Московская гимназия на Юго-Западе № 1543
Кафедра биологии

# Реконструкция истории расселения *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss. как типичного представителя степной флоры

Григорьян Максим Юрьевич

Научный руководитель:
канд. биол. наук П.А. Волкова

Москва 2015

# Введение

Степи занимают площадь около 8000 км$^2$ в умеренном поясе Евразии от реки Дунай на западе до Маньчжурской равнины на востоке (Лавренко, 1991). Степная растительность состоит преимущественно из многолетних длительновегетирующих, ксерофильных или часто склерофильных, дерновинных растений, приспособленных к недостатку воды летом, низким температурам зимой и постоянному вытаптыванию надземной части растения копытными животными (Лавренко, 1991).

История степной флоры до сих пор недостаточно изучена. Имеющиеся данные фрагментарны даже для хорошо исследованной территории Европы, не говоря уже об Азии (Эволюция экосистем Европы…, 2008). Есть несколько мнений о происхождении флоры степей. Согласно традиционным представлениям, степная флора распространялась на территории современных степей из Средней Азии в течение плейстоцена-голоцена (Пешкова, 2001). По другой же версии, в плиоцене ксерофитные флоры, из которых впоследствии развилась степная флора, перемещались из 65-70$^o$ широт Сибири на место современных степей из-за похолодания климата. Пешкова (2001) разделила все степные виды Южной Сибири на четыре группы на основе их экологической приуроченности: собственно-степные (типичные степные виды), горно-степные (приуроченные к крутым склонам гор), пустынно-степные (обитающие в условиях крайней сухости) и лугово-степные (обитающие в луговых степях). Пешкова (2001) предположила, что каждая из этих групп имеет разное происхождение. Пустынно-степная группа видов – древняя, ранне-палеогеновая группа, образовавшаяся до разделения Африки, Америки, Австралии на отдельные континенты. Собственно-степные виды образовались в плиоцене в Центральной Азии. Горно-степная группа видов сформировалась в северо-восточной части Евразии в миоцене-плиоцене. Лугово-степные виды образовались в миоцен-плиоцене на Алтае.

Для изучения истории флор используют различные методы. Один из основных методов – флорогенетический. Историю распространения и формирования флор реконструируют на основе различий таксономического состава флор и их распространения. Мы можем предположить относительный возраст флор: более древние флористические комплексы состоят из более древних видов, имеют более разобщенный ареал. Мы сравниваем ареалы распространения изучаемых флор и, исходя из наших предположений о возрасте флор, реконструируем историю их формирования и расселения. Наравне с этим методом часто используют палеонтологические данные. Главные недостатки этого метода – неполная сохранность материала и неравномерная представленность видов в палеонтологической летописи. К примеру, недавно Willerslev et al. (2014) изучили фрагменты ДНК в тканях растений из вечной мерзлоты Арктики и определили их таксономическую принадлежность. В результате выявлено, что роль злаковых в тундростепи по данным об ископаемой пыльце завышена (Willerslev et al., 2014).

С появлением молекулярно-генетических методов исследования стало возможным использовать молекулярные маркеры для изучения истории флор. Этот метод позволяет изучать не только историю видов, но и историю популяций одного вида. При данном методе у образцов секвенируют участки ДНК, мутации в которых не приводят к изменению фенотипов (интроны и спейсеры). Проведя филогенетический анализ гаплотипов образцов, можно выявить относительный возраст каждой популяции и реконструировать историю расселения вида. Чем сильнее популяция генетически отличается от других популяций, тем дольше популяция развивалась независимо.

Нашим объектом изучения был *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss. (Limoniaceae). *G. speciosum* – типичный представитель каменистых степей (Линчевский, 1952) и относится к собственно-степному комплексу видов (виды, обитающие на равнинных участках степей и на сухих прирусловых берегах) (Пешкова, 2001).

В роде *Goniolimon* насчитывают около 20 видов, из них 13-15 произрастают на территории бывшего СССР. Однако лишь несколько из них имеют широкий ареал. *G. elatum* произрастает в Поволжье, на юге Западной Сибири, севере Средней Азии. *G. rubellum* и *G. tataricum* встречаются в Крыму, поволжских и донских степях и в причерноморье. Ареалом *G. speciosum*

является Заволжье, Приуралье, север Средней Азии, Южная Сибирь, Забайкалье, Внешняя Монголия, степные острова в Якутии. Большинство остальных видов встречаются только в горах Средней Азии, некоторые (*G. besserianum*, *G. graminifolium*) обитают только в причерноморском регионе.

Изучение систематики рода *Goniolimon* осложнено несколькими факторами. Во-первых, в этом роде распространена межвидовая гибридизация. К примеру, в районах совместного произрастания *G. speciosum* и *G. elatum* (Урал, Западная Сибирь) данные виды образуют гибриды (Линчевский, 1952). Во-вторых, до сих пор не ясен таксономический статус изолированных популяций, которые, как правило, относят к эндемичным видам. Например, непонятно, является ли самостоятельным видом *G. dschungaricum* (Regel) O. Fedtsch. & B. Fedtsch, произрастающий на хребтах Джунгарский Алатау и Тарбагатай. *G. dschungaricum* отличается от *G. speciosum* лишь более крупным размером (80 см в высоту, высота *G. speciosum* – 10-50 см). Вполне возможно, что *G. dschungaricum* является лишь расой *G. speciosum* (Линчевский, 1952).

В нашей работе мы поставили цель реконструировать историю расселения *G. speciosum* как типичного представителя степной флоры.

Для достижения цели мы поставили следующие задачи:

1) Выделить и сравнить гаплотипы различных популяций *G. speciosum*, *G. dschungaricum*, *G. tataricum*, *G. elatum*, а также *Acantholimon tianschanicum* Czerniak и *A. velutinum* Czerniak как внешней группы.

2) Реконструировать наиболее вероятную схему родства гаплотипов *G. speciosum* и близких видов при помощи филогенетического анализа.

3) Реконструировать историю миграций *G. speciosum*.

## Материалы и методы

Мы взяли 41 образец *G. speciosum*, три – *G. elatum*, два – *G. tataricum* и по одному образцу *G. dschungaricum*, *Acantholimon tianschanicum* Czerniak и *A. velutinum* Czerniak из гербариев MW и MHA. Мы проанализировали образцы *G. speciosum* со всего ареала вида (рис. 1). Внешней группой для филогенетического анализа были выбраны представители рода *Acantholimon*: *A. tianschanicum*, *A. velutinum* (Lledo et al., 2005).

Фрагменты гербаризированных листьев измельчили в пудру, добавили CTAB (цетилтриметиламмоний бромид) буфер и инкубировали 20 минут при 65 ºC для разрушения мембран. После мы добавили раствор хлороформа с изоаминолом (24:1) и далее центрифугировали для растворения белков и отделения их от ДНК. Мы собрали получившуюся надосадочную жидкость и ещё раз обработали раствором хлороформа и снова центрифугировали для более качественной очистки ДНК от примесей. К полученной жидкости добавили изопропанол. Выпавшую в осадок ДНК высушили и растворили в дистиллированной воде. Перед проведением полимеразной цепной реакции (ПЦР) исходный раствор ДНК разбавили в 10 раз. Получившийся раствор добавили по одному микролитру в каждую пробирку с парой праймеров (прямым и обратным) с концентрацией каждого праймера 3.4 пикомоль, 200 микролитров каждого нуклеотида, 1.5 миллимоль MgCl2, 1.5 микромоль ДНК полимеразы SmarTaq reaction buffer и разбавили в 15 микролитрах дистиллированной воды. Мы использовали три пары праймеров: trnH-psbA, trnQ (UUG)-rps16 (Shaw et al., 2005), NNC-18S10-C26A (Wen and Zimmer 1996). ПЦР проведена при следующем температурном режиме:

1) 5 минут при 95ºC
2) 0.5 минуты при 95ºC
3) 0.5 минуты при 50ºC
4) 2 минуты при 72ºC
5) Повторить пункты 2-4 35 раз
6) 10 минут при 72ºC

Очищенные осаждением в ацетате аммония продукты ПЦР были отданы для секвенирования в коммерческую фирму Sintol. Мы выровняли полученные нуклеотидные последовательности в программе Bioedit (Hall, 1999) и провели филогенетический анализ методом наибольшего правдоподобия в программе R, пакете Phangorn.

0 km 600 1200 1800 km
© 2009 Ezilon.com All Right Reserved
RUSSIAN FEDERATION
Central Siberian Plateau
West Siberian Plain
KAZAKHSTAN
MONGOLIA
UKRAINE
UZBEKISTAN
TURKMENISTAN
KYRGYZSTAN
TAJIKISTAN
SINKIANG
INNER MONGOLIA
NORTH KOREA
PYONGYANG
BEIJING (PEKING)
ULAN BATOR
MOSCOW
BLACK SEA
CASPIAN
WHITE SEA
ARCTIC CIRCLE
Gobi Desert
The Steppes
Lake Baikal
Lake Balkhash
Aral Sea
Kola Peninsula
Gyda Peninsula
Yamal Peninsula
Taz Pen
Putorana Plateau
Yablonovy Range
Dzhugdzhur Ra
Novosibirsk
Omsk
Tomsk
Krasnoyarsk
Irkutsk
Barnaul
Kemerovo
Yekaterinburg
Chelyabinsk
Perm
Kazan
Samara
Ufa
Orenburg
Saratov
Volgograd
Astrakhan
Voronezh
Rostov-na-Donu
Tula
Ryazan
Nizhniy Novgorod
Yaroslavl
St Petersburg
Arkhangel'sk
Murmansk
Vologda
Kostroma
Syktyvkar
Khanty-Mansiysk
Salekhard
Nar'yan Mar
Pechora
Vyatka
Penza
Tolyatti
Chelkar
Aktyubinsk
Karaganda
Zhezkazgan
Semipalatinsk
Pavlodar
Kokshetau
Kustanay
Almaty (Alma-Ata)
Bishkek
Tashkent
Samarkand
Dushanbe
Urümqi
Shihezi
Turfan
Hami
Yumen
Lanzhou
Xi'an
Zhengzhou
Jinan
Qingdao
Dalian
Shenyang
Harbin
Changchun
Vladivostok
Khabarovsk
Sapporo
Hokkaido
Honshu
Sea of Japan
Lake Onega
Lake Ladoga
Lake Aral
Lake Issyk-Kul
Lake Zaysan
Lake Ulungur
Lake Hulun Nur
Lake Dalai Nur
Lake Ebinur
Lake Chaka
Lake Qinghai
Lake Dongting
Lake Poyang
Lake Taihu
Lake Hongze
Lake Chaohu
Lake Tai
Lake Dianchi
Lake Erhai
Lake Fuxian
Lake Qiandao
Lake Xuanwu
Lake Ji
Lake Gaoyou
Lake Shijiu
Lake Yangcheng
Lake Yuyao
Lake Ningbo
Lake Shaoxing
Lake Hangzhou
Lake Wuxi
Lake Suzhou
Lake Nanjing
Lake Hefei
Lake Wuhan
Lake Changsha
Lake Nanchang
Lake Guangzhou
Lake Shenzhen
Lake Hong Kong
Lake Macao
Lake Hanoi
Lake Vientiane
Lake Phnom Penh
Lake Bangkok
Lake Yangon
Lake Mandalay
Lake Naypyidaw
Lake Dhaka
Lake Kathmandu
Lake Thimphu
Lake Thimpu
Lake Kabul
Lake Islamabad
Lake Lahore
Lake Karachi
Lake Quetta
Lake Tehran
Lake Mashhad
Lake Isfahan
Lake Shiraz
Lake Tabriz
Lake Ankara
Lake Istanbul
Lake Bursa
Lake Izmir
Lake Antalya
Lake Konya
Lake Kayseri
Lake Samsun
Lake Trabzon
Lake Erzurum
Lake Van
Lake Urmia
Lake Sevan
Lake Tbilisi
Lake Yerevan
Lake Baku
Lake Ashgabat
Lake Dushanbe
Lake Bishkek
Lake Almaty
Lake Tashkent
Lake Samarkand
Lake Bukhara
Lake Khiva
Lake Nukus
Lake Urgench
Lake Aktau
Lake Atyrau
Lake Uralsk
Lake Aktobe
Lake Kostanay
Lake Pavlodar
Lake Ekibastuz
Lake Karaganda
Lake Astana
Lake Omsk
Lake Tomsk
Lake Novosibirsk
Lake Barnaul
Lake Kemerovo
Lake Krasnoyarsk
Lake Irkutsk
Lake Ulan Bator
Lake Choybalsan
Lake Dalanzadgad
Lake Ulaanbaatar
Lake Darkhan
Lake Erdenet
Lake Bayanhongor
Lake Arvayheer
Lake Ulaangom
Lake Khovd
Lake Altai
Lake Bayan-Ulgiy
Lake Ulaan Baatar
Lake Choybalsan
Lake Dalanzadgad

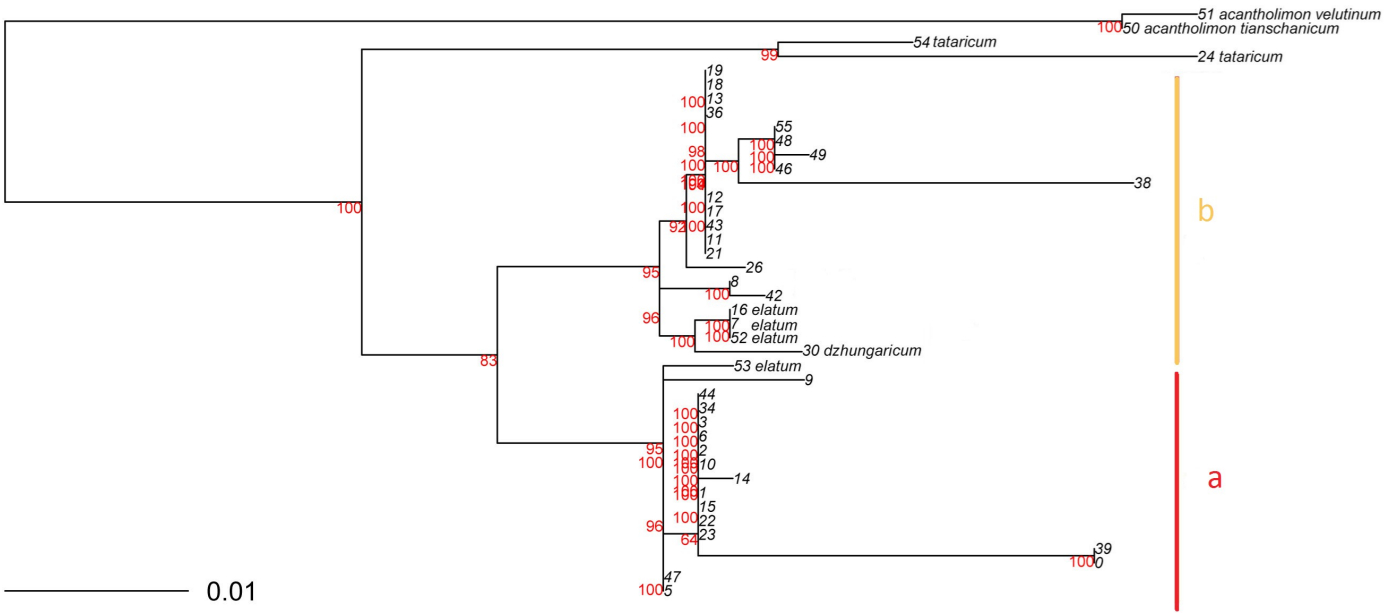


Рис. 2. Филогенетическое дерево исследуемых популяций *G. speciosum* и близких видов по объединённым участкам хлоропластной ДНК (trnH-psbA, trnQ(UUG)-rps16) с выделенными гаплотипами a и b. Красные числа над узлами обозначают уровень бутстреп-поддержки. Нумерация образцов совпадает с нумерацией в приложении и на рис.1.

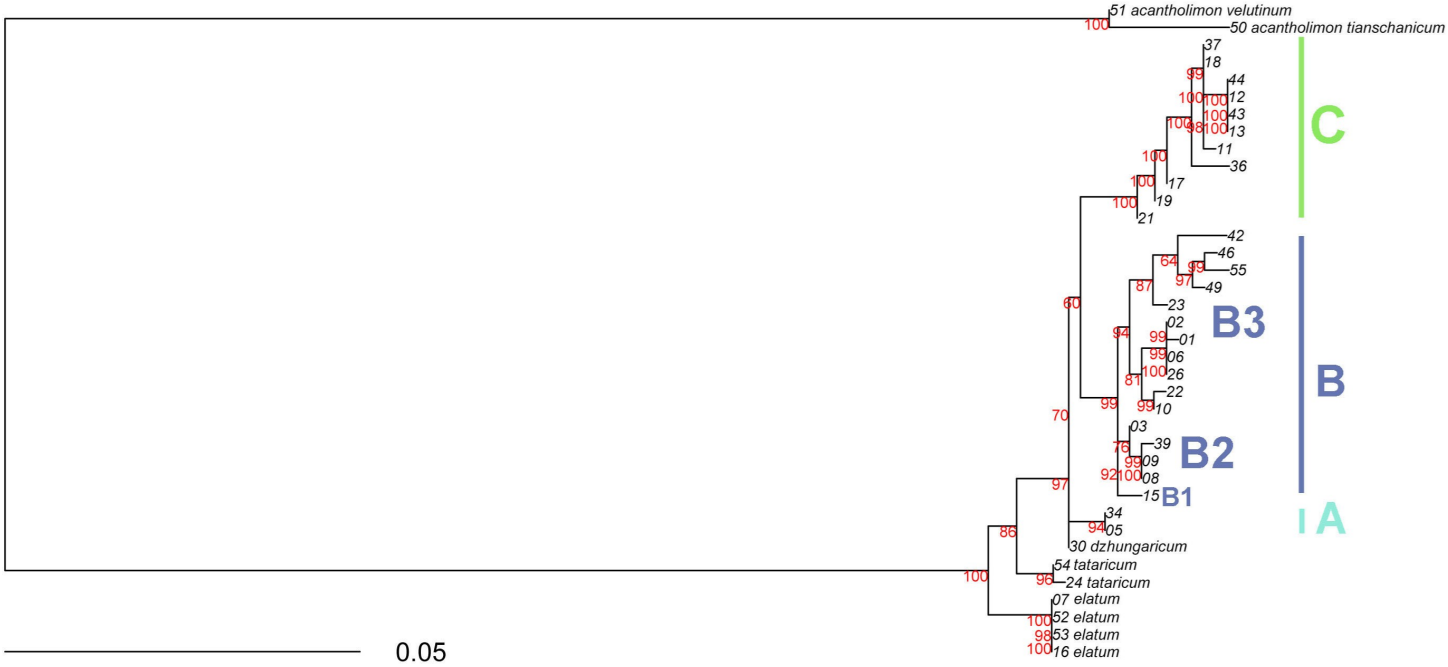


Рис.3. Филогенетическое дерево исследуемых популяций *G. speciosum* и близких ему видов по спейсеру ITS ядерной ДНК с выделенными гаплотипами A, B и C. Красные числа над узлами обозначают уровень бутстреп-поддержки. Нумерация образцов совпадает с нумерацией в табл. 1 и в рис.1.

Рис.4. Географическое распределение гаплотипов образцов по объединённым хлоропластным участкам и по ITS. Заглавными буквами помечены клады по ITS (см. рис. 3), строчными – по объединённым хлоропластным участкам (см. рис. 4). Каждая пара букв соответствует одному образцу.

## Обсуждение

Филогения, построенная на основе данных по ITS участку, не была искажена гибридизацией, в отличие от объединённых хлоропластных участков. Каждый вид по ITS участку образовал свои собственные клады, а по объединённым хлоропластным участкам *G. elatum* образовал смешанные клады с *G. speciosum*. Это связано с явлением «захвата хлоропластов», при котором при многократных обратных межвидовых скрещиваниях в гибридной зоне появляется растение с ядерной ДНК, характерной для одного вида, а с хлоропластной ДНК – для другого. Хлоропластная ДНК *G. dschungaricum* близка к хлоропластной ДНК *G. elatum*. Но по ядерной ДНК *G. dschungaricum* ближе к *G. speciosum*. Видимо, при скрещиваниях *G. dschungaricum* и *G. elatum*, гибриды приобрели хлоропластную ДНК *G. elatum*, но сохранили ядерную ДНК *G. dschungaricum*.

Самой древней кладой, судя по последовательностям ядерной ДНК, оказалась клада A(ITS), гаплотипы которой находятся в восточном Казахстане (рис. 4). Эти данные свидетельствуют о среднеазиатском происхождении *G. speciosum*. Вероятно, сформировавшись в Восточном Казахстане, вид распространялся двумя путями. Одна группа (клада C) популяций расселилась в Восточной Монголии. Другая группа (клада B) расселялась на запад (клада B1), на север, северо-восток и северо-запад (клада B3) и на восток (клада B2). Популяции подклады B3 распространились на территории Южной Сибири, Центрального Казахстана и территорию Якутии, которая в плейстоцене была полностью покрыта степями. Популяции подклады B2 расселились на территории Алтая, Центральной Монголии. Вероятно, популяции клад B2/a и C/b скрещивались севернее Алтая, образовав популяцию с гаплотипом C/a (рис. 4).

Полученная нами картина географического распределения гаплотипов *G. speciosum* не совпала с результатами Franzke et al. (2004) по *Clausia aprica* (Stephan ex Willd.) Korn.-Trotzky. В этой работе *C. aprica* разделилась на три генетические группы, основанные на хлоропластной ДНК и ITS, восточную, западную и промежуточную. Представители промежуточной клады находились между притоками Оби, а западной и восточной – западнее и восточнее образцов

промежуточной клады соответственно. Это можно объяснить неодинаковой историей степных видов с разными экологическими предпочтениями (Пешкова, 2001). *C. aprica* относится к группе горно-степных видов. Она сформировалась в миоцен-плиоцене в Верхоянье (Пешкова, 2001) и распространилась по всей приполярной территории Голарктики. Во время последующего похолодания виды горно-степной группы стали отступать на юг. Из-за того, что в низовьях Оби и Енисея образовался ледник, сток этих рек в океан был затруднён, и появилось Западносибирское море. Это препятствие на пути отступающих на юг видов горно-степной флоры разделило их популяции на западную и восточную группы приблизительно по 70 меридиану (Franzke et al., 2004). До исчезновения Западносибирского моря, западные популяции были изолированы от восточных, что вызвало их генетическую дифференциацию. После таяния ледника в низовьях Оби и Енисея, Западносибирское море исчезло, и до того изолированные западные и восточные популяции стали скрещиваться, образовав промежуточную генетическую группу. В отличие от *C. aprica*, *G. speciosum* относится к собственно-степным видам. Собственно-степные виды сформировались в центральной Азии в плиоцене (Пешкова, 2001). С ухудшением климата бореальная лесная флора стала надвигаться с севера, сокращая ареалы степей и разобщая единую собственно-степную флору (таким образом сформировались степные «острова» Якутии).

Данные по филогеографии степных видов животных в Азии так же скудны, как и для растений. Распределение подвидов ящурки *Eremias arguta* (Pallas) (наверное, единственный к настоящему времени полный материал по филогеографии животных азиатских степей) более сходно с результатами, полученными Franzke et al. (2004). По результатам изучения филогеографии *E. arguta* (Poyarkov et al., 2014), клады, соответствующие трём основным подвидам (*E. a. arguta*, *E. a. transcaucasica*, *E. a. deserti*) расположились восточнее, юго-западнее и северо-западнее Каспийского моря соответственно. Это объясняется образованием океана Паратетиса в конце плиоцена. Паратетис находился на территории Каспийского, Чёрного и Средиземного морей. Территория к северу от нынешнего Каспийского моря была затоплена в конце плейстоцена Паратетисом, однако степи юго-восточной Европы не были затронуты поднятием уровня моря, что позволило части популяций *E. arguta*, находящихся в Европе, развиваться изолированно от среднеазиатских популяций (Poyarkov et al., 2014).

Таким образом, история расселения *G. speciosum* не похожа на историю расселения *C. aprica*. Это связано с гетерогенной историей флоры современных степей. Каждый флористический комплекс степи развивался независимо от других флористических комплексов.

# Благодарности

Мы благодарим Глаголева Сергея Менделевича и Шанцера Ивана Алексеевича за организацию практики, научного руководителя Волкову Полину Андреевну, сотрудников гербариев MHA и MW за предоставление материала.

# Литература

1. Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. Н., – Степи Евразии, – Л.: Наука, 1991, – 146 с.

2. Линчевский И.А., Кермековые // Флора СССР, Т.18, – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952, – С. 382-391.

3. Пешкова Г.А., Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири, – Новосибирск: Наука, 2001, –192 с.

4. Попов М.Г., Основы флорогенетики, – М.; Изд-во Академии Наук, 1963, – С. 18-21.

5. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24- 8 тысяч лет назад), Москва: товарищество научных изданий КМК, 2008, – 556 с.

6. Franzke A., Hurka H., Janssen D., Neuffer B., Friesen N., Markov M., Mummenhoff K., Molecular signals for Late Tertiary/Early Quaternary range splits of an Eurasian steppe plant: *Clausia aprica* (Brassicaceae), – Molecular Ecology, 2004, 13: 2789–2795

7. Hall TA BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT, –Nuclear Acids Symp., 1999, 41: 95–98.

8. Lledo D., Crespo M., Fay M., Chase M., Molecular phylogenetics of *Limonium* and related genera (Plumbaginaceae): biogeographical and systemic implications, – American Journal of Botany, 2005, 92: 1189–1198.

9. Poyarkov N., Orlova V., Chirikova M., The mitochondrial phylogeography and intraspecific taxonomy of the Steppe Racerunner, *Eremias arguta* (Pallas) (Lacertidae: Sauria, Reptilia), reflects biogeographic patterns in Middle Asia, – Zootaxa, 2014, 3895.2: 208–224.

10. Shaw J., Lickey E., Beck J.T. et al. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast sequences for phylogenetic analysis, – American Journal of Botany, 2005, 92: 142–166.

11. Wen J., Zimmer E. Phylogeny and biogeography of *Panax* L. (the ginseng genus, Araliaceae): inferences from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA, –Molcular Phylogenetics and Evolution, 1996, 6: 167–177.

12. Willerslev E., Davison J., Moora M., Zobel M., Coissac E., Edwards M., Lorenzen E., Vesterga M., Gussarova G., Haile J., Craine J., Gielly L., Boessenkool S., Epp L., Pearman P., Cheddadi R., Murray D., Brathel K., Yoccoz N., Binney H., Cruaud C., Wincker P., Goslar T., Alsos I., Bellemain E., Brysting A., Elven R., Sønstebø J., Murton J., Sher A., Rasmussen M., Rønn R., Mourier T., Cooper A., Austin J., Moller P., Froese D., Zazula G., Pompanon F., Rioux D., Niderkorn V.,Tikhonov A., Savvinov G., Roberts R., MacPhee, Gilbert T., Kjær K., Orlando1 L., Brochmann C., Taberlet C., Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet, – Nature, 2014, 506: 47-51.

# Приложение. Географическое происхождение исследованных образцов

| Номер образца | Вид | Широта | Долгота | Этикетка |
|---|---|---|---|---|
| 0 | speciosum | 49.79 | 91.61 | Внешняя Монголия, Убсунурский аймак, СВ Монгольского Алтая, хр. Хархира, г. Цаган-Дыгли в верховьях р. Хархира-Гол, 28.08.1989, Г.Н. Огуреева |
| 1 | speciosum | 55.2 | 82.87 | Новосибирская обл., Новосибирский р-н, пойма Оби, (В. Чемы), степь по склону, 08.08.1956, Г. Павлова |
| 2 | speciosum | 54.39 | 81.69 | Новосибирская обл., Ордынский р-н, окр. с. Черпаково, степной склон, 06.07.1974, Т. Мальцева, А. Сафина |
| 3 | speciosum | 50.22 | 90.11 | Тува, Монгун-Тайгинский р-н, окр. г. Монгун-Тайга-Малая, устье р. Кара-Бельдыр, р. Узюк, высота 2550 м., овсецовая каменистая степь, 28.07.1980, В. Ханмигун и др. |
| 4 | speciosum | 50.28 | 85.63 | Алтай, Усть-Коксинский р-н, долина р. Катуни, левый берег, окр. с. Усть-Кокса, 5 км вверх по течению, выс. 990 м., полынно-лапчатковая каменистая степь по юго-восточному склону, 05.08.1984, Е. Артемов, И. Рогозин |
| 5 | speciosum | 44.83 | 78.79 | Казахстан, Семиречье, Алматинская обл., около 250 км. к СВ от г. Алмата, отроги Джунгарского Алатау, 2 км. к северу от пос. Рудничный, каменистый склон холма южной экспозиции, 20.08.2008, А. Сухоруков |
| 6 | speciosum | 48.00 | 71.75 | Казахстан, Джезкаганская обл., восточнее Атасу, горы Актау, 26.06.1991, М.Г. Пименов, Е.В. Клюйков |
| 7 | speciosum (переопределён как elatum) | 53.40 | 68.97 | Казахстан, Кокчеткавская обл., Жолдыбайский р-н, плоское микропонижение среди полынно-типчаковой степи, 09.07.1963, А. Виталь |
| 8 | speciosum | 49.38 | 88.65 | Монголия, Баян-Улгинский аймак, хребет Сайлюгем, южный макросклон, СВ борт долины р. Хара-Джамат-Гол, опустыненная высокогорная степь, 2400 м, 14.08.1999, Д.А. Петелин |
| 9 | speciosum | 49.03 | 89.58 | Северная часть Монгольского Алтая, г. Хуран-Хайрхан-ула, 20 км. к западу от г. Улэнгэй |
| 10 | speciosum | 55.85 | 92.8 | Красноярский край, С-З окраина г. Красноярск, правый берег реки Енисей, остепнённый склон С. экспозиции 15.08.1992, М. Е. Площинская |
| 11 | speciosum | 50.96 | 107.27 | Республика Бурятия, Мухоршибирский район, 2 км. к югу от оз. Эхэ-нур, правый берег реки Алташа, 05.06.2012, Л. Абрамова, П. Волкова, Ю. Быков |
| 12 | speciosum | 51.19 | 105.26 | Республика Бурятия, Байкальский ГПБЗ, южный макросклон Хамар-Дабана, левый борт долины р. Темник, участок остепнённого луга, Н. Гамова, 07.07.2010 |
| 13 | speciosum | 50.00 | 115.72 | Ононский район Забайкальского округа 02.07.2014 западный берег оз. Зун-Торей, засоленная степь, 25 км к югу от пос. Кулусутай, Даурский заповедник |
| 14 | speciosum | 67.39 | 134.38 | Якутия, Верхоянский район, р. Яна в окрестностях посёлка Ботагай, 1954, В. И. Соболевская |
| 15 | speciosum | 54.8 | 59.82 | Башкирия, Учалинский р-н, берега оз. Ворожек, 1973 |
| 16 | elatum | 51.46 | 50.47 | Оренбургская обл., Первомайский р-н, Оренбургский заповедник, уч. "Таловская степь", 6 км. на юго-юго- |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| | | | | восток от трассы 199.0 житняковое поле, 01.07.2001, Лесоньких О.А |
| 17 | speciosum | 50.50 | 115.15 | Ононский район Забайкальского округа, 1 км к востоку от пос. Нижний Цасучей, южный берег р. Онон, песчаная степь, 01.06.2014 П. Волкова |
| 18 | speciosum | 50.44 | 116.04 | Агинский автономный округ республики Бурятия, Даурский заповедник 8 км к ЮВ от дер. Адон-Челон (Лоха), каменистая степь на возвышенности, 07.06.2014, П. Волкова |
| 19 | speciosum | 50.33 | 115.16 | Ононский район Забайкальского округа, северный берег оз. Ходатуй, степь, 10.06.2014, П. Волкова |
| 20 | speciosum | 45.33 | 90.83 | Юго-Западная Монголия, Джунгария, северный макросклон хребта Байтаг-Богдо, лесной и высокогорный пояс ущ. Буды-Харгайтын-Гол, 15 км на восток от заставы Байтаг-Богдо Кобдоского аймака, 01.08.1988, И.А. Губанов и др. |
| 21 | speciosum | 48.5 | 115.3 | Монголия, Восточный Аймак, мелкосопочник Булшит-Ундер северо-восточнее ж/д. ст. Хавирга, 22.7.1987, И.А. Губанов |
| 22 | speciosum | 61.90 | 129.53 | Якутия, АО Якутск, окр. п. Владимировка, 18 км Покровского тракта, остепненный участок около дороги. 20.07.2014. Е. Черемис и др. |
| 23 | speciosum | 53.55 | 56.12 | Башкирия, Стерлитамакский р-н, Шихан-Долгай, 13.07.1966 |
| 24 | tataricum | 46.24 | 42.5 | Калмыкия, Приютинский р-н., севернее оз. Маныч-Гудило |
| 26 | speciosum | 50.96 | 84.62 | Алтай, Усть-Канский р-н., окр. д. Кайсын, южная экспозиция, каменистый склон, Куклина А.Г., Волковская И.Р. |
| 30 | dschungaricum | 47.12 | 82.77 | Казахская ССР, Семипалатинская обл., Уруджарский р-н, южный склон Тарбагатая, СВ пос. Предгорное, в 4 км. от Уруджарской трассы по дороге на Тесбулак, 22.08.79, Е. Клюйков |
| 31 | speciosum | 42.35 | 78.02 | Киргизская ССР, Иссык-Кульская обл., Джеты-Огузский район, 12 км. от с. Покровка, хр. Терскей-Алатау, зап. склон Чонг-Кызылсу, 31.07.1960, С. Курганская, С. Удальцева |
| 34 | speciosum | 48.53 | 79.07 | Центральный Казахстан, мелкосопочник, западные отроги хр. Чингиз-Тау, 25.07.1975, М. Пименов и др. |
| 35 | speciosum | 48.8 | 108.80 | Монголия, Хэнтэйский аймак, сомон Ценхэр-Мандал, река Ценхэр-Гол, 28.06.1974, О.В. Жузба |
| 36 | speciosum | 47.47 | 103.73 | Монголия, крайний юг Булганского аймака, СВ отроги Хангая, 90 км к СВВ от г. Харкарина, южный макросклон г. Цэцэрлэг-Ул |
| 37 | speciosum | 45.03 | 114.08 | Внешняя Монголия, плато Дариганга, г. Будун-Толгой, близ границы с Китаем, 35 км на ЮВ от пос. Даринга Сухэ-Баторского аймака |
| 38 | speciosum | 49.30 | 104.59 | Монголия, Ара-Хангайский аймак, 50 км к СЗ от пос. Тэвшрулэх, 26.07.1978, Н.П. Гуричева |
| 39 | speciosum | 46.98 | 100.33 | Монголия, Южный Хангай, Баян-Хонгорский аймак, Галут сомон, окр. пос. Мандал, степной склон в долине р. Ульзийт, 10.07.1987, Е.В. Ротшильд |
| 40 | speciosum | 50.93 | 85.57 | Средний Алтай, окрестности оз. Теньги (Онгудайский тракт), 02.07.1924, А. Кожевников |
| 42 | speciosum | 51.67 | 86.00 | Алтай, Шебалинский р-н, Семинский хребет, долина р. Маргела, 02.08.1985, И. Пшеничная, Г. Ливанцева |

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| 43 | speciosum | 51.32 | 95.92 | Тува, Каа-Хемский р-н, долина р. Сизим, 10 км выше устья, 19.07.1978, Д. Шауло, И. Бельская |
| 44 | speciosum | 51.93 | 93.22 | Тува, Пий-Хемский р-н, Уюкский хребет, долина р. Борлук, 04.07.1976, М. Ломоносова, А. Красников |
| 46 | speciosum | 54.06 | 89.83 | Хакассия, Ширинский р-н, окр. с. Колтарово, 20.07.1971, Г. Павлова, С. Павлов |
| 47 | speciosum | 54.82 | 91.08 | Красноярский край, Новоселовский р-н, окр. дер. Табаджак, 16.07.1972, Э. Ершова, Т. Нигровская |
| 48 | speciosum | 54.32 | 90.76 | Хакассия, Боградский р-н, окр. с. В. Ерба, 06.07.1969, Г. Павлова, А. Присяжнюк |
| 49 | speciosum | 54.20 | 92.10 | Красноярский край, Идринский р-н, окр. с. Куреж, 19.06.1965, Маскаев Ю.М. |
| 50 | Acantholimon tianschanicum | 40.91 | 75.33 | Киргизия, хр. Ат-Баш, долина р. Таш-Рабат, 02.08.1987, М.Г. Пименов, Е.В. Клюйков |
| 51 | Acantholimon velutinum | 39.8 | 68.03 | Узбекистан, Джезакская обл., южный склон Мальгузарского хр., против пос. Бахмал, пер. Шурбалы, 04.07.1991, М.Г. Пименов, Е.В. Клюйков |
| 52 | elatum | 50.50 | 54.92 | Восточный Казахстан, Актюбинский р-н, окр. пос. Акраб, меловой хребет Ишкарагантау, 05.07.1965, Г.И. Черкасова |
| 53 | elatum | 53.18 | 47.53 | Ульяновская обл., Новоспасский р-н, 3 км восточнее с. Варваровка, 22.06.1993, С.Р. Майоров и др. |
| 54 | elatum (переопределён как tataricum) | 49.70 | 39.86 | Воронежская обл., Кантемировский р-н, окр. с. Волыновка, 16.07.1989, Григорьевская А.Я. |
| 55 | speciosum | 53.20 | 107.36 | Иркутская обл., о. Ольхон, оз. Байкал, 0.5 км восточнее Хужира, 28.07.1976, Э. Мусаев и др. |