



УДК 582.669.2:581.96(571.151)

Dianthus × belkinii (Caryophyllaceae) – новый гибридогенный таксон с Алтая

Смирнов С. В.^{1,3*}, Скапцов М. В.^{1,4}, Уварова О. В.^{1,5}, Хоффманн М. Х.^{2,6},
Кечайкин А. А.^{1,7}, Шмаков А. И.^{1,8}

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

² Университет Мартина Лютера Галле-Виттенберг, ул. Ам Кирхтор, д. 3, г. Галле, 06108, Германия

³ E-mail: serg_sm_@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-9657-3959>

⁴ E-mail: mr.skaptsov@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4884-0768>

⁵ E-mail: uwarowa@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-3318-5163>

⁶ E-mail: matthias.hoffmann@botanik.uni-halle.de; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-9017-9494>

⁷ E-mail: alekseicheaikin@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0754-4698>

⁸ E-mail: ssgbot@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1052-4575>

* Автор для переписки

Ключевые слова: Монголия, новый гибрид, размер генома, Республика Алтай, *Dianthus*.

Аннотация. *Dianthus × belkinii* – межсекционный гибрид, описанный как новый из Республики Алтай (массив Талдуаир). Отмечено произрастание данного таксона и в Монголии (Баян-Улэгэйский аймак). В статье описаны морфологические признаки нового таксона и обсуждены его взаимоотношения с родительскими видами. Новый, описываемый гибрид, с бахромчатым венчиком, габитуально имеет промежуточные морфологические признаки между родительскими видами. Стебли ветвятся малообильно, относительно высокие, чем похожи на таковые у *D. superbus*. Доли чашечки и прицветные листья носят переходный характер между *D. superbus* и *D. versicolor*. Отгиб венчика рассечен на $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ на немногочисленные доли. Данные цитометрии показали идентичную плоидность у нового таксона и родительских видов, а среднее значение относительного содержания ДНК занимает практически промежуточное значение, ближе к *D. versicolor*. Последовательности фрагментов ITS *D. × belkinii* содержат двойные пики, что говорит о гибридной природе этого растения. Последовательности хлоропластных маркеров *D. × belkinii*, идентичные *D. versicolor*, но отличные от *D. superbus*, подтверждают, что *D. versicolor* может быть материнским родителем данного гибрида. На основе данных полиморфизмов возможно утверждать гибридную природу последовательности ITS изученного таксона и собственно *D. versicolor × superbus*, где родительскими формами выступают *D. versicolor* и *D. superbus*.

Dianthus × belkinii (Caryophyllaceae), a new hybrid taxon from Altai

S. V. Smirnov¹, M. V. Skaptsov¹, O. V. Uvarova¹, M. H. Hoffmann², A. A. Kechaykin¹, A. I. Shmakov¹

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

² Martin Luther University Halle-Wittenberg, Am Kirchtor, 3, Halle, 06108, Germany

Keywords: *Dianthus*, genome size, Mongolia, new hybrid, Republic of Altai.

Summary. *Dianthus* × *belkinii* is an intersectional hybrid newly described from the Republic of Altai (Talduair massif). This taxon was also noted in Mongolia (Bayan-Ulegei aimag). The article describes the morphological features of the new taxon and discusses its relationship with parental species. The described hybrid has intermediate morphological features between the parental species, most notable are the fringed corollas. The stems are sparsely branched, relatively tall and similar to those of *D. superbus*. The calyx lobes and bracts are transitional between *D. superbus* and *D. versicolor*. The limb of the corolla is cut for $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ of its length into a few lobes. Cytometry data showed an identical ploidy level of the new taxon and its putative parent species. The average value of the relative DNA content is almost intermediate, however, somewhat closer to *D. versicolor*. The ITS sequences of *D. × belkinii* show characteristic double peaks, which may point to a hybridogeneous origin of the plants. Identical chloroplast DNA sequences with *D. versicolor* but differences to *D. superbus* suggests that *D. versicolor* may be the maternal parent of this hybrid. Based on these polymorphisms, it is possible to state that the ITS sequence and *D. versicolor* × *superbus* itself are of a hybrid nature, where *D. versicolor* and *D. superbus* are the parent forms.

В ходе экспедиционных работ по инвентаризации и изучению флоры Алтая нами был обнаружен новый, не описанный ранее межвидовой гибрид рода *Dianthus* L. (гвоздика). Таксон был найден в отдельном горном массиве Талдуаир Кош-Агачского района Республики Алтай. Горный массив здесь характеризуется резко выраженными экспозиционными ландшафтами. Южные и западные макросклоны остепненные, с трагакантниковыми сообществами (*Oxytropis tragacanthoides* DC.), местами сухостепные с редкими лиственничниками по понижениям и распадкам. Северные и восточные макросклоны представлены фрагментами горной тайги из лиственницы, сосны сибирской, изредка ели. Растительные сообщества долины р. Сайлюгем на выложенных участках и толщах аллювиальных отложений представляют собой мозаичную картину из степных, лесных и луговых ассоциаций.

Здесь в долине и были обнаружены 2 отдельных экземпляра гвоздики гибридного происхождения. Расстояние между найденными экземплярами по долине р. Сайлюгем составляло примерно 300–350 м. Непосредственно в долине и в окрестностях произрастает всего 2 вида гвоздики – *Dianthus versicolor* Fisch. ex. Link и *D. superbus* L. Первый вид, произрастающий от Восточной Европы до Дальнего Востока, предпочитает степные склоны, сухие галечники, изредка по гребням скал и вершинам холмов. Поскольку вид приурочен к степным сообществам и сухим местам в горах, по высотной поясности он поднимается не выше 2400–2500 над ур. м. Мы рассматриваем *D. versicolor* в узком смысле и на данном этапе не разделяем мнение с включением его в синонимы к *D. chinensis* L. (Fassou et al., 2022). *D. superbus* – более мезофильный, большей частью бореальный вид, распространен от Западной Европы до Японии, предпочитает луговые и лугово-степные сообщества, лес-

ные поляны и редколесья, проникает на Алтае в высокогорья до 3300 м над ур. м., встречается на альпийских и субальпийских лугах, по берегам ручьев, в ерниках.

Особенности мозаичного распределения растительных сообществ в долине р. Сайлюгем приводят к тесному контакту степных, луговых и лесных видов. В ходе инвентаризации гербарных материалов по роду *Dianthus* в Гербарии АЛТВ (г. Барнаул) найден также схожий образец из Монголии (Баян-Улэгэйский аймак).

Хотя очевидно, что родительскими видами описываемого гибрида являются только *D. versicolor* и *D. superbus*, мы решили методами молекулярно-генетического анализа выяснить, кто из родительских видов является отцовским, а кто материнским. Подобные исследования помогают детально и точно задокументировать процессы видообразования путем гибридизации у высших растений (Smirnov et al., 2017). Дополнительно мы выявили методами проточной цитометрии размер генома родительских видов и изучаемого гибрида.

Материалы и методы

В исследовании использовались образцы живых растений *D. versicolor* Fisch. ex Link, *D. superbus* L. и *D. versicolor* × *superbus*. Экземпляры были собраны в Республике Алтай, массив Талдуаир (полные данные процитированы в описании типового образца и ниже в таблице 1). Образцы исследовали с помощью классического анатомо-морфологического метода, проточной цитометрии и молекулярной генетики, в частности, были секвенированы такие маркерные последовательности ДНК, как ITS регион, trnL интрон и trnH-psbA спейсер. Точное местоположение сборов, номера доступа к последовательностям в GenBank представлены в табл. 1.

Таблица 1

Изученные молекулярно-генетические маркеры образцов *Dianthus*

Название таксона	# voucher	Местонахождение	ITS	<i>trnL</i> intron	<i>trnH-psbA</i>
<i>D. versicolor</i>	ALTB 1100006579	Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, массив Талдуаир,	MK112557	MK119242	MK119239
<i>D. superbis</i>	ALTB 1100006514	дол. р. Сайлюгем, 50°01'01,9"N, 89°14'19,3"E, Н = 2300–2600 м,	MK112558	MK119243	MK119240
<i>D. versicolor</i> × <i>superbis</i>	ALTB 1100006621	разнотравные остепненные луга по берегу реки, галечник. 18 VII 2017. С. В. Смирнов	MK112559	MK119244	MK119241

Относительное содержание ДНК определяли при помощи техник проточной цитометрии с использованием иодида пропидия (PI). Для исследования использовали по 5 экземпляров *D. versicolor*, *D. superbis* и *D. versicolor* × *superbis*. Молодые листья измельчали при помощи лезвия в 1,5 мл буфера следующего состава (50 мМ Hepes, 10 мМ метабисульфит натрия, 10 мМ MgCl₂, 0,5%-й поливинилпирролидон, 0,1%-й бычий сывороточный альбумин, 0,3 % Tween20, 0,2 % Triton X-100, 50 мкг/мл РНазы, 1 мкл/мл β-меркаптоэтанола). Образцы фильтровали через нейлоновую мембрану с размером пор 50 мкм. PI в каждый образец добавляли отдельно, до концентрации 50 мкг/мл. В качестве внешнего стандарта для определения относительного содержания ДНК использовали *Bellis perennis* 2С = 3,45 пг (Kubešová et al., 2010; Skaptsov et al., 2014). Данные флуоресценции изолированных ядер детектировали при помощи проточного цитометра Partec CyFlow PA (Partec, GmbH) с лазерным источником излучения с длиной волны 532 нм.

ДНК выделяли с использованием набора Diamond DNA (АБТ, Россия) по протоколу фирмы-изготовителя. ITS регион амплифицировали с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием олигонуклеотидов ITS-rew 5-GGAATCCTTGTAAGTTTCTTT-3 и ITS-for 5-CGTAACAAGGTTTCCGTAG-3 (Kutsev et al., 2014). ПЦР проводили с использованием коммерческого набора для амплификации БиоМастер HS-Taq ПЦР-Color (2×) (Биолабмикс, Россия). Амплификация проводилась на амплификаторе MyCycler (Bio-Rad, USA) по следующей программе: 94 °С – 5 мин, 30 циклов: 94 °С – 45 с, 56 °С – 60 с, 72°С – 70 с; завершающая стадия: 72 °С – 10 мин, охлаждение при 4 °С. Спейсер *trnH-psbA* амплифицировали с использованием олигонуклеотидов

psbA3_f 5-GTTATGCATGAACGTAATGCTC-3 (Sang et al., 1997) и *trnHf_05* Reverse 5-CGCGCATGGTGGATTACACAATCC-3 (Tate, Simpson, 2003) по следующей программе: 94 °С – 5 мин, 35 циклов: 94 °С – 30 с, 64 °С – 30 с, 72 °С – 45 с; завершающая стадия: 72 °С – 7 мин, охлаждение при 4 °С. *TrnL* интрон амплифицировали с использованием олигонуклеотидов TabC 5-CGAAATCGGTAGACGCTACG-3 и TabD 5-GGGGATAGAGGGACTTGAAC-3 (Taberlet et al., 1991) по следующей программе 94 °С – 5 мин, 40 циклов: 94 °С – 30 с, 60 °С – 30 с, 72 °С – 60 с; завершающая стадия: 72 °С – 5 мин, охлаждение при 4 °С.

Очистку ПЦР-продукта перед секвенированием проводили с помощью магнитных частиц MAXLIFE MagnetDNA (МВМ-Диагностик, Россия) по протоколу фирмы-изготовителя. Секвенирование проведено на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3130xl.

Полученные последовательности анализировали с помощью программы MEGA 11 (Tamura et al., 2021). Филогенетическую реконструкцию (рис. 1 / fig. 1) осуществляли в программе Geneious R11 (Biomatters Ltd.) с использованием утилиты MrBayes 3.2.6 (HKY85 + Gamma 5, MCMC 1 000 000, Burn-in period 100 000) (Huelsenbeck, Ronquist, 2001).

Результаты

На основе литературных данных приводится число хромосом для *D. versicolor*, *D. superbis* равное $2n = 30$ (Krasnoborov et al., 1980; Probatova et al., 2006). Данные цитометрии показали идентичную плоидность у всех исследованных образцов, что позволяет утверждать, что количество хромосом *D. versicolor* × *superbis* – $2n = 30$. Согласно нашим данным, среднее значение относительного содержания ДНК *D. versicolor* составляет $2С =$

1,59 ± 0,01 пг, *D. superbis* 2С = 1,69 ± 0,01 пг, *D. versicolor × superbis* 2С = 1,62 ± 0,01 пг. Стоит отметить, что относительное содержание ДНК *D. versicolor × superbis* занимает практически промежуточное значение, ближе к *D. versicolor*, что также может говорить если не о большей длине хромосом, то о большей плотности упаковки ДНК. Схожее относительное содержание ДНК и одинаковое количество хромосом позволяет предположить фертильность гибридов, что связано с потенциальным успешным мейозом и рекомбинацией хромосом (рис. 1 / fig. 1).

Последовательности ITS, полученные в этом исследовании, были размещены в базе данных GenBank, номера доступа приведены в таблице 1. Длина области ITS (включая ген рибосомной РНК 5,8S и частично 28S) для всех образцов составила 624 п. о. Последовательности ITS1 имели длину 213 п. о., а последовательности ITS2

составляли 215 п. о. Длина гена 5,8S рРНК составляла 155 п. о., 28S – 41 п. о. Было обнаружено 14 полиморфизмов нуклеотидов в ITS1 и ITS2 последовательностях между видами *D. versicolor* и *D. superbis*. Для *D. versicolor × superbis* на данных позициях обнаружены двойные нуклеотиды, что может говорить о двух копиях ITS региона (табл. 2). На основе данных полиморфизмов возможно утверждать гибридную природу последовательности ITS и собственно *D. versicolor × superbis*, где родительскими формами выступают *D. versicolor* и *D. superbis*. В последовательностях *trnL* интрон и *trnH-psbA* spacer выявлены различия в 7 позициях между *D. versicolor*, *D. superbis*, тогда как *D. versicolor × superbis* имел идентичную последовательность с *D. versicolor*, что позволяет утверждать его роль в качестве материнского организма.

Таблица 2

Вариации в последовательностях ядерной и хлоропластной ДНК, доказывающие гибридную природу *Dianthus versicolor × superbis*, где в качестве материнского родителя выступает *D. versicolor*

ДНК маркер	Название вида	Позиция полиморфного нуклеотида														
		7	29	31	63	95	100	162	170	388	395	438	441	544	576	
ITS1(1...213); 5.8S (214...368); ITS2 (369...583); 28S (584...624)	<i>D. versicolor</i>	T	T	C	T	T	C	G	C	C	G	A	R	C	A	
	<i>D. superbis</i>	C	A	T	A	C	T	C	T	C	A	T	G	T	T	
	<i>D. versicolor × superbis</i>	Y	W	Y	W	Y	Y	S	Y	Y	R	W	R	Y	W	
<i>trnL</i> интрон (1...567)	<i>D. versicolor</i>	175	211	274	275	367	443									
	<i>D. versicolor × superbis</i>	G	A	T	T	C	A									
	<i>D. superbis</i>	A	-	W	A	T	C									
<i>trnH-psbA</i> спейсер (1...250)	<i>D. versicolor</i>	62														
	<i>D. versicolor × superbis</i>	T														
	<i>D. superbis</i>	T														
	<i>D. superbis</i>	A														

Хотя, как указано выше, гибридизация в роде *Dianthus* – явление обычное, мы считаем, что уместно для естественных гибридов в природе использовать номенклатурные подходы и давать названия. Тем более, что нахождение гибрида в природе представлено несколькими экземплярами с разных мест.

Ниже приводим описание найденного гибрида.

***Dianthus × belkinii* S. V. Smirn., Shmakov, notosp. nov. – Гвоздика Белкина.**

Description. Perennial plant with branched caudex. Stems numerous, ascending, thin, glabrous, unbranched or slightly dichotomously branched, 25–40 cm tall, glaucous. Leaves of 4–7 pairs, almost half the length of the internodes, linear-lanceolate, 1.5–3.5 cm long, 0.25–0.35 cm wide, straight or slightly deviated, glabrous on both sides, pointed at the top.

Internodes 1–5.5 cm long. Flowers intermediate in size between the parental species (Fig. 2), 2.5–3.3 cm in diameter, solitary at the ends of the stems. The calyx cylindrical, glaucous, 1.7–2 cm long, 0.5–0.7 cm wide, slightly narrowed upwards, with membranous teeth pointed along the edge, 0.3–0.4 cm long. Bracts 4, almost pressed to the calyx; outer bracts broadly ovate, pointed at apex; internal broadly ovate, sharply long-pointed, leathery, narrowly membranous

along the edge, 0.8–0.9 cm long. Petals pink, $\frac{1}{3}$ dissected along the outer edge, 2.5–2.7 cm long.

Holotypus: “Russia, Republic of Altai, Kosh-Agach district, Talduair mountains, river valley Saylyugem, 50°01'01.9"N, 89°14'19.3"E, H = 2300–2600 m, steppe forb meadows along the river bank, gravel. 18 VII 2017. S. V. Smirnov” (ALTB1100006621; iso – ALTB).

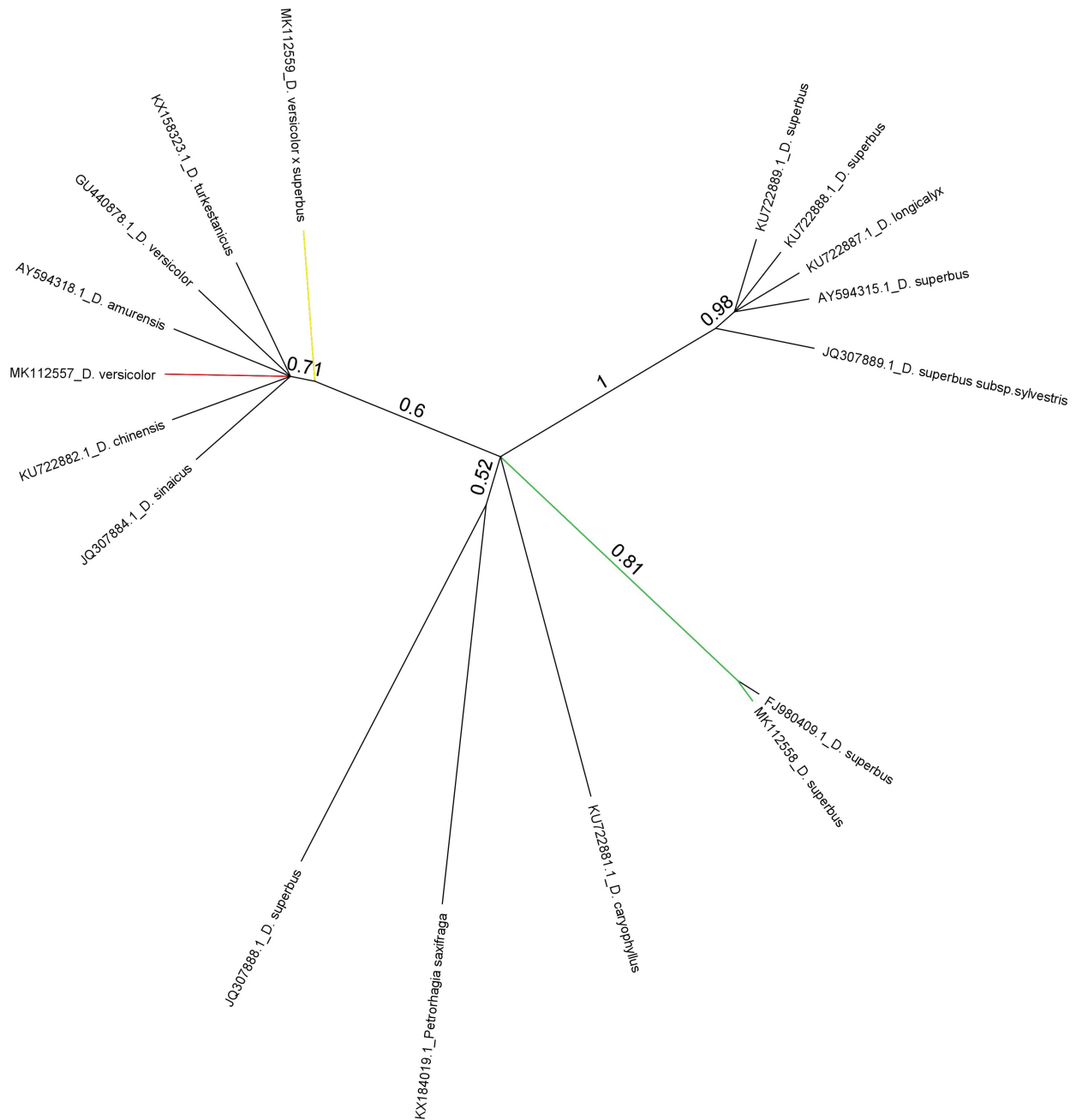


Рис. 1. / Fig. 1. Филогенетические связи *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *D. superbus* L. и *D. versicolor* × *D. superbus*.

Описание. Многолетнее растение с разветвленным каудексом. Стебли многочисленные, восходящие, тонкие, голые, неразветвленные или слегка дихотомически разветвленные, 25–40 см высотой, сизые. Листья в числе 4–7 пар, длиной почти в половину длины междоузлий, линейно-ланцетные, 1,5–3,5 см длиной, 0,25–0,35 см шириной, прямые или слегка отклоненные, с обеих сторон голые, заостренные на верхушке. Междоузлия 1–5,5 см в длину. Цветки промежуточного размера между родительскими видами (рис. 2 / fig. 2), 2,5–3,3 см в диаметре, одиночные на концах стеблей. Чашечка цилиндрическая, сизая, 1,7–2,0 см длиной, 0,5–0,7 см шириной, кверху немного суженая, с заостренными по краю перепончатыми зубцами, 0,3–0,4 см длины. Прицветников 4, почти прижатых к чашечке; внешние прицветники широкояйцевидные, заостренные на верхушке; внутренние широкояйцевидные, резко длиннозаостренные, кожистые, узкопленчатые по краю, длиной 0,8–0,9 см. Лепестки розовые, 2,5–2,7 см длиной, по внешнему краю рассеченные на $\frac{1}{3}$ длины отгиба.

Голотип: «Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, массив Талдуаир, дол. р. Сайлюгем, 50°01'01,9"N, 89°14'19,3"E, Н = 2300–2600 м, разнотравные остепненные луга по берегу

реки, галечник. 18 VII 2017. С. В. Смирнов» (ALTB1100006621; изо – ALTВ).

Паратип: «Монголия, Баян-Улэгэйский аймак, сев.-зап. склон г. Баян-Дзурх-Ула, 48°41' с. ш. 88°45' в. д., лиственничник и степной склон, ШАМ № 311. 27 VII 2001. Камелин Р. В., Шмаков А. И., Дорофеев В. И., Куцев М. Г., Усик Н. А., Дьяченко С. А., Герман Д. А., Чубаров И. Н., Костюков С. А., Косачев П. А.» (ALTВ).

Родство. Описываемый нами нотовид гибридуально имеет промежуточные морфологические признаки между родительскими видами: *D. superbus* и *D. versicolor*. Стебли ветвятся малообильно, относительно высокие до 25–30 см выс., чем похожи на *D. superbus*. Доли чашечки и прицветные листья носят переходный характер. Отгиб венчика также носит промежуточный характер между родительскими видами и рассечен на $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ длины на немногочисленные доли (рис. 2 / fig. 2).

Этимология. Нотовид назван в честь Дениса Леонидовича Белкина – специалиста по гвоздичным, безвременно погибшего во Вьетнаме.

Распространение. Россия (Алтай) и Монголия (западная часть), в диапазоне высот 2300–2600 м над ур. м., остепненные луга и галечники. Эндемик.

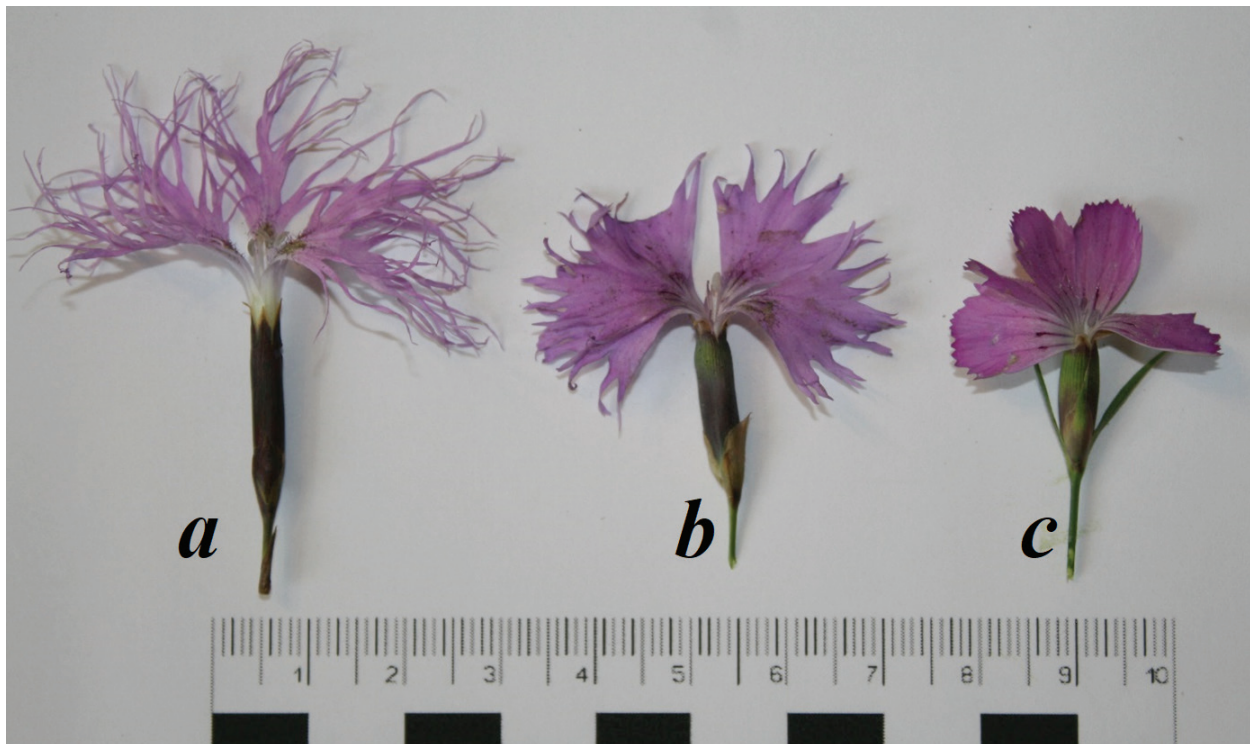


Рис. 2 / Fig. 2. Цветки родительских видов (a – *Dianthus superbus*, c – *D. versicolor*) и гибрида между ними (b – *D. × belkinii*).

Обсуждение. Род *Dianthus* насчитывает свыше 350 видов (Fassou et al., 2022), причем в роде нередко явления образования спонтанных гибридов и видообразование путем гибридизации. Часто, гибридизируя между собой, виды образуют зоны интрогрессии, что затрудняет практического определения видов. Многие гибриды описаны в качестве самостоятельных видов (Lazkov, 2006). Легкость скрещивания видов рода лежит, в том числе, в основе декоративного цветоводства, где представители рода культивируются сотни лет, и селекционеры получают новые межвидовые и межсекционные сорта. Иногда родительские виды очень сложно установить, особенно в регионах, где совместно произрастают несколько видов рода. Использование молекулярно-генетических методов позволяет объективно выявить детали гибридогенных процессов в роде. Совсем недавно опубликованы данные (Ebel et al., 2017) по доказательству аллозимным методом гибридного происхождения *Dianthus* × *courtoisii*, где одним из родительских видов является *D. superbus*.

Dianthus superbus в Средней Азии при совместном произрастании с другими видами гибридизирует с *D. kuschakewiczii* Regel. et Schmalh.

и *D. hoeltzeri* Winkl., а *D. versicolor* – с *D. turkestanicus* Preobr. и *D. semenovii* (Regel et Herd) Vierh. (Bondarenko, Vinogradova, 1971). В Восточной Европе встречаются гибриды *D. versicolor* с *D. pratensis* Bieb., *D. fisheri* Spreng., *D. campestris* Bieb. (Kuzmina, 2004).

Описываемый гибрид является межсекционным: *D. versicolor* (sect. *Barbulatum* F. Williams) и *D. superbus* (sect. *Fimbriati* (Boiss.) F. Williams).

Остается неизученным вопрос фертильности выявленного гибрида и наличия процессов возвратных скрещиваний с родительскими видами. Таким образом, применение методов секвенирования ДНК позволяет объективно выявлять гибридогенные комплексы, инвентаризировать накопленные данные об уже описанных таксонах и гибридах, а также устанавливать точное родство гибридов.

Благодарности

Работа выполнена в рамках Госзадания по теме № FZMW-2023-0008 «Роль полиплоидии и гибридизации в видообразовании на примере модельных родов сосудистых растений Северной Евразии в биогеографическом аспекте».

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Bondarenko O. N., Vinogradova R. M. 1971. *Dianthus* L. In: *Opredelitel rasteniy Sredney Azii* [*Conspectus Florae Asia Mediae*]. Vol. 2. Tashkent: FAN press. Pp. 301–310. [In Russian] (Бондаренко О. Н., Виноградова Р. М. Род *Dianthus* L. // Определитель растений Средней Азии. Т. 2. Ташкент: Изд-во ФАН, 1971. С. 301–310).
- Ebel A. L., Kniazhev M. S., Philippov E. G. 2017. The hybrid origin of *Dianthus* × *courtoisii* (Caryophyllaceae Juss.) is proved. *Turczaninowia* 20, 4: 198–205. [In Russian] (Эбель А. Л., Князев М. С., Филиппов Е. Г. Гибридная природа *Dianthus* × *courtoisii* (Caryophyllaceae Juss.) доказана // *Turczaninowia*, 2017. Т. 20, № 4. С. 198–205). DOI: 10.14258/turczaninowia.20.4.18
- Fassou G., Korotkova N., Nersesyan A., Koch M. A., Dimopoulos P., Borsch T. 2022. Taxonomy of *Dianthus* (Caryophyllaceae) – overall phylogenetic relationships and assessment of species diversity based on a first comprehensive checklist of the genus. *PhytoKeys* 196: 91–214. DOI: 10.3897/phytokeys.196.77940
- Huelsenbeck J. P., Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17(8): 754–755.
- Krasnoborov I. M., Rostovtseva T. S., Ligus S. A. 1980. Chromosome numbers of some plant species of South Siberia and the Far East. *Bot. Zhurn.* 65(5): 659–668. [In Russian] (Красноборов И. М., Ростовцева Т. С., Лузус С. А. Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Сибири и Дальнего Востока // Бот. журн., 1980. Т. 65, № 5. С. 659–668).
- Kubešová M., Moravcová L., Suda J., Jarošík V., Pyšek P. 2010. Naturalized plants have smaller genomes than their non-invading relatives: a flow cytometric analysis of the Czech alien flora. *Preslia* 82: 81–96.
- Kutsev M. G., Uvarova O. V., Sinitsyna T. A. 2014. *Nabor sinteticheskikh oligonukleotidov dlya amplifikatsii i sekvenirovaniya ITS1-5.8S-ITS2 sosudistyx rasteniy. Patent RF No. 2528063 ot 30.06.2014* [Set of synthetic oligonucleotides for the amplification and sequencing of ITS1-5.8S-ITS2 vascular plants. Patent of the Russian Federation No. 2528063 of 30.06.2014]. [In Russian] (Куцев М. Г., Уварова О. В., Сеницына Т. А. Набор синтетических олигонуклеотидов для амплификации и секвенирования ITS1-5.8S-ITS2 сосудистых растений // Патент РФ № 2528063 от 30.06.2014).
- Kuzmina M. L. 2004. *Dianthus* L. In: *Flora Vostochnoy Yevropy* [*Flora of Eastern Europe*]. Vol. 11. Moscow; St. Petersburg: KMK Scientific Press Ltd. Pp. 273–297. [In Russian] (Кузьмина М. Л. Род *Dianthus* L. // Флора Восточной Европы. Т. 11. М.; СПб.: Изд-во КМК, 2004. С. 273–297).

Lazkov G. A. 1999. Caryophyllaceae family in the flora of Kyrgyzstan. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 272 pp. [In Russian] (**Лазьков Г. А.** Семейство гвоздичные (Caryophyllaceae) во флоре Кыргызстана. М.: Изд-во КМК, 2006. 272 с.).

Probatova N. S., Rudyka E. G., Barkalov V. Yu., Nesterova I. A., Kudrin S. G., Chubarj E. A. 2006. Chromosome numbers of vascular plants from nature reserves of the Primorsky Territory and the Amur River basin. *Bot. Zhurn.* 91(7): 1117–1134. [In Russian] (**Пробатова Н. С., Рудыка Е. Г., Баркалов В. Ю., Нестерова И. А., Кудрин С. Г., Чубарь Е. А.** Хромосомные числа сосудистых растений из заповедников Приморского края и бассейна реки Амур) // *Бот. журн.*, 2006. Т. 91, № 7. С. 1117–1134).

Sang T., Crawford D. J., Stuessy T. F. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany* 84(8): 1120–1136.

Skaptsov M. V., Smirnov S. V., Kutsev M. G. 2014. Nuclear DNA content in some plant kinds used as an external standard in flow cytometry. *Turczaninowia* 17, 3: 72–78. [In Russian] (**Сканцов М. В., Смирнов С. В., Куцев М. Г.** Содержание ядерной ДНК в некоторых сортах растений, используемых в качестве внешних стандартов в точной цитометрии // *Turczaninowia*, 2014. Т. 17, № 3. С. 72–78). DOI: 10.14258/turczaninowia.17.3.8

Smirnov S., Skaptsov M., Shmakov A., Fritsch R. M., Friesen N. 2017. Spontaneous hybridization among *Allium tulipifolium* and *A. robustum* (*Allium* subg. *Melanocrommyum*, Amaryllidaceae) under cultivation. *Phytotaxa* 303(2): 155–164. DOI: 10.11646/phytotaxa.303.2.5

Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109.

Tamura K., Stecher G., Kumar S. 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis. Version 11. *Molecular Biology and Evolution* 38(7): 3022–3027.

Tate J. A., Simpson B. B. 2003. Paraphyly of *Tarasa Philippi* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. *Systematic Botany* 28: 723–737.