

УДК 582.669.26:575.222.72

## Гибридная природа *Dianthus × courtoisii* (Caryophyllaceae Juss.) доказана

А. Л. Эбель<sup>1</sup>, М. С. Князев<sup>2</sup>, Е. Г. Филиппов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Национальный исследовательский Томский государственный университет, пр. Ленина, 36, Томск, 634050, Россия.  
E-mail: alex-08@mail2000.ru

<sup>2</sup>Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144, Россия. E-mail: knyasev\_botgard@mail.ru

**Ключевые слова:** аллозимный анализ, гибрид, *Dianthus barbatus*, *Dianthus × courtoisii*, *Dianthus superbus*.

**Аннотация.** Приведены обобщённые сведения о находках на территории России межвидового гибрида *Dianthus × courtoisii* Reichenb., описанного Людвигом Райхенбахом в 1832 году по сборам с территории Бельгии. Этот гибрид был впервые найден в европейской части России (на территории современной Костромской области) К. К. Косинским ещё в 1912 г., однако в основных флористических сводках по России (включая современные), этот таксон не указан. Проведено сравнение этой гибридной гвоздики с вероятными родительскими видами *D. superbus* L. и *D. barbatus* L. с использованием аллозимного анализа. Было апробировано 12 ферментных систем; семь систем с хорошо интерпретируемыми результатами использованы в дальнейшем исследовании. Показано, что все растения *D. × courtoisii*, собранные в Западной Сибири в окрестностях г. Томска, гетерозиготны по аллелям локусов PGM-2 и DIA, которые являются альтернативными (видоспецифичными) для *D. superbus* и *D. barbatus*. Тем самым убедительно доказано, что растения *D. × courtoisii* из Томска представляют собой группу гибридов первого поколения (F1) этой родительской пары. Причина внезапного появления *D. × courtoisii* на территории России на рубеже XX–XXI веков во многих пунктах, на наш взгляд, связана с резким увеличением числа садовых участков в 1980–1990-е гг. за пределами населённых пунктов, среди мало нарушенных природных сообществ. Начиная с этого периода, возникла принципиальная возможность гибридизации между популярным садовым растением *D. barbatus* и местным видом *D. superbus* в лесной зоне Европейской России и Западной Сибири. В статье процитированы гербарные образцы этого нотовида, собранные разными коллекторами с 1912 г. по 2016 г. (Европейская Россия – Костромская область, Ярославская область; Западная Сибирь – Томская область).

## The hybrid origin of *Dianthus × courtoisii* (Caryophyllaceae Juss.) is proved

A. L. Ebel<sup>1</sup>, M. S. Kniazev<sup>2</sup>, E. G. Philippov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>National Research Tomsk State University, Lenina avenue, 36, Tomsk, 634050, Russia.

<sup>2</sup>Botanical Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Vosmogo Marta st., 202a, 620144, Yekaterinburg, Russia.

**Key words:** allozyme analysis, *Dianthus barbatus*, *Dianthus × courtoisii*, *Dianthus superbus*, hybrid.

**Summary.** Information about findings of *Dianthus × courtoisii* on the territory of Russia is compiled in the article. Comparison of *D. × courtoisii* with a probable parent species *D. superbus* L. and *D. barbatus* L. using allozyme analysis was executed. We tested 12 enzyme systems and chose seven systems with clear interpretation for further study: 6-PGD (EC 1.1.1.44) – 6-Phosphogluconic-dehydrohydrogenase, PGI (EC 5.3.1.9) – phosphoglucoisomerase, PGM (EC 5.4.2.2) – phosphoglucomutase, DIA (EC 1.6.4.3.) – diaphorase, GOT (EC 2.6.1.1) – glutamate oxaloacetate transaminase, FDH (EC 1.2.1.2) – formiatdehydrogenase, SkDH (EC 1.1.1.25) shikimate 5 – dehydrogenase. Among 7 selected enzyme systems six have one zone of enzymatic activity and one – PGM – has two zones. Thus, eight allozyme loci were used 24 alleles (2–4 per locus, on average) four loci (PGM-2, DIA, 6-PGD, PGI) clearly

diagnose *D. superbus* and *D. barbatus*. In the loci PGM-2 and DIA *D. superbus* and *D. barbatus* do not have common alleles and loci 6-PGD and PGI only single common alleles were found. All plants of *D. × courtoisii*, collected in Western Siberia in the vicinity of Tomsk, were heterozygous by PGM-2, DIA, 6-PGD and loci and contain one of species-specific alleles of *D. superbus* and one of *D. barbatus*. Thus, *D. × courtoisii* corresponds to primary hybrids (F<sub>1</sub>) *D. superbus* × *D. barbatus*. Data obtained with other enzymes systems (table) also does not contradict the identification of *D. × courtoisii* as the hybrids (F<sub>1</sub>) of *D. superbus* and *D. barbatus*. The reason for the sudden appearance of *D. × courtoisii* in many places on the territory of Russia at the turn of the 20th and 21st centuries, in our opinion, is connected with abrupt increase in the number of garden plots in 1980–1990, outside populated areas, among the little disturbed natural communities. Starting from this period, there was a principal possibility of hybridization between the popular garden plant *D. barbatus* and the local species *D. superbus* in the forest zone of European Russia and Western Siberia. Herbarium specimens of this nothospecies collected by different collectors from 1912 to 2016 (European Russia – Kostroma Oblast and Yaroslavl Oblast, and Western Siberia – Tomsk Region) are cited.

### Введение

Описанная из Бельгии гибридная гвоздика – *Dianthus × courtoisii* Reichenb. (Reichenbach, 1832) – была впервые найдена в европейской части России (на территории современной Костромской области) ещё в 1912 г. К. К. Косинским (Kossinskyi, 1913), однако в основных флористических сводках по России (Krylov, 1931; Shishkin, 1936; Baikov, 1993; Kuzmina, 2004), этот таксон не указан, а в сводке С. К. Черепанова (Czerepanov, 1995) упоминается «*Dianthus × courtoisii* Reichenb. (*D. barbatus* L. × *D. superbus* L.)» без комментариев. Возможно, это связано с крайней редкостью находок в XX веке – при специальном поиске во всех изученных российских гербарных коллекциях (LE, MW, МНА, NS, ТК, КУЗ, SVER) мы нашли лишь четыре гербарных листа 1912–1920 гг. (LE, процитированы ниже). Однако с начала XXI века разными коллекторами собрано не менее 7 гербарных образцов *D. × courtoisii* как из европейской части России, так и из Западной Сибири. В Томске и его окрестностях в 2000-е гг. этот вид найден, по крайней мере, из четырёх пунктов, в том числе А. Л. Эбелем, а также В. П. Амельченко и Т. Н. Катаевой. Последние исследователи рассматриваемую гвоздику определили как *Dianthus fischeri* Spreng. (Amelchenko, 2010; Amelchenko, Kataeva, 2011), однако, благодаря их детальным указаниям, находки удалось повторить в 2016 г. и подтвердить принадлежность *Dianthus sp.* из этих локалитетов к *D. × courtoisii*. Все изученные нами гербарные образцы достаточно сходны морфологически и более всего напоминают *D. fischeri* (рис. 1-4в), от которого отличаются, прежде всего, длинно-ползучими корневищами и более глубоко надрезанными лепестками (рис. 1-1).

Отождествление подобных растений с гибридами *D. barbatus* × *D. superbus*, до настоящего времени основывалось (Kossinskyi, 1913), пре-

жде всего, на косвенных данных, например, на промежуточных морфологических особенностях и совместном произрастании с вероятными родителями. Во всяком случае, нам представилось полезным проверить современными методами: 1) действительно ли *D. × courtoisii* гибрид *D. barbatus* и *D. superbus*; 2) представляет ли он «hybrid swarm» – смесь первичных и возвратных гибридов, только первичных гибридов (F<sub>1</sub>) или стабилизировавшийся гибрид.

### Методы и материалы

Для проверки гибридной природы обсуждаемой гвоздики мы провели генетические исследования с использованием аллозимного анализа. Относительно крупная популяция *D. × courtoisii* выявлена А. Л. Эбелем в Томске и его ближайших окрестностях (рис. 2). На соседних участках лесов и лесных лугов здесь естественно произрастает один из вероятных родителей – *D. superbus*, а на приусадебных участках в том же районе населением довольно широко выращивается (а в последние годы также дичает) *D. barbatus*. Для сравнительного генетического исследования отбиралось по 1 крупному стеблевому листу от особи. Для того чтобы избежать повторного сбора одного и того же клона (генотипа) у *D. superbus* и *D. × courtoisii*, материал отбирался от куртин, отстоящих на расстоянии не менее чем 10 м друг от друга (рис. 2); материал по *D. barbatus* для получения наиболее генетически разнообразной выборки отбирался небольшими сериями с разных участков. Всего для генетического анализа было отобрано 24 образца *D. superbus*, 30 образцов *D. barbatus* и 11 образцов *D. × courtoisii*.

Приготовление экстрактов, содержащих белки-ферменты, а также другие этапы изоферментного (аллозимного) анализа проводили по стандартной методике (Semerikov, Belayev, 1995). Материалом для экстракции служили стеблевые

листья. Экстракты, приготовленные для анализа, хранили при температуре  $-80^{\circ}\text{C}$ . Электрофорез проводили в 6,4%-м полиакриламидном геле в трис-ЭДТА-боратной системе по протоколу, описанному в работе В. Л. Семерикова и А. Ю. Беляева (Semerikov, Belayev, 1995). Изоферментный анализ проводили с использованием электрофореза в пластинках полиакриламидного геля в трис-ЭДТА-боратном буфере. Материалом служили свежие листья генеративных побегов. Экстракцию белков и электрофорез в полиакриламидном геле проводили согласно Shurkhal et al. (1992). Гистохимическое окрашивание ферментов осуществляли по общепринятым методикам (Murphy et al., 1990). Частоты аллелей рассчитывались с помощью пакета программ BYOSYS (Swofford, Selander, 1981).

Было апробировано 12 ферментных систем. Семь систем с хорошо интерпретируемыми результатами использованы в дальнейшем исследовании: 6-Pgd – 6-фосфоглюконатдегидро-

геназа, Pgi – фосфоглюкоизомераза, Pgm – фосфоглюкомутаза, Dia – диафороза, Got – глутамат-оксалоацетат-трансаминаза, Fdh – формиатдегидрогеназа, SkDh – шакиматдегидрогеназа.

### Результаты и обсуждение

Из 7 выбранных ферментных систем у 6 имелось по одной зоне ферментативной активности, у Pgm – две. Таким образом, рассматривалось 8 генных локусов, по которым было обнаружено 24 аллели (2–4 на локус, в среднем 3). Оба предполагаемых родительских вида не имели общих аллелей по локусам Pgm-2, Dia (эти аллели являются альтернативными для данной пары видов), а все экземпляры *D. × courtoisii* были гетерозиготны по этим аллелям (табл.), т. е. соответствовали первичным гибридам ( $F_1$ ) *D. superbis* × *D. barbatus*. Данные, полученные по другим ферментным системам (табл.), также не противоречат идентификации *D. × courtoisii* как гибридов ( $F_1$ ) той же родительской пары.

Таблица

Частоты аллелей по 7 ферментным системам (8 локусам) трёх сравниваемых таксонов (заливкой выделены ферментные системы, по которым вероятные родители имеют альтернативные аллели, а все исследованные особи *Dianthus* × *courtoisii* гетерозиготны)

Ферментная система, № локуса		Вид и число изученных образцов		
		<i>D. barbatus</i> 30	<i>D. superbis</i> 26	<i>D. × courtoisii</i> 11
Pgi	1	0,607	–	0,364
	2	0,393	0,058	0,136
	3	–	0,942	0,500
6-Pgd	1	0,983	–	0,500
	2	0,017	0,173	0,091
	3	–	0,538	0,182
	4	–	0,288	0,227
Pgm-1	1	0,983	0,981	0,909
	2	0,017	0,019	0,091
Pgm-2	1	0,917	–	0,450
	2	0,083	–	0,050
	3	–	0,556	0,250
	4	–	0,444	0,250
Dia	1	–	1,000	0,500
	2	1,000	–	0,500
Got	1	0,267	–	0,091
	2	0,733	0,212	0,500
	3	–	0,750	0,409
	4	–	0,038	–
Fdh	1	0,854	0,269	0,682
	2	0,146	0,731	0,318
Skdh	1	–	0,038	–
	2	0,050	0,058	0,091
	3	0,950	0,904	0,909

Таким образом, результаты изоферментного анализа подтверждают гибридное происхождение *D. × courtoisii*. Поскольку в исследованном местонахождении признаков интрогрессивной гибридизации (возвратных скрещиваний) не установлено, следует предположить, что вся группа *D. × courtoisii* представляет собой результат спорадической гибридизации с образо-

ванием высоко-стерильных гибридов; причём каждый раз материнским растением является *D. superbus* (поскольку гибриды отмечались только вне культуры, на участках соседних лугов, по соседству с куртинами *D. superbus*).

Причина внезапного появления *D. × courtoisii* на территории России на рубеже XX–XXI вв. во многих пунктах, иногда в больших количествах,

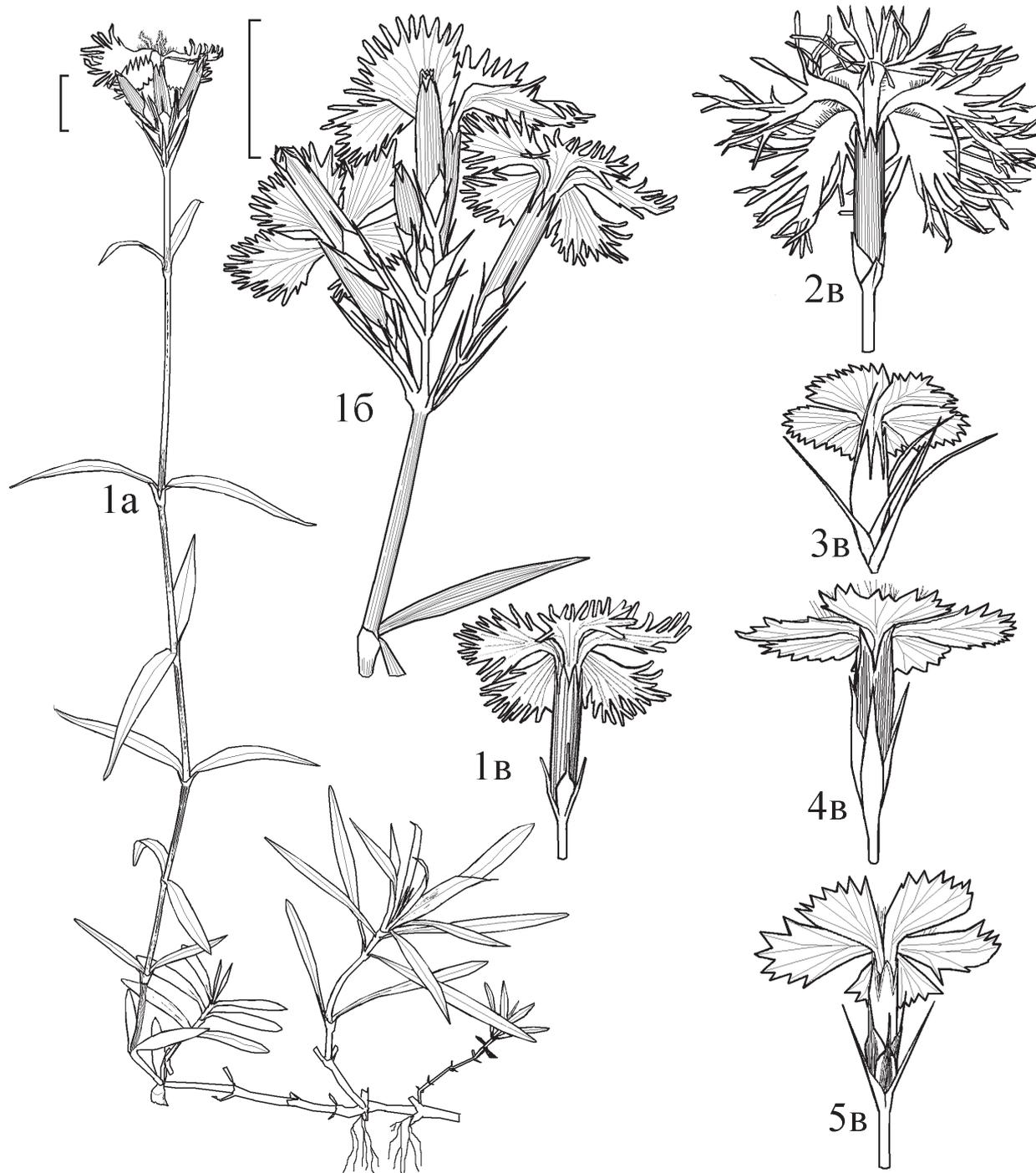


Рис. 1. Внешний вид: 1 – *Dianthus × courtoisii* Reichenb.; 2 – *D. superbus* L.; 3 – *D. barbatus* L.; 4 – *D. fischeri* Spreng.; 5 – *D. eugenii* Kleopov (рисунок выполнен М. С. Князевым; в том числе, изображение *Dianthus × courtoisii* по образцам растений, собранным в окрестностях г. Томска); 1a – общий вид; 1b – соцветие; 1b, 2b, 3b, 4b, 5b – цветки с прицветными чешуями и цветоножками. Масштабная линейка 1 см.

на наш взгляд, связана с изменением режима антропогенного воздействия в предшествующий период, а именно обусловлена резким увеличением числа садовых участков в 1980–1990-е гг., за пределами населённых пунктов, среди мало нарушенных природных сообществ. Начиная с этого периода возникает принципиальная возможность гибридизации между популярным садовым растением *D. barbatus* и местным видом *D. superbus* в лесной зоне Европейской России и Западной Сибири. Имеются сведения (Rybina et al., 2009), что в районе Томского Академгородка гвоздику, идентифицированную как *D. fischerii*, впервые обнаружили ещё в 1990-х гг. Как оказалось впоследствии, речь в этой работе шла именно о *D. × courtoisii*.

Находки *D. × courtoisii* в начале XX века также можно связать с «дачным бумом» в предшествующие два десятилетия в европейской части России.

Тождество выявленных гибридов и *D. × courtoisii*, на наш взгляд, требует дополнительного исследования. К сожалению, место хранения типовых образцов *D. × courtoisii* (если таковые вообще имеются) нам неизвестно. Вместе с тем

H. G. L. Reichenbach, описывая этот вид, указывает некоторые признаки, не вполне соответствующие облику наших растений: «прицветные чешуи превышают половину длины чашечки... соцветие густое, щитковидно-метельчатое... [в отличие от] *D. barbatus* более рыхлое... [в отличие от] *D. superbus* лепестки как у *D. barbatus*...» (Reichenbach, 1832, с. 806) (т. е. растение скорее облика *D. barbatus*, чем *D. superbus*). У наших растений (рис. 1-1) лепестки по форме, размеру, особенностям рассечения ближе к *D. superbus*, прицветные чешуи примерно равны трети длины чашечки; соцветие 2–8-цветковое, б. м. густое, с цветками, скупенными по 2–3, отчасти одиночными (т. е. растения из России уклоняются к *D. superbus*).

Конечно, такие отличия могут быть связаны с общим высоким полиморфизмом гибридов, но также и с тем, что пара родительских видов в Бельгии (*locus classicus D. × courtoisii*) б. м. генетически отличалась от пары *D. barbatus* и *D. superbus* в России. Если *D. superbus* s. l. на атлантическом побережье Европы, с одной стороны, и на равнинах восточной окраины Европы и Западной Сибири, с другой, относятся к разным

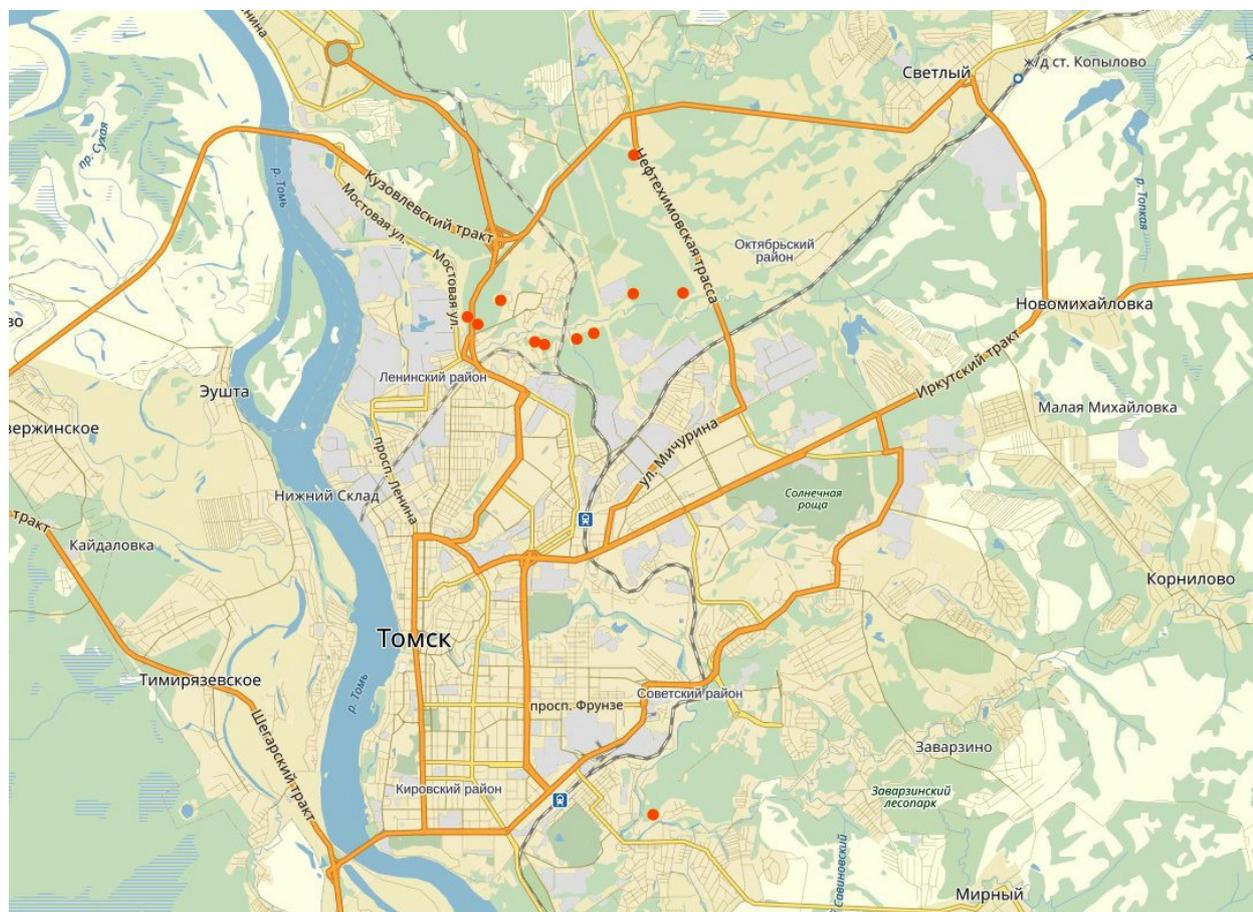


Рис. 2. Карта мест сбора образцов *Dianthus × courtoisii*, использованных в аллозимном анализе.

подвидам, это могло бы дать формальный повод для описания изученных гибридов как особого *notosubspecies* (нотоподвида). Следует отметить, что на примере *D. × courtoisii* мы имеем классический пример политопического возникновения гибридогенного вида.

**Изученные гербарные образцы *Dianthus × courtoisii*** (*specimens examined*): «Костромская губ., Буйский уезд, усадьба Каблуково, запущенный парк. 11 VII 1912. К. К. Косинский» (LE, определён Б. А. Федченко как *D. × courtoisii* = *D. barbatus × D. superbus*); «близ с. Иванникова Костромского у., 23 VI 1913, sine coll.» (LE); «Plantae prov. Tverj, distr. Kaschin, Dymovka [хут. Дымовка], loco graminoso umbroso in horti. 30 VI 1915. Nora Shubert» (LE, определён С. Юзепчуком как *D. × courtoisii* = *D. barbatus × D. superbus*); «Рыбинский уезд., село Красное на Волге, около дач, изредка. 22 VII 1920. В. И. Смирнов» (LE, определён М. Л. Кузьминой как *D. × courtoisii* = *D. barbatus × D. superbus*); «Ярославская обл., Рыбинский р-н, с. Глебово, крутой луговой склон к Рыбинскому вдхр. 2 VII 2001. В. Папченков» (LE, коллектором определён как *D. × courtoisii* = *D. superbus × D. barbatus*); «РФ, Костромская обл., Буйский р-н, окр. д. Спас, лев. бер. р. Кострому, на лугу близ просёлочной дороги; несколько цветущих экземпляров; 58°24'52" с. ш. 41°24'26" в. д. 18 VI 2013. А. В. Леострин» (LE, SVER, определён коллектором как *D. barbatus* Vandas); «Томская обл., г. Томск, окр. пос. Степановка. 27 VI 2006. В. П. Амелеченко» (Гербарий Сибирского ботанического сада, коллектором определён как *D. fischeri*); «Томская обл., г. Томск, окр. пос. Свечной. В сосняке. 28 VIII 2009. В. П. Амелеченко, Т. Н. Катаева» (Гербарий Сибирского ботанического сада, коллекторами определён как *D. fischeri*); «Томская обл., г. Томск, окр. пос. Кузовлево, поляна в сосновом лесу. 56°33'59,58" с. ш. 85°00'47,92" в. д. 05 VII 2009. А. Л. Эбель» (ТК, LE); «Томская обл., окр. г. Томска, сосново-берёзовый лес, 56°32'37,46" с. ш. 85°00'47,24" в. д. 08 VII 2009. А. Л. Эбель» (ТК, LE); «Томская обл., Томск, правобережье р. Мал. Киргизка, сосновый лес, 56°32'37,89" с. ш. 85°01'40,39" в. д. 19 VI 2016. А. Л. Эбель» (ТК, NS, ALTB).

Как можно видеть из примечаний к процитированным образцам, коллекторам не всегда удавалось точно идентифицировать *D. × courtoisii*, поэтому представляется не лишним дать ключ для определения этого гибрида, родительских видов и некоторых других близких видов.

**Ключ для определения *Dianthus × courtoisii*** и некоторых схожих представителей рода *Dianthus* L. в Западной Сибири и европейской части России

(рассматриваются только дикорастущие, или натурализовавшиеся виды, с ланцетными или ланцетно-линейными, 4–25 мм шир. листьями)

1. Все цветки сидячие или на очень коротких (до 2 мм дл.) цветоножках, в густом 20–50-цветковом полушаровидном щитке, красные, розовые, белые; лепестки по краю мелкозубчатые; чашечка при основании одета 2 парами ланцетных прицветных чешуй, резко суженных в шиловидное окончание, которое в 2–3 раза превышает расширенную часть чешуи. Мнг. 20–50. VII–IX. Культурное растение, разводится в палисадниках, цветниках, иногда встречается по мусорным местам, окраинам населенных пунктов .....

..... ***D. barbatus* L. – Г. бородастая** (рис. 1-3в)

+ Цветки в рыхловатых, щитковидных или щитковидно-метельчатых соцветиях, хотя бы некоторые на более развитых цветоножках; лепестки крупно-зубчатые или до половины и более надрезаны на ланцетные, линейные доли; чашечка при основании одета 2–3 парами овальных или ланцетных прицветных чешуй, из которых часть с ланцетным или шиловидным окончанием короче или равным расширенной части чешуи .....

..... **2**  
2. Лепестки розовые, редко ярко-розовые, до половины и более длины отгиба рассечены на нитевидные и линейные доли. Мнг. 20–60. VII–VIII. В горных и равнинных тундрах, по лугам в лесной зоне .....

..... ***D. superbus* L. s. l. – Г. пышная** (рис. 1-2в)

+ Лепестки пурпурные, ярко-розовые, по краю б. м. глубоко зубчатые, реже до трети длины отгиба надрезаны на ланцетные дольки ....

..... **3**  
3. Цветки 1,5–1,8 см в диаметре, всегда одиночные; отгиб лепестков по краю равномерно и довольно коротко-зубчатый; прицветные чешуи по краю бело-перепончатые, внутренние вдвое короче чашечки, наружные сужены в длинное острие и почти равны ей. Мнг. 40–70. VI–VII. В степной зоне Европейской России .....

..... ***D. eugeniae* Kleorov. – Г. Евгении** (рис. 1-5в)

+ Цветки 2–2,5 см в диам., некоторые на коротких цветоножках и собраны по 2–3(4); отгиб лепестков по краю крупно и нерегулярно зубчатый, иногда до трети надрезан на ланцетные дольки; прицветные чешуи по краю не перепончатые .....

..... **4**  
4. Лепестки по краю надрезаны на ланцетные дольки; прицветные чешуи резко сужены в

длинное шиловидное остриё. Семена не развиваются (коробочки щуплые, пустые). Растение с длинным ползучим корневищем, развивающим от разветвлений генеративные и вегетативные побеги (в целом, формируется рыхлая куртина – клон). Мнг. 30–70. VI–VIII. На лугах и полянах близ садовых участков .....

..... *D. × courtoisii* Reichenb. (*D. barbatus* × *D. superbus*) – Г. Куртуа (рис. 1-1)

+ Лп. с крупно-зубчатой по краю пластинкой; прицветные чешуи на верхушке постепенно сужены в ланцетное окончание. Развиваются коробочки с многочисленными семенами. Растение с короткими восходящими корневищами, формирующее б. м. компактную куртину. По лугам в

европейской части России. Мнг. 40–70. VI–VII .....

..... *D. fischeri* Spreng. – Г. Фишера (рис. 1-4в).

#### Благодарности

Авторы выражают признательность перечисленным ниже сотрудникам Томского государственного университета, оказавшим помощь в поиске местонахождений и в сборе материала *D. barbatus* и *D. × courtoisii*: В. П. Амельченко, Т. Н. Катаевой, С. И. Гашкову, Н. В. Курбатской. Исследования А. Л. Эбеля выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ 16-04-01246 А «Выявление закономерностей и современных тенденций синантропизации флоры Южной Сибири».

#### REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Amelchenko V. P.* 2010. *Redkiye i ischezayushchiye rasteniya Tomskoy oblasti [Rare and endangered plants of the Tomsk region (anatomy, biomorphology, introduction, reintroduction, karyology, protection)]*. University Press, Tomsk, 238 pp. [In Russian]. (*Амельченко В. П.* Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, кариология, охрана). Томск: Изд-во Том. ун-та, 2010. 238 с.).
- Amelchenko V. P., Kataeva T. N.* 2011. The new locations of rare plants in the south of the Tomsk region. *Botanicheskiye issledovaniya Sibiri i Kazakhstana [Botanical investigations of Siberia and Kazakhstan]*. Irbis Press, Kemerovo, 17: 40–42 [In Russian]. (*Амельченко В. П., Катаева Т. Н.* Новые местонахождения редких видов растений на юге Томской области // Бот. иссл. Сибири и Казахстана. Вып. 17. Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2011. С. 40–42).
- Baikov K. S.* 1993. *Dianthus* L. In: *Flora Sibiri [Flora of Siberia]*. Vol. 6. Nauka Press, Novosibirsk, 88–94 pp. [In Russian]. (*Байков К. С.* Род *Dianthus* L. – Гвоздика // Флора Сибири. Т. 6. Новосибирск: Наука, 1993. С. 88–94).
- Czerepanov S. K.* 1995. *Plants of Russia and adjacent States (the former USSR)*. Cambridge University Press, NY, 516 p.
- Kossinsky K.* 1913. *Dianthus barbatus* L. × *D. superbus* L. = *Dianthus courtoisii* Rehb. in Kostroma district. *News of Imper. Sankt-Petersburg Bot. Gard.*, 13, 1–2: 52–54 [In Russian]. (*Косинский К.* *Dianthus barbatus* L. × *D. superbus* L. = *Dianthus courtoisii* Rehb. в Костромской губернии // Изв. Императ. С.-Петербургского бот. сада. 1913. Т. 13, вып. 1–2. С. 52–54).
- Krylov P. N.* 1931. *Flora Zapadnoy Sibiri. Aizoaceae – Berberidaceae [Flora of the West Siberia]*. Iss. 5. Rus. Bot. Society Press, Tomsk, 981–1227 pp. [In Russian]. (*Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Aizoaceae – Berberidaceae. Томск: Изд-во Томск. отд. Русск. бот. общ., 1931. Вып. 5. С. 981–1227).
- Kuzmina M. L.* 2004. *Dianthus* L. In: *Flora of East Europa*. Vol. 11. KMK Press, Moscow – St. Petersburg, 273–297 pp. [In Russian]. (*Кузьмина М. Л.* Гвоздика – *Dianthus* L. // Флора Восточной Европы. Т. 11. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 273–297).
- Murphy R. W., Sites J. W., Buth D. G., Hauffer C. H.* 1990. Proteins I: Isozyme Electrophoresis In: *Molecular Systematics*. Eds. D. M. Hillis, C. Moritz. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, USA, 45–126 pp.
- Reichenbach H. G. Ludwig.* 1832. *Flora germanica excursoria*. B. 2. Carolum Cnobloch, Lipsiae, 436–873 pp.
- Rybina T. A., Amelchenko V. P., Manassypov R. M.* 2009. Modern condition of flora and populations of rare species of plants in especially protected natural territory “The forest park in area of the Academgorodok” in Tomsk. *Tomsk State University Journal of Biology* 3(7): 25–36 [In Russian]. (*Рыбина Т. А., Амельченко В. П., Манасыпов Р. М.* Современное состояние флоры и популяций редких видов растений на особо охраняемой природной территории «Лесопарк в районе Академгородка» г. Томска // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2009. № 3(7). С. 25–36).
- Semerikov V. L., Belyaev A. Yu.* 1995. Allozyme polymorphism in natural populations and cultivars of red clover (*Trifolium pratense* L.). *Russ. J. Genet.* 31(6): 815–819 [In Russian]. (*Семериков В. Л., Беляев А. Ю.* Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Генетика, 1995. Т. 31, № 6. С. 815–819).

---

**Shishkin B. K.** 1936. *Dianthus* L. In.: *Flora SSSR [Flora of USSR]*. Vol. 6. Acad. of Sciences USSR Press, Moscow – Leningrad, 803–861 pp. [In Russian]. (**Шушкин Б. К.** Род *Dianthus* L. – Гвоздика // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 803–861).

**Shurkhal A. V, Podogas A. V, Zhivotovsky L. A.** 1992. Allozyme differentiation in the genus *Pinus*. *Silvae Genetica* 41: 105–109.

**Swofford D. L, Selander R. B.** 1981. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity* 72: 281–283.