

Изменчивость и межпопуляционная дифференциация редкого вида *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. (Fabaceae)

И.Ю. Селютина , Е.С. Конищенко, О.В. Дорогина

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

В работе изучена генетическая изменчивость редкого вида гюльденштедтии однолистной (*Gueldenstaedtia monophylla*) из семи природных популяций в центральной части ее ареала (Онгудайский район Республики Алтай). Для характеристики генетического разнообразия этого реликтового вида как на видовом, так и на популяционном уровне был использован SDS-электрофорез запасных белков семян. Полипептидные спектры семян содержали от 17 до 32 белковых компонентов, из которых 28 были полиморфными. В популяциях *G. monophylla* выявлен достаточно высокий уровень генетического полиморфизма, величина индекса генетического сходства внутри изученных популяций варьировала от 0.673 до 0.813. Наибольшая изменчивость запасных белков семян установлена в популяциях Инегень (0.673) и Малая Иня (0.734). Самый низкий уровень изменчивости полипептидных спектров выявлен в популяции Большой Яломан (0.813). Генетическая дистанция Nei между изученными популяциями составила 0.018–0.215, наибольшая дистанция по белковым спектрам (0.215) найдена между популяциями Инегень и Малая Иня. Популяция Инегень – наиболее удаленная от других изученных нами популяций, дистанция Nei между этой популяцией и всеми остальными варьирует от 0.113 до 0.215. С помощью анализа молекулярной дисперсии AMOVA установлено, что доля внутрипопуляционной изменчивости составляет 53 %, а межпопуляционной – 47 %. Возможно, достаточно высокое генетическое разнообразие в популяциях *G. monophylla* обеспечивается и поддерживается за счет таких биологических особенностей вида, как перекрестное опыление, большая продолжительность жизни и длительный репродуктивный период. Результаты исследования показывают, что некоторые редкие виды способны поддерживать значительное генетическое разнообразие даже при небольшом размере популяций. Судя по достаточно высокому уровню генетической изменчивости гюльденштедтии однолистной, можно предположить, что в настоящее время генетический дрейф и инбридинг не представляют угрозы для ее выживания. При разработке охранных мероприятий для данного вида основное внимание следует уделить сокращению антропогенной нагрузки в местах произрастания популяций и предотвращению разрушения местообитаний *G. monophylla*.

Ключевые слова: генетическое разнообразие; редкий вид; *Gueldenstaedtia monophylla*; SDS-электрофорез; полиморфизм запасных белков семян.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Селютина И.Ю., Конищенко Е.С., Дорогина О.В. Изменчивость и межпопуляционная дифференциация редкого вида *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. (Fabaceae). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017; 21(3):354-359. DOI 18699/VJ16.15-0

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Selyutina I.Yu., Konichenko E.S., Dorogina O.V. Variability and interpopulation differentiation of the rare species *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. (Fabaceae). Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(3):354-359. DOI 18699/VJ16.15-0

УДК 581.522.5:582.736:(571.451)
Поступила в редакцию 08.07.2016 г.
Принята к публикации 14.08.2016 г.
Опубликована онлайн 12.10.2016 г.
© АВТОРЫ, 2017

 e-mail: selyutina.inessa@mail.ru

Variability and interpopulation differentiation of the rare species *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. (Fabaceae)

I.Yu. Selyutina , E.S. Konichenko, O.V. Dorogina

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

Genetic variability of the rare species *Gueldenstaedtia monophylla* from 7 natural populations in the central part of its range (Ongudai district, Altai Republic) was studied. To characterize the genetic diversity of this rare relict species at the population level, SDS-electrophoresis of seed storage proteins was used. Polypeptide spectra of seeds contained from 17 to 32 protein components, of which 28 were polymorphic. The populations of *G. monophylla* were revealed to have a sufficiently high level of genetic polymorphism, the genetic similarity index within the populations studied ranged from 0.673 to 0.813. The highest variability of seed storage proteins was found in the populations Inegen (0.673) and Malaya Inya (0.734). The lowest level of variability of the polypeptide spectra was in the population Bol'shoy Yaloman (0.813). The Nei genetic distance between the populations studied was 0.018–0.215, the greatest distance in the protein spectra was found between Inegen and Malaya Inya (0.215). Inegen was the most remote from the other populations, the Nei distance between this population and all other populations varying from 0.113 to 0.215. With AMOVA, it was found that the share of intra-population variability is 53 % and inter-population, 47 %. Perhaps this high genetic diversity in populations of *G. monophylla* is provided and maintained by such biological characteristics of the species as cross-pollination, high life expectancy and a long reproductive period. The results of our study suggest that some rare species are able to maintain high levels of genetic diversity, even in a small-size population. The relatively high level of genetic variability indicates that the current genetic drift and inbreeding do not pose a threat to the survival of the species.

Key words: genetic diversity; rare species; *Gueldenstaedtia monophylla*; SDS-electrophoresis; seed storage proteins polymorphism.

Генетическое разнообразие – один из биологических аспектов, имеющих огромное значение для разработки стратегий охраны редких и находящихся под угрозой исчезновения видов (Kaljund, Jaaska, 2010; Gordon et al., 2012). Изучение генетического разнообразия вида служит научной основой для охраны его генофонда, а также для восстановления его генотипической структуры при реинтродукции (Журавлев и др., 1999). Уровень генетического разнообразия редких видов может существенно влиять на способность их популяций адаптироваться к изменениям окружающей среды и, следовательно, на их дальнейшее выживание (Примак, 2002; Frankham et al., 2002). Невозможно оценить перспективы дальнейшего существования вида без знания генетической структуры его популяций (Frankham, 2003; Gordon et al., 2012; Lopes et al., 2014). Для поддержания генетического разнообразия в популяциях очень важен размер популяции (Frankham, 2005). Уменьшение размера популяции приводит к потере генетического полиморфизма, а также к генетическому дрейфу и инбридингу (Lande, 1993; Kaljund, Jaaska, 2010). Результаты многочисленных исследований аллозимной изменчивости (Hamrick, Godt, 1990, 1996) и более поздних работ на основе таких маркеров ДНК, как RAPD, AFLP, ISSR и SSR, показали, что генетическое разнообразие видов, представленных маленькими изолированными популяциями, как правило, ниже, чем у широко распространенных видов (Willi et al., 2006; Li et al., 2012). В долгосрочной перспективе снижение генетической вариабельности в малых популяциях может привести к потере способности адаптироваться к изменениям окружающей среды. Поэтому оценка уровня и структуры генетического разнообразия особенно важна для успешного сохранения редких видов, представленных небольшими популяциями.

Gueldenstaedtia monophylla Fisch. (сем. Fabaceae Lindl.), гюльденштедтия однолиственная – редкий вид, гемиэндемик Центральной Азии, в пределах своего дизъюнктивного ареала вид представлен малочисленными, изолированными популяциями (Редкие и исчезающие растения Сибири, 1980). Вид встречается в горно-степном поясе Центрального, реже Юго-Восточного Алтая, а также в Туве и Монголии (Намзалов, 1986; Пяк, 2003; Zhu, 2004). Основной участок ареала расположен в Центральном Алтае, все современные местонахождения вида сосредоточены близ границы четвертичного оледенения (Красная книга РФ, 2008). По мнению А.И. Пяка (2003), *G. monophylla* имеет специфичный ареал, охватывающий аридные низкогорья и среднегорья Центральной Азии. Характер ареала, представленного изолированными, значительно удаленными друг от друга участками, по предположению автора, говорит о том, что эти местообитания – «сильно обедненные дериваты древней нагорно-ксерофитной растительности, которые господствовали здесь на сухих горных склонах до плейстоценового похолодания» (Пяк, 2003. С. 134).

Гюльденштедтия однолиственная внесена в Красную книгу РФ (2008) в статусе – 3 (R) – редкий вид и в Красную книгу Монголии (Mongolian Red Book, 2013), категория редкости – B2ab (iii). В региональных сводках (Красная книга Республики Алтай, 1996; Красная книга Республики Тыва, 2002) вид отмечен в статусе 2 (U) – уязвимый таксон.

Цель настоящей работы – исследование генетической изменчивости и внутривидовой дифференциации редкого вида *G. monophylla* на основе полипептидных спектров запасных белков семян.

Материалы и методы

Изучение популяций и сбор семян из *G. monophylla* проводили в семи природных местообитаниях Онгудайского района Республики Алтай в 2006 г. Все популяции исследованы в петрофитных (т.е. каменистых) степях, расположенных на высоте 650–950 м над уровнем моря на склонах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций крутизной до 30° (рис. 1).

Сальджар (SAL). Правый берег р. Сальджар, близ устья (50°31'29.71" с. ш., 86°36'10.86" в. д.). Разнотравно-холоднопопынная степь с *Caragana pygmaea* (L.) DC. на мелкощебнистом склоне южной экспозиции крутизной до 20°, общее проективное покрытие (ОПП) – 7 %, проективное покрытие (ПП) *Gueldenstaedtia monophylla* – 2 %. В травостое доминируют *Artemisia frigida* Willd., *Potentilla acaulis* L., *Panzerina lanata* (L.) Sojak, *Thymus mongolicus* (Ronn.) Ronn., *Polygala tenuifolia* Willd.

Большой Ильгумень (ILG). Левый берег реки Большой Ильгумень, 2 км от устья (50°36'32.22" с. ш., 86°30'24.64" в. д.). Сильно закустаренная разнотравно-злаковая степь, с выходами камней на склоне юго-восточной экспозиции крутизной 20–25° на высоте 750 м над уровнем моря. ОПП составляет 40 %, ПП *Gueldenstaedtia monophylla* – 1 %. В травяном покрове доминируют *Elytrigia geniculata* (Trin.) Nevski, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Carex supina* Wild. ex Wahlenl., *Potentilla acaulis*, *Artemisia frigida*; в кустарниковом ярусе представлены *Caragana pygmaea*, *Cotoneaster melanocarpus* M. Pop., *Berberis sibirica* Pall., *Spiraea trilobata* L., *S. hypericifolia* L.

Чуй-Оозы (ЧО). Окрестности природно-хозяйственного предприятия «Чуй-Оозы» в 3 км от устья р. Чуя (50°24'03.08" с. ш., 86°40'44.82" в. д.). Закустаренная ковыльно-ирисово-осочковая степь со скальными выходами на юго-восточном склоне крутизной до 30° на высоте 840 м над уровнем моря. Общее проективное покрытие около 30 %, ПП *Gueldenstaedtia monophylla* – 1–2 %. Доминируют *Carex supina*, *Iris potaninii* Maxim., *Stipa capillata* L. Кустарниковый ярус имеет ПП = 5 % и представлен *Brachanthemum baranovii* (Krasch. & Poljak.) Krasch., *Caragana pygmaea*, *Spiraea trilobata* и *Pentaphylloides parvifolia* (Fisch. ex Lehm.) Sojak.

Большой Яломан (ВЛ). Правый берег р. Большой Яломан, 3 км от устья (50°31'09.66" с. ш., 86°32'54.85" в. д.). Склон юго-восточной экспозиции крутизной 25°. Разнотравная степь с *Caragana pygmaea*. ОПП – 20 %, ПП *Gueldenstaedtia monophylla* – 2 %. Доминанты: *Dracocephalum peregrinum* L., *Artemisia frigida*, *Ziziphora clinopodioides* Lam., *Echinops ruthenicus* M. Bieb., *Polygala sibirica*.

Малый Яломан (МЛ). Окрестности с. Малый Яломан, левый берег р. Малый Яломан, 5 км от устья (50°29'09.56" с. ш., 86°34'40.41" в. д.). Разнотравная степь с *Caragana pygmaea* на каменистом склоне южной экспозиции, крутизной до 15–20°. Общее проективное покрытие – 25 %, ПП *Gueldenstaedtia monophylla* – 2 %. Преобладают *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Hedysarum*

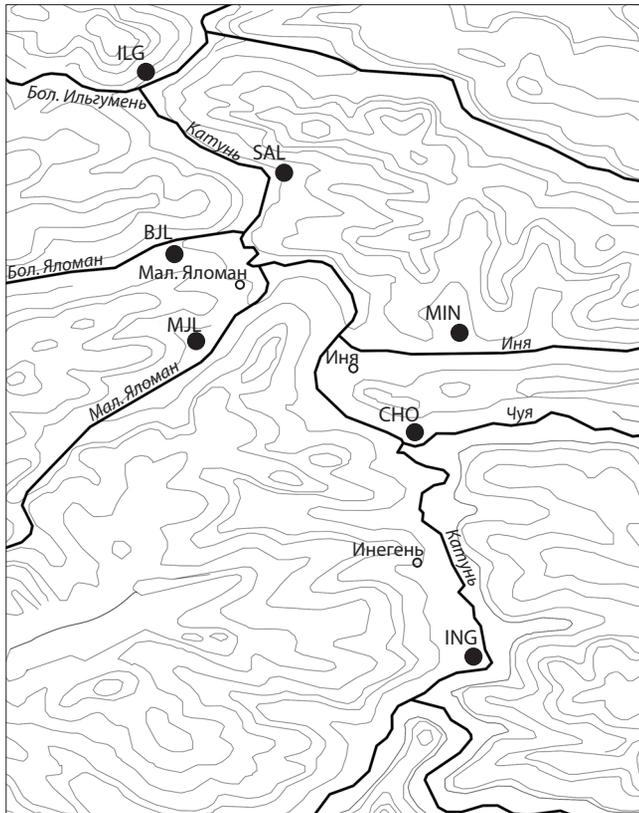


Рис. 1. Карта-схема изученных популяций *G. monophylla*.

gmelinii Ledeb., *Thymus mongolicus*, *Orostachis spinosa* (L.) С.А. Мей.

Инегень (ING). Устье р. Аргут, правый берег р. Аргут в 7 км от с. Инегень (50°14'48.93" с. ш., 86°40'56.78" в. д.). Разнотравная степь на каменистом склоне со скальными выходами южной экспозиции, крутизной до 15–20°. Общее проективное покрытие – 40%, ПП *Gueldenstaedtia monophylla* – 2%. Доминируют: *Thymus mongolicus*, *Pulsatilla turczaninowii* Kryl. & Serg., *Dracocephalum bungeanum* Schischk. & Serg., *Polygala sibirica* L. В кустарниковом ярусе представлены *Caragana pygmaea*, *Spiraea trilobata* и *Berberis sibirica*. В фитоценозе отмечены растения, занесенные в Красную книгу Российской Федерации (2008) и Красную книгу Республики Алтай (1996): *Euforbia rupestris* С.А. Мей, *Allium vodopjanovii* Friesen, *Astragalus stenoceras* С.А. Мей и *Astragalus macroceras* С.А. Мей.

Малая Иня (MIN). Окрестности с. Малая Иня (50°27'29.22" с. ш., 86°40'06.88" в. д.). Склон юго-западной экспозиции крутизной 5°. Бесстебельнолапчатково-холоднопопынная степь. ОПП – 30%, ПП *Gueldenstaedtia monophylla* – до 1%. В травостое доминируют *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Thymus mongolicus*, *Echinops ruthenicus*, *Panzerina lanata*.

Электрофорез проводили по методу U.K. Leammlí (1970) с модификациями (Агафонов, Агафонова, 1992). Применяли 18% разделяющий полиакриламидный и 5% концентрирующий гели. Размер гелевых пластин 13–20 см, толщина – 1 мм. Для оценки электрофоретической подвижности полипептидных фракций использовали

белковые маркеры с известной молекулярной массой («Fermentas», Литва). Электрофорез запасных белков проводили индивидуально для каждого семени, проанализировано по 23–46 семян из каждой популяции.

На основе полученных полипептидных спектров строили матрицы по наличию (1) или отсутствию (0) компонента. Для оценки уровня изменчивости белковых спектров в популяциях использовали индекс сходства (S), рассчитанный по формуле (Nei, Li, 1979):

$$S = 2n_{xy} / (n_x + n_y),$$

где $2n_{xy}$ – число общих электрофоретических полос, n_x – число электрофоретических полос у образца x , n_y – число полос у образца y .

Межпопуляционную изменчивость оценивали по коэффициенту генетической дистанции М. Nei (1972). Статистическую обработку данных и построение дендрограммы проводили с помощью программ POPGENE (Yeh et al., 1999) и GENALEX (Peakall, Smouse, 2012).

На уровень внутривидовой изменчивости могут оказывать влияние не только размер популяции и степень ее изолированности, но и плотность распределения особей (Chen et al., 2014; Wu et al., 2014). Поэтому дополнительно оценивали общую плотность и плотность генеративных особей в популяциях.

Результаты и обсуждение

В работе в качестве молекулярных маркеров использованы запасные белки семян, так как они – продукты экспрессии генов и могут давать информацию о структуре и состоянии соответствующих участков ДНК. Анализ белков семян *G. monophylla* показал достаточно высокую внутривидовую изменчивость белковых спектров. Все проанализированные полипептиды распределены преимущественно в диапазоне от 14 до 116 кДа. Белковые спектры состоят из 17–32 компонентов, из которых 28 (88%) полиморфные. По электрофоретической подвижности их можно разделить на три зоны.

Зона 1 (66–116 кДа) включает от 3 до 4 интенсивно окрашенных компонентов и 5–8 с менее интенсивной окраской. В зоне 2 (25–35 кДа) присутствует от 2 до 4 интенсивно окрашенных компонентов и 3–7 слабоокрашенных. В зоне 3 (14–20 кДа) у разных образцов присутствует 6–10 компонентов.

Для оценки изменчивости белковых спектров на внутривидовом уровне использовали индекс сходства (S): чем больше значение коэффициента, тем меньше изменчивость в популяции. Самый низкий (0.813) уровень изменчивости полипептидных спектров обнаружен в популяции Большой Яломан (табл. 1).

Наибольшая изменчивость запасных белков семян выявлена в популяциях Инегень ($S = 0.673$) и Малая Иня ($S = 0.734$). Важным фактором, влияющим на уровень внутривидовой изменчивости, является плотность генеративных особей в популяции (Masayuki, 2003). В нашем исследовании этот показатель не был скоррелирован с уровнем генетической изменчивости (см. табл. 1).

Результаты работы демонстрируют достаточно высокий уровень внутривидовой изменчивости у *G. monophylla* в сравнении с величинами, приведенными для других

Таблица 1. Плотность особей и генетическая изменчивость в популяциях *G. monophylla*

Популяция	Общая плотность, ос./м ²	Плотность генеративных особей, ос./м ²	Число полипептидных компонентов	Индекс сходства, S
Сальджар	7.5	5.3	23–25	0.775 ± 0.201
Большой Ильгумень	17.0	11.1	20–24	0.809 ± 0.190
Чуй-Оозы	13.5	6.7	23–32	0.756 ± 0.234
Большой Яломан	9.8	5.5	17–23	0.813 ± 0.250
Малый Яломан	11.4	4.6	20–25	0.757 ± 0.232
Инегень	21.6	11.9	19–24	0.673 ± 0.280
Малая Иня	20	10.4	20–27	0.734 ± 0.288

Таблица 2. Географическая и генетическая дистанции между популяциями *G. monophylla*

Популяция	SAL	ILG	CHO	BJL	MJL	ING	MIN
SAL	–	8	19	6	8	19	6
ILG	0.018	–	25	11	16	31	20
CHO	0.136	0.133	–	16	11	7	6
BJL	0.054	0.070	0.078	–	4	18	9
MJL	0.066	0.075	0.142	0.075	–	14	4
ING	0.161	0.174	0.200	0.198	0.113	–	11
MIN	0.090	0.082	0.079	0.064	0.123	0.215	–

Примечание. Дистанция между изученными популяциями (километры) выше диагонали, индекс генетической дистанции Nei ниже диагонали.

редких видов и видов с ограниченным распространением (Gitzendanner, Soltis, 2000). Полученные нами данные согласуются с результатами исследований, показывающих, что некоторые редкие и исчезающие виды могут поддерживать высокий уровень генетического разнообразия даже при малых размерах их популяций (Rossetto et al., 1995; Ci et al., 2008; Gordon et al., 2012; Zhao et al., 2012; Chen et al., 2014; Wu et al., 2014).

С нашей точки зрения, достаточно высокое генетическое разнообразие в популяциях *G. monophylla* обеспечивается и поддерживается за счет таких биологических особенностей вида, как перекрестноопыляемость и длительный репродуктивный период. *G. monophylla* – преимущественно перекрестноопыляемый вид. Такие виды, как правило, имеют значительно более высокие уровни генетического разнообразия, чем самоопыляемые (Hamrick, Godt, 1996; Nybom, 2004). Для *G. monophylla* характерна большая продолжительность жизни в сочетании с длительным генеративным периодом. Так, общая продолжительность жизни растений этого вида достигает 80 лет, при этом генеративный период может длиться около 60 лет (Селютина и др., 2008). По мнению Н. Nybom (2004), при сокращении численности популяций долгоживущих видов эти виды могут поддерживать более высокий уровень генетического полиморфизма, чем короткоживущие. Твердосемянность, присущая семенам *G. monophylla* и характерная для всех представителей семейства Fabaceae, позволяет семенам длительное время сохраняться в почве и массово прорастать при наступлении благоприятных

условий. Это ведет к увеличению численности популяции и повышению уровня генетического полиморфизма.

Филогеографические исследования показывают, что реликтовые популяции, сохранившиеся в рефугиумах, как правило, имеют более высокое генетическое и/или гаплотипное разнообразие, чем те, которые повторно заселили местообитания (Lumaret et al., 2002; Petit et al., 2003; Schonswetter et al., 2005). *G. monophylla* – реликтовый вид (Пяк, 2003), что также может служить предпосылкой достаточно высокого уровня его генетической изменчивости.

Для оценки уровня межпопуляционной изменчивости белковых спектров использовали дистанцию M. Nei (1972). Между популяциями дистанция Nei варьирует от 0.018 до 0.215; по белковым спектрам наибольшая дистанция (0.215) выявлена между популяциями Инегень и Малая Иня (табл. 2). Популяция Инегень наиболее географически и генетически изолирована от других изученных нами популяций; дистанция Nei между данной популяцией и всеми остальными популяциями варьирует от 0.113 до 0.215.

Наибольшее сходство по белковым спектрам обнаружено между популяциями Сальджар и Большой Ильгумень (0.018). Популяция Большой Яломан имеет значительное сходство с популяциями Сальджар (0.054) и Малая Иня (0.064). Высокие значения коэффициента идентичности указывают на близкое генетическое родство данных популяций.

Анализ главных координат (Principal Coordinates Analysis – PCoA) показал, что полипептидные спектры растений

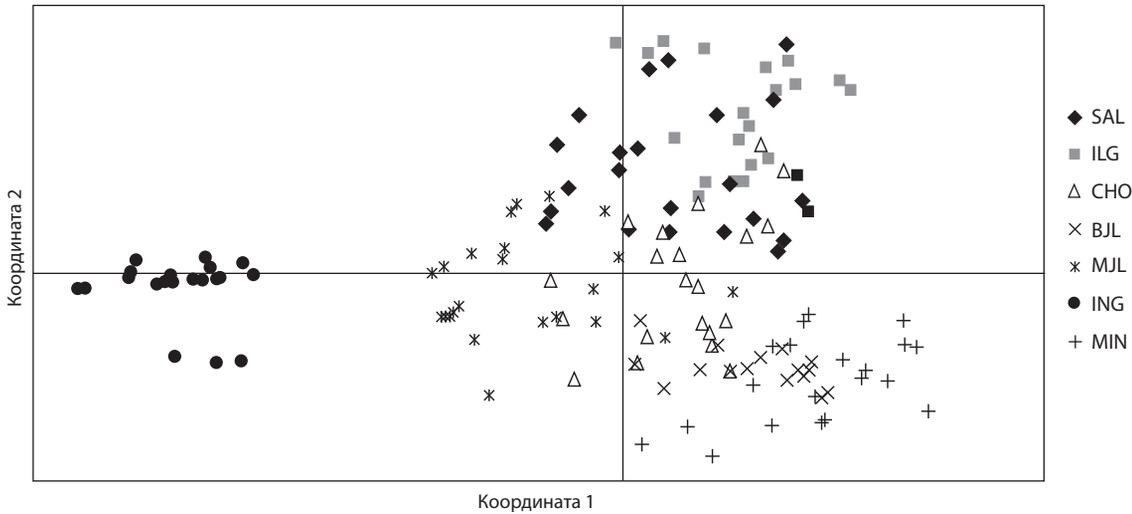


Рис. 2. Анализ генетической подразделенности семи популяций *G. monophylla* методом главных координат.

большинства изученных популяций в значительной степени близки (рис. 2). Отдельную группу формируют особи популяции Инегень, что подтверждает их генетическую обособленность.

В ходе анализа матриц методом главных координат было установлено, что первая и вторая главные координаты описывают 21.4 и 34.7 % изменчивости соответственно. На ГК1 приходится 21.4 % изменчивости, на ГК2 – 34.7 %.

С помощью анализа молекулярной дисперсии AMOVA выявлено, что на долю внутривидовой изменчивости приходится 53 %, межвидовой – 47 %.

На основе расчета генетической дистанции и идентичности N_{ei} выявлена невысокая дифференциация между большинством изученных популяций *G. monophylla* (за исключением популяции Инегень) по сравнению с рядом других редких видов. Так, для редкого вида *Astragalus crassicaarpus* var. *trichocalus* генетическая дистанция составила 0.429–0.715 (Rogenski et al., 2009), для редкого эндемичного вида *Astragalus nitidiflorus* дифференциация между популяциями равна 0.279 (Vicente et al., 2011), у редких видов *Astragalus olchonensis* Gontsch. и *Astragalus sericeocanus* Gontsch. выявлен коэффициент сходства между популяциями 67.7 и 56.0 (Дорогина и др., 2012). Полученные нами результаты согласуются с данными, выявленными для других видов: у редкого вида *Hedysarum theinum* Krasnob. генетическая дистанция между популяциями составила 0.085–0.182 (Звягина, Дорогина, 2013); у эндемичного вида *Rheum tanguticum* межвидовая дистанция 0.062–0.183. Одной из причин выявленной изменчивости между популяциями *G. monophylla* может служить ее обитание в экологически однородной среде. Известно, что невысокая генетическая подразделенность популяций может быть обусловлена однородностью экологических условий обитания вида (Karron et al., 1988).

Результаты нашего исследования подтверждают ранее опубликованные данные о том, что некоторые редкие виды способны поддерживать высокое генетическое разнообразие даже при небольшом размере популяций.

Полученные данные позволят разработать стратегию охраны *G. monophylla* в естественных местах обитания, а также послужат основой для сохранения вида *ex situ*, создания банка семян и реинтродукции гюльденштедтии однолистной. В настоящее время в популяциях *G. monophylla* отмечен достаточно высокий уровень генетического разнообразия, следовательно, основные причины, угрожающие выживанию вида, носят характер внешних воздействий. Основным фактором, который ставит под угрозу благополучное существование популяций *G. monophylla*, – полное или частичное разрушение местообитаний, подвергающихся в последнее время интенсивному выпасу и возрастающей рекреационной нагрузке.

С учетом узкой специализации и наличия немногочисленных популяций в пределах дизъюнктивного ареала основные меры по охране этого вида должны быть направлены на поддержание эффективного размера популяций и защиту его естественных мест обитания.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Агафонов А.В., Агафонова О.В. SDS-электрофорез белков эндосперма видов *Elymus* с различной геномной структурой. Сиб. биол. журнал. 1992;3:7-12.
- Дорогина О.В., Жмудь Е.В., Звягина Н.С. Изменчивость и специфичность электрофоретических спектров запасных белков семян представителей *Astragalus* (Fabaceae). Turczaninowia. 2012; 15(4):52-57.
- Журавлев Ю.Н., Корень О.Г., Музарок Т.И., Реунова Г.Д., Козыренко М.М., Артюкова Е.В., Илюшко М.В. Молекулярные маркеры для сохранения редких видов растений Дальнего Востока. Физиол. растений. 1999;46(6):953-964.
- Звягина Н.С., Дорогина О.В. Генетическая дифференциация Алтае-Саянского эндемика *Hedysarum theinum* Krasnb. (Fabaceae) по данным межмикросателлитного анализа геномной ДНК. Генетика. 2013;49(10):1183-1189.
- Красная книга Республики Алтай. Новосибирск, 1996.
- Красная книга Республики Тыва. Растения. Новосибирск, 2002.

- Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. М., 2008.
- Намзалов Б.Б. Гюльденштедтия однолистная – *Gueldenstaedtia monophylla* Fisch. Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986.
- Примак Р.Б. Основы сохранения биоразнообразия. М., 2002.
- Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая. Томск, 2003.
- Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980.
- Селютина И.Ю., Черкасова Е.С., Карнаухова Н.А. Биологические особенности редкого вида *Gueldenstaedtia monophylla* (Fabaceae) в Центральном Алтае. Ботан. журн. 2008;9(93):1414-1423.
- Chen L., Chen F., He S., Ma L. High genetic diversity and small genetic variation among populations of *Magnolia wufengensis* (Magnoliaceae), revealed by ISSR and SRAP markers. Electronic J. Biotechnol. 2014;17:268-274. DOI 10.1016/j.ejbt.2014.08.003.
- Ci X.Q., Chen J.Q., Li Q.M., Li J. AFLP and ISSR analysis reveals high genetic variation and inter-population differentiation in fragmented populations of the endangered *Litsea szemaonis* (Lauraceae) from Southwest China. Plant Syst. Evol. 2008;273:237-246.
- Frankham R. Genetics and conservation biology. Comptes Rendus Biologies. 2003;326:22-29.
- Frankham R. Stress and adaptation in conservation genetics. J. Evol. Biol. 2005;18:750-755.
- Frankham R., Ballou J.D., Brosco D.A. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge: Cambr. Univ. Press, 2002.
- Gitzendanner M.A., Soltis P.S. Patterns of genetic variation in rare and widespread plant congeners. Am. J. Bot. 2000;87(6):783-792.
- Gordon S.P., Sloop C.M., Davis H.G., Cushman J.H. Population genetic diversity and structure of two rare vernal pool grasses in central California. Conserv. Genet. 2012;13:117-130.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W. Allozyme diversity in plant species. Plant Population Genetics, Breeding and Germplasm Resources. Eds. A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A.L. Kahler, B.S. Weir. Sunderland: Sinauer Press, 1990.
- Hamrick J.L., Godt M.J.W. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B. 1996;351: 1291-1298. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.1996.0112>.
- Kaljud K., Jaaska V. No loss of genetic diversity in small and isolated populations of *Medicago sativa* subsp. *falcate*. Biochem. System. Ecol. 2010;38:510-520.
- Karron J.D., Linhart Y.B., Chaulk C.A., Robertson C.A. Genetic structure of populations of geographically restricted and widespread species of *Astragalus* (Fabaceae). Am. J. Bot. 1988;75(8):1114-1119.
- Lande R. Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. Amer. Naturalist. 1993;142:911-927.
- Leamml U.K. Cleavage of structural proteins during assembly of the head of bacteriophage T4. Nature. 1970;227(5259):680-685.
- Li Y.Y., Guan S.M., Yang S.Z., Luo Y., Chen X.Y. Genetic decline and inbreeding depression in an extremely rare tree. Conserv. Genet. 2012;13:343-347.
- Lopes M.S., Mendon D., Bettencourt S.X., Borba A.R., Melo C., Baptista C., da Camara Machado A. Genetic diversity of an Azorean endemic and endangered plant species inferred from inter-simple sequence repeat markers. AoB Plants. 2014;6:1-15. DOI 10.1093/aobpla/plu034.
- Lumaret R., Mir C., Michaud H., Raynal V. Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). Mol. Ecol. 2002;11:2327-2336.
- Masayuki M. Population genetics of threatened wild plants in Japan. J. Pl. Res. 2003;116:169-174.
- Mongolian Red Book. Ed. Ts. Shirevdamba. Ulaanbaatar: Admon Print Press, 2013.
- Nei M. Genetic distance between populations. Amer. Naturalist. 1972; 106(949):283-292. <http://dx.doi.org/10.1086/282771>.
- Nei M., Li W.H. Mathematical models for studying genetic variation in terms of endonucleases. Proc. Natl. Acad. Sci. 1979;76:5269-5273.
- Nybom H. Comparison of different nuclear DNA markers for estimating intraspecific genetic diversity in plants. Mol. Ecol. 2004;13:1143-1155. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02141.x>.
- Peakall R., Smouse P.E. GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. Bioinformatics. 2012; 28: 2537-2539.
- Petit R.J., Aguinalde I., de Beaulieu J.L., Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R., Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Muller-Starck G.M., Demesure-Musch B., Palme A., Martin J.P., Rendell S., Vendramin G.G. Glacial refugia: hotspots but not melting pots of genetic diversity. Science. 2003;300:1563-1565.
- Rogenski C., Smith M., Esselman E. ISSR marker diversity of the threatened *Astragalus crassicaerpus* var. *trichocalyx* in Illinois populations. Trans. Illinois St. Acad. Sci. 2009;102(3/4):149.
- Rossetto M., Weaver P.K., Dixon K.W. Use of RAPD analysis in devising conservation strategies for the rare and endangered *Grevillea scapigera* (Proteaceae). Mol. Ecol. 1995;4:357-364.
- Schonswetter P., Stehlik I., Holderegger R., Tribsch A. Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the Europe Alps. Mol. Ecol. 2005;14:3547-3555.
- Vicente M.J., Segura F., Aguado M., Migliaro D., Franco J.J., Martinez-Sanchez J.J. Genetic diversity of *Astragalus nitidiflorus*, a critically endangered endemic of SE Spain, and implications for its conservation. Biochem. Syst. Ecol. 2011;39:175-182.
- Willi Y., Van Buskirk J., Hoffmann A.A. Limits to the adaptive potential of small populations. Ann. Rev. Ecol. Evol. System. 2006;37:433-458.
- Wu F.Q., Shen S.K., Zhang X.J., Wang Y.H., Sun W.B. Genetic diversity and population structure of an extremely endangered species: the world's largest Rhododendron. AoB Plants. 2014. DOI 10.1093/aobpla/plu082.
- Yeh F.C., Yang R., Boyle T. POPGENE: Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. Release 1.31. 1999. available at <http://www.ualberta.ca/~fyeh/index.htm>.
- Zhao X.F., Ma Y.P., Sun W.B., Wen X., Milne R. High genetic diversity and low differentiation of *Michelia coriacea* (Magnoliaceae), a critically endangered endemic in southeast Yunnan, China. Int. J. Mol. Sci. 2012;13:4396-4411.
- Zhu H. A tropical seasonal rain forest at its altitudinal and latitudinal limits in southern Yunnan, SW China. Gard. Bull. Singap. 2004;56: 55-72.