0,000	0,250
	109	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,150	0,100	0,000	0,000	0,000
	999	0,096	0,000	0,071	0,000	0,118	0,000	0,100	0,000	0,000	0,000	0,143	0,000
SP185	N	26	7	7	12	17	4	10	10	10	3	7	2
	102	0,000	0,714	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	106	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000	0,100	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	108	0,000	0,214	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,000
	110	0,000	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	112	0,481	0,000	0,143	0,083	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,333	0,000	0,000
	114	0,038	0,000	0,214	0,000	0,382	1,000	0,200	0,500	0,500	0,667	0,357	0,500
	116	0,000	0,000	0,429	0,500	0,324	0,000	0,250	0,500	0,500	0,000	0,214	0,500
	118	0,000	0,000	0,000	0,333	0,029	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	120	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,450	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	122	0,000	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	124	0,019	0,000	0,000	0,000	0,147	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,286	0,000
	126	0,404	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	128	0,058	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,071	0,000
	130	0,000	0,000	0,000	0,083	0,088	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	132	0,000	0,000	0,000	0,000	0,029	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	SP419	N	26	7	7	12	17	4	10	10	10	3	7
144		0,000	0,214	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
146		0,000	0,214	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
148		0,000	0,214	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
152		0,423	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
154		0,442	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
158		0,135	0,000	0,714	0,000	0,794	0,375	1,000	1,000	1,000	0,000	0,071	0,750
160		0,000	0,000	0,286	1,000	0,088	0,625	0,000	0,000	0,000	0,333	0,929	0,250
168		0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,667	0,000	0,000
999		0,000	0,357	0,000	0,000	0,118	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Asi024		N	26	7	7	12	17	4	10	10	10	3	7
	101	0,000	0,000	0,000	0,500	0,382	0,000	0,000	0,000	0,000	0,167	0,500	0,000
	135	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500	0,500
	147	0,500	0,000	0,500	0,000	0,118	0,500	0,500	0,500	0,500	0,333	0,000	0,500
	155	0,000	0,500	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
Asi061	N	26	7	7	12	17	4	10	10	10	3	7	2
	122	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,625	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	124	0,846	0,000	0,786	1,000	1,000	0,375	1,000	1,000	0,000	1,000	1,000	0,250
	126	0,154	0,000	0,214	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,000	0,000	0,750
	130	0,000	0,929	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	140	0,000	0,071	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Приложение 5. Результаты апостериорного переопределения образцов популяций РОЗ-5 и БО-1 в программе GenAIEx

образец	исходная популяция	РОЗ-3 (S.zalesskii)	ОО-2 (S.zalesskii)	КО-3 (S.zalesskii)	РОЗ-2 (S.ucrainica)	РОВО-1 (S.ucrainica)	КО-2 (S.ucrainica)	ОО-1 (S.dasyphylla)	РОЗ-1 (S.dasyphylla)	КО-1 (S.dasyphylla)	КК-1 (S.pontica)	переопределенная популяция
42_9	РОЗ-5	14,975	16,000	7,967	8,301	4,562	9,288	14,097	13,699	12,393	4,756	РОВО-1 (S.ucrainica)
42_10	РОЗ-5	11,851	17,465	8,268	6,301	4,895	7,191	11,252	11,469	16,000	6,437	РОВО-1 (S.ucrainica)
42_13	РОЗ-5	11,851	17,465	8,268	6,301	4,895	7,191	11,252	11,469	16,000	6,437	РОВО-1 (S.ucrainica)
42_14	РОЗ-5	11,402	16,134	8,268	3,204	5,997	7,696	10,912	9,840	16,301	7,340	РОЗ-2 (S.ucrainica)
42_15	РОЗ-5	14,390	17,398	8,821	6,477	4,895	8,987	13,796	13,398	14,046	4,738	КК-1 (S.pontica)
42_16	РОЗ-5	12,163	14,803	8,268	3,204	5,997	7,696	10,912	9,840	16,301	7,340	РОЗ-2 (S.ucrainica)
42_17	РОЗ-5	10,148	15,833	6,238	4,903	3,159	5,617	7,310	5,840	12,301	6,738	РОВО-1 (S.ucrainica)
U_1	БО-1	10,144	16,863	5,112	9,699	6,579	3,899	7,252	7,469	8,000	9,057	КО-2 (S.ucrainica)
U_2	БО-1	10,056	17,465	6,123	14,301	8,226	9,084	7,979	8,071	4,602	13,181	КО-1 (S.dasyphylla)

Примечание: приведены обратные логарифмы подобию -- наименьшее значение (выделено красным) соответствует наибольшей вероятности отнесения к данной группе





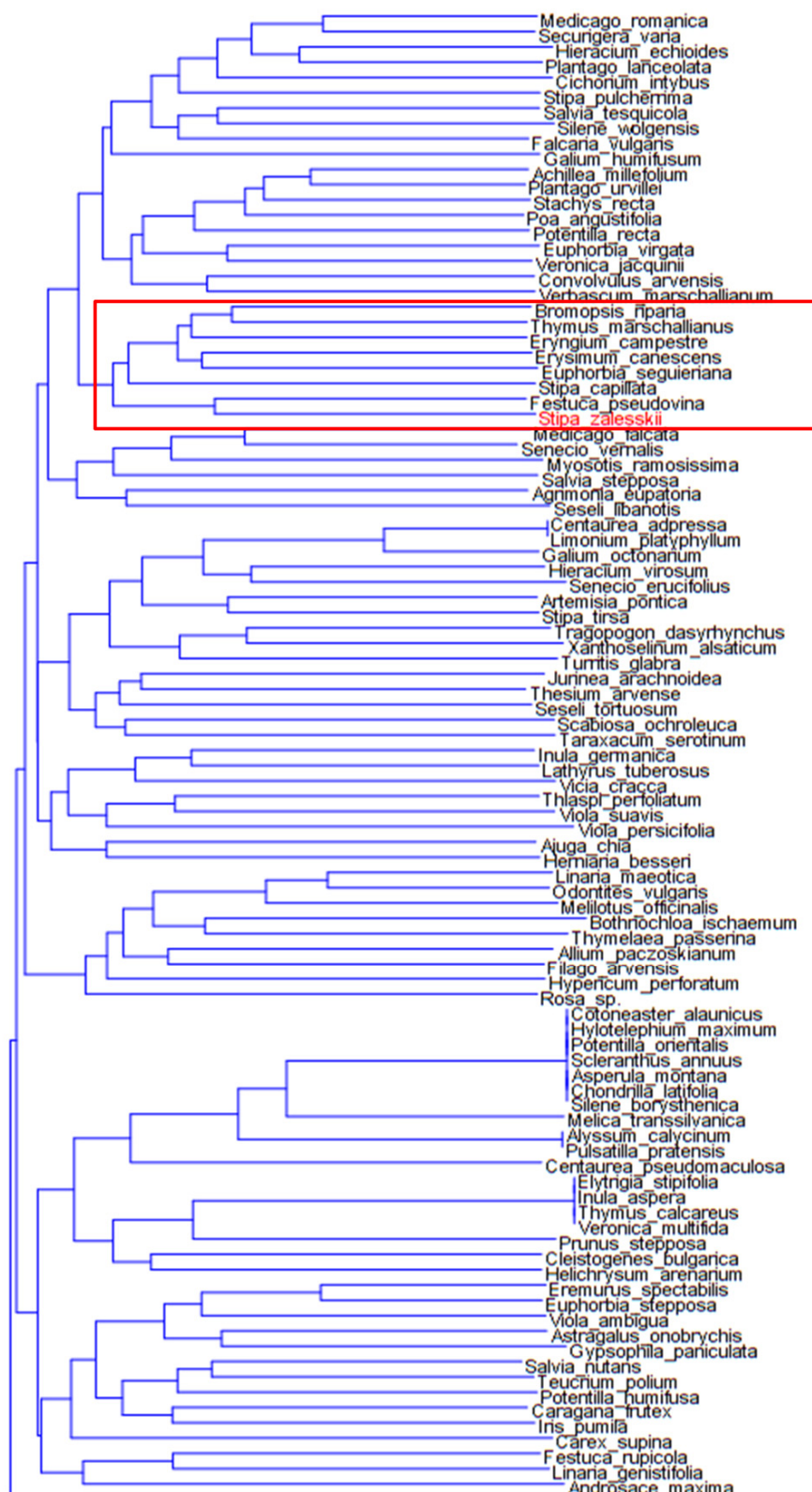




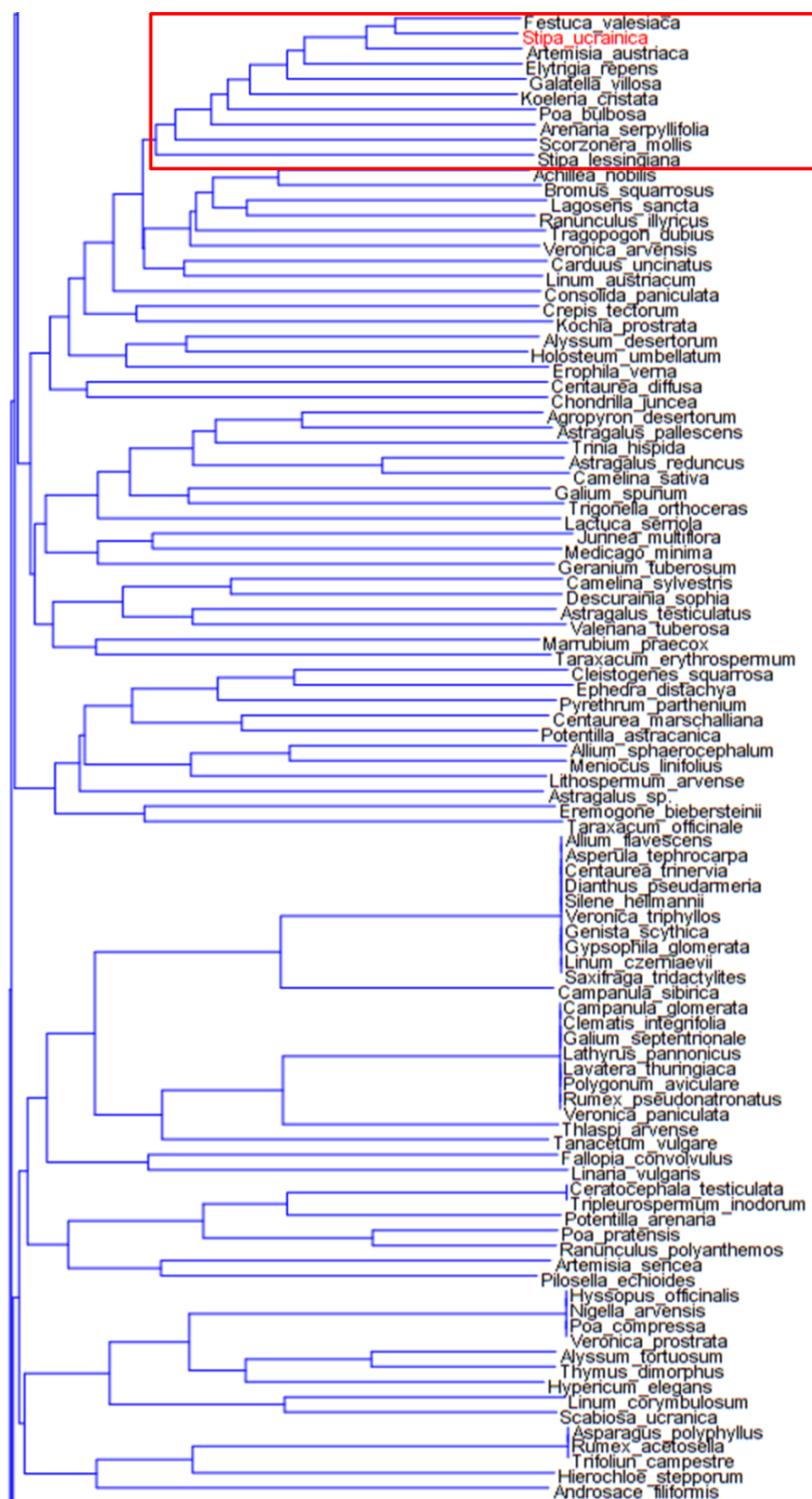




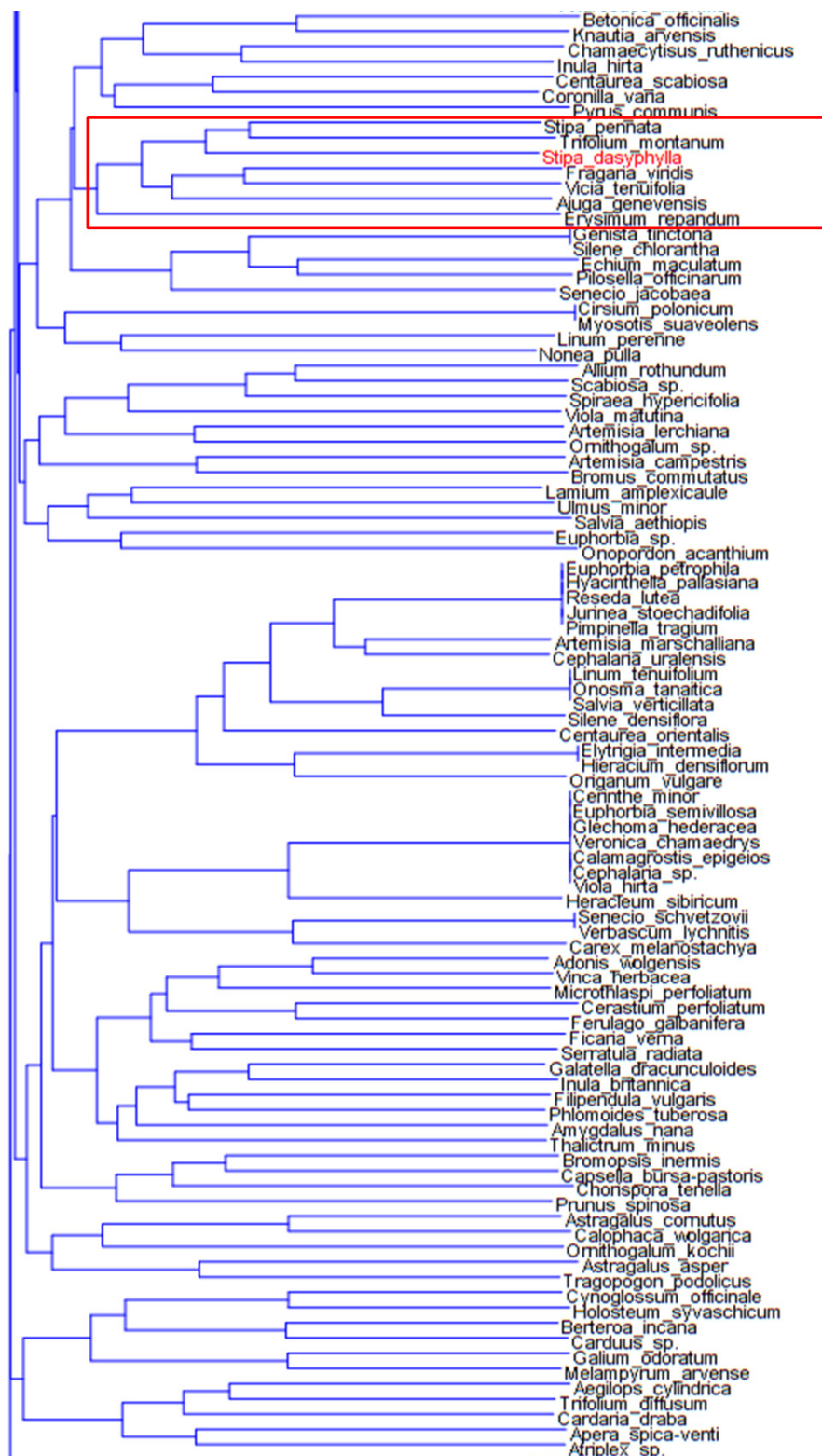
Приложение 7. Neighbour joining кладограмма совметной встречаемости видов на проанализированных площадках. Виды, наиболее близкие по встречаемости к изучаемым, выделены красными рамками.



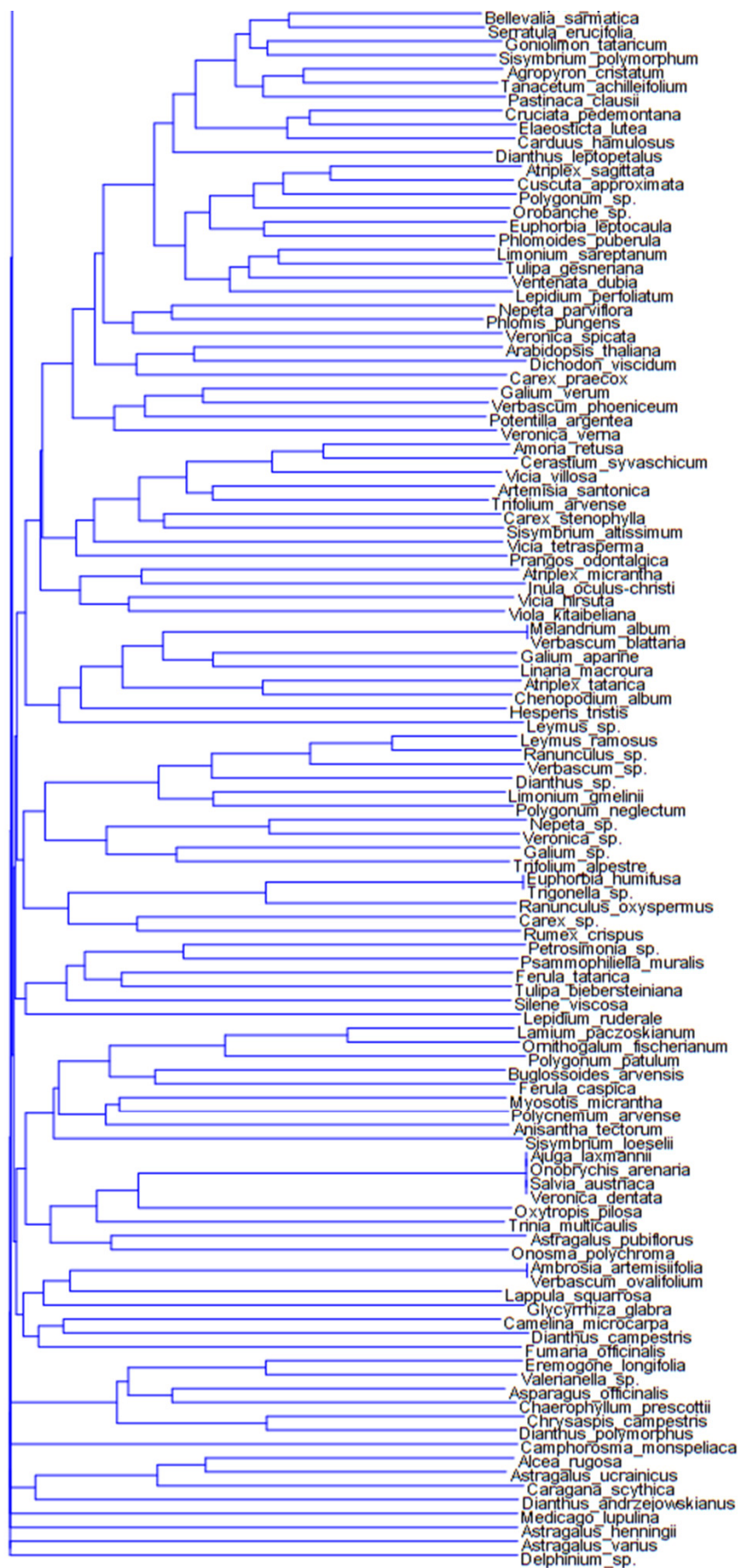
Приложение 7. Продолжение



Приложение 7. Продолжение



Приложение 7. Продолжение





## Приложение 8. Изученные гербарные нетиповые образцы

### *Stipa dasyphylla* (Czern. ex Lindem.) Trautv.

#### Хранящиеся в LE

Белебеевский кант., Чекмагушевский участок, в ½ кв. от дер. Нов. Биккиной, лугово-степная ассоциация, 22.07.193\_, С.Е. Кучеровская и М.М. Антонова (2 дублета).

Илекский район, Степь между пос. Кондратьево и Хут. Шумаевским, залежь лет 14–16, 28.06.1928, Б.А. Федченко и А. Борисова.

Зилаирский кантон, в 3 ½ км на З. от верхн. Сюрюмбаевой и на ВСВ от Каскина. Водораздел между Урман-Ташлой и Иком, ковыльно-разнотравная степь, 30.07.1928, О.Э. Кнорринг.

Бузулукский уезд, хутор Землероб, степь Козьявка, участок северной степи с ковылями и *Filipendula hexapetala*, пробный участок, 28.06.1928, И. Спрыгин, А. Уранов.

Челябинский уезд Оренбургской губернии, каменистая степь, 09.06.1912, И.М. Крашенинников.

Месягутовский кантон, луговая степь между дд. Скиназ Тамак и Лакмы, 02.07.1928, Михайлов.

Башкирская АССР, Мраковский район, между п. Андреевским и д. Белая Глинка, луговая степь на окраине дубово-березового леса, 28.07.1934 С. Кучеровская.

Оренбургский округ, бассейн р. Салмыш, с. Мусина на р. Нети, осиново-березовый лес в 3–4 км к югу от села, 17.08.1930, Е.А. Городков, И.И. Спрыгин.

Башкирская АССР, Мраковский район, близ д. Мряушлы, ковыльные степи на южных каменистых склонах, № 84, 03.07.1934, С. Кучеровская (два дублета).

Южный Урал, окрестности Миасского завода, SW каменистый склон, степная поляна (Ильменский хребет), 07.07.1926, Л. Тюлина.

Южный Урал, Башкирская Республика, Зилаирский кантон, степной участок у д. Байгул, 15.07.1927, Е.Г. Бобров.

Южный Урал, Башкирская Республика, Зилаирский кантон, южный каменистый кустарниково-степной склон близ д. Авамла, 23.07.1927 Е.Г. Бобров.

Зилаирский кантон, в 3 км от Мракова на ЮЗ, открытая поляна между березовыми колками, 03.07.1928, О.Э. Кнорринг.

Белебеевский кант. Чекмагушевский участок, близ сопки Биик-Тау, ковыльно-разнотравная степь, 21.06.1931, С.Е. Кучеровская и М.М. Антонова.

Зилаирский кантон, Хайбулинский зерносовхоз, мятликовая (с *Poa botryoides*) каменистая степь к западу от хут. Яманеаз, 30.07.1930, Н. Иванова.

Месягутовский кантон, луговая степь между д.д. Мухаметово и Ибраево, 20.07.1928, Михайлов (два дублета).

Зилаирский кантон, в 2 км на юг от Мракова, нижняя часть склона с кустраниково-степной растительностью, 30.06.1928, О.Э. Кнорринг.

Башкирская АССР, Мраковский район, близ д. Павловки, ковыльно-разнотравные степи, 14.07.1934, С. Кучеровская (два дублета).

Зилаирский кантон, в 4 км на С от хутора Новотроицкое, плато, склон к Каемарке, ковыльно-типчаково-разнотравная степь, 23.08.1928, О.Э. Кнорринг.

Бугурусланский округ, Серноводский совхоз, небольшой участок разнотравно-ковыльной степи на опушке леса, расположенный к северо-западу от с. Хилково, 26.07.1930, Г.А. Бажанов.

Оренбургская губерния, восточный склон Общего Сырта, растения кумысо-санаторной колонии Уранбаш, Каширинского уезда, степь среди выходов медной руды, 15.06.1924, О. Смирнова.

Оренбургская губерния, восточный склон Общего Сырта, растения кумысо-санаторной колонии Уранбаш, Каширинского уезда, открытые места среди выходов медной руды, 18.06.1924, О. Смирнова.

Оренбургская губерния, восточный склон Общего Сырта, растения кумысо-санаторной колонии Уранбаш, Каширинского уезда, Южный Уранбаш, открытые места на сырту, 05.06.1924, О. Смирнова.

Оренбургская губерния, восточный склон Общего Сырта, растения кумысо-санаторной колонии Уранбаш, Каширинского уезда, Покровский овраг, 18.06.1924, О. Смирнова.

Оренбургская губерния, восточный склон Общего Сырта, растения кумысо-санаторной колонии Уранбаш, Каширинского уезда, Песчаный выступ на Гусининской дороге, 05.06.1924, О. Смирнова.

Оренбургская губерния, восточный склон Общего Сырта, растения кумысо-санаторной колонии Уранбаш, Каширинского уезда, Северный склон к отрогу Мясийкавского оврага, 08.06.1924, О. Смирнова.

Оренбургская губерния, восточный склон Общего Сырта, растения кумысо-санаторной колонии Уранбаш, Каширинского уезда, степные пространства среди заброшенных медных рудников, 16.06.1924, О. Смирнова.

Башкирская АССР, Мраковский район, близ Уракаевой, ковыльная степь на покатых склонах, 09.07.1934, С. Кучеровская.

Аргаяшский кантон, каменистая луговая степь на вершине юго-западного склона к оврагу близ п. Кучукова, Мухамет-Кулуевск. вол. (правобережье р. Миаса), 24.06.1930, С.А. Невский.

Екатеринбургский уезд, на черноземных степных участках около с. Русской Караболки, 27.06.1894, П.В. Сюзев.

Екатеринбургский уезд, на степных участках около с. Караболки, 27.06.1894, П.В. Сюзев.

Екатеринбургский уезд, на юго-восточных склонах горы Сугоманд, 29.06.1894, П.В. Сюзев.

Южный Урал, Башкирская Республика, Зилаирский кантон, степной участок близ д. Саргай, 09.08.1927, Е.Г. Бобров.

Стерлитамакский кантон, сосновый лес с березой и осиной в 3-х верстах к ЮЗ от д. Давлеткулова, поляна, песчаная почва, участок № 25, 02.08.1926, И.В. Новопокровский, М.Р. Новопокровская, П.Х. Михайлов.

Кыштымский Урал, Вер. Шигирская Сопка, на южном склоне каменистой вершины среди сосен, 25.08.1940, К.Н. Игошина, П.М. Букрин.

Кыштымский Урал, гора Сугомак, 55°44' с.ш. 60°27' в.д. южные открытые степные склоны вершины горы с единичными сосной и *Larix*, 19.08.1940, К.Н. Игошина, П.М. Букрин.

Кыштымский Урал, южнее Черной речки, 54°55' с.ш. 60°05' в.д. оп. № 43, южный склон увала, ковыльно-разнотравная степь, 05.08.1940, К.Н. Игошина, П.М. Букрин.

Кыштымский Урал, равнинное Зауралье, МТФ колхоза Коммунар 55°43' с.ш. 60°45' в.д. ковыльник из *St. das.*, *St. joannis*, выгон, оп. № 112, 17.07.1940, К.Н. Игошина, П.М. Букрин.

Оренбургский округ, Илекский совхоз, в дубовом лесу на вершине горы между пос. Начунаевским и Белый Ключ, 11.06.1930, М.С. Хомутова.

Аргаяшский кантон, каменистая луговая степь на сопке по правому берегу Тоги между Н. Асановой и д. Шубиной, Аргаяшская волость, 23.08.1930, С.А. Невский.

Оренбургская обл., Халиловский район, пос. Екатеринославка, разнотравная степь, 25.06.1935, К. Игошина.

Южный Урал, гора Лигляу, горная, сильно вытравленная степь на вершине горы, 29.06.1957, К.Н. Игошина.

Самарская губерния, Бугурусланский уезд, правый берег р. Койковки, на залежи, 07.05.1920, Н. Введенский.

Бузулук.

Аргаяшский кантон, луговая степь на ю. склоне около п. Хоронжее, 13.06.1930, С.А. Невский.

Аргаяшский кантон, каменистая луговая степь на выходе змеевиков, в 500 м на W от д. Н. Казанпорово, 24.07.1930, А.Э. Линд.

Белебеевский уезд, близ Ново-Москова, степной склон на ЗЮЗ между Ялчтау и р. Емелькой, пр. уч. 113, 08.07.1916, И.В. Новопокровский.

Зилаирский кантон, в 3 ½ км от Ибраева, склон к Малой Сурени, 08.08.1928, О.Э. Кнорринг.

Оренбургский округ, Илецкий район, совхоз «Маяк», Кустарниковая степь и ковыльные участки среди нее по оврагу Курсай, 30.05.1930, А.А. Уранов, И.И. Спрыгин, М.С. Хомнова, Ильина.

Оренбургский округ, Илецкий район, совхоз «Маяк», Кустарниковая степь и ковыльные участки среди нее по оврагу Курсай, 30.05.1930, А.А. Уранов, И.И. Спрыгин, М.С. Хомнова, Ильина (два дублета).

Орский район, Н-Симбирская МТС, к северу от пос. Ташлипскон, на западном склоне оврага, 51°52' с.ш. 27°35' в.д., 24.06.1932, Панкратов.

Башкирская АССР, Мраковский район, близ Подгорного, луговые степи, 21.07.1934, С. Кучеровская.

Южный Урал, окрестности Миасского завода, S степной склон, Ильменский хребет, 07.07.1926, Л. Тюлина.

Gubern. Perm. monte Pegosinskaja gora, № 747b, Trautvetter.

Южный Урал, окрестности Миасского завода, S степной склон Ильменского хребта, 22.07.1926, Л. Тюлина.

Оренбургский округ, бассейн р. Киндели, притока Урала, пос. Русавский, кустарниковая степь в лощине по пр. бер. р. Киндели, км в 5 от села, 28.08.1930, И.И. Спрыгин.

Зилаирский кантон, в 1 ½ км от Ургенн. на З., в скалах, 24.08.1928, О.Э. Кнорринг.

Месягутовский кантон, степной склон в долину р. Суна между В. Киги и Ибраево, 13.07.1928. А.К. Носков и П. Хр. Михайлов.

Оренбургская губерния, вершина Ирындык, близ Толкаева, 08.07.1893.

Зилаирский кантон, хр. Ирындык, верхняя часть склона Ареяк-тау, каменистая степь, 14.08.1929, О.Э. Кнорринг.

Месягутовский кантон, степные склоны в долину р. Сунга, на полпути из В. Киги в Ибраево, 13.07.1928, А.К. Носков и П. Хр. Михайлов.

Зилаирский кантон, в 3 км ЮЗ от р. Зергаши, пологий склон с водораздела, 25.08.1928, О.Э. Кнорринг.

Оренбургский округ, бассейн р. Салмыш, с. Мусина на р. Нети, Опущечная степь на краю леса в 3–4 км от села, 17.08.1930, И.И. Спрыгин.

Оренбургский округ, бассейн р. Тока, с. Яфарово, на р. Зиганике, ковыльная степь на плато в 2 км у В от села, уч. № 155 Е. А. Г., 16.08.1930, И.И. Спрыгин.

Буртинский район, Буртинский совхоз овцевода, на дне балки в 5 км к сев.-вост. от п. Васильевское, М.С. Хомутова.

Оренбургский округ, Илекский район, между пос. Алексеевкой / Кондратьево и хут. Шумаево, 27.06.1928, А. Борисова.

Средний Урал, тракт от Манчага к В. Бардшму 56°25' с.ш. 58°20' в.д., южный склон холма, известняки, 12.08.1939, К.Н. Игошина.

Бугурусланский округ, Серноводский совхоз, бассейн р. Сока, с. Кабановка, по склонам и вершине непаханой шишки на левом берегу оврага Ягодные Вершины, 27.06.1930, И.И. Спрыгин.

Зилаирский кантон, от дер. Лирхаменово 2 км на Сев., широкое плато, ковыльно-разнотравная ассоциация., 28.08.1928, О.Э. Кнорринг.

Пермская губерния, Егозинская гора, около Кыштыквинского завода, П. Крылов.

Южный Урал, степь у прииска Калкан (змеевики), 01.08.1927, Л. Тюлина.

Буртинский район, Буртинский совхоз овц. № 50/2, км 5 от уч-ка Сазак к востоку, глубокая балка между бугров, 21.06.1931, М. Золотовский.

Самарская губерния, правый берег р. Койковки, на залежи, 25.07.1920, Терехов (два дублета).

Сергачский уезд, между Ендовищами и Кр. Яром, степные склоны, изредка, 13.06.1922, П.А. Смирнов.

Нижегородская губерния, Сергачский уезд, близ д. Свирина, ковыльный склон среди дубняка, 13.07.1925, П. Смирнов, И. Белов, К. Доброхотова.

Сергиевский район, окрестности Серноводска, опушечная степь – лесная курортная дача к северу от Серноводска, юго-западный склон, 23.06.1931, Е.А. Городкова.

Самарский округ, Самаро-Марьевский совхоз, разнотравно-злаковая степь км в 2-х к юго-западу от центральной экономии зерносовхоза, 30.05.1930, Г.А. Бажанов (два дублета).

Новодевиченский район, правобережье Вачи, степной склон «Лысая Гора», 16.07.1933, И.И. Спрыгин, Т.А. Божанов.

Самарский округ, Погроминский зерносовхоз, Егорьевский массив, образцовый хутор, на опушке леса, 12.07.1929, Е.А. Городкова, Е.К. Штукенберг.

Оренбургская обл., Медногорский р-н, п. Херсонка, ложбина шириной 6–7 м, 16.07.1960, М.Д. Скарлыгина.

Лукояновский уезд, 3-Ю-3, степной склон верховьев дола, идущего к с. Шелонга, в 1 версте от выс. Янькин Стан, 19.06.1926, В. Алехин.

Буртинский район, водораздел р.р. Урала и Илека, пос. Ново-Троицкий по ССЗ склону горы Базид-бай, березовый лесок, 19.08.1931, И.И. Спрыгин.

Самарский округ, Погроминский зерносовхоз, Казанский массив, 3-я экономия, 140 кв., восточный склон около леса в Мордовском доле, 05.07.1929, Е.А. Городкова, Е.К. Штукенберг.

Воронежская губерния, Бобровский уезд, Каменная степь, ковыльная залежь с *Cytisus biflorus*, *Amygdalus nana* – заповедный участок, 17.06.1923, Э.Э. Дитмер.

Каменная степь, левый сухой склон короткой лоцины 24.05.1924, Освет.

Бобровский уезд, Каменная степь, 12.06.1893, Собимевский.

Воронежская губерния, Валуйский уезд, имение гр. Паниной, степная биологическая станция, ковыльный склон, 20.08.1913, В.А. Дубянский.

Саратовская губ., Сердобск. у. Ковыльно-степные участки близ станции Екатериновки Ряз.-Ур. жел. дороги, Т. Келлер.

Воронежская губерния, Валуйский уезд, Степной заповедник гр. Паниной, густой типчаково-ковыльный покров, 25.06.1914, П.П. Орлов.

Бобровский уезд, Каменная степь, хут. Дубовый: Камен, Яруга, близ опушки. 11.07.1913, В.А. Дубянский.

Бобровский у. Хреновое, Казенная степь, Шестикурванный кордон, целина, 25.07.1913, П.П. Орлов.

Пензенская губ. с. Каменка, песчаная степь на Лысой горе, 12.06.1910, И.И. Спрыгин.

Воронежская обл., Хоперский заповедник, остепненная поляна по склону большого оврага западнее Лысой горы, 23.06.1980, Н.Н. Цвелев.

Воронежская губ., Валуйский у. Каменная Яруга, 24.06.1914, П.П. Орлов.

In steppa “Jamskaya” ad urbem Tambow (in pas. Streletzkaaya). Declivitas austro-occidentalis, 15.05.1921, P. Smirnow.

Харьков, 23.03.1852, Черняев.

Луганская обл., Меловский р-н, заповедник «Стрелецкая степь», 04.06.1958, О. Дубовик.

Старобельский р-н, Стрелецкая целина, склон б. Окненной, эксп. NW, 12.05.1927, Е. Лавренко, И. Зоз.

Луганская обл., Меловской р-н, западная граница зап. «Стрелецкая степь», на меловых склонах, 11.06.1958, О. Дубовик.

УССР, Ворошиловоградская обл., г. Брянка, окр. пос. Замковка, на степном склоне, часто, 01.06.1980, А. Дерипова.

Область Войска Донского, Миусское лесничество, Круглин, поляны, начало июня 1911, Г.Н. Высоцкий, Г.А. Степунин.

Ворошиловоградская область, Беловодский р-н, Деркульская опытная станция института леса АН СССР, южный склон Криничной балки, разнотравно-типчаково-грудницева степь, 09.06.1950, А.М. Семенова-Тян-Шанская, А.А. Горшкова.

Elisabethgrad, 15.05.1879, Ed. Lindemann.

Область Войска Донского, Миусское лесничество, поляны, у кустов и задернованная культура, 31.05.1911, Г.Н. Высоцкий, Г.А. Степунин.

Область Войска Донского, Миусское лесничество, Круглая поляна, 05.06.1911, Г. Высоцкий.

Екатеринославская губ., 189—, Анекеченко.

Елизаветград, Н.К. Срединский.

Александровский у., Софиевка, по склону с выходом гранита, 20.06.1915, И. Пачоский.

Область Войска Донского, Миусское лесничество, за дачей И.Р. Дерезаванного, 02.06.1911, Г.Н. Высоцкий, Г.А. Степунин.

Elisabethgrad, 15.05.1973.

Александровский у., Софиевка, изредка, 20.06.1915, И. Пачоский.

Донецкая губ., Глуховское лесничество, поляна разнотравно-ковыльной степи, 12.05.1921, Н. Иванова, Л. Шарова.

Старобельский р-н, Лимаревская целина, середина склона Полчьего яра, с южной экспозиции, пл. № 186, 18.06.1927, Е. Лавренко, И. Зоз.

Старобельский р-н, Стрелецкая целина, правый склон б. Окиеиной, нижняя половина склона с W экспозиции, пл. № 4, 25.06.1927, Е. Лавренко, И. Зоз.

Старобельский р-н, Стрелецкая целина, уклон к балке Березовой, экспозиция южная, 30.05.1927, И. Зоз.

Ucraina austro-orient., Elevatio Donetz., steppum stipaceum “Provalje” prope st. viae ferreae “Krasnaja mogila”, 20.06.1928, P. Smirnow.

Ростовская обл., 18 км на запад от х. Веселый к с. Ремонтному, ковыльные степи, 01.06.1971, Н.П. Литвинова.

Донская обл., Сальский окр., район Западных конно-заводств, целинная степь 1926, Н.Д. Бондарева.

Донская обл., Сальский окр., район Западных конно-заводств, целинная степь, 1926, Н.Д. Бондарева.

Саратов. г., Сердоб. у., Островцы, кустарниковая степь, 25.05.1911, М. Попов, И. Спрыгин.

Волгоградская обл., Кумылженский р-н, сырой песчаный луг, у опушки черноольшаника, возле бывшего хутора Чиганаки-3, 19.07.2001, Г.А. Фирсов. Окрестности Саратова, степной участок около Кумысной поляны, 25.05.1923, Т.А. Божанов.

Саратов, окрестности д. Поливановки, степной участок, № 9, 01.06.1927, Б.А. Федченко, Е.Г. Бобров.

Заволжье, ковыльная степь на меловых останцах «Трех Марах», против с. Баратаевки, 09.08.1932, Л.Е. Родин, Д.В. Лебедев.

Южный склон к долине Вязовке у хут. Сарушкина, целина, 21.06.1928.

2-ой Донецкий окр. Сталинградской губ., хут. Ильменский Н.-Чирской ст., солончаковый выгон на пьедестале II террасы долины Дона, 20.08.1927, Н. Иванова, С. Наумова.

Округ 2-ой Донской, в 15 вер. SW ст. Чернышевской, ровная поверхность, 27.05.1915, Б.В. Кандауров.

Саратовская обл., к югу от Красноармейска, в 3 км сев. д. Ваулино, в дубраве, богаторазнотравная степь, 27.06.1971, С.С. Иконников, Н.П. Литвинова.

Пугачевский уезд, Савушкин хут., Вязовская степь, по склону к западному долу, 21.06.1928, И. Спрыгин.

Молдавия, вост. с. Батыр, Чимишлийского р-на, на поляне, 28.05.1958, Шабалова.

Молдавия, ст. Злоти Чимишлийского р-на, посадка акации, южнее конторы лесхоза, 16.06.1958, А.А. Цыгиколо.

### **Хранящиеся в MW**

Рязанская обл., б. Михайловский у., восточнее г. Михайлова, бл. д. Лубянки, валы древнего городища в устье р. Жраки, склоны южной и западной экспозиции, 10.08.1949, А. Скворцов (два дублета).

Рязанская губ., Михайловская вол., южный склон к реке Проне, близ дер. Ижеславль, 08.06.1929, А. Ипатова.

Рязанская губ., Михайловская вол., южный степной склон около д. Ижеславль, 10.06.1929, А. Ипатова-Кожевникова.

Рязанская губ., Михайловская вол., южный склон к реке Проне, под дер. Ижеславль, 10.06.1929, А. Ипатова.

б. Тульская губ. Веневский у. (ныне Серебрянопрудский р-н, Московск. обл.), с. Белогородье – д. Лобаново, отвершки большого оврага, идущего от Красных выселок через Белогородский лес, склоны Ю и ЮЗ экспозиции, 07.09.1949, А. Скворцов.

б. Тульская губ. Веневский у. (ныне Серебрянопрудский р-н, Московск. обл.), близ с. Подхожее, немного западнее села, склон лощины Татарки, Западной экспозиции, здесь же *Stipa joannis*, *S. capillata*, *Artemisia armeniaca*, 07.09.1949, А. Скворцов.

Тамбовский у., Ямская степь, бл. сл. Стрелецкой, юго-западный склон, 05.06.1919, П. Смирнов (два дублета).

Тамбовский у., степь Лейхтенбергского бл. с. Ивановки, 02.06.1919, П. Смирнов.

Тамбовская обл., Тамбовский р-н, 3 км к северу от д. Вишневка, левый склон б. Осинный Овраг, 19.06.2002, А.С. Соколов, Л.А. Соколова.

Тамбовская обл., Тамбовский р-н, 2 км к северу от д. Вишневка, левый склон 3-го (считая от вершины) правого отворшка балки Осинный Овраг, 20.06.2004, А.С. Соколов, Л.А. Соколова.

Курская губ., Ст. Оскольский у., Ямская степь, 29.06.1926, Н. Прозоровский.

Ямская степь, бл. сл. Стрелецкой, Тамбовский у., северо-восточный склон, 19.06.1919, П. Смирнов.

Курская губ., Старооскольский у., Ямская степь бл. г. Старого Оскола, 1926, Н. Прозоровский.

Ямская степь под Тамбовом, ровная степь, 04.05.1921, П. Смирнов (два дублета).

Стрелецкая степь, под г. Курском, южный склон у Петрина леса, средняя часть, 27.07.1933, М. Иванова (два дублета).

[Курская обл.], южный склон Барыбина лога в восточной части Казацкой степи, 17.06.1935, В. Алехин.

Воронежская обл., Богучарский р-н, Хрипунская степь, 09.07.1998, А.Л. Григорьевская.

«Саянская степь», Курск. у., бл. с. Н. Слободки, пологий южный склон, 1919, В. Алехин.

Стрелецкая степь под Курском, плато между 3-им отворшком Печорина лога и дорогой на Панино, 27.06.1935, М. Иванова.

Курская обл., Стрелецкий р-н, Центрально-черноземный заповедник, Стрелецкая степь, 01.06.1960, Чайков.

Орловский у., Бобринская степь, плакорные условия (на 10 кв. метров в месте со *S. joannis* и *S. stenophylla*), 24.05.1925, А. Куренцов.

Стрелецкая степь под Курском, близ Хвощева лога, плакорные условия, 10.07.1908, В. Алехин.

Казацкая степь, Медвенского р-на ЦЧО, под Курском, Восточный склон отрога к логу Голенькому, 2 треть склона, 20.09.1933, Т. Алабина, Рыбакова.

Тамбовский у., Ямская степь, бл. сл. Стрелецкой, 08.06.1919, П. Смирнов (три дублета).

Ямская степь С.-Оскольского у. Курской губ., водораздел, плакорные условия (бл. д. Кутузовой), 1921, В. Алехин.

Курск. у., «Саянская степь», бл. с. Н.-Слободки, 1919, В. Алехин.

Курская губ., Ст. Оскольский у., Ямская степь, вершина водораздела, 29.06.1926, Н. Прозоровский.

Курская губ., Курская у., Стрелецкая степь, южный склон крайнего лога, 07.06.1919, В.В. Алехин.

Воронежская губ., Бобровского у. Хреновская степь, 23.08.1925.

Тамбовский у., Ямская степь, бл. сл. Стрелецкой, 02.07.1919, П. Смирнов.

Prov. Tambov., Борисоглебск, на песках близ города, 09.07.1880, Д. Литвинов.

Ямская степь бл. сл. Стрелецкой Тамб. у., ровное место, 26.05.–08.06.1919, П. Смирнов.



Воронежская обл., Воробьевский р-н, в окр. с. Березовки, по меловым склонам по р. Томреевки, 18.07.1988, А. Григорьевская.

Тамбовский у., Ямская степь бл. сл. Стрелецкой, ровное место, 15.06.1919, П. Смирнов.

Воронежская обл., Воробьевский р-н, близ с. Березовка, правый берег р. Толучеевки, разнотравно-ковыльная степь на меловом склоне, 18.07.1988, В.Н. Тихомиров, Н.Н. Сычак, Т.В. Цаплиenkova.

Воронежская обл., Кантемировский р-н, в 3 км к СЗ от дер. Марьевка, левый борт долины р. Лев. Богучарка, склон Ю экспозиции 5° крутизной; ковыльная (*Stipa capillata*, *S. tirsia*) степь, N 49,745451° E 40,334734°, 07.05.2013, М.В. Бочарников, С.В. Дудов.

Воронежская обл., Кантемировский р-н, окр. с. Писаревка, левый борт долины р. Богучарка, меловой склон З экспозиции 5° крутизной, карагановая ковыльная степь, N 49,887548° E 40,129897°, 07.05.2013, М.В. Бочарников, С.В. Дудов.

Курская обл., Стрелецкая степь, 20.06.1961, Чижевский.

Ямская степь, Белгородская обл., Губкинский р-н, 06.06.1965, Догсом.

Нижегородская губ., Лукояновский у., бл. Янькин стан – ЗЮЗ склон лога, подводящего к Шелонге, 18.06.1926, В. Алехин, Д. Авершев.

Нижегородская губ., Сергачский у., бл. д. Ендовищи, степной склон, 18.07.1925, П. Смирнов.

Нижегородская губ., Сергачский у., бл. д. Ендовищи, степной склон, 16.06.1926, П. Смирнов, К. Поворова.

Нижегородская губ., Сергачский у., Уразовская вол., между д. Ендовищами и Красным Яром, степной склон к р. Субою, 15.06.1927, В. Алехин, Д. Аверкиев (два дублета).

Нижегородская губ., Лукояновский у., между с.с. Шелонга и Дивный Усад, ЮЗ степные склоны, 13.06.1925, В.В. Алехин, К.В. Доброхотова, И.Г. Белов.

Средне-Волжская обл., Самарский округ, Андреевский зерносовхоз, западный склон балки у хут. Д. Бедного в 5 верстах к северу от д. Проскурино, 14.07.1929, Е.Д. Куцевол (два дублета).

Средне-Волжская обл., Самарский округ, Усманский зерносовхоз, по углу балки, в зарослях кустарников близ хут. Щербинина, в в верстах к западу от с. Перовка, 28.06.1929, Е.Д. Куцевол, Е.А. Городкова, Е.К. Штукенберг.

Средне-Волжская обл., Ульяновский окр., Ульяновский зерносовхоз им. Н.К. Крупской, эк. № 1, по склонам оврага подле пос. Березовского, 25.08.1929, Н.Л. Десяткин.

Пензенская губ., Н.-Ломовский у., с. Мурава, степной склон по левому бер. оврага у Казенного мыса, 11.07.1910, И.И. Спрыгин.

Саратовская обл., Ивантеевский р-н, окр. 6-го отд. совхоза, 14.06.1949.

Верховья р. Голубой, к западу от ст. Трехостровковой, выпуклый низкий правильный округлый холм, покрытый дубовым кустарником, 09.06.1928, П. Смирнов.

Сталинградская обл., Городищенский р-н, село Городище, балка 2 км севернее села, 28.06.1949, А. Григорьева.

Сталинградская обл., Ольховский р-н, бл. д. Нов. Ольховка, к СВ от деревни в 5 км, Каменный лес, 23.06.1949, Л. Моторина.

Верховья р. Голубой, бл. х. Теплового, восточный степной склон балки Тепленькой, 21.05.1938, П. Смирнов.

Саратовская обл., в окрестностях г. Саратова близ с. Разбойщина, в степи, 4–5.06.1917, Д. Янишевский.

Сталинградская обл., Сиротинский р-н, западнее х. Хлебного на Дону, венцы, 07.06.1950, П. Смирнов, В. Левин, В. Павлов, Г. Крапивина, К. Киселева.

Сталинградская обл., Ждановский р-н, Даниловск, мол.-масл. совхоз, 03.08.1935, А.Я. Бронаов.

Сталинградская обл., Ждановский р-н, Даниловск, мол.-масл. совхоз, 22.07.1935, А.Я. Бронаов.

Сталинградская обл., Красноармейский р-н, северный склон балки в 3 км на юго-восток от ж.д. ст. Тингута, 15.08.1950, П. Жудова.

Окр. 6 отделения совхоза, Ивантеевского р-на, Саратовской обл., лугово-степной склон к балке, 14.06.1949.

Средне-Волжская обл., Бугурусланский р-н, Троицко-Пилюгинский зерносовхоз, пойма между дубняками на правом нагорном берегу р. М. Кинеля в окрест. д. Новиковки, 14.08.1929, Е.Д. Куцевол.

Средне-Волжская обл., Бугурусланский окр., Понамаревский р-н, участок целинной степи, расположенный в 1 км к ЮЗ от п. Малоросс, на ровном месте близ облесенного оврага, 15.06.1930, С.Ф. Курнаев.

Средне-Волжская обл., Бугурусланский окр., Сок-Кармалинский р-н, в 3-х км к В от ст. Димки В.-Б. ж.д., участок степи на ровном месте близ оврага, 01.06.1930, С.Ф. Курнаев.

Башкирская АССР, Абзелиловский р-н, в 8 км на запад от Аскерова, разнотравно-ковыльная степь на северном склоне увала, 29.06.1958, П. Жудова.

Башкирская АССР, между Стерлибашевским и Миякинским р-нами, в 3 км на юг от д. Ушак-Кармалы, ковыльно-типчаковая степь, 30.06.1959, П.П. Жудова.

Башкирская АССР, Дуванский р-н, в 6 км на ВСВ от Месягутова, разнотравно-типчаково-ковыльная степь, 02.06.1957, П.П. Жудова, А.Г. Тихонова, Р.И. Шабанова.

Башкирская АССР, Дюртюлинский р-н, в 3 км на С от с. Ст. Болтачево, сильно остепненная вершина гривы в центральной пойме р. Белой, 05.07.1955, П.П. Жудова, В.Н. Вехов, Ю.И. Ерофеева.

Башкирская АССР, Абзелиловский р-н, в 8 км на З от гор. Аскароро, покатая верхняя часть юго-западного склона хребта, степь, 29.06.1958, Гармаш.

Башкирская АССР, Кугарчинский р-н, в 1 км на юг от г. Мракова, разнотравно-ковыльная степь на склоне увала, 04.06.1958, П. Жудова.

Оренбургская обл., Асекеевский р-н, с. Мочегай, холмистое предгорье Урала, степной склон восточной экспозиции, 10.08.1999, Г.В. Дегтярева.

Башкирская АССР, Кугарчинский р-н, в 1 км на юг от г. Мракова, разнотравно-ковыльная степь на склоне увала, 04.06.1958, П.П. Жудова (два дублета).

Фрагменты горных степей на массиве Ю. Крака (Ю. Урал), Бурзянский р-н Башкирии, 10.08.1962, Алексеев.

Башкирская АССР, плато Чуюнчи-Чупаново, остепненный луг, 22.06.1972, Тавасиев Р.А.

Башкирская АССР, Бурзянский р-н, в 10 км на север от пасеки заповедника, каменистая степь, 21.06.1962, П. Жудова.

Башкирская АССР, Кугарчинский р-н, в 1,5 км на юг от г. Мракова, разнотравно-ковыльная степь на сев.-зап. склоне увала, 04.06.1958, П.П. Жудова (два дублета).

Башкирская АССР, Макаровский р-н, ковыльно-келериево-разнотравная степь на южном склоне г. Сагыл, 07.07.1933, Н. Соколова.

Башкирская АССР, Зианчуринский р-н, в 4 км на сев.-зап. от Абуляисово Среднее, слегка вогнутая часть юго-западного склона увала, дерезняковая степь, 22.06.1959, П.П. Жудова (два дублета).

Башкирская АССР, Мелеузовский р-н, в 4 км на ЮЮВ от дер. Басурмановка, разнотравно-злаково-ковыльная степь на северо-восточном склоне увала, 26.06.1959, П. Жудова, М. Груздева.

Белебеевский кантон, степной пологий склон на водоразделе верстах в 2-х к ЮЗ от дер. Утейки, 28.06.1928.

Зилаирский кантон, Башкирской республики, южный степной склон к р. Балакир, близ хут. Балахир, 10.07.1929.

Башкирская АССР, Дуваевский р-н, в 5–6 км на ВСВ от с. Месягутово, степевидный разнотравно-типчаково-ковыльный луг на вершине гривы в притеррасной левобережной пойме р. Ай, 02.06.1957, П. Жудова, М. Лавров.

Оренбургский край, Буртинский р-н, дно балки Курсай, 24.05.1930, Бельчикова, Мошкина, Чернова.

Башкирская АССР, Дюртюлинский р-н, Ангасяковский с/сов., правобережная пойма р. Белой на узкой гриве, 21.08.1924, Е. Филиппович (два дублета).

Украина, Луганская обл., Меловской р-н, отделение ЛГЗ «Стрельцовская степь», пастбище в охранной зоне, заросли *Caragana frutex*, 06.06.1992, Г.В. Гузь.

Харьковская губ., в 6 верстах за Кремянцем, степные склоны, 23.05.1914, К. Залесский.

Харьковская губ., Изюминский у., бл. д. Очеретино, степь И.Н. Романько, 24.05.1915, К. Залесский.

Харьковская губ., склоны к югу от Изюма, 01.06.1915, К. Залесский.

Харьковская губ., Змиевский у., балка Зеленцила бл. д. Сикаш, опушка, 18.05.1915, К. Залесский.

Харьковская губ., Старобельский у., Деркульская степь, 21.06.1915, К. Залесский.

Ворошиловоградская обл., заповедник «Стрелецкая степь», ковыльная степь, 10.06.1956, В. Хохряков.

Луганская обл., Меловской р-н, Байбачий заповедник, в 1 км к югу от хутора Криницкого, 16.06.1966, Саурино.

Луганская обл., Меловской р-н, Байбачий заповедник, в 1 км к югу от хутора Криницкого, 16.06.1966, Милосердова.

Ворошиловоградская обл., Меловской р-н, Стрельцовский Конезавод, в 1 км на запад от с. Терновка, плакорная ковыльно-разнотравная степь, Белова.

Луганская обл., Меловской р-н, Стрелецкая степь, косимый участок в 1,5 км к югу от хутора Крыницкого, 15.06.1966, С. Лавров.

Луганская обл., Меловской р-н, запов. «Стрелецкая степь», 500 м от конторы заповедника, 10.06.1963, Крючкова.

Старобельская степь, 18.06.1965, В. Павлов.

Луганская обл., Меловской р-н, Байбаковский гос. заповедник, в степях, степных кустарниках, 14.06.1965, А. Степанов.

Днепропетровская обл., Новомосковский р-н, степной склон в основании и по днищу лога близ д. Андреевка, 20.05.1982, Ю. Алексеев.

Донецкая обл., Ровеньский р-н, Провальская степь, 03.07.1936, Ф. Гринь.

Сальский окр., целинное плато между сл. «Мартыновка» и «Куберле», в 12–15 в. от Мартыновки, 05.06.1929.

Донская обл., бл. г. Новочеркаска, Артиллерийская степь у ст. Персиановки, дно балки, 04.06.1928, П. Смирнов (два дублета).

Донская обл., Аксайская степь бл. Ростова, западина, 19.06.1928, П. Смирнов (три дублета).

Донская обл., бл. г. Новочеркаска, основание западного щербистого склона балки по р. Аюте, бл. им. Политехникума, 16.06.1928, П. Смирнов (три дублета).

Азово-черноморский край, окрестности с. Тарасовки, Тарасовского р-на, северный степной склон балки, 12.06.1935, А. Воронов (два дублета).

Степь Конский Отвод, Вешенского района, Донецкого округа Сев.-Кавказского края, грива холма вдоль западного склона Крутой балки, 30.05.1927, П. Жудова.

Донская обл., Провалье, степь с уклоном к востоку, 22.06.1928, П. Смирнов.

Ucraina austro-orient., elevatio Donetz., steppum stipaceum «Provalje» prope st. viae ferrae «Krasnaja mogila», 20.06.1928, P. Smirnow.

Ростовская обл., Чертковский р-н, в 4,5 км к ЮВ от с. Сохрановка, балка Дубинина, склон С экспозиции крутизной 10°, клеверово-типчаково-ковыльная степь, 09.05.2013, М.В. Бочарников, С.В. Дудов.

Ростовская обл., Миллеровский р-н, в 3 км к ССВ от д. Фоминка, балка Михалкина, пологонаклонная поверхность, разнотравно-типчаковая степь на залежи, 12.05.213, М.В. Бочарников, С.В. Дудов.

Ростовская обл., Чертковский р-н, х. Шипилов, 01.06.2008, О.Н. Демина.

Молдавия, окр. с. Калфа, Бульбокский р-н, на поляне в гырнецовом лесу, 27.05.1956, В.Н. Кононов.

Молдавия, с. Злоти, на поляне среди дубового леса, 25.07.1956, Г. Шабанова.

Молдавия, СВ с. Джамана Бульбокского р-на, уроч. Джамана гырнец, 04.06.1950, Н. Николаева, Т. Сердунь.

### **Хранящиеся в МНА**

Волгоградская обл., Дубовский р-н, степная балка у с. Горная Пролейка, среди кустов спирей по склону, 59°21' N – 44°59' E, 29.05.1993, В.А. Сагалаев.

Волгоградская обл., Калачаевский р-н, правобережье р. Дона напротив, г. Калача, балка Красная, опушка байрачного леса на склоне северной экспозиции, 19.05.1982, Сагалаев В.А.

Саратовская обл., в окрестностях г. Саратова близ с. Разбойщина, в степи, 4–5.06.1917, Д. Янишевский.

Vicinia vici Perestchepnoie (Rossia, prov. Volgograd, distr. Kamyschin), 59°35' N 45°05' E, alt. ca 300 m s.m., pratum stepposum, 06.06.1999, A.K. Skvortsov, I.A. Schanzer.

Белгородская обл., Вейделевский р-н, северо-западнее хутора Веселый, балка Грачев яр, 50°10,5' с.ш., 38°55' в.д., юго-западный степной склон с песчаной почвой, малочислен, 23.05.2008, Н.М. Решетникова, А.К. Мамонтов.

Курская обл., Медвенский р-н, участок Казацкая степь, южный склон Барыбина лога, 16.06.1936, Н. Каден.

Ворошиловоградская обл., зап. «Стрелецкая степь», ковыльный склон, 09.06.1956, В. Хохряков (два дублета).

Башкирская республика, левобережье р. Сакмары, к сев. от д. Беясовой, верхняя часть склона увала, каменистая степь, 14.07.1931, Н.С. Афанасьев.

Старобельский окр., Харьковской губернии, Деркульская степь, плакорные условия, 22.06.1926, Г. Дохман.

Нижегородская губ., Сергачский у., близ Свирина, ковыльный склон среди дубняка, 13.07.1925, П. Смирнов.

Ucraina austro-orient., Elevatio Donetz., steppum stipaceum “Provalje” prope st. viae ferreae “Krasnaja mogila”, 20.06.1928, P. Smirnow.

Челябинская обл., 15 км к сев. от г. Миасс, Ильменский гос. заповедник, зап. склон Ильменского хр., 22.08.1976, И.И. Русанович, Т. Софейкова (два дублета).

Ворошиловоградская обл., район г. Брянка, окрестности пос. Замковка, на степном склоне, 01.06.1980, А.И. Дерипова.

### **Хранящиеся в RV**

Ростовская обл., Милютинский р-н, 2 км к северу от ст. Селивановская, склон балки северной экспозиции, 21.05.2009, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Чертковский р-н, в 2,5 км к северу от хут. Нагибина, урочище Веденеево, 25.05.2006, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Миллеровский р-н, с. 3-роща, в степи, № 11, 10.05.1915, М.Ю. Зинченко, В.В. Федяева.

Ростовская обл., Миллеровский р-н, правый берег р. Калитвы, ниже Калитвинского лесничества, 19.05.1982, Е. Шолупов.

Ростовская обл., Шолоховский р-н, степи на западной окраине х. Калининского, 28.06.1992, Т.И. Лошник.

Ростовская обл., Шолоховский р-н, окрестности хут. Калининского, степной склон коренного берега р. Дон, 08.06.1992, О.Н. Демина.

Ростовская обл., Кашарский р-н, в 5 км к северу от хут. Вяжа, плакорные участки степи, 28.05.2006, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Чертковский р-н, в 2 км к северу-западу от хут. Артамошкина, балка Ясенева, 27.05.2006, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Чертковский р-н, в 1,5 км к западу от хут. Шипилова, пологие склоны балки Егоровая, 27.05.2006, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Кашарский р-н, в 1 км к западу от г. Кашары, урочище Ореховое, 22.07.2004, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Миллеровский р-н, ~ 5 км, к северо-северо-востоку от хут. Фоминка, ~ 1 км к западу от двувершинного кургана красного песка, верхняя часть степного склона балки, 09.07.2005, Т.А. Карасева.

Ростовская обл., Шолоховский р-н, в 4 км к северу от хут. Яблоновский, склон балки, 28.05.2003, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Область Войска Донского, Черкасский округ, Провальский войск. конн. завод, дорога в Ширинкино, целинная степь, 04.06.1917, К.М. Залесский.

Область Войска Донского, Черкасский округ, Провальский войск. конн. завод, балка Грушевская, целинная степь, 06.06.1917, К.М. Залесский.

Сальский округ, целина, балка, восточная терраса, уч. 35, 16.10.1925, С. Шуков.

Область Войска Донского, Черкасский округ, Провальский войск. конн. завод, дорога к станции, каменистый склон б. Провала, 06.05.1917, К.М. Залесский.

Ростовская обл., поляна в байрачной дубраве в 30 км к северу от с. Миллерово, в 1 км от дороги, 28.05.1961, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., Каменский р-н, Волченский хутор «Колхоз Коммунар», в 7 км от хут. В. на северо-запад, почва, каменистая степь, 16.06.1935, З. Мухартов.

Ростовская обл., Мичулинский р-н, б. Широкая, песчаный южный склон, 23.05.1958, Б. Горбачев.

Область Войска Донского, Черкасский округ, 07.05.1917, К.М. Залесский.

Ростовская обл., Миллеровский р-н, Фоминское лесничество, поляна в урочище Широком, 05.07.1961, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., урочище Короткое, степная опушечная поляна, 20.05.1961, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., Чертковский р-н, Масичевское урочище, совхоз «Донской», 2-ое отделение, каменистая степь на песчанике, 10.06.1963, В.П. Селедец.

Киевский р-н, верховье Б. Садовой, 02.06.1960, Б. Горбачев.

Ростовская обл., Кашарский р-н, х. Артамошкин, урочище Лепяги, степная поляна, 17.06.1963, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Область Войска Донского, Сальский округ, вост. коннозаводства, целинная степь, 25.05.1917, К.М. Залесский.

Область Войска Донского, Черкасский округ, Провальский войск. конн. завод, холмистые каменистые степи между заводом и Королевскими скалами, 03.06.1917, К.М. Залесский.

Шахтинский округ, совхоз № 13, целина в 1 ½ в. к СЗ от усад. хут 2, 05.09.1927, О.М. Полякова.

### **Хранящиеся в гербарии Центрально-Черноземного заповедника**

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий участок, кв. 20, степь, плато, 27.05.1967, А.Ф. Пытова.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, южный склон Хвощева лога, 19.05.1950, С.С. Левицкий.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, 19 кв. степь, 22.06.1969, А.Ф. Пытова (два дублета).

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, 19 кв., степь косимая, 22.06.1969, Ф.И. Хакимзянова.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, 19 кв., некосимый участок, 13.07.1994, И. Золотухина.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, 20 кв., 11.06.2001 (три дублета).

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, 12 кв., выд. 1, склон южной экспозиции ~ 1–2°, 04.06.2003, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, 19 кв., выд. 9, некосимый участок № 1, квадрат 06, 17.08.2005, И.Б. Золотухина.

Курская обл., Обоянский р-н, ЦЧЗ, Казацкий участок, степное плато, 02.06.1966, Лобанова.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, степь в режиме десятилетней ротации с выпасом, кв. 20, выд. 7, 29.05.2012, Т.Д. Филатова.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, степь в режиме десятилетней ротации с выпасом, кв. 17, выд. 1, 29.05.2012, Т.Д. Филатова.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, кв. 20, выд. 7, плакорная степь, 08.06.2012, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, кв. 16, выд. 2, плакорная степь, 09.06.2012, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, кв. 14, выд. 1, в 50 м от кв. 12 и 120 м от Хвощева лога, плакорная степь, 09.06.2012, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий уч-к, кв. 14, выд. 8, Хвощев лог, левая сторона, недалеко от кв. 12, склон южной экспозиции, в средней части, степь, 10.07.2012, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий уч-к, ур. Дальнее поле, кв. 7, выд. 4, РАЗ ~ 30 м западнее ППП № 32ВС, 07.06.2012, Т.Д. Филатова.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий уч-к, кв. 17, выд. 3, Голенький лог, правый нижний отвершек, склон юго-восточной экспозиции в верхней части, 12.07.2012, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий уч-к, ур. Дальнее поле, кв. 11, выд. 2, «Носок сапога», 60 м от Барыбина лога и 300 м от Яблоневого лога, восстановившаяся степь, 19.07.2012, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина.

Белгородская обл., Вейделевский р-н, окрестности хутора Попов, южнее Ур. Гнилое, 23.05.2012, А.В. Гусев, Е.И. Ермакова.

Белгородская обл., Вейделевский р-н, на ЮВ от с. Викторополь, восточнее Горенкова яра, ур. Каменья, Ю-В угол, почти плакор (пологий склон южной экспозиции, ковыльная степь), 28.05.2012, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина.

Белгородская обл., Вейделевский р-н, 3 км на ЮВ от с. Викторополь, окр. ур. Гнилое, ур. Каменья, западная сторона, в средней части, узколистноковыльная степь, 25.07.2012, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина.

Курская обл., Курский р-н, Стрелецкий участок, кв. 16, выд. 13, ур. степь «Пузо», 21.05.2010, Т.Д. Филатова.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, кв. 10, выд. 6, юго-восточнее выд. 17, Барыбин лог, ниже отвершка, пологий склон ЮЗ экспозиции в верхней части, 17.06.2010, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, кв. 10, выд. 2, ур. Дальнее поле, некосимый профиль, ЮВ часть, 17.06.2010, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, кв. 9, выд. 1, ур. Дальнее поле, метров 250 ниже левого верхнего отвершка Барыбина лога, злаковая степь, 18.06.2010, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, кв. 10, выд. 10, ур. Барыбин лог, 21.06.2010, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, кв. 9, выд. 8, правый верхний отвершек Барыбина лога, левая сторона, 50 м от устья, склон ЮВ экспозиции в средней части, некосимая степь, 21.06.2010, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, кв. 25, выд. 37, склон ЮЮВ экспозиции, степь, 29.06.2010, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, ур. Барыбин лог, правая сторона, кв. 11, выд. 13, луговая степь, 30.06.2010, Н.И. Золотухин.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, ур. Дальнее поле, кв. 8, выд. 4, на запад от СЗ угла выд. 5, восстанавливающаяся степь, 29.07.2010, Т.Д. Филатова.

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, ур. Герасимов лог, левая сторона, кв. 12, выд. 1, склон ЮЗ экспозиции, в верхней части, степь, 13.08.2010, Н.И. Золотухин.



***Stipa pontica* P. Smirn.**

**Хранящиеся в LE**

Крым, г Демерджи, яйла, 25.05.1905, Н.А. Буш.

Южный Крым, окрестности Туака, можжевельниковый лес «Канака», 19.06.1929, С. Станков, А. Пегова.

Южный Крым, г Перчем около Судака, открытая луговина на первой вершине, 30.06.1929, С. Станков, А. Пегова.

Крым, окрестности Симферополя, северо-западный пологий каменистый степной (перистые ковыли) склон большого Тотайского эруптива, чаще всего совместно со *S. stenophylla*, 02.06.1927, С. Дзевановский.

Tauria, in decliviis stepposi Mamui-Sultan, 27.06. (10.05.) 1900, N. Puring.

**Хранящиеся в MW**

Восточный Крым, окрестности Карадагской биологической станции, известковый массив Эчки-Дал, степной склон восточной экспозиции, 27.05.1957, П. Смирнов, Н. Шведчикова (два дублета).

Восточный Крым, окрестности Карадагской биологической станции, степные склоны морских террас восточнее массива Эчки-Даг, 20.05.1957, П. Смирнов, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окрестности Карадагской биологической станции, южный степной склон морской террасы восточнее массива Эчки-Даг, 20.05.1957, П. Смирнов, Н. Шведчикова.

Крым, окрестности Судака, гора Сахарная голова, 14.06.1913, К. Залесский.

Восточный Крым, окрестности Карадагской биологической станции, массив Эчки-Даг, степной склон СВ экспозиции, 27.05.1957, П. Смирнов, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окрестности Карадагской биологической станции, массив Эчки-Даг, степной склон В экспозиции, 27.05.1957, П. Смирнов, Н. Шведчикова.

Крым, подъем у Чабан-Кая (дорога Судак–Алушта), северо-восточный склон, 16.04.1913, Л.М. Кречетович.

Восточный Крым, окрестности Судака, восточный склон хребта Перчем, степные участки, 18.05.1977, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окрестности Нового Света, южный склон хребта Сандык-кая, открытые участки в можжевельниковом лесу, 13.05.1977, Н. Шведчикова (два дублета).

Восточный Крым, окрестности Судака, восточный склон хр. Перчем, открытые степные участки среди зарослей колючего можжевельника, 30.04.1977, Н. Шведчикова (два дублета).

Восточный Крым, Карадаг, сев. отрог хребта Карадаг, сев. склон, 04.06.1957, Е. Курченко.

Восточный Крым, окрестности Планерского, степные склоны холмов южнее поселка, 11.05.1978, Н. Шведчикова.

Крым, Бахчисарайский р-н, луговики среди кустов близ Тепе-Кермена, 22.05.1957, Г. Гроссет (два дублета).

Восточный Крым, Карадаг, западный склон хр. Сюрю-Кая, степные участки под вершинными скалами, 30.05.1990, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окр. п. Громовка, скалистый гребень горы Хабалка, 15.05.1988, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, Карадаг, г. Баралы-Кая, водосборная воронка, ковыльная степь, 21.05.1990, Н. Шведчикова.

Крым, Керченский п-ов, возвышенность к югу от с. Акуаш, каменистые склоны, ковыльная степь, 12.06.1928, Б. Добрынин (два дублета).

Восточный Крым, окрестности п. Морское, гребень хр. Паная-Кая, ковыльно-типчачковая степь, 31.05.1986, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окр. п. Веселое, восточный склон г. Харпус-Кая, можжевельново-дубовое редколесье, 16.05.1988, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окрестности Планерского, травянистые склоны холмов юго-западнее поселка, 11.05.1978, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окрестности Планерского, травянистые склоны холмов юго-западнее поселка, 14.05.1978, Н. Шведчикова.

Крым, Керченский п-ов, м. Казантип, на залежах, 01.06.1977, К. Киселева.

Восточный Крым, окрестности Планерского, травянистые склоны холмов южнее поселка, 11.05.1978, Н. Шведчикова.

Крым, Симферопольские дубки, заросли пушистого дуба,  $h = 300$  м, 25.05.1952, Н. Крамова, Т. Дервис.

Крым, г. Севастополь (западная окраина), верховье Соленой бухты, сезонно зеленая низкотравная лужайка,  $44^{\circ}34'15''$  N,  $33^{\circ}24'00''$  E, 28.05.2011, А. Серегин.

Крым, Карадаг, южный склон Сирю-Кая, 31.05.1957, Г. Огуреева.

Восточный Крым, окрестности Планерского, степные склоны холмов близ мыса Топрах-кая /Хамелеонный/, 21.05.1978, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окр. Веселое, вост. склон г. Харпус-Кая, открытые каменистые склоны участки среди можжевельнового редколесья, 16.05.1988, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окр. п. Веселое, г. Чатал-Кая, участок ковыльной горной степи с *Verbascum batanicum* на 3 склоне, 13.05.1988, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окр. п. Веселое, участки ковыльной горной степи на склонах г. Чатал-Кая, 13.05.1988, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окр. п. Морское, гребень Паная-Кая, можжевельново-дубовое редколесье, 05.05.1988, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окрестности п. Веселое, вост. отрог г. Чатал-Кая, степной склон, 13.05.1988, Н. Шведчикова (два дублета).

Крым, Карасубазарский р., на W от с. Ак-Кая, перелог по склону г. Ак-Кая, 14.06.1933, Л. Кокинас.

Крым, Керченский п-ов, совх. Мариенталь, Лештак. р., древний азовско-черноморский вал, 02.05.1934, Е. Хорват.

Крым, Карасубазарский р-н, урочище Кара-Куш в 6 км от г. Карасубазара, полянка в дубках, 21.06.1933, П. Козлов.

Крым, Керченский п-ов, совх. ВЦСПС №1, уч. Арма-Эли, Ленинский р-н, верхняя часть S склона, парпачского гребня, 16.05.1934, Л. Кокинас.

Крым, Карасубазарский р-н, на СВ от с. Арганчик, плато, перелог, 03.09.1933, Кокинас, Розекова.

Дагестан, в 1,5–2 км к северо-западу от совхоза Ильича, 07.06.1969, А. Гаджиомаров.

Дагестан, 27.05.1971, А. Гаджиомаров.

Дагестан, совхоз Ильича, 14.05.1970, А. Гаджиомаров

Дагестан, Магарамкентский р-н, склон северной экспозиции, в кусте *Paliurus*, 15.05.1969, А. Гаджиомаров.

Армения, Джемрук, по левому берегу р. Арпа, 15.08.1959. С.Н. Тюремнов.

Armenia, ad lacum Sevan, prope pag. Schordsha, in lapidosis cacareis, ca 1950 m s.m., 28.07.1929, P. Smirn.

Армения-Азербайджан, 24.07.1929, Л.А. Уткин.

Армения, окрестности оз. Гокча, Шорджа, южный щебнистый склон, 2000 м, 23.06.1929, П. Смирнов.

Армения, окрестности оз. Гокча, Шорджа, южный щебнистый склон, 1950 м, 28.06.1929, П. Смирнов (два дублета).

Transcaucasia, respublica Nachitchevan, prope lacum Batabad, 2300–2400 m, 12.07.1934, L. Prilipko et A. Sutanov.

Azerbajdzhan, distr. Agdash, in faucibus fl. Turjan-tahaj, in jugo Boz-dagh, in fruticetis, 09.05.1940, A. Grossheim.

***Stipa ucrainica* P. Smirn.**

**Хранящиеся в LE**

Ставропольский край, южный берег оз. Маныч-Гудило, 10 км на СЗ от с. Киевка, полынно-типчаковая степь, 03.05.1971, Н.П. Литвинова (три дублета).

Ставропольский край, ЮВ склон г. Стриавамент, ковыльная степь, 23.05.1971, Н.П. Литвинова.

Ставропольский край, Шаманский пол-ов, гора Зеленецкая, 27.06.1928, Е.В. Шифферс-Рафалович.

Ставропольская губ., Александровский у., удельная степь, распадок на СВ склоне, 01.05.1915, И.В. Новопокровский, С.Ю. Туркевич.

Ставропольская губ., Ставропольский уезд, хут. Милосердова, очень пологий северный склон, темно-каштановая степь, ковыльно-типчаковая степь, 22.05.1915, С.Ю. Туркевич.

Pr. Stauripol, distr. Alexandrovsk, 1902, I. Novopokrovsky.

Ставропольская губ., 1902, И. Новопокровский (два дублета).

Ставропольская губ., Благодаринский у., между с. Кистин и Дердетов, каштановая почва, межа среди полей, 19.05.1915, С.Ю. Туркевич.

Ставропольская губ., Благодаринский у., хут., Вас. Сем. Переверзева (ниж. теч. р. Айгурай), плато, каштановые суглинки, ковыльная степь, 16.05.1915, С.Ю. Туркевич (два дублета).

Ставропольская губ., Благодаринский у., хут. Салмина, в. 12 к югу от с. Вознесенского, южный склон широкого увала, каштановая почва, ковыльная степь, 08.07.1915, С.Ю. Туркевич.

Ставропольская губ., Медвеженский у., с. Эсто-Хагинское между Хагин-селя и Гашун-куль, низкое плато, комплексная степь, 08.05.1915, И. Новопокровский.

Дагестан, Буйнакский р-н, Салатовский хр., г. Хазанготау, 27.08.1931, Е. Шифферс.

Ставропольская губ., Больше-Дербетовск., низкое плато, типчаковая степь, 09.05.1915, И. Новопокровский.

Ставропольская губ., Александровский у., удельная степь, хут. Терновский, степь, 02.05.1915, С.Ю. Туркевич.

Сальский округ, пырейная западина в комплексе, приманычская терраса, в 4 вер. к югу от х. Рассыпного, 26.10.1925, С. Ненюков.

Ставропольская губ., Александровский у., удельная степь, плато, легкий склон на юг, каштановый чернозем с пятнами солонцов, 01.05.1915, С.Ю. Туркевич.

Ставропольская губ., Александровский у., удельная степь, между Терновым и Колужным хут., плато, солонцев. чернозем, типчаковая степь с пятнами солонцов, 01.05.1915, И. Новопокровский, С.Ю. Туркевич.

Кубанская обл., стн. Невинномысская, 14.05.1889.

Ставропольский окр., Курсавский р-н, км в 80 к СЗ от с. Янкульского, плоская вершина водораздела балок Шатыр-Курган и Темергаса – левых

притоков р. Б. Янкуль, комплексная разнотравная степь, 06.09.1927, С.С. Ненюков.

Ставропольская губ., Благодаринский у., в 16-ти вер. к западу от с. Винодельного, плато, каштановый чернозем, участок комплексной степи на меже, 21.05.1915, С.Ю. Туркевич.

Ставропольская губ., Святокрестовский у., с. Соломенное, 1902, И. Новопокровский.

Терская обл., Пятигорский окр., г. Бештау, около монастыря, 15. 07.1911, А. Гордягин.

Днепровский у., на новом заповедном участке Аскания-Нова, 05.05.1923, С. Дзевановский.

Днепровский у., на новом заповедном участке Аскания-Нова, 12.05.1923, С. Дзевановский.

Таврическая губ., Днепровский у., Мелитопольский окр., Аскания-Нова, заповедный участок, заповедная ковыльная степь, 02.06.1926, А. Порецкий.

Днепровский у., на степи в урочище «Кролики», Аскания-Нова, 10.05.1923, С. Дзевановский.

Днепровский у., на степи близ питомника, Аскания-Нова, 04.06.1923, С. Дзевановский. (два дублета)

Сталинская обл., Буденовский р-н, с. Хомутово, заповедник «Хомутовская степь», 15.06.1926, Ю. Клеопов. (два дублета)

Таврическая губ., Днепровский у., Мелитопольский окр., Аскания-Нова, заповедная ковыльная степь со *Stipa capillata*, *S. ucrainica* и *S. lessingiana*, 02.06.1926, А. Порецкий.

Область Войска Донского, Миусское, Круглин, каменистые поляны, 03.06.1911, Г.Н. Высоцкий, Г.А. Степунин.

УССР, Ворошиловоградская обл., Перевальский р-н, окр. пос. Исаково, на степном склоне, часто, 30.05.1980, А. Дерипова.

УССР, Мелитопольский округ, заповедная степь Аскания-Нова, 27.05.1927, Т. Вернандер.

Днепровский у., Аскания-Нова, целинные степи, обильно, 13.06.1922, С. Дзевановский.

Херсон, 03.05.1902, И. Пачоский

Одесский у., близ Нечаянного, на целинной степи, обильно, 30.05.1912, И. Пачоский.

Таврическая губ., Аскания-Нова, 30.06.1912, И. Пачоский.

Одесский у., Нечаянное, известняковые степные склоны, редко, 30.05.1912, И. Пачоский.

Область Войска Донского, Миусское, Круглин, поляны, 05.06.1911, Г.Н. Высоцкий, Г.А. Степунин. (два дублета)

Днепровский у., на новом заповедном участке Аскания-Нова, 14.05.1923, С. Дзевановский.

Днепровский у., Аскания-Нова, целинные степи, обильно, 14.05.1922, С. Дзевановский.

Elisabethgrad, 19.05.1875, Ed. Lindemann.

Екатеринославская губ.

Ананьевский у., х. Богдановка, Ань-Мечеть, на целинных каменистых участках, 07.05.1903, И. Пачоский.

Днепровский у., Аскания-Нова, целинные степные склоны, 25.05.1902.

Скадовск-Харлы, на северном Черноморском побережье, по склонам I террасы, у моря, 14.05.1948, Е. Победимова (два дублета).

Ворошиловоградская обл., Провалье, в степи на осыпях у свинофермы, 23.05.1969, Ивашин, Постольнин, Хархот.

Сталинская обл., Новоазовский р-н, с. Хомутово, заповедник «Хомутовская степь», 02.06.1958, Г. Кузнецова, Н. Шапошникова, О. Набоченко.

Таврическая губ., Днепровский у., Мелитопольский окр., Аскания-Нова, ковыльная сенокосная степь (*S. ucrainica* и *S. lessingiana*), 02.06.1926, А. Порецкий.

Сталинская обл., Буденовский р-н, Хомутовская степь, плато, у кустов *Caragana frutex*, 05.06.1954, Д. Доброчаев.

Днепровский у., на заповедном участке Аскания-Нова, 17.05.1923 С. Дзевановский.

Днепровский у., Аскания-Нова, 03.07.1922, С. Дзевановский.

Донская обл., Сальский округ, р-н Западных коннозаводств, целинная степь, 05.06.1926, Н.Д. Бондарева.

Северо-Кавказский Край, Сальский окр., между хут. Садки и р. Мазанкой, II терраса, ковыльно-типчаковая степь, 12.08.1928, С.Г. Горшкова.

Северо-Кавказский Край, Сальский окр., в 5–7 км к юго-западу от стан Потаповской, междуречье Сал–Б. Гашун, ковыльные и ковыльно-полынные (местами) степи, 29.07.1928 С.Г. Горшкова.

Донская обл., Сальский округ, р-н Западных коннозаводств, целинная степь, №№ 212, 213, 1926, Н.Д. Бондарева.

Сальский округ, западина у дороги в Новоселовку, в 8 верстах к западу от х. Лысогорского, 26.10.1925, С. Ненюков.

Rossia merid., ad Tanain inferiorem steppum stipaceum prope pag. Persianovka, non procul ab urbe Novotscherkassk, 11.06.1928, P. Smirnow.

Северо-Кавказский Край, Сальский окр., в 45 км от х. Романовского станицы Дубовской, междуречье Сал–Б. Гашун, типчаково-ковыльная степь, 29.06.1928, С.Г. Горшкова.

Ростовская обл., Орловский р-н, в 7 км на север от пос. Октябрьского, типчаковая степь, 01.06.1971, Н.П. Литвинова.

Ростовская обл., 18 км на зап. от х. Веселый к с. Ремонтному, ковыльная степь, 01.06.1971, Н.П. Литвинова (два дублета).

Калмыцкая АССР, Целинный р-н, 16 км к западу от Элисты, злаково-полынная ассоциация, 02.06.1971, Н.П. Литвинова.

Ворошиловоградская обл., Краснодонский р-н, в 8 км к югу от Краснодона по шоссе на Свердловск, разнотравно-типчаково-ковыльная степь, 14.05.1971, Н.П. Литвинова (два дублета).

Калмыцкая АССР, Ики-Бурульский р-н, 50 км к востоку-юго-востоку от Ики-Бурул, 7 км юго-восток от п. Шатты, комплексная ковыльная степь, 04.06.1971, Н.П. Литвинова.

Волгоградская обл., Клетский р-н, в 3 км восточнее ст. Камышинской, ковыльно-типчаково-полынная ассоциация, 16.06.1971, Н.П. Литвинова.

Калмыцкая АССР, Ики-Бурульский р-н, 20 км на юго-юго-запад от Элисты, на склоне, ковыльно-типчаковая ассоциация, 03.06.1971, Н.П. Литвинова.

In districtu Nowo-Usen gubernii Samara, 1899, С. Borszcow.

[Flora Astracanic] 1885, Krassnow

Молдавия, с. Копанка Бендеровского р-на, гырнецовый лес, 3–4 км южнее села, 16.06.1958, Гринюк.

Молдавия, с. Копанка Бендеровского р-на, на поляне гырнецового леса, в 3–4 км южнее села, 16.06.1958, Галанова.

Крым, окрестности Бахчисарая, вблизи Чурут-Кале, каменистые склоны, 20.05.1984, Н.Н. Цвелев, Д.В. Гельтман, Н.А. Медведева.

Крым, Тарханкут, к-з Большевич, 13-й км шоссе Черноморск–Евпатория, степь, 31.05.1956, И. Новосельская.

Крым, яйла, 13.05.1914, В. Андреев.

Крым, Керченский п-ов, Приморский р-н, степные участки к западу от дер. Державино, 09.06.1955, И. Новосельская.

Крым, п-ов Тарханкут, сухие степные каменистые склоны по северному берегу оз. Донузлав, 23.05.1984, Н. Цвелев.

Крым, восточная окраина г. Симферополя у д. Белая, Известковые склоны, 11.05.1984, Н.Н. Цвелев, Д.В. Гельтман, Н.А. Медведева.

Крым, горная гряда между м. Айя и с. Резервное в 18–20 км к юго-востоку от Севастополя, каменистые склоны, 15.05.1984, Н.Н. Цвелев, Д.В. Гельтман, Н.А. Медведева.

Крым, полустанок Сюрай, юный каменистый степной склон первой гряды, обильно, 27.05.1927, С. Дзевановский.

Крым, Керченский р-н, кустарниковые заросли близ сел. Оссовины на высоте около 70–90 м, открытые места, много, 07.06.1927, С. Дзевановский.

Восточный Крым, Судак, Новый Свет, сухая поляна в седловине между вершинами гор, окаймляющих бухту, 05.06.1967, Полозова, Юрцев.

Крым, п-ов Тарханкут, окрестности пос. Черноморского, степные участки, 26.05.1984, Н.Н. Цвелев, Д.В. Гельтман, Н.А. Медведева.

Крым, Керченский полуостров, скалы, обрывы берега Азовского моря у деревни Культепе, 27.04.1908, Б.Н. Клопотов.

Крым, за Кунаком по балке близ телеграфа на Евпаторию, 12.06.1923, С. Дзевановский (два дублета).

Крым, Керченский полуостров, целинная степь мыса Карабурун (выходы известняка), 29.04.1908, Б.Н. Клопотов.

Крым, Алма, холмы, 13.05.1914, В. Андреев (два дублета).

Крым, Айбарт, каменистая степь, 12.05.1923, С. Дзевановский (два дублета).

Крым, Евпаторийский р-н, 24.06.1925, С. Дзевановский.

Крым, по ложине Ак-Мекеб, хут. Карабреа, 11.06.1923, С. Дзевановский.

Крым, между Севастополем и Балаклавой, 03.05.1906, А. Криштофович.  
Крым, Карадаг, склоны и террасы, 1925, В.Н. Сарандинаки.  
Крым, долина Алмы, 13.05.1914, В. Андреев.  
Крым, Карадаг, на вершине Карадага, 25.04.1927, В.Н. Сарандинаки.

### **Хранящиеся в МВ**

Аскания-Нова, 10/8, 16.05.1927, М. Кукин (два дублета).  
Сталинградская обл., Камышинский р-н, степь на пологом склоне юго-восточной экспозиции в 20 км к югу от Камышина, 05.1961, В. Алехин.  
Сарепта, высоты Ергеней, щебнистый склон, 15.07.1925, П. Смирнов (три дублета).  
Сталинградская обл., Сиротинский р-н, к западу от хут. Хлебного на Дону, Участки степи в «венцах», 10.06.1950, П. Смирнов, В. Левин, В. Павлов, К. Киселева, Г. Крапивина (два дублета).  
Украина, Луганская обл., Меловской р-н, отделение ЛГЗ «Стрельцовская степь», пастбище в охранной зоне заросли *Caragana frutex*, 06.06.1992, Г.В. Гузь.  
Украина, Луганская область, Меловской р-н, Байбачий заповедник, Курская обл, 11.06.1960, Голенкова.  
Rossia merid., ad Tanain inferiorem steppum stipaceum prope pag. Persianovka, non procul ab urbe Novotscherkassk, 11.06.1928, P. Smirnow.  
Украина, Ворошиловоградская обл., зап. «Стрелецкая степь», ковыльный склон, 10.06.1956, А. Хохряков.  
Сальский окр., участок целинной степи у балки «Лесной», в 7–8 верстах от зоостанции, хут. №3, 23.06.1929.  
Херсонская обл., госзаповедник «Аскания-Нова», слабовыпасаемая степь, на байбаковых норах, 31.05.1952, Жучилин.  
Аскания-Нова, заповедная степь, 12.05.1952, В.А. Саракина.  
Ucrainica austro-orientalis, dist. Stalino, inter p.p. Itila et Karakuba, 20.05.1928, G. Klerow.  
Аскания-Нова Мелитопольского округа, начало заповедной, недалеко от экономии, 28.05.1928, Т. Рыбакова.  
Днепропетровская обл., Каларовский р-н, долина р. Обиточной, западина, 26.05.1934, И. Просвирнина.  
Аскания-Нова, 20.5/12.2, типчаково-ковыльная степь, 23.05.1927, М. Куков.  
Аскания-Нова, заповедная степь, близ экономии, 23.05.1928.  
Днепропетровская обл., Коляровский р-н, долина р. Обиточной, западина, 26.05.1934, И. Просвирнина.  
Аскания-Нова, урочище «Кролики», 20.06.1922, И. Пачоский.  
Аскания-Нова, целинные степи – обильно, 13.06.1922, И. Пачоский.  
Аскания-Нова, на степи, 23.06.1922, И. Пачоский.  
Аскания-Нова, 13/4, ассоциация *Stipa lessingiana*, 18.05.1927 (два дублета).  
Аскания-Нова, 19/7–8, перелог, 23.05.1927, К. Ковалев.  
Степь заповедника «Аскания-Нова» Мелитопольского округа УССР, 12.05.1927.



Екатеринославская губ., Александровский у., близ хут. Миргородовка, склон Терновой балки, В.В. Алехин (три дублета).

Аскания-Нова, 14/10.75, между сушняком молочая и полыни, 21.05.1927, М. Куков.

Степь заповедника «Аскания-Нова» Мелитопольского округа УССР, дно лощины в «Кролях», 9,5/9, 17.05.1927.

Степь заповедника «Аскания-Нова» Мелитопольского округа УССР, плакорные условия, среди ассоциации *Stipa lessingiana* + *Festuca sulcata*, 17.05.1927.

Степь заповедника «Аскания-Нова» Мелитопольского округа УССР, плакорные условия, 20.05.1927.

Степь заповедника «Аскания-Нова» Мелитопольского округа УССР, плакорные условия, 26.05.1927.

Аскания-Нова, 21,5/3, дно неглубокого нода, 27.05.1927.

Степь заповедника «Аскания-Нова» Мелитопольского округа УССР, по дну небольшого нода, 18.05.1927.

Аскания-Нова, Мелитопольского округа, заповедная степь близ Аскании, 30.05.1928, Т. Рыбакова.

Аскания-Нова, Мелитопольского округа, начало заповедной степи близ Аскании, 28.05.1928, Т. Рыбакова.

Донская обл., Аксайская степь близ Росинова, 19.05.1928, П. Смирнов (два дублета).

Донская обл., Аксайская степь близ Росинова, западина, 19.05.1928, П. Смирнов.

Новочеркасск, на склоне Туроверовской балки, 26.05.1910, А. Якушев.

Северо-Кавказский край, Сальский окр., Атаманская степь, целина, 22.05.1927, Н. Калибуев.

Донская обл., близ Новочеркаска, степь к востоку от станции Персиановка, западный склон, 29.05.1928, П. Смирнов (два дублета).

Донская обл., степь близ станции Персиановка, защитная полоса, ровное место, 05.06.1928, П. Смирнов (три дублета).

Донская обл., Аксайская степь близ Ростова, западина, 19.06.1928, П. Смирнов (восемь дублетов).

Степь Конский отвод, Вешенского р-на, Донецкого окр., Северо-Кавказского края, на южном склоне, 27.05.1927, Жукова.

Украинская ССР, Ворошиловоградская обл., к юго-западу от с. Тарасовки, степное плато, 11.06.1935, А. Воронов.

Донская обл., близ станции Аксай, южный склон балки, 17.06.1928, П. Смирнов.

Донская обл., Аксайская степь близ Ростова, 19.06.1928, П. Смирнов (три дублета).

Донская обл., близ Новочеркаска, имени Донского Политехникума, северный щебнистый склон к долине р. Аюты, 13.06.1928, П. Смирнов.

Донская обл., Аксай, целина, 18.05.1925, А. Приступа.

Донская обл., Аютинская степь к западу от станции Шахтная, 09.06.1928, П. Смирнов.

Донская обл., близ г. Новочеркаска, близ Персиановки, Артиллерийская степь, южный склон балки, 04.06.1928, П. Смирнов (два дублета).

Донская обл., Аксайская степь близ Ростова, верховье балки Камышевахи, дно балки, 12.06.1928, П. Смирнов.

Донская обл., степь близ станции Персиановка, западина, 06.1928, П. Смирнов.

Молдавия, станция Перевал (село Корнешты) окр. с. Романовки, Бельская степь, 11.05.1957, Г. Гроссет.

Молдавия, окр. с. Бульбока, на степных полянах среди дубового леса, 16.05.1956, Корецкая.

Восточный Крым, Карадаг, сев. отрог хребта Карадаг, сев. сторона, 04.06.1957, Е. Курченко.

Восточная Крым, Карадаг, г. Святая, близ вершины, 20.05.1962, Е. Курченко. К сев.-зап. от с. Тарасовка, Тарасовского р-на, южный каменистый степной склон, 11.06.1935, А. Воронов.

Восточный Крым, Карадаг, хребет Карадаг, склон северной экспозиции, 25.05.1962, Е. Курченко.

Восточный Крым, Карадаг, западина между Святой горой и Хоба-Тепе, 29.05.1962, Е. Курченко.

Крым, Судак, Феодосийский р-н, окр. села Отулаг к северо-зап. от селения, 18.05.1933, Ворошилова.

Крым, степной участок, у подножья N склона Кара-Дага, 08.04.1913, Л. Кречетович.

Крым, Симферополь, степные луговины в Симферопольских дубках, 15.05.1956, Г. Гроссет.

Крым, окр. Симферополя, степные луговики в Симферопольских дубках, что к ЮЗ от Украинки, 04.06.1957, Г. Гроссет.

Крым, Фрайдорфский р-н, с-х Малай, каменоломни на В от совхоза, 11.05.1932, Кокинас.

Восточный Крым, Карадаг, степной склон Карадагской балки, 27.05.1990, Н. Шведчикова.

Крым, Керченский п-ов, верх. Часть В склона древнего азовско-черноморского вала, 04.06.1934, Е. Хорват (два дублета).

Крым, Керченский п-ов, вост. склон возвышенного западного берега Чокракского озера с сухой степью, 17.06.1928, Б. Добрынин.

Сухие склоны западного берега Чокракского озера, 17.06.1928, Б. Добрынин.

Крым, Керченский п-ов, наверху Тарханской возвышенности полого наклоненный к С склон, разнотравная степь, 06.06.1928, Б. Добрынин.

Восточный Крым, окрестности Морского, холмы Харачи-Дересин-Сырт, степной склон к Капсихорской долине, 29.05.1986, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окр. п. Морское, холмы Харачи-Дересин-Сырт, ковыльная степь на вост. склоне, 29.05.1986, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окр. п. Морское, западный скалистый склон, г. Паная-Кая, 31.05.1986, Н. Шведчикова.

Крым, Ленинский р-н, с-хоз ВЦСПС №1, на уч. сел. Арма-Эли, в ½ км на С от Парначского гребня, на узкой полосе между дорогой и линией телеграфа, слабо волнистая равнина с легким уклоном на З, 09.05.1934, Л. Кокинас.

Восточный Крым, окр. п. Морское, гребень Паная-Кая, степные участки, 05.05.1988, Н. Шведчикова.

Крым, Керченский п-ов, Ленинский р-н, с-хоз ВЦСПС №1, на уч. Арма-Эли, верхняя часть Ю склона Парначского гребня в 200 м на З от Сюрюн-Оба, 13.05.1934, Л. Кокинас (два дублета).

Крым, Караби-Яйла, плато на Ю от дер. Казанлы, 18.07.1933, Е. Хорват.

Восточный Крым, Карадаг, г. Карадаг, склон северной экспозиции, 21.05.0962, Е. Курченко.

Восточный Крым, Карадаг, по тропе на хребте Карадаг, 18.05.1962, Е. Курченко.

Восточный Крым, Карадаг, Святая гора, близ вершины, 20.05.1962, Е. Курченко.

Крым, Чатыр-Даг, кв. 363, 07.07.1980, Т. Вылегжанина.

Крым, кладбище у Кутлака, 15.04.1913, Л. Кречетович.

Восточный Крым, Карадаг, хребет Лобовой, близ вершины, 05.06.1962, Е. Курченко.

Крым, Карадаг, южный склон хр. Сюрю-кая, 03.06.1957, Г.Н. Огуреева (два дублета).

Крым, между Рыбачьим и Приветным, на 41 км, верхушка холма по западному склону, 25.05.1963, П. Смирнов (два дублета).

Крым, Джанкойский р-н, Караул-Джангора, ССЗ склон холма, степь на щебнистой почве, 12.07.1927, Н. Шостенко (два дублета).

Восточный Крым, окрестности Судака, восточный склон хребта Перчем, открытые участки в можжевелевом лесу, 18.05.1977, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окрестности Судака, на склонах ущелья в хребте Перчем, 17.05.1977, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окрестности Судака, восточный склон хребта Перчем, степные участки, 18.05.1977, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, окрестности Планерского, степные склоны холмов юго-западнее поселка, 14.05.1978, Н. Шведчикова.

Восточный Крым, Карадаг, г. Святая, сев.-вост. склон, поляна в лесу, 05.06.1957, Е. Курченко.

Крым, Карадаг, холмы по дороге к Эчки-долу, --.05.1957, П. Смирнов.

Восточный Крым, Карадаг, осыпи по берегу моря у подножья хр. Карагач, 15.05.1957, Н. Шведчикова.

Крым, окр. Судака, г. Ай-Георгий, восточный щебнистый склон, ок. 250 м, 13.06.1958, П. Смирнов.

Крым, окрестности Карадагской биостанции, г. Эчки-Даг, вост. склон, 27.05.1957, П.А. Смирнов, Н. Шведчикова, Е. Курченко, Г. Огуреева.

Восточный Крым, Карадаг, осыпи по берегу моря у подножья хр. Карагач, 16.05.1957, Н. Шведчикова.

Крым, окр. Судака, г. Сокол, западный склон, 13.05.1959, Н. Шведчикова.

Крым, Приветное (Ускут), южный щебнистый склон, 08.06.1960, П. Смирнов.

Восточный Крым, окр. пос. Орджоникидзе, северный склон хр. Биюк-Янышар, 06.05.2004, В.В. Лукьянов.

Восточный Крым, Карадаг, холмы близ биологической станции, 08.06.1928, Д. Сырейщиков.

Крым, Гончарное, в 25 км к вост. от Севастополя, можжевельниковое редколесье по юго-вост. склону, 300 м, 22.05.1962, П. Смирнов, Н. Шведчикова (три дублета).

Крым, Карадаг, склоны, 15.05.1963, Л.В. Денисова.

### **Хранящиеся в МНА**

Россия, Калмыкия, южная оконечность Ергеней, балка Гашун-Сала, степные склоны, 45°40' N – 44°18' E, 07.05.1994, С. Майоров, И. Шанцер (два дублета).

Волгоградская обл., правобережье р. Дона, напротив г. Калача, Калачевский р-н, промоина на склоне южной экспозиции балки Красной, 02.06.1982, Сагалаев В.А.

Россия, Волгоградская обл., Светлоярский р-н, верховья р. Тингуты, глинистая полупустыня, понижение на плакоре, 48°17' N – 44°19' E, 23.05.1993, В.А. Сагалаев.

Волгоградская обл., Калачевский р-н, правобережье р. Дона напротив г. Калача, балка Красная, склон южной экспозиции, 19.05.1982, Сагалаев В.А.

Россия, Астраханская обл., г. Большое Богдо близ оз. Баскунчак, с предгорья, балочка 48°08' N – 46°51' E, 27.05.1990, Г. Клинова, Т. Рыбникова, В. Сагалаев, И. Шанцер.

Волгоградская обл., район Иловлинский, правобережье р. Дона близ станицы Сиротинской, ложбина и края оврага, 10.06.1979, В.В. Макаров.

Россия, Калмыкия, к юго-востоку от Элисты, 5 км юго-восточнее хр. Хамур, балка Найн-Шар, степные склоны 46°12' N – 44°05' E, С. Майоров, И. Шанцер.

Россия, Калмыкия, Целинный р-он, 10 км юго-западнее Элисты, верховья р. Найн-Шар, степной склон, 46°14' N – 44°07' E, 13–15.08.1993, В.А. Сагалаев.

Волгоградская обл., Дубовский р-он, степная балка у с. Горная Пролейка, 49°21' N – 44°59' E, 29.05.1993, В.А. Сагалаев.

### **Хранящиеся в RV**

Пролетарского р-на колхоз «Сталинский Путь», правый берег р. Маныча в 7 км к юго-западу от ст. Пролетарской, целинная степь, 29.05.1935, С.К. Самоходкина.

Сальский окр., целина в 4-х верстах к северо-востоку от хут. №2, Совхоза №5, Западно-коннозав. район, 10.07.1928, О.М. Полякова, Г.Л. Шендриков.

Донецкая обл., Ровенецкий р-н, ст. Кр. Могила, В.К.З. им. Ворошилова, мощный, сильновыщелоченный чернозем на лессовидном суглинке, ковыльно-типчаковая целина, 05.06.1936, Ю.С. Гоцельский.

Донецкая обл., Ровенецкий р-н, ст. Кр. Могила В.К.З. им. Ворошилова, к северо-западу в 2 км от х. Ольховского, маломощный сильновыщелочный, чернозем на щебне, ковыльно-типчаковая целина, 01.06.1936, Ю.С. Гоцельский.

Донецкая обл., Ровенецкий р-н, ст. Кр. Могила, В.К.З. им. Ворошилова, к юго-юго-западу в 2 км от х. Ольховского, маломощный сильновыщелочный, чернозем на щебне, ковыльно-типчаковая целина, 09.06.1936, Ю.С. Гоцельский.

Донецкая обл., Ровенецкий р-н, ст. Кр. Могила В.К.З. им. Ворошилова, к западу-северо-западу от х. Первомайского, слаборазвитый сильновыщелоченный щебневатый чернозем на щебне, типчаково-ковыльная целина, 30.05.1936, Ю.С. Гоцельский.

Ростовская обл., Степковский р-н, южный пологий склон между пос. Зерновое и Камышин, типчаково-мятликовая степь, 28.05.1950, Пашков.

Ростовская обл., Заветинский р-н, 6 км к востоку от Киселевки, злаково-чернополынная степь, 03.06.1950.

Донская обл., хутор Ревин, 17.05.1901, Дубянский.

Ростовская обл., Заветинский р-н, в 8 км к юго-юго-востоку от Заветного, типчаковая степь с островками ковылей, 04.06.1950, Пашков.

Ростовская обл., против ст. Каданской, на правом берегу р. Дон, пойменный лес, 28.05.1961, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., Верхне-Донской р-н, окр. х. В.-Лопатина, урочище Кузьмина, 23.05.1961, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., Вешенский р-н, полянка у леса, урочище Короткое, 20.05.1961, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., южный склон степной балки на высокой каменистой степи в 6 км от х. Лихого, 30.05.1961, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Хоперский округ, х. Суруги, степь, 29.06.1929, С. Марков.

Область Войска Донского, окр. Черкасский, 15 верст к северо-востоку от Аксая, целинная степь, 08.06.1917, К.М. Залесский.

Ст. Пролетарская, Пролетарского р-на, колхоз «Сталинский Путь», река Маныч, ж.д. полотно в 7 кв. к юго-западу от станции, юго-западному склон в  $5^{\circ}$ – $10^{\circ}$  к р. Маныч, верхняя и средняя его части, Целинная степь, 29.05.1935, Д. Дугуян.

Ростовская обл., Зимовниковский, северный песочный склон к д. М. Куберне, ковыльная степь, 24.06.1955, Д. Дугуян.

Ростовская обл., Зерноградский р-н, 15 км к юго-востоку от х. Веселого, на водоразделе в верховье б. Василевской, на дерновинно-злаковой степи, 11.05.1966, В.П. Селедец.

Ростовская обл., Мигулинский р-н, б. Широкая, песчаный южный склон, 23.05.1958, Б. Горбачев.

Ростовская обл., Раздорский р-н, 8 км от х. Топилина, опушка Дедова леса, 08.06.1962, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., 30 км на север от г. Миллерово, лесная поляна в пойменной дубраве, 28.05.1961, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., Персиановский степной заповедник, 09.06.1959, Д. Дугуян.

Ростовская обл., зерноградский р-н, юго-восточнее х. Веселый 25 км, северный склон б. Васильевская (верхняя часть), мятликовый сбой, 11.05.1966, Г.И. Степнин.

Ростовская обл., Тагинский р-н, б. Мечетновская, каменистая степь на песчанике, 09.05.1964, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., с. Ново-Московка, 17.05.1961, Г.М. Зозулин, В.П. Селедец.

Ростовская обл., Заветинский р-н, овцесовхоз им. 17-ой партконференции, на степи, 20.05.1966, В.П. Селедец.

Аксай, целинный участок, близ станицы, 11.05.1924.

Ростовская обл., Ремонтненский р-н, северный склон к оз. Цанхак по пути между 7-й фермой 16-го свх. – к-з «Красный Партизан», 29.05.1950, Дугуян, Пашков.

Пос. Персиановка, целинная степь, 26.07.1936.

Донская обл., городской хутор Талока, глинистая почва, 18.05.1918, И. Чернявский.

Мечетинский конзавод, № 157, им. 1-ой конной армии, 26.05.1951, Пашков.

Конзавод им. Фрунзе сальского р-на № 161, 26.05.1951, Пашков.

Пролетарский р-н, концессия «Маньч», 07.07.1927.

Ново-Ермаковской ст-цы бл. ст. Тагинская, 02.06.1917, К.М. Залесский.

Область Войска Донского, Сальский окр., зап. коннозаводства, зим. быв. И. Кузнецова, 16.05.1917, К.М. Залесский.

Область Войска Донского, Сальский окр., зап. коннозаводства, зим. И. Супрунова, Маньч II терраса, целинная степь, 21.05.1917, К.М. Залесский.

Кузнецова, 16.05.1917, К.М. Залесский.

Область Войска Донского, Сальский окр., зап. коннозаводства, зим. Янова, Маньч II терраса, целинная степь, 10.05.1917, К.М. Залесский.

Ростовская обл., Заветинский р-н, в 4-х км восточнее хут. Веселого, целинная степь на водоразделе Ергеней, 02.06.1950, Пашков, Дугуян.

Область Войска Донского, Черкасский окр., Провальский войск. конн. завод, холмистая степь между заводом и королевскими скалами, 03.06.1917, К.М. Залесский.

Область Войска Донского, Черкасский окр., Провальский войск. конн. завод, балка Грушевская, целинная степь, 06.06.1917, К.М. Залесский.

Ростовская обл., Зимовниковский конзавод, верхняя часть южного склона к д. Солянка, типчаково-ковыльная степь, 20.06.1955, Дугуян.

Ростовская обл., Западный р-н, восточная часть р-на у Бурунчука, 26.05.1950, Дугуян.

Ростовская обл., Заветинский р-н, 3 км к югу от х. Ториевого, на степи, 18.05.1936, В.П. Селедец.

Область Войска Донского, Донской окр., блих ст. Корельниково, комплексная целинная степь, 23.05.1917, К.М. Залесский.

Область Войска Донского, Сальский окр., зап. коннозаводства, 2-я терраса Маныча между зим. Гудовским и Орловым Подвалом, 1917, К.М. Залесский.

Область Войска Донского, Черкасский окр., Провальский войск. конн. завод, целинная степь, 06.05.1917, К.М. Залесский.

Область Войска Донского, Черкасский окр., ст. Шахтная, Аютинская табунная талока, целинная степь, 07.05.1917, К.М. Залесский.

ВКЗ им Буденного Сальского р-на, 07.05.1936, С. Калинин.

Область Войска Донского, Ростовский окр., табунный отвод гниловской станицы 15 верст к северо-востоку от Степной, целинная степь, 13.05.1917, К.М. Залесский.

Сальский округ, комплекс солонцов, в 1½ – 2 верстах на запад-северо-запад от кургана Каменного, 14.10.1925, И. Новопокровский.

Сальский округ, в 200 саж. к северо-востоку от кургана Лысогорского, 15.10.1925, И. Новопокровский.

Сальский округ, толока Приманычская терраса, верстах в 2½–3 к юго-юго-западу от к. Каменного, 15.10.1925, С. Ненюков.

Область Войска Донского, Сальский окр., вост. Коннозаводства, зим. Нечаева, б. Греков, понижение, 25.05.1917, К.М. Залесский.

Северо-Кавказский Край, целина верстах в 3 на юго-юго-запад от хут. Ильичева, 03.08.1928, В.М. Богданов, Н.Н. Андреева.

Station Sashun, Sal district of Don territory, 06.08.1930, I. Novopokrovsky.

Ростовская обл., совхоз «Донской», каменистая степь на рыхлом песчанике, 11.06.1964, В.П. Селедец.

Ростовская обл., Каменский р-н, каменистая степь на плотном песчанике, 08.06.1964, В.П. Селедец.

Сальский окр., остатки целины по дороге между б. Купеной и Погибельно, 03.10.1925, С. Жуков.

Киевский р-н, верховье б. Карениной, 05.06.1960, Б. Горбачев.

Киевский р-н, пойма р. Нагольной, у х. Морозовского, 01.06.1960, Б. Горбачев.

Аксай, северная сторона балки Малый дол, целина, 03.08.1920, Остроумова.

Сальский окр., водораздельный бугор между балками Чернозубовой и Солонкой в 3-х верстах к югу от коммуны Ленина, 11.10.1925, А.К. Прокофьева.

Западный Маныч, к-з «Красный Маныч», северо-восточная часть территории, прилегающая к Манычу ковыльная степь у кургана, 19.07.1947, Д. Дугуян.

Сальский окр., западная терраса б. Тупиковой, верстах в 6 к северо-востоку от гр. «Труд», 10.10.1925, С. Жуков.

Ростовская обл., Цимлянский р-н, в 2 км у юго-западу от ст. Хорошевская, склоны урочища Большой Буерак, 24.05.2007, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Пролетарский р-н, окрестности хут. Наумовский, у лесопосадки, 10.06.2008, Г.Н. Исаева.

Ростовская обл., Цимлянский р-н, в 2 км к юго-востоку от хут. Юловского, склоны берега р. Ср. Юла, 14.06.2007, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Зимовниковский р-н, в 3 км и востоку от хут. Курячего, склон балки Савоськина, 15.06.2007, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Белокалитвенский р-н, к югу от г. Белая Калитва, крутой берег р. Северский Донец, каменистая степь на щебнистом бугре, 4–8.06.2007, С.З. Вишневецкая.

Ростовская обл., Усть-Донецкий р-н, северо-западная окраина ст. Бухменовской, степной склон коренного берега р. Дон, 07.05.2005, О.Н. Демина, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Аксайский р-н, северо-восточная окраина г. Аксая, южной степной склон балки Мухина, 18.06.1994, Е. Пустоватова.

Ростовская обл., Белокалитвенский р-н, между хут. Голубинка и хут. Казиминка, 12.06.1996, Н.А. Псатибратова.

Ростовская обл., Дубовский р-н, целинная степь в 4 км к северу от хут. Копылков, на 3-ей террасе, 07.07.1988, В.В. Федяева, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Цимлянский р-н, в 20 км к юго-востоку от ст. Нижне-Цимлянской, целинная типчаково-полынная степь, склон неглубокой разветвленной балки, 18.06.1989, В.В. Федяева, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Цимлянский р-н, в 2 км от северного берега Терновского залива, верховье овражистой балки близ шоссе у входа в залив, разнотравно-типчаково-ковыльковые степи, 20.06.1989, В.В. Федяева, Л.Л. Рогаль.

Ростовская обл., Октябрьский р-н, Персиановская заповедная степь, 21.05.1993, В.В. Федяева.

### **Хранящиеся в RWBG**

Ростовская обл., Усть-Донецкий р-н, окрестности ст-цы Усь-Быстрианской, правый берег р. Северский Донец, каменистая степь, 21.05.2003, А.Н. Шмараева (пять дублетов).

Ростовская обл., Каменский р-н, 5 км юго-западнее хут. Аникина (Волченское сельское поселение), балка Грушевская, ПП «Провальская степь», остепненный склон, 26.05.2011, Ж.Н. Шишлова (четыре дублета).

Ростовская обл., Каменский р-н, 5 км юго-западнее хут. Аникина (Волченское сельское поселение), балка Грушевская, ПП «Провальская степь», остепненный склон, 26.05.2011, А.Н. Шмараева (два дублета).

Ростовская обл., Мартыновский р-н, 3 км восточнее хут. Новосодковский, залежь, 28.06.2007, Ж.Н. Шишлова.

Ростовская обл., Красносулинский р-н, 5 км восточнее х. Калиновки левый бер. р. Лихой, пологий склон, участок разнотравно-типчаково-крупноковыльной степи, 18.05.1995, А.Н. Шмараева (три дублета).

Ростовская обл., Каменский р-н, окр. х. Аникина, Донецкий кряж, 26.05.199\_, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Миллеровский р-н, прав. бер. р. Калитва, Донецкий лесхоз, Фоминское лесничество, около 4 км, северо-западнее х. Фоминка, остепненные песчаные склоны балок, 18.05.1998, Е.П. Ульянова.



Ростовская обл., Каменский р-н, окр. х. Аникина, остепненные каменистые склоны, 26.05.1994, Ж.Н. Шишлова (два дублета).

Ростовская обл., г. Гуково, 7 км западнее города. Грушевская балка, разнотравно-ковыльная степь, 24.05.1995, Ж.Н. Шишлова (два дублета).

Ростовская обл., Куйбышевский р-н, окр. с. Куйбышево, левый бер. р. Миус, остепненный склон, 12.05.1993, Ж.Н. Шишлова (два дублета).

Ростовская обл., г. Гуково, Грушевская балка (7 км западнее города), плакорный участок разнотравно-ковыльной степи, 24.05.1995, А.Н. Шмараева (два дублета).

Ростовская обл., Орловский р-н, 10 км ЮЗ пос. Волочаевский, озеро Маныч-Гудило, остров Безводный, долинная степь, 13.07.1999, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Орловский р-н, 12 км восточнее пос. Орловский, балка Зундова, пологий степной склон, 17.05.1997, А.Н. Шмараева (три дублета).

Ростовская обл., Константиновский р-н, 8 км СВ хут. Нижнежуравский, балка Нагольная, остепненный склон, 31.05.2007, А.Н. Шмараева (два дублета).

Ростовская обл., Красносулинский р-н, 5 км СВ хут. Пролетарка (окрест. хут. Малая Гнилуша), правый коренной берег балки «Осиновое урочище», Донецкий кряж, выходы плотного песчаника, каменистая степь, 28.05.2007, А.Н. Шмараева (четыре дублета).

Ростовская обл., Красносулинский р-н, 7 км СЗ хут. Божковка, левый коренной берег р. Лихой, пологий склон, каменистая степь, 05.06.2007, Ж.Н. Шишлова (два дублета).

Ростовская обл., Красносулинский р-н, 4 км западнее хут. Нижняя Ковалевка, балка Грушевская, Донецкий кряж (на границе с Украиной), каменистая степь, 08.06.2007, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Зимовниковский р-н, 3 км СВ х. Ильичева, равнинная сбитая степь, 07.06.1999, А.Р. Нейдорф (два дублета).

Ростовская обл., Зимовниковский р-н, 3 км СВ х. Ильичева, равнинная сбитая степь, 07.06.1999, А.Н. Шмараева (два дублета).

Ростовская обл., Заветинский р-н, 8 км СЗ села Заветное, окрестности села Фрунзе, левый берег р. Джурак-Сал, степное пастбище, 20.05.2004, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Дубовский р-н, окр. с. Ивановка, вдоль трассы на с. Заветное, степное пастбище, 09.06.1999, А.Н. Шмараева (два дублета).

Ростовская обл., Орловский р-н, 8 км ЮВ пос. Волочаевский, северный берег оз. Лопуховатое, степной склон, 05.05.1998, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Дубовский р-н, окр. с. Ивановка, вдоль трассы на с. Заветное, степное пастбище, 09.06.1999, А.Р. Нейдорф.

Ростовская обл., Красносулинский р-н, 2 км Ю х. Калиновка, правый берег р. Лихой, плакорная степь, 17.06.1999, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Красносулинский р-н, 1,5 км Ю хут. Калиновка, правый берег р. Лихой, плакорная целинная степь, 07.06.2006, А.Н. Шмараева (три дублета).

Ростовская обл., Усть-Донецкий р-н, 2 км С хутора Каньгин, правый берег реки Сухой Донец, Авиловы горы, песчаная степь, 19.05.2006, А.Н. Шмараева (два дублета).

Ростовская обл., Каменский р-н, западная окраина хутора Аникин, Донецкий кряж, каменистые обнажения, тимьянник, 15.06.2006, С.Ю. Филиппова.

Ростовский обл., Октябрьский р-н, 7 км ЮЗ пос. Нижнедонской, правый коренной берег р. Керчик, остепненный склон балки (за карьером), 31.05.2006, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Пролетарский р-н, 4 км В станицы Буденовской, балка Куцая, остепненный склон, 21.05.2001, Ж.Н. Шишлова.

Ростовская обл., Боковский р-н. 6 км ЮВ станицы Боковской (окр. х. Свиридова), левый берег реки Чир, пологий остепненный склон, 24.05.2001, С.А. Ломакин.

Ростовская обл., Заветинский р-н, 8 км ЮВ села Кичкино, степное пастбище, 20.05.2004, Ж.Н. Шишлова.

Ростовская обл., Заветинский р-н, 10 км СВ х. Высокий (14 км В Тюльпаны), залежь, 10.06.1999, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Пролетарский р-н, 15 км ЮВ хутора Николаевский 2-й, правый берег озера Маньч-Гудило, балка Хоревая, степной склон, 22.05.2001, А.Н. Шмараева.

#### **Хранящиеся в гербарии Центрально-Черноземного заповедника**

Курская обл., Медвенский р-н, Казацкий участок, кв. 9, выд. 8, правый верхний отвершек Барыбина лога, левая сторона, склон ЮВ экспозиции, в средней части, степь, 21.06.2010, Н.И. Золотухин.

## *Stipa zalesskii* Wilensky

### Хранящиеся в LE

Башкирия, Зилаирский кантон, Зилаирский зерносовхоз, в 2 км от пос. Яковлевского на запад, водораздел р. Тулубайки и р. Кармалки, Пологий восточный склон, 05.07.1929, С. Кучеровская, С. Невский.

Башкирия, Зилаирский кантон, Зилаирский зерносовхоз, сухой ковыльник в 2 км от Яковлевки и п. Узьянского, 08.08.1929, С. Кучеровская, С. Невский.

Башкирия, Зилаирский кантон, Зилаирский зерносовхоз, около 10 км к северу от с. Уртазымского, западный склон к Сосновскому логу, 11.07.1929, С. Кучеровская, С. Невский.

Башкирия, Зилаирский кантон, Зилаирский зерносовхоз, к югу от Мохового озера км 2, ковыльная степь, 08.07. 1929, С. Кучеровская, С. Невский.

Оренбургская губ., Орский у., окр. ст. Таналык, склон левого берега Урала, ковыльная степь, 05.06.1917, И. Крашенинников.

Оренбургская губ., Верхнеуральский у., северо-восточный склон левого берега р. Карарам, ковыльно-типчаковая степь, 29.05.1917, В. Крашенинникова.

Оренбургская губ., Орский у., ковыльная степь, плато недалеко от пос. Бриен, по пути на пос. Ново-Севастопольский, 05.06.1917, М.М. Ильин (два дублета).

Башкирия, восточная водораздел р. Урала и Сосновского лога, км 10 от с. Уртазымского, ковыльно-разнотравная степь в легком понижении, 08.07.1929, С. Кучеровская, С. Невский.

Оренбургская губ., Верхнеуральский у., между пос. Н. Черно-отрожким и Наваринским, 21.06.1917, И.М. Крашенинников.

Башкирия, Зилаирский кантон, между дер. Башкирской Ургенткой и Алексеевской, гребень с известн. на поверхности, 26.07.1928, О.Э. Кнорринг.

Оренбургская обл., Халиловский район, между пос. Чаем и Екатеринославкой, 08.06.1935, К. Игошина.

Оренбургский окр., Платовский совхоз, окр., села Царичанка, 14.08.1930, Е. Селиванова.

Буртинский р-н, Буртинский совх., км 4–5 к ЮЗ, склон балки, едва заметн. наклон к северу, ковыльно-разнотравная степь с ковылем красноватым, 11.06.1931, М. Золотовский.

Башкирская АССР, Зилаирский район, Усерганская вол., с Кувандык, луг на северном склоне холма и верх., южнее Кувандыка, 07.06.1928, В.В. Гребнер.

Башкирская АССР, Зилаирский район, Усерганская вол., с. Назрала, степь на левом берегу реки, 20.06.1928, В.В. Гребнер.

Средне-Волжский край, Кваренский р-н, залежь, увал между р. Каменкой и р. Кайраклы, 12.07.1930, К.С. Афанасьев.

Средне-Волжский край, Буртинский совхоз Овцевода, км в 4 к СЗ от 14 уч., отлого водораздельный склон северного направления, пятно ковыльно-разнотравной степи со *St. rubens*, 10.06.1931, М.И. Золотовский.

Оренбургский окр., Илекский р-н, разнотравно-злаковая степь на север от пос. Вязового, 02.07.1928, А. Борисова.

Средне-Волжский край, Буртинский р-н, Бурт. совх. Овцев. № 50/2, 2½ км к сев.-зап. от п. Воротовского, широкая балка, склон сев. направления, 07.06.1931, М. Золотовский.

Средне-Волжский край, Буртинский р-н, Буртинский совхоз Овцевода, степь на водоразделе Карагашты–Буртя, близ п. Васильевского, 02.06.1931, М. Хомутова.

Южный Урал, окрестности г. Миасса, степь у прииска Калхан (Змеевики), 01.08.1927, Л. Тюлина.

Оренбургская губ., Орский у., в окрестностях п. Бриен, ковыльно-разнотравная степь, 05.06.1917, В.М. Крашенинникова.

Челябинская обл., между хут. Пионер и д. Кураминой, каменистая степь на вершине горы, 04.07.1935, И.М. Крашенинников (два дублета).

Оренбургский обл., Медногорский р-н, в 35 км к северу от ст. Кувандык (в 1 км от д. Сакмагут), левобережье р. Сакмара, каменистая степь, 11.06.1962, С.В. Кириков.

Оренбургский окр., водораздел рек М. Чуран-Ток, совхоз им. «Электростроительского», северный пологий склон водораздела, в 1½ км на ЮЗ от низовья овра. Аюташь, 14.08.1930, Ю.Д. Сухова.

Башкирия, Зилаирский кантон, в 3 км на СВ от дер. Багуш, крутой склон увала, 27.08.1928, О.Э. Кнорринг.

Башкирия, Зилаирский кантон, бл. хут. Дмитриевского в 3 км на СЗ от него, западный склон высокого увала, 26.08.1928, О.Э. Кнорринг.

Башкирия, Зилаирский кантон, пологий северо-восточный склон в 4 км к юго-западу от дер. Н. Чебеньки, старая типчаковая залежь, 15.08.1931, А.С. Королева.

Башкирия, правый берег р. Сакмары выше п. Ново-Сакмарского, каменистая степь, 29.06.1931, Н.С. Афанасьев.

Башкирия, Тамиян-Катаевский кантон, за дер. Али-Мухамедовой в 1 км на восток, широкое волнистое плато, ковыльно-типчаковая степь, 12.07.1929, О.Э. Кнорринг.

Средне-Волжский край, Буртинский совхоз Овцевода № 50/2, бл. 14 уч., почти плато, мелкодерновинная степь со *St. lessingiana*, 07.06.1931, М.И. Золотовский.

Башкирская АССР, Баймакский р-н, ковыльно-разнотравная степь, км в 3-х у югу от Тубинского рудника, 05.07.1931, И.М. Крашенинников.

Оренбургский окр., Илекский р-н, ковыльная степь у хут. Вальшева, по зап. границе района, 18.07.1928, А. Борисова.

Южный Урал, хребет Южный Крака, горная степь, нижняя треть южного склона, 01.07.1957, К.Н. Игошина.

Башкирия, Тамиян-Катаевский кантон, между озерами Лебяжье и Горькое пологий склон, ковыльно-разнотравная степь, 02.07.1929, О.Э. Кнорринг.

Южный Урал, г. Лигляу, горная степь на вершине горы, сильно вытравлено, на каменистых местах, 29.06.1957, К.Н. Игошина.

Башкирия, Месягутовский кантон, лог Резам, склоны Ключевого лога, южный склон, 01.07.1930, Носков и Михайлов.

Башкирия, Зилаирский кантон, Хайбулинский зерносовхоз, щербнистая ковыльно-разнотравная степь на сопке к северо-западу от хут. Н.-Архангельск, 17.07.1930, Н. Иванова.

Бузулукский у. хутор Землероб, степь Козьявка, участок северной степи с ковылями и *Filipendula hexapetala*, пробн. уч., 28.06.1928, И. Спрыгин, А. Уранов.

Башкирия, Тамиян-Катаевский кантон, в 4½ км на В от оз. Островского, пологий склон к ложине, ковыльно-разнотравная степь, 14.07.1929, О.Э. Кнорринг.

Башкирия, Зилаирский кантон, в 2 км на З от речки Алтаен-Мерац, по дороге на Иусбаево, на вершине гребня, плато без леса, 10.08.1928, О.Э. Кнорринг.

Троицкий степной заповедник (окр. сел. Берлин в 25 верстах к ЮЗ от г. Троицка Уральской обл.), 1927, Л. Трефилова.

Башкирия, Зилаирский кантон, ковыльно-типчаковая степь по Мордовской горе, близ хут. Глинка, 22.06.1927, Е.Г. Бобров.

Оренбургская губ., Каширинский у., Южный Уранбаш, 05.06.1924, О. Смирнова.

Озинки, комплексная степь близ хут. Джаламанова, 06.06.1927, Б.А. Федченко, Е.Г. Бобров.

Оренбургская губ., Кваркенский р-н, ложки временных водотоков среди мелкосопочника, окаймляющего долину нижнего течения р. Суундука, заросли *Caragana frutex* и *Amygdalus nana*, 07.09.1927.

Башкирия, Зилаирский кантон, Хайбулинский зерносовхоз, в зарослях *Caragana frutex* у дороги из ст. Юлбарсова в Аюллы, 14.08.1930, Н. Иванова.

Средне-Волжский край, Бугурусланский окр., бассейн р. Демы, поселок Хомутовский, ковыльная степь на возвышенности к зап. от поселка, 09.08.1930, И.И. Спрыгин.

Башкирия, Зилаирский кантон, в 3 км от сел. Мраково на ЮЗ, круто пологий склон к долине Ика, ковыльно-разнотравная степь, 26.06.1928, О.Э. Кнорринг (два дублета).

Оренбургская губ., Кваркенский р-н, ковыльно-разнотравное сообщество, близ березового колка, окр. р. Солонечной, 02.09.1927, Б.А. Федченко, Н.Ф. Гончаров.

Оренбургская губ., Кваркенский р-н, степь с небольшим количеством разнотравья бл. речки Солонечной (на песчаной почве), 07.08.1927, Б.А. Федченко, Н.Ф. Гончаров.

Оренбургская губ., Кваркенский р-н, каменисто-щебнев. степь с *Spiraea crinifolia* и *Caragana frutex* по дор. из стан. Кваркенской к р. Байзук, 06.08.1927, Б.А. Федченко, Н.Ф. Гончаров.

Башкирия, Стерлитамакский кантон, степные склоны к долине р. Карагай (приток р. Мелеуза), ковыльно-разнотравная ассоциация, 24.06.1928, С.Е. Кучеровская.

Оренбургская губ., Кваркенский р-н, комплексная ковыльно-разнотравная степь с солонцев. пятнами по склону (пологому) увала в 6 км к северу от ст. Кваркенской, 08.08.1927, Б.А. Федченко, Н.Ф. Гончаров.

Средне-Волжская обл., Самарский окр., Б.-Глушицкий р-н, в 3 км к северо-востоку от с. М. Черниговки, солонцовый комплекс, в небольшом понижении, 18.06.1929, И. Терешкин.

Правобережье Волги, Новодевиченский р-н, Биринский поселок, южный степной склон «Лысая гора», 16.07.1933, И.И. Спрыгин.

Средне-Волжская обл., Самарский окр., Б.-Глушицкий р-н, в 2 км к Ю от с. Августовки, старая залежь на очень пологом склоне к северу, 14.06.1929, И. Терешкин.

Нижегородская губ., Сергачский у., Уразовская вол., между д. Ендовищами и д. Красным Яром, степной склон к р. Субою, 15.06.1927, В. Алехин, Д. Аверкиев.

Средне-Волжский государственный заповедник, Попереченская заповедная степь, в большом бобовнике, 12.07.1934, И. Спрыгин, А. Уранов.

Воронежская обл., Богучарский р-н, Галичья гора, плакорные степные склоны, 25.05.1960.

Воронежская губ., Валуйский у., у Паниной, целинная степь, 07.05.1914, В.А. Дубянский.

Ворошиловоградская обл., Меловской р-н, заповедник «Стрелецкая степь», плато, 19.05.1955, Сарычева.

Ворошиловоградская обл., Краснодонский р-н, 8 км у югу от Краснодона по шоссе на Свердловск, разнотравно-типчаково-ковыльная степь, 14.05.1971, Н.П. Литвинова.

г. Донецк, Старая Ласпа, Тельманов р, степные склоны вблизи села, 01.06.1972, Ивашин.

Ворошиловоградская обл., Беловодский р-н, Деркульевский конный завод, целинная разнотравно-типчаково-ковыльная степь, 16.05.1951, А.М. Семенова-Тян-Шанская, А.А. Горшкова.

Ворошиловоградская обл., Провальская степь, 07.06.1973, Куприна.

Новочеркасск, на склоне Туроверовской балки, 26.05.1910, А. Якушев (два дублета).

Северо-Кавказский Край, Сальский окр., в 5 км к востоку от х. Ильинского, II терраса, злаково-разнотравная степь, 17.08.1928, С.Г. Горшкова.

Ростовская обл., Миллерово 4-е отд. Миллеровского зерносовхоза, верховья балки Медвежьей, южный склон, 12.07.1939, М.И. Курлюшкин (два дублета).

Донская обл., Сальский окр., р-н Западных коннозаводств, целинная степь, 1926, Н.Д. Бондарева.

Волгоградская обл., в 90 км севернее Волгограда и севернее с. Оленьего, дубняки по лощинам и склоны к ним, 04.06.1967, А.А. Юннатов.

Оренбургская губ., Верхнеуральский у., окр. пос. Черниговского, ковыльная степь, 30.05.1917, И.М. Крашенинников.

Оренбургская губ., Верхнеуральский у., Брединский бор, кустарниковая степь, 01.06.1917, И.М. Крашенинников.

Оренбургская губ., Орский у., между руч. Тагила и ст. Таналык, ковыльная степь, 05.06.1917, И.М. Крашенинников.

Оренбургская губ., Орский у., окрестности ст. Сары Орской железной дороги, кустарниковая степь, 11.06.1917, И.М. Крашенинников.

Заволжье, степь на меловых останцах «Три Мара» против с. Баратаевки, 26.08.1932, Л.Е. Родин, Д.В. Лебедев.

Оренбургская губ., Орский у., к югу от пос. Бриенского, ковыльные степи по склонам р. Тагилы, 05.06.1917, И.М. Крашенинников.

Оренбургская губ., Орский у., между руч. Донаманкой и ст. Ново-Орской, ковыльная степь, 06.06.1917, И.М. Крашенинников.

Оренбургская губ., Орский у., между хут. Красная Поляна и хут. Онуприенко, ковыльно-разнотравная степь, 12.06.1917, И.М. Крашенинников.

Оренбургская губ., Орский у., между ст. Сары Орской ж.д. и с. Дергаш, ковыльно-разнотравная степь, 10.06.1917, И.М. Крашенинников.

Оренбургская губ., Орский у., между пос. Березовским и Грязнушевским, ковыльные степи склонов р. Ольховки, 19.06.1917, И.М. Крашенинников (два дублета).

Оренбургская губ., Орский у., между д. Хайбуллиной и х. Максина, ковыльная степь, 18.06.1917, И.М. Крашенинников.

Верхнеуральский у., залежь на водоразделе между кордоном и п. Еленинским, 30.05.1917, В.М. Крашенинникова.

Оренбургская губ., Орский у., березовый лесок, у подножья каменистой сопки с восточной стороны по дороге Таналыцкая–Разаренный, 06.06.1917, Д.В. Мошков.

Волгоградская обл., прав. бер. Дона, Клетский р-н, у с. Подгорное, на меловых склонах, 15.06.1971, С.С. Иконников, Н.П. Литвинова, В.Н. Гладкова (два дублета).

Оренбургская губ., Орский у., Ташлы, к югу от п. Бриенского, ковыльная степь, 05.06.1917, И.М. Крашенинников.

Калмыцкая АССР, Ики-Бурульский р-н, 20 км на ЮЮЗ от Элисты, пойма реки, склон ВЮВ экспозиции, ковыльно-типчачовая ассоциация, 03.06.1971, Н.П. Литвинова.

Саратовская губ. и уезд, склоны у Рахмановки в верстах 4 к северу от ст. Курдюм, 22.05.1920, Д. Виленский (два дублета).

Озинки, в овраге к югу от ст. Озинки, 09.06.1927, Б.А. Федченко, Е. Г. Бобров.

Крым, Керченский р., г. Опук, степные участки, 26.05.1925, С.А. Дзевановский.

Крым, п-ов Тарханкут, окр. пос. Черноморского, степные участки, 25.05.1984, Н.Н. Цвелев, Д.В. Гельтман, Н.А. Медведева.

Крым, окрестности Севастополя, Камышовая бухта, сухие каменистые степные участки, 16.05.1984, Н.Н. Цвелев, Д.В. Гельтман, Н.А. Медведева.

### **Хранящиеся в MW**

Городище выше д. Лубянка, около р. Жраки, Михайловский р-н, Рязанской области, 10.07.1957, Соколова.

Тамбовская губ. и у., Ямская степь, близ ст. Стрелецкой, --.05.1921, П. Смирнов.

Пензенская губ., Н.-Ломовский у., с. Каменка, песчаная степь на лысой горе (верхняя половина склона), 12.06.1910, И.И. Спрыгин.

Тамбовская губ. и у., Ямская степь, близ ст. Стрелецкой, 08.06.1919, П. Смирнов.

Нижегородская губ., Лукояновский у., между с.с. Дивий Усад и Погибинка, южный склон, 14.06.1925, В.В. Алехин, К.В. Доброхотова, И.Г. Белов.

Нижегородская губ., Сергачский у., Уразовская вол., между д. Ендовищами и д. Красным яром, степной склон к р. Субою, 15.06.1927, В. Алехин, Д. Аверкиев (четыре дублета).

Нижегородская губ., Сергачский у., бл. с. Чуфарова, верхняя часть склона, 20.06.1926, П. Смирнов.

Нижегородская губ., Сергачский у., близ с. Ветошкино, местечко Паньша, 08.07.1925, П.А. Смирнов, К.В. Доброхотова, И.Г. Белов.

Нижегородская губ., Сергачский у., близ д. Ендовищи, лев. бер. р. Субой, степные склоны, 18.07.1925, П.А. Смирнов, И.Г. Белов, К.В. Доброхотова.

Нижегородская губ., Сергачский у., близ д. Ендовищи, степной склон, 16.06.1926, П. Смирнов, К. Поворова.

Уральский окр., Тепловский р-н, окрестности поселка Чапова, степь (*St. lessingiana*), 05.06.1929, А. Дмитриева.

Мордовская АССР, Рузаевский р-н, в 3 км севернее с. Палаевка, остепненный склон, 23.06.1984, В. Тихомиров, Т. Силаева, Т. Кумахова, Я. Кардаш (два дублета).

Средне-Волжский край, Сергиевский р-н, около с. Кандабулак, на плато у верхнего края открытого высокого южного склона к р. Кандабулаку, в степи у южной опушки редкого дубового леса, 24.06.1931, С. Курнаев (два дублета).

Средне-Волжский край, Сергиевский р-н, близ «Серных вод», в верхней части северного склона западного отрога «Шихана», 11.06.1931, С. Курнаев.

Пензенская обл., Пензенский р-н (на границе с Каменским р-ном), в 4 км южнее с. Поперечное, Попереченская степь заповедника «Приволжская лесостепь», по южному склону восточной балки (за пределами основной части участка), 29.06.2005, В. Васюков, Р. Канеев, В. Макуев (два дублета).

Средне-Волжский край, Бугурусланский окр., Понамаревский р-н, в 3-х км к СЗ от Карабалака, в верхней части склона западной экспозиции ( $10^{\circ}$ – $15^{\circ}$ ), 04.06.1930, С. Курнаев (два дублета).

Средне-Волжский край, Бугурусланский окр., Понамаревский р-н, вал в 3 км на юг от с. Алексеевки, на степном участке со слабым северным наклоном ( $1^{\circ}$ – $2^{\circ}$ ), 04.06.1930, С. Курнаев.

Средне-Волжская обл., Самарский окр., степной участок «Козьявка» близ хут. Землероба, в 12 вер. к юго-западу от с. Гаршина, 29.06.1929, Е.Д. Куцевол.

Средне-Волжский край, Сергиевский р-н, в 2-х км у Ю от Мамыковки, на вершине водораздела р.р. Сока-Иржи, в степном участке на гипсовом холму, 1–28.06.1931, С. Курнаев (четыре дублета).



Самарский окр., Чапаевский р-н, Самаровско-Марьевский зерносовхоз, Самаров. массив, эк. 2-ая подле реки Вязовки, 17.06.1929, Н.Л. Десяткин.

Самарский окр., Чапаевский р-н, Самаровско-Марьевский зерносовхоз, Самаров. массив, эк. 2, восточный склон в 4°, кл. 115, ковыльная степь, 17.06.1929, Н.Л. Десяткин.

Самарский окр., Чапаевский р-н, Самаровско-Марьевский зерносовхоз, Самаров. массив, эк. 2, кл. 55, и послед. по долине к востоку, северный склон, среди асс. *Filipendula hexapetala*, 22.06.1929, Н.Л. Десяткин.

Средне-Волжская обл., Самарский окр., пологий склон, западной экспозиции близ хут. Барского, в 10 верстах к юго-востоку от с. Гаршино, 28.06.1929, Е.Д. Куцевол.

Средне-Волжская обл., Самарский окр., Усманский зерносовхоз, у дороги близ хут. Щербинина в 6 верстах к западу от с. Жравка, 17.06.1929, Е.Д. Куцевол, Е.А. Городкова, Е.К. Штукенберг.

Средне-Волжский край, Бугурусланский р-н, км в 2-х к западу от г. Бугуруслана, на южном 4-х–5-х гр. Склоне холма, расположенного у южного края леса, растущего на верху правого коренного берега р. Кинеле, 27.05.1931, С. Курнаев.

Сталинградская обл., Ждановский р-н, Даниловск, мол.-масл. Совхоз, 02.07.1985, А.Я. Бронаов.

Сталинградская обл., Ждановский р-н, Даниловск, мол.-масл. Совхоз, 03.07.1985, А.Я. Бронаов (три дублета).

Верховья р. Голубой, задернованное основание северного склона мелового холма, 05.06.1939, П. Смирнов.

Верховья р. Голубой, понижение среди лессинговой степи, занятое зарослями *Spiraea hypericifolia*, 09.06.1938, П.А. Смирнов.

Сталинградская обл., Красноармейский р-н, 3 км вверх по Щегловской балке от пос. Степановка, остепненный склон балки, 14.06.1950, Н.Г. Несветайлова, И.В. Иванова.

Сталинградская обл., Верхне-Царицынский р-н, долина Клещевской балки в 3 км ниже с. Степаневки, 15.06.1950, П. Жудова (два дублета).

Северо-западный склон горы Куль-Тау Стерлитамакского Кантона Башкирской АССР, 16.06.1929, П. Жудова (три дублета).

Склон степного коренного берега у озера Асли-Куль Белебеевского Кантона Башкирской АССР, 11.08.1929, П. Жудова.

Оренбургский окр., Буртинский р-н, Караванный совхоз, третья терраса р. Урала, дно балки, 10.08.1930, Чернова.

Центральная пониженная пойма р. Белой, среди березняков, выше дер. В. Юлдаш Стерлитамакского Кантона, Башкирской АССР, 26.06.1929, П. Жудова (два дублета).

Центральная пониженная пойма р. Белой, среди дерезняков, выше дер. В. Юлдаш Стерлитамакского Кантона, Башкирской АССР, 06.06.1929, П. Жудова (два дублета).

Западный склон водораздела у с. Абдрашитово Стерлитамакского Кантона, Башкирской АССР, 16.06.1929, П. Жудова.

Башкирская АССР, Мелеузовский р-н, на 21 км на запад от с. Мелеуза, разнотравно-ковыльная степь на склоне всхолмленного водораздела, 08.06.1959, П. Жудова, М. Груздева (два дублета).

Башкирская АССР, Баймакский р-н, в 4 км на запад от г. Баймак, нижняя выпуклая часть деллювиального склона шлейфа бугра с западной экспозицией, 11.06.1958, П.П. Жудова (три дублета).

Башкирская АССР, Мелеузовский р-н, в 1 км на юго-восток от п/п Кумертау, на правом берегу р. Белой, каменистая ковыльно-дерезняковая степь, 09.06.1959, П.П. Жудова, Н. Телегина.

Башкирская АССР, Мелеузовский р-н, в 21 км на юг от гор. Мелеуз, Типчаково-ковыльная степь, 08.06.1959, П.П. Жудова, Корсакова.

Башкирская АССР, в 21 км на юг от гор. Мелеуз, довольно плоский холм, типчаково-ковыльная степь, 08.06.1959, П.П. Жудова, Корсакова.

Оренбургский край, 1930, Бельчикова, Мошкина, Чернова.

Грива в центральной пойме р. Белой выше дер. Верхн. Юлдаш Стерлитамакского Кантона Башкирской АССР? 19.06.1929, П. Жудова.

Оренбургский окр., Буртинский р-н, Караванный совхоз, вторая терраса р. Урала, слабое понижение, 25.05.1930, Чернова.

Оренбургский окр., Караванный совхоз, на юг от пос. Караванного, дно балки, 10.08.1930, П. Чернова (два дублета).

Челябинская обл., Полтавский р-н, пос. Георгиевский, корневищная залежь, 10.06.1931, П. Чернова

Бугурусланский окр., Понамаревский р-н, склоны по р. Кинелю около с. Алябьева, средняя часть склона западной экспозиции 15°–20°, 11.06.1930, С.Ф. Курнаев.

Башкирская АССР, Баймакский р-н, на полпути между с. Богачевым и Первомайским, полынно-овсецово-красноватокосово-ковыльная степь на пологом северо-северо-восточном склоне увала, 15.06.1958, П.П. Жудова, Л. Дунаева.

Rossia orient., prov. Orenburg, steppum stipaceum ad flum. Burtja in flum. Ural influentem, declivitas septentrionali-occidentalis, loco vix demisso, 08.06.1931, M. Chomutova.

Бугурусланский окр., Серноводско-Тростянский Зерносовхоз, Тростянский масс. Эк. № 2, СВ часть, ковыльная степь, 06.08.1929, Н.Л. Десяткин.

Оренбургский край, Буртинский р-н, 1930, Бельчикова, Мошкина, Чернова.

Уральская обл., Амурский конесовхоз, 1932, Брадис, Соловьев, Шаров.

Башкирская АССР, Хайбулинский р-н, в 3 км на юг от пос. Октябрьский, плато водораздела, молодой порослевой березняк, 20.06.1958, Гармаш.

Оренбургский окр., Буртинский р-н, Караванный совхоз, вторая терраса р. Урала, неглубокая западинка, 26.05.1930, Чернова.

Вторая древне-аллювиальная терраса р. Зирчанки севернее д. Юмакаева Стерлитамакского Кантона Башкирской АССР, 20.06.1929, П. Жудова.

Чкаловская обл., в 7 км от пос. Гирьяльский (на р. Урале), днище ложбины между каменистыми буграми, 31.05.1956, С. Кириков.

Чкаловская обл., в 35 км к северо-востоку от станицы Ильинской (на р. Урале), близ истока р. Емианки, язык, отходящий от сырты, каменная степь, 26.05.1956, С. Кириков

Бугурусланский окр., Абдулинский р-н, в 3-х км к ЮВ от Артемьевки, степная межа среди залежей, 1–27.06.1930, С.Ф. Курнаев.

Бугурусланский окр., Понамаревский р-н, участок целинной степи, расположенный в 1 км к ЮЗ от п. Малоросс, на ровном месте близ облесенного оврага, 15.06.1930, С.Ф. Курнаев.

Бугурусланский окр., Асекеевский р-н, в 3-х км к северу от п. Яш-Куш, степь на ровном месте, близ склонов по р. Кинелю, 01.06.1930, С.Ф. Курнаев.

Украина, Старобельская степь, на степи, 20.06.1964, В. Павлов.

Украина, Старобельская степь, на степи, 09.06.1963, В. Павлов.

Украина, Старобельский окр., Лимаревская степь, между балками Огненной и Колодезной, 30.05.1927, В. Кутьева.

Украина, Старобельский окр., Лимаревская степь, на южном склоне 2-го отрога Волчьей балки, 06.06.1927, В. Кутьева.

Украина, Старобельский окр., Лимаревская степь, в ложбинке, 06.06.1927, Г.И. Дохман.

Украина, Луганская обл., Меловской р-н, 1 км к СЗ от дер. Криничное, филиал Луганского заповедника (Стрельцовская степь), разнотравно-ковыльная степь, 14.06.1993, Н. Гожева.

Донская обл., Провалье, степь с уклоном к востоку, 22.06.1928, П. Смирнов (два дублета).

Верхняя часть северного склона Осиповой балки, степь Конский Отвод Вешенского р-на, Донецкого окр., Сев.-Кавказ. Край, 26.05.1927, П. Жудова (три дублета).

Харьковская губ., Старобельский у., Деркульская степь, 21.06.1915, К. Залесский.

### **Хранящиеся в МНА**

Саратовская обл., Перелюбинский р-н, окрестн. пос. Натальин Яр, степь, 51°46' N – 50°35' E, 21.06.1993, В. Саглаев, В. Бочкин, Г. Климова.

Саратовская обл., Озинский р-н, восточнее пос. Озинки, в кустарниковой степи на супесях с близким залеганием мела, вдоль шоссе, 51°10' N – 49°36' E, 23.06.1993, В.Д. Бочкин, Г.Ю. Климова, В.А. Сагалаев.

Волгоградская обл., Клетский р-н, окр. х. Каменки, 8–10.05.1974, Н. Беляева, А. Маценко, А. Скворцов.

Волгоградская обл., правобережье р. Дона, Иловлинский р-н, Меловые обнажения в 8 км юго-западнее станицы Сиротинской (дорога на р. Голубую), нижняя часть мелового склона южной экспозиции, мелкозем, 21.05.1986, В.А. Сагалаев.

Саратовская обл., Озинский р-н, 20 км западнее пос. Озинки, мела вдоль дороги, 51°10' N – 49°25' E, 19.06.1993, В.Д. Бочкин, Г.Ю. Климова, В.А. Сагалаев.

Башкирия, Абзелиловский р-н, пос. Барк-Узяк, разнотравно-ковыльно-кустарниковая степь (с *Caragana frutex*) в 5 км южнее Камыш-Узяка, понижение – пологая лощина, 08.08.1949, Ф. Леонтьев.

Башкирия, Сев. Юлук, сосняк на рудном месторождении меди, южный склон горы левого берега р. Юлук, 11.08.1949, Ф. Леонтьев.

Каменская обл., пос. Чертково, ковыльно-разнотравный пологий степной склон, 09.06.1956, В. Хохряков.

Сталинская обл., зап. «Хомутовская степь», ковыльный склон, 14.06.1956, В. Хохряков.

Башкирская АССР, Учалинский р-н, около 4 км к ЮВ от пос. Ахуново, в каменистой степи, 07.06.1990, Н.А. Шевырева, Т.Ю. Коновалова.

### **Хранящиеся в RV**

Ростовская обл., Миллеровский р-н, в 0,5 км к западу от х. Калмыковски, в средней части склона восточной экспозиции, на глине, очень часто, 15.05.2008, И.С. Сиугинова.

Сальский окр., степь в 4 верстах к юго-юго-западу от х. Надгорного, 19.10.1925, С. Ненюков.

Ростовская обл., Куйбышевский р-н, ~ 3,5 км к северу от с. Лысогорка, правый берег р. Тузлов в ~ 0,5 км к западу от реки, пологий участок целинной ковыльной степи, доминирует, 06.06.2005, Т.А. Карасева.

Область Войска Донского, Черкасский окр., Провальский войск. конн. завод, дорога к станции, целинная степь, 06.05.1917, К.М. Залесский.

Сальский окр., Западно-Коннозаводческий р-н, км в 19 в востоку-северо-востоку от ст. Целины, верхняя часть пологого южного склона водораздела, разреженное от ковылей пятно в злаковой степи, 20.09.1928 (?), С.С. Ненюков.

Сальский окр., 8-ми летняя залежь верстах в 4½–5 к востоку-северо-востоку от Новоселовки, 03.10.1925, С. Ненюков (два дублета).

Сальский окр., толока, приманычская терраса, верстах в 2½–3-х к юго-юго-западу от х. Каменного. 15.10.1925, С. Ненюков.

Сальский окр., неясный солонец, степь, южный склон водораздела балок Крайней и Стариковой в 3-х верстах к ЮВ от им. Грекова, 25.10.1925, С. Ненюков.

### **Хранящиеся в RWGB**

Ростовская обл., Куйбышевский р-н, окр. с. Лысогорка, прав. берег р. Тузлов, каменистый остепненный склон, 06.05.1994, Ж.Н. Шишлова.

Ростовская обл., Матвеево-Курганский р-н, окрестности с. Авило-Федоровка, правый берег р. Крынка, остепненные склоны, 14.05.1997, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Миллеровский р-н, прав. бер. р. Калитва, Донецкий лесхоз, Фоминское лесничество, около 4 км СЗ х. Фоминка, остепненные песчаные склоны балок, 18.05.1998, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Октябрьский р-н, окр. х. Ягодинка, правый берег р. Кадамовка, Осиповская балка, остепненный склон, 21.05.1992, Т.М. Буркина.

Ростовская обл., Октябрьский р-н, окр. х. Николаевка, правый берег р. Керчик, остепненные склоны, 12.05.1996, О.М. Сидорова.

Ростовская обл., Боковский р-н, 7 км ЮЗ ст. Боковской, балка Клиновая, пологий остепненный склон южной экспозиции, залежь, 31.05.2001, С.А. Ломакин.

Ростовская обл., Усть-Донецкий р-н, 2 км С хутора Каныгин, правый берег реки Сухой Донец, Авиловы горы, остепненный склон, 26.05.2006, А.Н. Шмараева (два дублета).

Ростовская обл., Усть-Донецкий р-н, 5 км ЮЗ пос. Керчикский, правый коренной берег р. Дон, балка Камышная, ПП «Золотые горки», остепненный склон, 27.07.2006, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Октябрьский р-н, 7 км ЮЗ пос. Нижнедонской, правый коренной берег р. Керчик, остепненный склон балки (за карьером), 31.05.2006, А.Н. Шмараева.

Ростовская обл., Красносулинский р-н, 4 км З хут. Нижняя Ковалевка, балка Грушевская, Донецкий кряж (на границе с Украиной), каменистая степь, 08.06.2007, А.Н. Шмараева.

#### **Хранящиеся в гербарии Центрально-Черноземного заповедника**

Курская обл., Курский р-н, Средецкий участок, кв. 12, выд. 3, 06.07.2012, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина.

Курская обл., Мантуровский р-н, 3 км западнее с. Заречье (2 км северо-восточнее с. Куськино), балка склон южной экспозиции в верхней части, ковыльно-разнотравная степь, 15.06.2012, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина.

Белгородская обл., Вейделевский р-н, на ЮВ от с. Викторополь, восточнее Горенкова яра, ур. Каменья, западная сторона, в средней части, почти плакор, разнотравно-ковыльная степь, 29.05.2012, Н.И. Золотухин, И.Б. Золотухина.