

УДК 582.736+575.857+581.165(470.46)

DOI: 10.35102/cbg.2025.58.75.004

## ЕЩЕ РАЗ О ПОПУЛЯЦИИ *EVERSMANNIA SUBSPINOSA* (FABACEAE, HEDYSAREAE) НА ГОРЕ БОЛЬШОЕ БОГДО И О ВЕГЕТАТИВНЫХ КЛОНАХ У БОБОВЫХ

Шанцер И.А. \*, Федорова А.В., Степанова Н.Ю.

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, Москва, Россия

\* Автор для переписки: ischanzer@gmail.com

### АННОТАЦИЯ

С помощью ISSR маркеров и последовательностей четырех участков пластидной ДНК исследована популяция *Eversmannia subspinosa* на г. Большое Богдо в Астраханской области. Установлено, что она состоит из двух локальных субпопуляций на северо-восточном и южном склонах горы, соответственно, каждая из которых представлена преимущественно единственным вегетативным клоном. Анализ молекулярно-генетических данных показал, что 1) обе субпопуляции характеризуются исключительно низким генетическим разнообразием и крайне низкой ожидаемой гетерозиготностью; 2) сильно генетически дифференцированы друг от друга; 3) обладают каждая своим специфическим пластидным гаплотипом, отличающимся характером распределения инделей. Поток генов между субпопуляциями отсутствует. В пределах обеих субпопуляций размножение осуществляется практически исключительно вегетативным путем, роль семенного возобновления ничтожно мала. Вероятно, что такие характеристики являются следствием краевого изолированного положения популяции на северо-западной границе ареала *E. subspinosa* и ее произрастания в неблагоприятных для этого вида условиях в течение последних нескольких десятков тысяч лет.

**Ключевые слова:** генетическая структура, популяция, вегетативное размножение, клоны, *Eversmannia*, Fabaceae

#### Цитирование:

Шанцер И.А., Федорова А.В., Степанова Н.Ю. 2025. Еще раз о популяции *Eversmannia subspinosa* (Fabaceae, Hedysareae) на горе Большое Богдо и о вегетативных клонах у бобовых. *Нов. бюл. ГБС*. 1(3–4): 52–69. DOI: 10.35102/cbg.2025.58.75.004

Редактор: И.А. Шанцер

Получена: 14.12.2025

Ревизия: 19.12.2025

Принята к публикации: 24.12.2025

Опубликована: 30.12.2025

© 2025 Авторы

# POPULATION OF *EVERSMANNIA SUBSPINOSA* (FABACEAE, HEDYSAREAE) IN THE GREAT BOGDO MT. REVISITED, WITH SOME CONSIDERATIONS ON VEGETATIVE CLONES IN FABACEAE

Schanzer I.A.\*, Fedorova A.V., Stepanova N.Yu.

Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow, Russia

\* Corresponding author: ischanzer@gmail.com

## Citation:

Schanzer I.A., Fedorova A.V., Stepanova N.Yu. 2025. Population of *Eversmannia subspinoso* (Fabaceae, Hedysareae) in the Great Bogdo Mt. revisited, with some considerations on vegetative clones in Fabaceae. *New Bull. MBG.* 1(3–4): 52–69. DOI: 10.35102/cbg.2025.58.75.004

Editor: I.A. Schanzer

Received: 14.12.2025

Revision: 19.12.2025

Accepted: 24.12.2025

Published:

30.11.2025

© 2025 Authors

## ABSTRACT

Using ISSR markers and sequences of four plastid DNA regions, the population of *Eversmannia subspinoso* on Bolshoye Bogdo Mt. in the Astrakhan region was studied. It was found that the population consists of two local subpopulations on the northeastern and southern slopes of the mountain, respectively, each primarily represented by a single vegetative clone. Analysis of molecular genetic data revealed that: 1) both subpopulations are characterized by exceptionally low genetic diversity and extremely low expected heterozygosity; 2) they are strongly genetically differentiated from each other; 3) each possesses its own specific plastid haplotype, distinguished by the pattern of indels distribution. Gene flow between the subpopulations is absent. Within both subpopulations, reproduction occurs almost exclusively vegetatively, with the role of seed regeneration being negligible. It is likely that these characteristics result from the marginal, isolated position of the population at the northwestern boundary of the *E. subspinoso* range and its growth in conditions unfavorable for this species over the last several tens of thousands of years.

**Key words:** genetic structure, population, vegetative propagation, clones, *Eversmannia*, Fabaceae

## ВВЕДЕНИЕ

Эверсманния почти-колючая (*Eversmannia subspinoso* (Fisch. ex DC.) B. Fedtsch.) — редкий вид бобовых, занесенный в Красную книгу РФ (Sagalaev, 2024). Это единственный представитель монотипного рода *Eversmannia* (Schanzer, Fedorova, Stepanova, unpublished data), входящего в трибу Hedysareae. До недавнего времени, когда в 2021 г. была обнаружена его популяция на Ергенинской возвышенности в Калмыкии, популяция *E. subspinoso* на горе Большое Богдо в Астраханской области считалась единственной на территории России (рис. 1).

Популяция *E. subspinoso* на горе Большое Богдо была обнаружена еще академиком П.С. Палласом в 1793 году (Pallas, 1799) и с тех пор посещалась множеством ботаников; в настоящее время она охраняется на территории Богдинско-Баскунчакского заповедника. Данному местонахождению эверсманнии посвящен ряд публикаций последних лет (Попов, 2004; Voloboeva, Laktionov, 2018, 2019; Laktionov, Voloboeva, 2021; Laktionov et al., 2021), в которых отмечаются различия в характере цветения растений на разных склонах. В частности, в работе А.В. Попова описывается, что «у подножия песчаниковых скал юго-восточного склона горы нам неоднократно попадались растения этого вида, соцветия которых по какой-то причине останавливались в развитии на стадии небольших бутонов и затем засыхали. Ни одного цветущего растения здесь найдено не было. По ложбинам на северном склоне горы эверсманния цветет обильно, но семена образуются редко. Судя по

всему, в настоящее время она размножается на горе Большое Богдо преимущественно вегетативным путем» (Роров, 2004: 38). В то время как О.В. Волобоева и А.П. Лактионов отмечают, что «на северных склонах г. Б. Богдо популяции *E. subspinoso* размножаются только вегетативно, в то время как на южных склонах горы растения обильно цветут и плодоносят» (Voloboeva, Laktionov, 2018: 40). В этой же работе указывается, что помимо давно известных метонахождений эверсманнии на северном и южном склонах горы, авторами были найдены «две новые популяции» в верхней части южного склона, представленные 68 особями. Таким образом, сведения о регулярности цветения и плодоношения эверсманнии в популяциях на разных склонах горы Большое Богдо противоречивы.

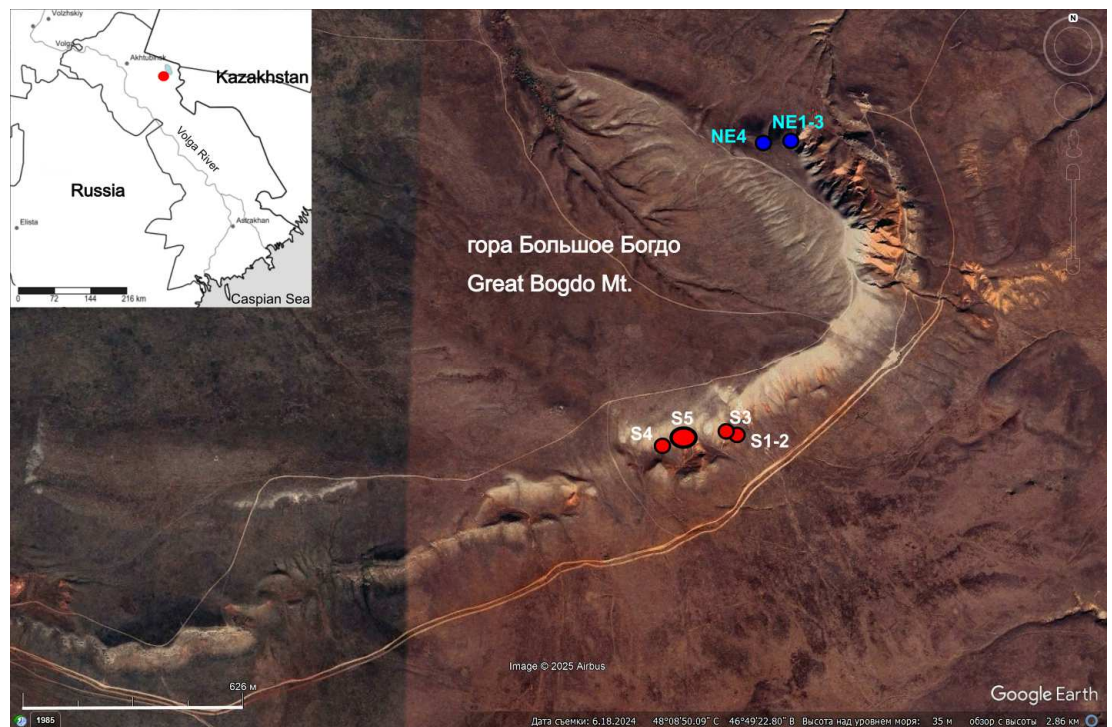


Рисунок 1. Расположение исследованных локальных популяций *E. subspinoso* на горе Большое Богдо. Обозначения: NE – популяция на северо-восточном склоне (синие точки); S – популяция на южном склоне (красные точки). Цифрами обозначены точки отбора образцов. На врезке – местоположение изученных популяций на карте Астраханской области показано красной точкой.

Figure 1. Location of the sampled *E. subspinoso* local populations at the Great Bogdo Mt. Designations: NE – population of the north-eastern slope (blue dots); S – population of the southern slope (red dots). Blank map – location of the populations studied in Astrakhan Province of the Russian Federation is shown with a red dot.

Ближайшие популяции эверсманнии известны из Калмыкии на склонах возвышенности Ергени (Laktionov et al., 2021), а также на склонах ряда чинков Северного и Западного Устюрта и в окрестностях Индерского озера (Voloboeva, Laktionov, 2018). В целом же ареал этого вида охватывает почти всю территорию Казахстана, на юге достигая северного Ирана, а на востоке – предгорий западного Тянь-Шаня и Памиро-Алая и северо-западного Китая (Джунгария). Так что популяция эверсманнии на г. Большое Богдо представляет собой крайнюю северо-западную точку ее ареала, а популяция на Ергенинской возвы-

шенности – крайнюю западную точку. Обе они оторваны от основного ареала эверсманнии. В цитированных выше работах авторы предполагают, что эверсманния представляет собой третичный реликт с дизъюнктивным ареалом. Временем образования дизъюнкции считается время Раннехвалынской трансгрессии Каспийского моря в позднем плейстоцене (27–12000 лет назад), когда солянокупольные возвышенности представляли собой острова, а Ергенинская возвышенность и склоны плато Устюрт – противоположные берега «Хвалынского моря», на которых сохранились реликтовые представители флоры, в том числе и эверсманния.

Однако выдвинутые в упомянутых работах предположения о третичном возрасте эверсманнии, связи ее дизъюнктивных местонахождений с раннехвалынской трансгрессией Каспийского моря и преимущественно вегетативном характере ее размножения на северном склоне горы Большое Богдо основываются только на косвенных данных. Таких, например, как расположение популяций эверсманнии на склонах выше уровня затопления водами последней хвалынской трансгрессии (40–50 м над уровнем моря) или отсутствие плодоношения в достаточно многочисленной популяции на северном склоне горы Большое Богдо.

Ранее нами было предпринято молекулярно-генетическое исследование (Stepanova et al., 2023) ограниченной выборки образцов с горы Большое Богдо, собранных разными коллекторами в разные годы и хранящихся в Гербарии ГБС РАН (МНА). Тогда нами было установлено, что все 6 изученных образцов обладали не только идентичными последовательностями пластидного генома по участкам *trnL-trnF*, *atpB-rbcL*, *rpl32-trnL(UAG)*, *trnV-ndhC*, но и идентичными ядерными последовательностями ITS1-2, а также полностью идентичными спектрами ядерных межмикросателлитных (ISSR) маркеров (Stepanova et al., 2023). Этот результат полностью подтвердил предположение, что на горе Большое Богдо (вероятно, именно на ее северном склоне) растет единственный вегетативный клон эверсманнии, что объясняет отсутствие плодоношения у этого вида. При этом результаты исследования популяции на Ергенях, а также ряда образцов с территории Казахстана свидетельствовали о том, что *E. subspinosa*, вероятнее всего, представляет собой преимущественно перекрестно опыляемый вид, не способный к самоопылению или апомиктическому завязыванию семян (Stepanova et al., 2023). Поэтому указание Лактионова и Волобоевой (Voloboeva, Laktionov, 2018) на то, что растения с южных склонов регулярно обильно цветут и плодоносят, может говорить о том, что эта часть большебогдинской популяции *E. subspinosa* может быть представлена различными генотипами и растения в ней могут размножаться половым путем. Эти данные, однако, противоречат указаниям А.В. Попова (Поров, 2004). Для более определенных выводов необходимо исследование большей по размеру выборки из разных частей локальной популяции с г. Большое Богдо. Такой материал нам удалось собрать в 2024 году.

Таким образом, целью настоящего исследования было выявление популяционно-генетической структуры популяции *E. subspinosa* на горе Большое Богдо и оценка размеров и вероятного возраста вегетативных клонов этого вида, распространенных на этой территории.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для данного исследования был собран Н.Ю. Степановой и Н.М. Решетниковой во время экспедиции в Богдинско-Баскунчакский заповедник в мае 2024 года (Табл. 1, рис. 2). Было выявлено две пространственно разделенные локальные популяции (далее –

популяции) *E. subspinos* в верхней части северо-восточного (популяция NE: 4 участка отбора образцов) и южного макросклонов (популяция S: 5 участков отбора образцов) горы Большое Богдо, соответственно. Популяции располагались примерно на расстоянии 0,5 км друг от друга, между ними растений эверсманнии обнаружено не было. Из обеих локальных популяций были собраны выборки гербарных образцов. Всего было собрано 47 образцов: 24 и 23 образца из популяций NE и S, соответственно.

Таблица 1. Образцы *Eversmannia subspinos* с горы Большое Богдо, собранные в 2024 г.

Table 1. *Eversmannia subspinos* accessions from the Great Bogdo Mt. collected in 2024.

Популяция Population	Участки сбора образцов Sampling sites	Координаты Coordinates	Образцы Accessions
NE	NE1	48°08'42.86" 46°51'12.85" 48°08'42.72" 46°51'12.42"	GB7–GB18
	NE2	48°08'42.79" 46°51'12.38"	GB19–GB23
	NE3	48°08'42.76" 46°51'12.46"	GB24–GB27
	NE4	48°08'42.36" 46°51'09.36"	GB28–GB30
S	S1	48°08'14.07" 46°51'02.01"	GB31–GB32
	S2	48°08'14.20" 46°51'01.62"	GB34
	S3	48°08'14.20" 46°50'59.34"	GB33, GB35
	S4	48°08'13.70" 46°50'53.84"	GB36
	S5	48°08'13.67" 46°50'56.47" 48°08'13.99" 46°50'53.74" 48°08'13.92" 46°50'52.87" 48°08'14.35" 46°50'54.78" 48°08'14.39" 46°50'56.36"	GB37–GB53

Расстояния между участками отбора образцов в популяции NE составляло от нескольких метров (участки NE1-3) до примерно 50 метров (участок NE4). В популяции S расстояния между участками отбора образцов составляли от нескольких метров (участки S1 и S2) до 100 метров (между участками S1-2 и S4. При этом участок S5 представлял собой расположенную выше всех по склону трансекту длиной около 50 м.

ДНК была выделена из листьев гербарных образцов с помощью набора NucleoSpin Plant kit (Macherey-Nagel, Германия) согласно инструкции производителя. Фрагментный анализ межмикросателлитных (ISSR: Inter Simple Sequence Repeats) участков ДНК был проведен с использованием 9 праймеров; праймеры, условия полимеразной цепной реакции (ПЦР) и электрофореза полученных фрагментов ДНК были использованы те же, что в работе Степановой с соавторами (Stepanova et al., 2023). Кроме того, из 8 образцов (по 4 из каждой популяции) были секвенированы пластидные межгенные спейсеры *trnL-trnF*, *atpB-rbcL*, *rpl32-trnL(UAG)* и *trnV-ndhC*. ПЦР проводили в амплификаторе T100 Thermal Cycler (Biorad Ltd., США). Условия ПЦР для всех участков приведены в упомянутой выше работе Степановой с соавторами (Stepanova et al., 2023).



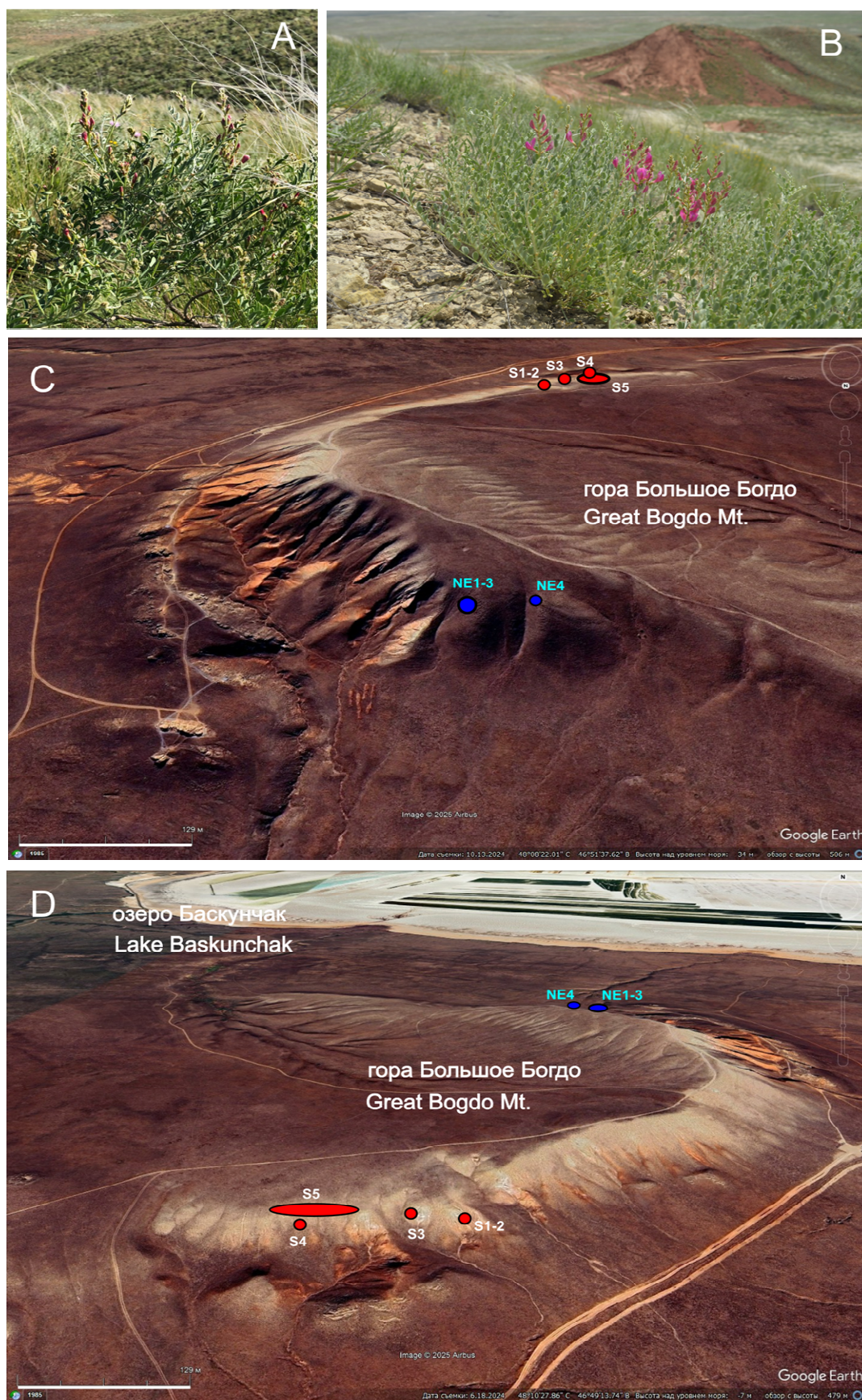


Рисунок 2. Популяции *E. subspinoso* на горе Большое Богдо. А. Зацветающее растение на северо-восточном склоне (фото Н.М. Решетниковой). В. Цветущее растение на южном склоне и общий вид популяции (фото Н.Ю. Степановой). С. Местоположение участков сбора образцов в популяции северо-восточного склона (NE – синий цвет). Близко распо-



ложенные участки объединены. D. Местоположение участков сбора образцов в популяции южного склона (S – красный цвет). Близко расположенные участки объединены. Участок S5 обозначен красным эллипсом.

Figure 2. Populations of *E. subspinoso* at the Great Bogdo Mt. A. A plant on the north-eastern slope starting blooming (photo by N.M. Reshetnikova). B. A plant on the southern slope in full bloom and general view of the population (photo by N.Yu. Stepanova). C. Location of sampling sites in the north-eastern slope population (NE – blue color). Closely positioned sites are lumped. D. Location of sampling sites in the southern slope population (S – red color). Closely positioned sites are lumped. The S5 site shown as a red ellipse.

Генотипирование результатов электрофореза ISSR фрагментов проводили в программе CrossChecker (Buntjer, 2000). Учитывались только четкие, хорошо проявившиеся фрагменты (Рис. 3). Образцы, с которыми реакция прошла плохо или не прошла вовсе, не учитывались и рассматривались, как отсутствующие данные (неопределенности).

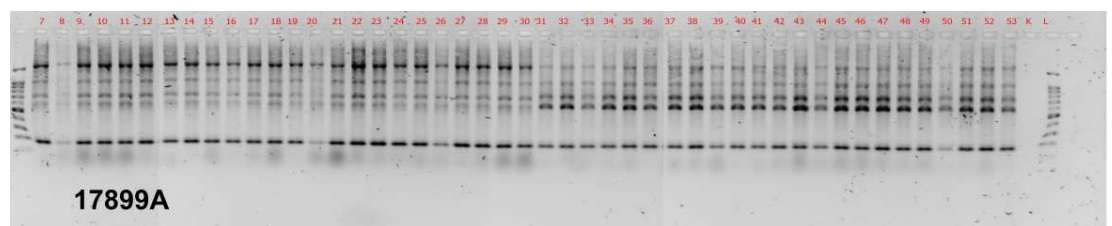


Рисунок 3. Фотография агарозного геля с результатами электрофореза продуктов ПЦР с ISSR праймером 17899A (A). Номера образцов подписаны красным в верхней части геля. К – контроль, L – ladder (маркер молекулярного веса).

Figure 3. Photo of the agarose gel showing the results of electrophoresis of ISSR PCR products obtained with 17899A primer. K – control, L – ladder (molecular weight marker).

Полученная в результате генотипирования бинарная матрица присутствия/отсутствия (1/0) фрагментов ДНК была проанализирована в программе PAST 5.0 (Hammer et al., 2001) путем иерархического кластерного анализа методом невзвешенного парно-группового среднего (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean, UPGMA) и неметрического многомерного шкалирования (Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS) с использованием меры сходства Жаккара. Устойчивость топологии дендрограммы оценивалась с помощью 1000 псевдореplik бутстрепа. Матрица также была проанализирована путем не-иерархической кластеризации методом Байеса в программе Structure v. 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Для каждого предполагаемого числа генетических кластеров K от 1 до 8 проводили по три независимых запуска Марковских цепей Монте-Карло с 200000 предварительных итераций (burn-in) и 500000 основных итераций. Использовали модель генетического смешения (admixture) со скоррелированными частотами аллелей. Определение оптимального числа генетических групп K методом  $\Delta K$  (Evanno et al., 2005), основанном на стандартизованном ускорении изменения логарифма функции вероятности  $\ln P(K)$ , также как и построение столбчатых диаграмм распределения образцов по кластерам проводили с использованием программ CLUMPAK (Kopelman et al., 2015) и STRUCTURE Selector (Li, Liu, 2018) <https://lmme.ac.cn/StructureSelector/>. Анализ генетического разнообразия популяций и расчет популяционно-генетических параметров проводили с помощью макроса GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012) в MSeXcel.

Полученные нуклеотидные последовательности 4 участков пластидной ДНК были объединены, выравнивание осуществляли с помощью алгоритма ClustalW в программе BioEdit (Hall, 1999), с последующей оценкой качества прочтения вручную. В общем вы-

равнивание были также включены последовательности 6 образцов с г. Большое Богдо из Гербария ГБС РАН (МНА), собранных разными коллекторами в разные годы и полученные и проанализированные нами ранее (Stepanova et al., 2023). Индели учитывались как единичные мутационные события для всех образцов.

Карты расположения популяций и точек сбора образцов были построены с помощью программ SimpleMappr (Shorthouse, 2010) и GoogleEarth (<https://earth.google.com/web/>) на основе координат, полученных в ходе полевых исследований.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Фрагментный анализ

В результате ПЦР с 9 праймерами для 47 образцов *E. subspinos* было получено 95 ISSR фрагментов (маркеров). Для каждого образца их число варьировало от 52 до 71. 39 маркеров были мономорфными, т.е. встречались у всех без исключения образцов в обеих популяциях. 50 маркеров были мономорфными в пределах популяций, т.е. если маркер присутствовал у всех образцов популяции NE, то он отсутствовал у всех образцов популяции S, и наоборот. По 6 маркерам наблюдалась внутрипопуляционная изменчивость. Среди образцов популяции NE изменчивость наблюдалась по всем 6 полиморфным маркерам, среди образцов популяции S – только по 4 из них, два маркера изменчивые в популяции NE были мономорфными в популяции S. Для 16 образцов не удалось получить фрагментов надлежащего для анализа качества с одним из праймеров, для 3 образцов не удалось получить качественного результата с 2 праймерами. Эти данные при дальнейшем анализе не учитывались.

Обработка матрицы присутствия/отсутствия ISSR фрагментов с использованием макроса GenAlEx позволила рассчитать ряд популяционно-генетических параметров. Так, процент полиморфных фрагментов для популяции NE составил 6,32%, а для популяции S – 4,21%. Анализ показал, что обе популяции NE и S характеризуются крайне низкой ожидаемой гетерозиготностью  $H_e$ , равной  $0,019 \pm 0,009$  для популяции NE и  $0,008 \pm 0,005$  для популяции S. При этом генетическая дистанция  $H_{st}$  между популяциями NE и S равна 0,791; а значение  $\Phi_{PT}$ , рассчитанное с ходе анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) и характеризующее уровень генетической дифференциации популяций составляет 0,98 ( $p < 0,000$ ), т.е. исключительно велико и высоко достоверно. Анализ AMOVA также показывает, что только 2% общей генетической изменчивости приходится на внутрипопуляционную изменчивость, а 98% – на межпопуляционную. Эти показатели говорят о крайне высокой степени генетической дифференциации популяций NE и S при достаточно низкой внутрипопуляционной вариабельности.

Кластерный анализ разделил выборку на два больших кластера, соответствующих по составу образцов популяциям NE и S с разных склонов горы со 100% поддержкой бутстрепа при уровне сходства между кластерами менее 0,45 (Рис. 4А). Однако оба эти кластера на уровне сходства выше 0,9 разделяются, в свою очередь, на несколько субкластеров. Так, кластер S разделяется на 2 субкластера с поддержкой бутстрепа 97%, к одному из которых относятся образцы GB33, 41 и 49, собранных на участках S3 и S5, а кластер NE разделяется на 5 субкластеров, также не соответствующих участкам сбора образцов. Предполагая, что такая топология дендрограммы может быть связана с отсутствующими данными у почти половины образцов, мы провели отдельный анализ для уменьшенной



выборки из 29 образцов, для которых данные были по всем маркерам без исключения. Однако и в этом случае топология дендрограммы практически не изменилась (Рис. 4В).

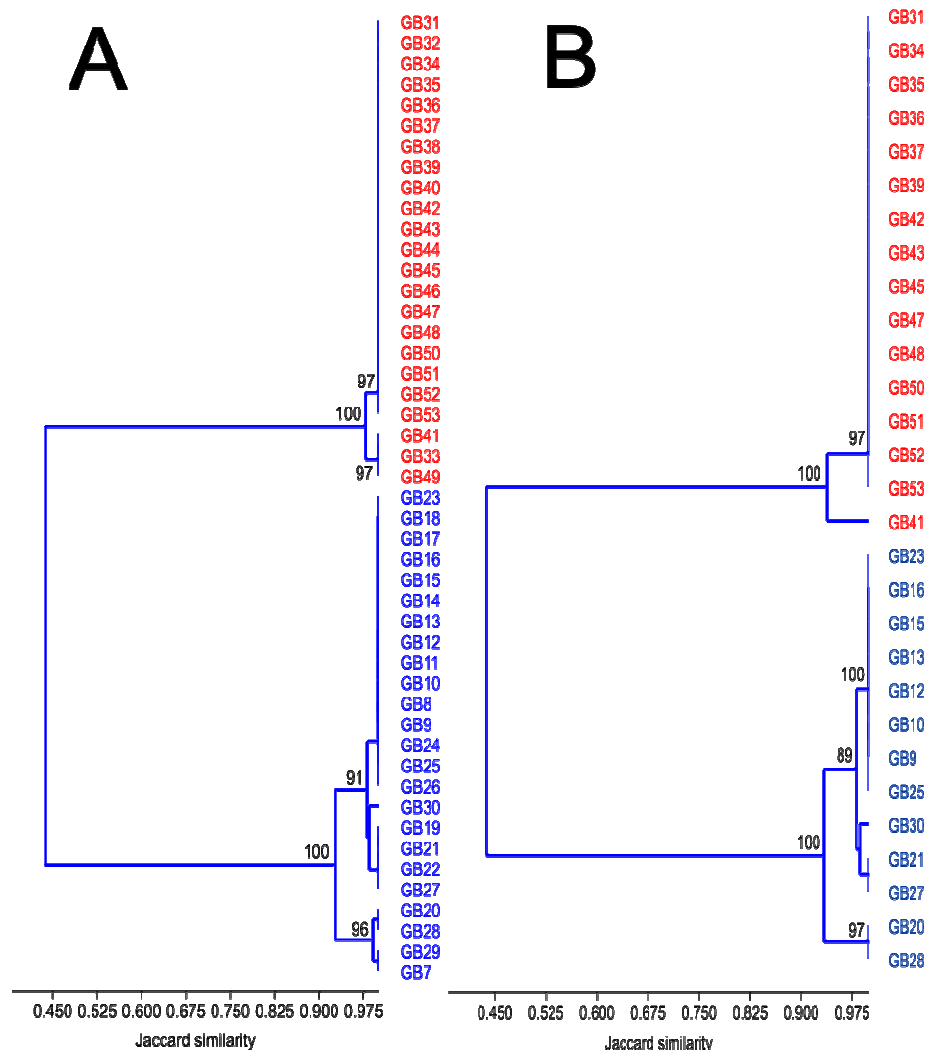


Рисунок 4. Результаты кластерного (UPGMA) анализа ISSR маркеров. Образцы из популяции NE показаны синим цветом, из популяции S – красным. Индексы бутстрепа (выше 80%) показаны рядом с узлами. А – анализ полной выборки; В – анализ выборки образцов, не имевших отсутствующих данных ни по одному из локусов.

Figure 4. Cluster (UPGMA) analysis of ISSR marker data. Accessions from population NE are colored blue, those from population S are colored red. Bootstrap support above 80% is indicated at nodes. A – full sample analysis; B – analysis of accessions with no data missing.

Для проверки степени гомогенности двух наиболее крупных кластеров, образцы которых на дендрограммах выглядят расположенными на ветвях нулевой длины (т.е. обладают идентичными генотипами), мы провели анализ методом неметрического многомерного шкалирования, позволяющего разделить образцы в плоскости двух координат (Рис. 5). Для обеих выборок, как с наличием отсутствующих данных, так и без них, мы убедились в том, что структура данных сложнее, однако целый ряд образцов, действительно обладает идентичными или очень близкими генотипами, так как часть точек на диаграммах раз-

броса совпадает, а часть располагается скученно. При этом точки образцов, относящихся к популяциям разных склонов, разделены очень четко.

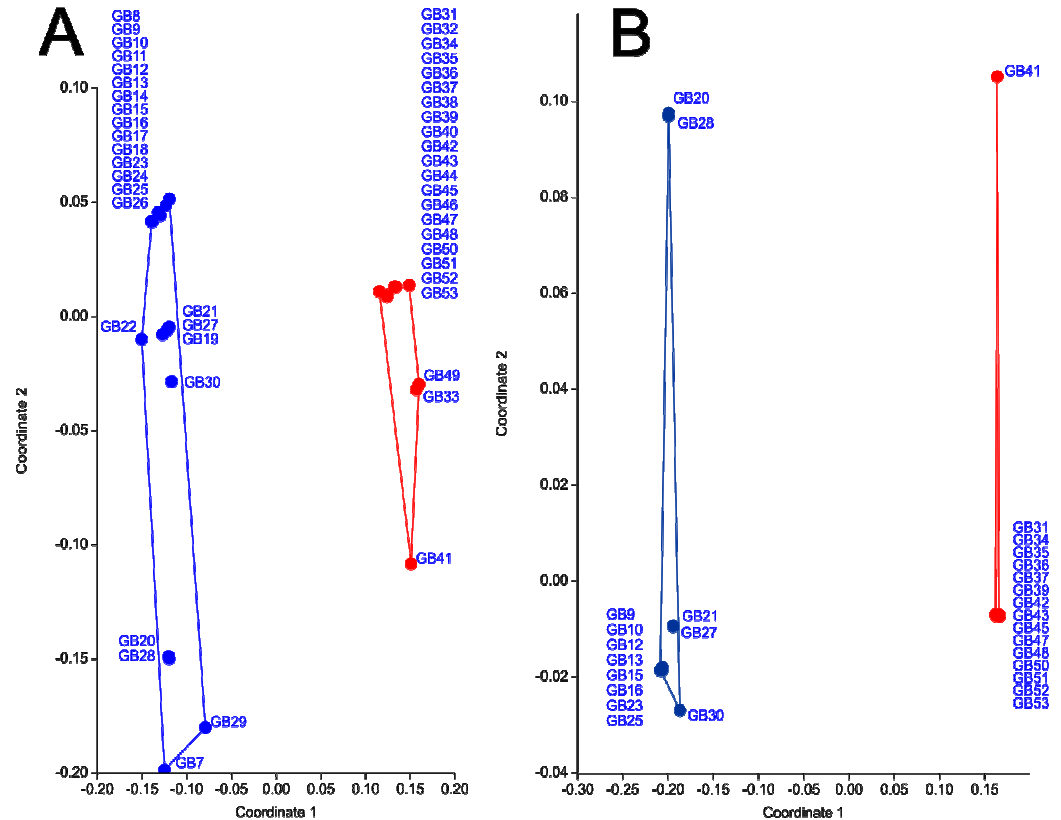


Рисунок 5. Результаты ординации методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS) ISSR маркеров. Образцы из популяции NE показаны синим цветом, из популяции S – красным. А – анализ полной выборки; В – анализ выборки образцов, не имевших отсутствующих данных ни по одному из локусов.

Figure 5. Non metric multidimensional scaling ordination of ISSR markers data. Accessions from population NE are colored blue, those from population S are colored red. A – full sample analysis; B – analysis of accessions with no data missing.

Неиерархическая кластеризация методом Байеса в программе Structure показала, что, согласно критерию  $\Delta K$ , выборку можно с максимальной вероятностью разделить на две генетические группы, соответствующие популяциям NE и S двух разных склонов (Рис. 6). Как видно из столбчатых диаграмм отнесения образцов к генетическим группам для числа групп  $K=2$  и  $K=8$ , практически все образцы можно разделить на две группы с апостериорными вероятностями более 99%. Исключение составляет образец GB41 из популяции S, вероятность отнесения которого к иным генетическим кластерам значительно выше, хотя и также крайне мала. Анализ показывает практически полное отсутствие генетического смешения между двумя группами, что предполагает отсутствие генетического обмена между ними.

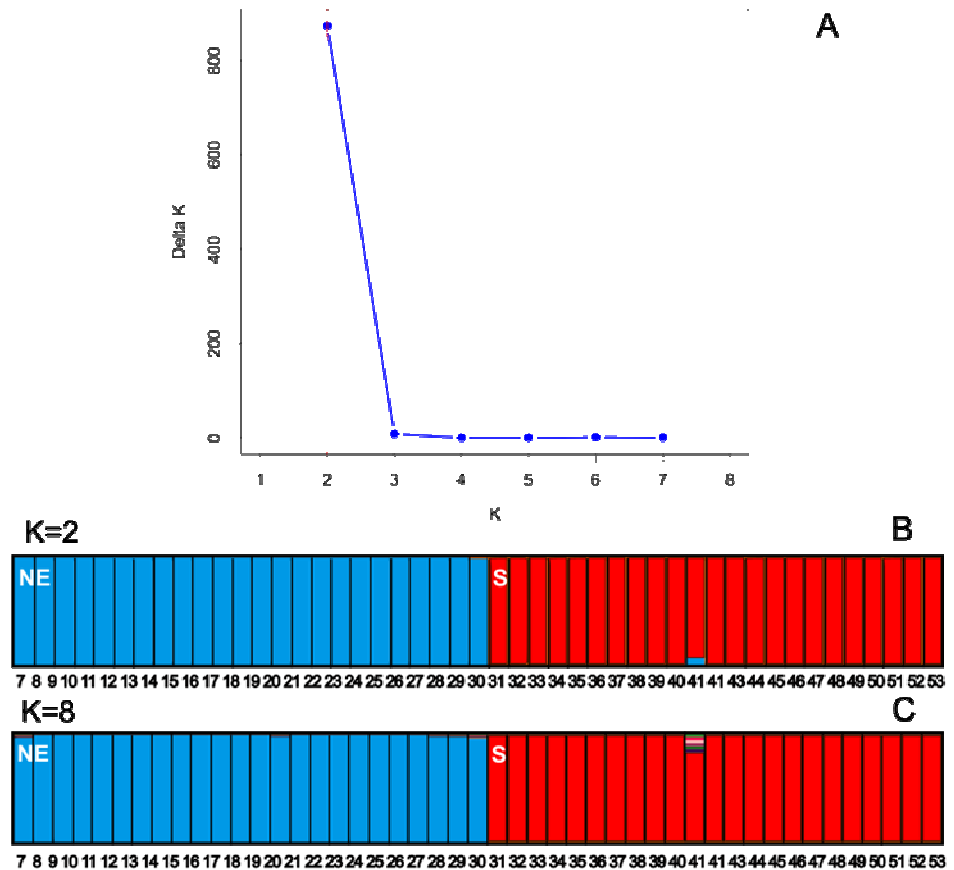


Рисунок 6. Результаты неиерархического кластерного анализа ISSR маркеров методом Байеса в программе Structure. Образцы из популяции NE показаны синим цветом, из популяции S – красным. А – график изменения параметра  $\Delta K$ ; В – столбчатая диаграмма апостериорных вероятностей отнесения образцов к двум генетическим кластерам ( $K=2$ ); С – столбчатая диаграмма апостериорных вероятностей отнесения образцов к восьми генетическим кластерам ( $K=8$ ). На столбчатых диаграммах по вертикальной оси показаны апостериорные вероятности от 0 до 100%.

Figure 6. Bayes clusterisation of ISSR data in Structure. Accessions from population NE are colored blue, those from population S are colored red. A –  $\Delta K$  plot; B – bar plot of posterior probabilities of attributing accessions to two ( $K=2$ ) genetic clusters; C – bar plot of posterior probabilities of attributing accessions to eight ( $K=8$ ) genetic clusters. Vertical axes of bar plots show posterior probabilities 0 to 100%.

Определение ISSR генотипов всех образцов мы провели вручную, сопоставив характер распределения фрагментов ДНК между образцами. Как оказалось, для каждого праймера набор полученных фрагментов был идентичным для большинства образцов в пределах локальной популяции, но различался между локальными популяциями. Так как у образцов с отсутствующими данными по всем остальным маркерам отличий от других образцов не было, мы сочли возможным прямолинейно интерполировать все отсутствующие данные и составить условные формулы ISSR генотипов без их учета (Табл. 2). Формулы составлены следующим образом. Если фрагмент ДНК у образцов присутствует, он обозначен единицей в круглых скобках (1). Если у какой-то части образцов фрагмент отсутствует, он обозначен нулем (0). Вначале указано число фрагментов, присутствующих у всех без исключения образцов. На второй и третьей позициях указано число фрагментов, взаимоисключаясь присутствующих и отсутствующих у большинства образцов каждой из популяций NE и S. В конце формулы в скобках указано сочетание шести фрагментов,

выявленных с помощью праймеров M2 (два фрагмента) и M13 (четыре фрагмента), по которым наблюдалась внутрипопуляционная изменчивость. Таким образом, в северо-восточной популяции NE мы установили 5 генотипов, а в популяции S – два (Табл. 2).

Таблица 2. ISSR генотипы, выявленные в северо-восточной (NE) и южной (S) популяциях. Подстрочный индекс указывает суммарное число присутствующих или отсутствующих фрагментов. Наиболее распространенные генотипы, характерные для крупных клонов, выделены жирным шрифтом. В столбце «Число образцов» указано число образцов, у которых был выявлен данный генотип. Для редких генотипов в скобках приведены номера конкретных образцов, обладающих этим генотипом.

Table 2. ISSR genotypes revealed in NE and S populations. Subscript indices show total number of present/absent bands. The most common genotypes characteristic of big clones are highlighted bold. The 'Number of accessions' column shows the number of accessions possessing a particular genotype. Designations of particular specimens possessing rare genotypes are shown in parentheses.

Генотип/ Genotype	Формула ISSR генотипа/ ISSR genotype formula	Число образцов/ No. of accessions	Популяция/ Population
N0	<b>(1)<sub>39</sub>(1)<sub>29</sub>(0)<sub>21</sub>(01)(0110)</b>	15	NE
N1	(1) <sub>39</sub> (1) <sub>29</sub> (0) <sub>21</sub> (01)(1001)	1 (GB7)	NE
N2	(1) <sub>39</sub> (1) <sub>29</sub> (0) <sub>21</sub> (00)(0110)	4 (GB19, 21–22, 27)	NE
N3	(1) <sub>39</sub> (1) <sub>29</sub> (0) <sub>21</sub> (00)(1001)	3 (GB20, 28–29)	NE
N4	(1) <sub>39</sub> (1) <sub>29</sub> (0) <sub>21</sub> (10)(0110)	1 (GB30)	NE
S0	<b>(1)<sub>39</sub>(0)<sub>29</sub>(1)<sub>21</sub>(10)(0110)</b>	22	S
S1	(1) <sub>39</sub> (0) <sub>29</sub> (1) <sub>21</sub> (10)(1001)	1 (GB41)	S

### Секвенирование пластидных участков

В дополнении к ISSR анализу нами был определен полиморфизм четырех вариабельных спейсерных (межгенных) участков пластидной ДНК, которые были определены и успешно использованы в наших предшествующих работах (Stepanova et al., 2023; Schanzer, Fedorova, Stepanova, unpublished data). ДНК 14 образцов из популяций NE и S были амплифицированы с использованием соответствующих праймерных пар и затем секвенированы с теми же праймерами. Полученные последовательности были депонированы в базу данных NCBI (Табл.3).

Таблица 3. Номера нуклеотидных последовательностей в базе данных NCBI. В скобках приведены длины секвенированных последовательностей.

Table 3. NCBI accession numbers of plastid nucleotide sequences. Sequence lengths are given in parentheses.

Популяция/ Population	Образец/ Specimen no.	<i>ndhC-trnV</i>	<i>trnL-trnF</i>	<i>atpB-rbcL</i>	<i>rpl32-trnL</i>
NE	GB7	PX703764 (493)	PX703756 (675)	PX703748 (760)	PX710150 (612)
NE	GB10	PX703765 (493)	PX703757 (675)	PX703749 (760)	PX710151 (612)
NE	GB19	PX703766 (493)	PX703758 (675)	PX703750 (760)	PX710152 (612)
NE	GB25	PX703767 (493)	PX703759 (675)	PX703751 (760)	PX710153 (612)
S	GB38	PX703768 (494)	PX703760 (671)	PX703752 (761)	PX710154 (611)
S	GB41	PX703769 (494)	PX703761 (671)	PX703753 (761)	PX710155 (611)
S	GB48	PX703770 (494)	PX703762 (671)	PX703754 (761)	PX710156 (611)
S	GB53	PX703771 (494)	PX703763 (671)	PX703755 (761)	PX710157 (611)
NE (?)	GB1	OM368603 (493)	ON237548 (675)	ON237508 (760)	ON237528 (612)



NE (?)	GB2	OM368604 (493)	ON237549 (675)	ON237509 (760)	ON237529 (612)
NE (?)	GB3	OM368605 (493)	ON237550 (675)	ON237510 (760)	ON237530 (612)
NE (?)	GB4	OM368606 (493)	ON237551 (675)	ON237511(760)	ON237531 (612)
NE (?)	GB5	OM368607 (493)	ON237552 (675)	ON237512 (760)	ON237532 (612)
NE (?)	GB6	OM368608 (493)	ON237553 (675)	ON237513 (760)	ON237533 (612)

Полученные последовательности анализируемых спейсеров пластидной ДНК у разных образцов отличались по длине: *atpB-rbcL* – 760–761 п.н. (пар нуклеотидов); *rpl32-trnL* – 611–612 п.н.; *ndhC-trnV* – 493–494 п.н.; *trnL-trnF* – 671–675 п.н. Номера нуклеотидных последовательностей в базе данных NCBI приведены в таблице 3.

Включенные в выравнивание образцы GB1–GB6 представляют собой образцы из Гербария ГБС РАН (МНА), собранные в предыдущие годы и секвенированные нами ранее (Stepanova et al., 2023). Точное место сбора этих образцов не было известно, но, судя по набору инделей соответствующих гаплотипу 1, все они были собраны со склонов северо-восточной экспозиции.

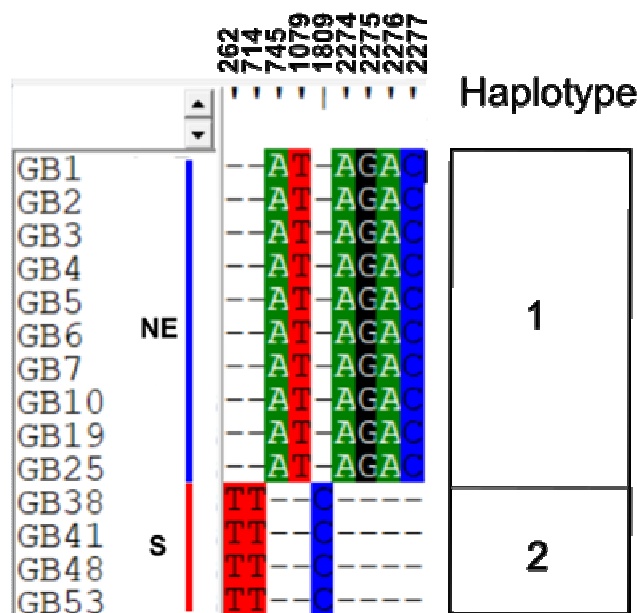


Рисунок 7. Сравнение положения инделей в объединенном выравнивании четырех участков пластидной ДНК. В левой части рисунка указаны номера образцов и обозначения популяций (NE – синий, S – красный). Над фрагментом выравнивания нуклеотидных последовательностей цифрами указаны номера позиций выравнивания, в которых выявлены индели. Справа цифрами обозначены гаплотипы 1 и 2.

Figure 7. Indel positions in the concatenated alignment of four plastid nucleotide sequences. Accession numbers and population codes (NE – blue, S – red) are shown to the left. Alignment position numbers of indels are shown above the alignment fragment. Figures 1 and 2 to the right designate haplotype numbers.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашего исследования показали, что географически разграниченные популяции *E. subspinoso* на северо-восточном и южном склонах горы Большое Богдо также резко разграничены генетически. Степень генетической дифференциации их необычайно высока, близка к полной ( $\Phi_{ST} = 0,98$ ;  $p < 0,000$ ). При этом внутривидовое генетическое разнообразие в обеих популяциях столь же низко. Анализ ISSR-генотипов показывает, что обе популяции представлены, в основном, двумя вегетативными клонами, один

из которых распространен на северо-восточных склонах горы, а другой – на южных. При этом на северо-восточных склонах было выявлено 5 ISSR генотипов, а на южных – только два, причем один из них – у единственного образца. Незначительность различий между генотипами в пределах одной популяции говорит об их происхождении в результате скрещиваний и рекомбинации в пределах одного и того же клона (гейтоногамия). С другой стороны, при анализе пластидной ДНК оказалось, что каждая популяция обладает собственным гаплотипом с характерными инделями в каждом из 4 исследованных участков пластома, идентичными у растений с различающимися ISSR генотипами. Это может говорить о том, что пластидные гаплотипы возникли раньше редких ISSR генотипов, так как повторное возникновение идентичных инделей в разных участках пластидной ДНК маловероятно.

Таким образом, упомянутые выше наблюдения Лактионова и Волобоевой (Voloboeva, Laktionov, 2018) о нерегулярности цветения в популяции на северном склоне горы и регулярности цветения и плодоношения на ее южных склонах могут быть связаны не с генетическими различиями между популяциями, а с экспозицией склонов или общей неблагоприятностью климатических условий. На быстрее и сильнее прогреваемых склонах южной экспозиции эверсманнии может цвести чаще и обильнее, чем на северных, хотя и это происходит далеко не всегда, согласно наблюдениям А.В. Попова (Поров, 2004). Малочисленность образцов с отличающимися от большинства генотипами свидетельствует о редкости семенного размножения и резком преобладании вегетативного. Согласно нашим наблюдениям, отдельные растения эверсманнии нередко располагаются на склонах практически линейно на протяжении нескольких метров, вероятно, маркируя распространение подземных корневищ. Однако здесь удивителен размер вегетативных клонов, занимающих площади в сотни квадратных метров. Мы предполагаем, что столь подавляющее преобладание вегетативного размножения у эверсманнии может быть связано с 1) гейтоногамией (т.е. опылением в пределах одного клона) и обусловленной ей низкой семенной продуктивностью; 2) неподходящими условиями для прорастания семян и выживания проростков и ювенильных растений; 3) относительной легкостью вегетативного разрастания за счет подземных корневищ в рыхлых глинистых породах склонов горы.

Образование достаточно обширных вегетативных клонов известно в разных группах бобовых. Так, они известны по крайней мере у одного представителя филогенетически наиболее близкого к *Eversmannia* рода *Corethrodedron* — у растущего на песчаных дюнах в континентальных районах северного Китая *C. lignosum* (Trautv.) L.R. Xu et B.H. Choi (Zhang et al., 2002; Zhang et al., 2003; Li et al., 2015), в цитируемых работах фигурирующего под названием *Hedysarum laeve* Maxim. В этих работах морфологическими и физиологическими методами показано, что *C. lignosum* на подвижных песках формирует обширные клоны за счет подземных деревянистых корневищ достигающих 3 м в длину. Многочисленные раметы в пределах генеты длительное время остаются соединенными друг с другом и могут обмениваться как водой, так и ассимилятами, которыми рамета, находящаяся в лучших условиях водоснабжения, может питать дочерние раметы, оказавшиеся в худших условиях. Вполне вероятно, что в условиях горы Большое Богдо в популяциях *E. subspinoso* может наблюдаться нечто подобное. При этом показано, что рост популяций *C. lignosum* осуществляется практически только за счет вегетативного разрастания и партикуляции клонов, вклад семенного возобновления оказывается ничтожным из-за низкой семенной продуктивности и неподходящих условий для появления проростков.

Клональность характерна и для некоторых других, более отдаленно родственных родов бобовых. Например, у *Trifolium calcaricum* J.L. Collins et T.F. Wieboldt, эндемика известняковых пустошей в предгорьях Аппалачей на востоке США, размеры вегетативных клонов были оценены с использованием флуоресцентно меченых ISSR маркеров как достигающие 100 м в поперечнике (Oppman, Morris, 2021). При этом среди 46 исследованных образцов было выявлено только 14 генет. В работе Kull и Jaaska (Kull, Jaaska, 2014) была изучена генетическая структура популяций *Astragalus arenarius* L. с северо-западного края его ареала на территории Эстонии и Латвии. Авторы провели аллозимный анализ и по установленным мультилокусным генотипам определили, что популяции этого вида представлены клонами, число которых в отдельных локальных популяциях варьировало от 1 до 13, в среднем, большинство популяций было представлено 2-5 клонами, размеры которых доходили до 30 м длину. При этом семенное возобновление также присутствовало, а сами генотипы были высокогетерозиготны, так что уровень генетического разнообразия в большинстве изученных популяций был высок. Нам представляется, что и в нашем случае положение изученных нами популяций эверсманнии на самом северо-западном краю ареала, где условия обитания для этого вида, очевидно, уже весьма неблагоприятны, может быть основной причиной полного преобладания вегетативного размножения.

Помимо клональности, популяции эверсманнии на горе Большое Богдо обладают еще одной труднообъяснимой особенностью: это их практически полная генетическая изоляция. Хотя популяции (клоны) располагаются на расстоянии чуть более полукилометра друг от друга, между ними не наблюдается никакого потока генов, полностью отсутствуют растения, которые имели бы генетически смешанную природу. В некоторой степени схожая ситуация была выявлена у кавказского альпийского клевера *Trifolium polyphyllum* С.А. Мей. (Zelenova et al., 2023). В этой работе было установлено, что в пределах двух трансект, заложенных близ вершины горы Малая Хатипара в Кавказском заповеднике на расстоянии всего около 30 м друг от друга, может возникать значительная генетическая дифференциация ( $\Phi_{PT}=0,349$ ;  $p=0,001$ ) в пределах даже одной локальной популяции. У этого вида клевера она возникает не за счет формирования клонов, а в условиях преимущественно семенного возобновления при перекрестном опылении. В этом случае она объясняется не формированием больших клонов, а вероятным ограниченным и однонаправленным потоком генов, определяемым особенностями поведения опылителей (шмелей). В популяциях эверсманнии генетическая дифференциация вероятнее всего связана не с отсутствием опылителей, способных переносить пыльцу между локальными популяциями, а с отсутствием условий для прорастания семян при низкой семенной продуктивности и нерегулярности цветения. Пример с альпийским клевером показывает, что ничего невероятного в резкой дифференциации близко расположенных популяций нет, хотя механизмы ее могут быть совершенно различными.

Проблема возраста популяций *E. subspinoso* на горе Большое Богдо не так проста, как может показаться. Прямая интерпретация их, как продуктов изоляции на острове во время последней крупной раннехвалынской трансгрессии Каспия 27–12000 лет назад подкрепляется только косвенными данными. Никаких ископаемых остатков эверсманнии неизвестно. Однако в ряде молекулярно-филогенетических исследований трибы Hedysareae была проведена оценка возраста разных клад методом молекулярных часов. Так, в работе Hadadi с соавторами (Hadadi et al. 2021) среднее время расхождения родов клад *Eversmannia*+*Corethrodedron*+*Greuteria* было оценено в 7,69 млн. лет назад, а в работе Nafisi с соавторами (Nafisi et al., 2019) время расхождения родов *Eversmannia* и *Corethrodedron*

по данным пластидных маркеров оценивалось в 4,1 млн. лет назад. Проведенный нами (Schanzer, Fedorova, Stepanova, unpublished data) филогенетический анализ 26 пластидных гаплотипов *E. subspinoso* со всего ареала этого вида, охватывающего большую часть Казахстана и сопредельные территории других среднеазиатских республик, и проведенное на его основе молекулярное датирование в программе BEAST 2.2 (Bouckaert *et al.*, 2014) показали, что время возникновения *E. subspinoso* не превышает 2 млн. лет. Точнее, время возникновения этого рода и вида оказалось равным (1,97)1,34(0,74) млн. лет назад, т.е. не раньше 740 тысяч и не позже 1,97 млн. лет назад, что соответствует нижнему плейстоцену, а не третичному времени. При такой оценке времени возникновения вида и начала его диверсификации, время изоляции популяций на горе Большое Богдо и Ергенях приходится не на раннехвалынскую, а на более раннюю хазарскую трансгрессию Каспия (0,45)0,25(0,08) млн. лет назад (Svitoch, 2015). Столь длительное время изоляции большебогдинских популяций эверсманнии может служить объяснением как накопления инделей в пластидной ДНК, так и вымирания большей части исходных генотипов и выживания только нескольких клонально размножающихся генет, одна из которых занимает большую часть популяции на северо-восточном склоне, а другая представляет собой практически всю популяцию южного склона.

### ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках выполнения государственного задания ГБС РАН № 122042700002-6.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.М. Решетниковой, принимавшей участие в сборе материала на горе Большое Богдо и разрешившей использовать, сделанные ею фотографии эверсманнии и М.С. Игнатову, организовавшему эту экспедиционную поездку в Астраханскую область в 2024 г. Авторы также признательны двум анонимным рецензентам, комментарии которых позволили улучшить текст рукописи статьи.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

### ЛИТЕРАТУРА / REFERENCES

- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, et al. 2014. BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLOS Computational Biology*. 10(4): e1003537. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>
- Buntjer J. B. 2000. Cross Checker: computer assisted scoring of genetic AFLP data. Proc. of the VIII Conference: *Plant & Animal Genome*. URL: <http://wheat.pw.usda.gov/jag/papers99/paper599/indexp599.html>
- Evanno G., Regnaut S., Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*. 14(8): 2611–2620.
- Hadadi A, Kaveh A, Nafisi H, et al. 2021. Molecular phylogeny and divergence time estimation of *Onobrychis* sect. *Onobrychis* (Fabaceae) based on nrDNA ITS. *Taxonomy and Biosystematics*. 14(1): 95–114. <http://dx.doi.org/10.22108/TBJ.2022.134107.1204>
- Hall T.A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp. Ser.* 41: 95–98.



- Hammer O., Harper D.A., Ryan P.D. 2001. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeont. Electronica* 4(1): 9.
- Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M. et al. 2015. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. // *Molecular Ecology Resources*. 15: 1179–1191. doi 10.1111/1755-0998.12387
- Kull T., Jaaska V. 2014. High Clonal and Low Sexual Reproduction in Fragmented Populations of *Astragalus arenarius* (Fabaceae) at the Northern Edge of its Geographic Range. *Annales Botanici Fennici*. 51(1–2): 90–100. DOI: <http://dx.doi.org/10.5735/085.051.0113>
- Laktionov A.P., Korolyuk A.Yu., Voloboeva O.V. 2021. *Eversmannia subspinoso* (Fabaceae), a new species to the flora of Kalmykia. *Botanichesky Zhurnal*. 106(3): 303–305. (In Russian) [Лактионов А. П., Королюк А. Ю., Волобоева О. В. 2021. *Eversmannia subspinoso* (Fabaceae) – новый вид для флоры Калмыкии. *Ботанический журнал*. 106(3): 303–305].
- Laktionov A.P., Voloboeva O.V. 2021. Relic species of flora of the Bogdo-Baskunchak salt dome region. *Natural Sciences*. 1: 54–62. (In Russian) [Лактионов А.П., Волобоева О.В. 2021. Реликтовые виды флоры Богдинско-Баскунчакского солянокупольного района. *Естественные науки*. 1: 54–62].
- Li Y.L., Liu J.X. 2018. StructureSelector: A web based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods. *Molecular Ecology Resources*. 18: 176–177.
- Li, S.L., Yu, F.H., Werger, M. et al. 2015. Mobile dune fixation by a fast-growing clonal plant: a full life-cycle analysis. *Scientific Reports*. 5, 8935. <https://doi.org/10.1038/srep08935>
- Nafisi H, Kazempour-Osaloo S, Mozaffarian V et al. 2019. Molecular phylogeny and divergence times of the genus *Hedysarum* (Fabaceae) with special reference to section Multicaulia in Southwest Asia. *Plant Systematics and Evolution*. 305: 1001–1017. <https://doi.org/10.1007/s00606-019-01620-3>
- Oppmann E., Morris A.B. 2021. Assessing the clonal nature of running glade clover (*Trifolium calcaricum* J.L. Collins & T.F. Wieboldt; Fabaceae). *Castanea*. 86(1): 117–124.
- Pallas P.S. 1799. *Bemerkungen auf einer Reise in die südlichen Statthalterschaften des Russischen Reichs in den Jahren 1793 und 1794*. Bd. 1. Leipzig. 516 p.
- Peakall R., Smouse P.E. 2012. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics*. 28: 2537–2539.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*. 6: 288–295.
- Popov A.V. 2004. Zametki o flore okrestnostey ozera Baskunchak [Notes about flora of vicinities of the Lake Baskunchak]. *Bogdinsko-Baskunchakskiy zapovednik i ego rol sokhraneni bioraznobraziya severa Astrahanskoy oblasti. Perspektivy razvitiya ekologicheskogo turizma* [The Bogdinsko-Baskunchaksky reserve and its role preservation of a biodiversity of the North of the Astrakhan region. Prospects of development of ecological tourism]. Astrakhan, Astrakhan State Technical University Publ. P. 35–44. (In Russian) [Попов А. В. 2004. Заметки о флоре окрестностей озера Баскунчак. *Богдинско-Баскунчакский заповедник и его роль сохранении биоразнообразия севера Астраханской области. Перспективы развития экологического туризма*. Астрахань: Астраханский гос. тех. ун-т. С. 35–44.]
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 155: 945–959.
- Sagalaev V.A. 2024. *Eversmannia subspinoso* (Fisch. ex DC.) B.Fedtsch. In: Geltman D.V., ed. Krasnaya Kniga Rossiyskoi Federatsii (Rasteniya i Griby) [Red Data Book of the Russian Federa-

- tion (Plants and Fungi)]. 2-nd ed. Moscow, VNI "Ecologia". P. 271. (In Russian) [Сагалаев В.А. *Eversmannia subspinoso* (Fisch. ex DC.) B.Fedtsch. В кн.: Гельтман Д.В., ред. Красная Книга Российской Федерации (Растения и Грибы). 2-е изд. М., ВНИИ «Экология». С. 271.]
- Shorthouse D.P. 2010. SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. In: SimpleMappr create free point maps for publications and presentations. Retrieved from <https://www.simplemappr.net>. (Accessed 5.12.2025).
- Stepanova N.Yu., Fedorova A.V., Schanzer I.A. 2023. On the genetic structure of *Eversmannia subspinoso* populations in Russia. *Turczaninowia*. 26, 1: 83–94. (In Russian) [Степанова Н. Ю., Федорова А. В., Шанцер И. А. 2023. О генетической структуре популяций *Eversmannia subspinoso* в России // *Turczaninowia* 26, 1: 83–94. DOI: 10.14258/turczaninowia.26.1.9]
- Svitoch AA. 2015. Paleogeography of the Greater Caspian Sea. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria 5, Geografia*. 4: 69–80. (In Russian) [Свиточ А.А. 2015. Палеогеография Большого Каспия. *Вестник Московского университета. Сер. 5., География*. 4: 69–80].
- Voloboeva O.V., Laktionov A.P. 2018. Biological-ecological features of *Eversmannia subspinoso* (DC.) Fedtsch. in the North-Eastern Caspian Sea region. Proc. of the All-Russian Scientific and Practical Conference with international participation, dedicated to the 20th anniversary of the State Nature Reserve “Bogdinsko-Baskunchaksky”: *Scientific and ecological education activities in the specially protected natural territories: current state and development prospects*. Moscow. Pp. 38–44. (In Russian) [Волобоева О.В., Лактионов А.П. 2018. Биолого-экологические особенности *Eversmannia subspinoso* (DC.) Fedtsch. в северо-западном Прикаспии. Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, посвящ. 20-летию государственного природного заповедника «Богдинско-Баскунчакский»: *Научная и эколого-просветительская деятельность на ООПТ: современное состояние и перспективы развития*. Москва. С. 38–44].
- Voloboeva O. V., Laktionov A. P. 2019. *Eversmannia subspinoso* (Fabaceae) and its “floristic suite” as representatives of relict flora of salt-dome hills of the Northern Caspian. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii [Plant life of Asian Russia]* 3: 53–56. (In Russian) [Волобоева О.В., Лактионов А.П. 2019. *Eversmannia subspinoso* (Fabaceae) и ее «флористическая свита» как представители реликтовой флоры соляно-купольных возвышенностей Северного Прикаспия // *Растительный мир Азиатской России*. 3: 53–56].
- Zelenova O.B., Galkina M.A., Onipchenko V.G., Schanzer I.A. 2024. Genetic differentiation and clonality in a local population of the Caucasian endemic *Trifolium polyphyllum* C.A. Mey. (Fabaceae). *Russian Journal of Genetics*. 60(1): 56–65. DOI: 10.1134/S1022795424010137 (In Russian) [Зеленова О.Б., Галкина М.А., Онипченко В.Г., Шанцер И.А. 2024. Генетическая дифференциация и клональность в локальной популяции кавказского эндемика *Trifolium polyphyllum* C.A. Mey. (Fabaceae). *Генетика*. 60(1): 69–79. DOI: 10.31857/S0016675824010051]
- Zhang, C., Yang, C., Dong, M. 2002. Clonal integration and its ecological significance in *Hedysarum laeve*, a rhizomatous shrub in Mu Us Sandland. *Journal of Plant Research*. 115: 0113–0118. <https://doi.org/10.1007/s102650200016>
- Zhang, C., Yang, C., Yang, X. et al. 2003. Inter-ramet water translocation in natural clones of the rhizomatous shrub, *Hedysarum laeve*, in a semi-arid area of China. *Trees*. 17: 109–116. <https://doi.org/10.1007/s00468-002-0211-5>