

Морфолого-генетический анализ ценопопуляций *Brunnera sibirica* (Boraginaceae) в горах Южной Сибири

И. Е. ЯМСКИХ¹, М. Г. КУЦЕВ²

¹ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79
E-mail: iyamskikh@mail.ru

² Алтайский государственный университет
656049, Барнаул, ул. Ленина, 61

Статья поступила 09.07.2015

Принята к печати 10.06.2016

АННОТАЦИЯ

Анализ модификационной и генетической изменчивости и взаимосвязи признаков 15 ценопопуляций *Brunnera sibirica* показал, что на сплошных вырубках пихтовых и осиновых лесов в первые годы отмечается уменьшение параметров вегетативных органов и увеличение изменчивости и скоррелированности ряда морфометрических признаков. Высокие показатели морфологического и генетического разнообразия вида наблюдаются в черневых пихтовых, подтаежных сосново-березовых и сосновых лесах.

Ключевые слова: *Brunnera sibirica*, неморальный реликт, черневая тайга, морфолого-генетический анализ, RAF-PCR, Западный Саян, Северо-Восточный Алтай.

Brunnera sibirica Stev. – неморальный реликт, алтае-саянский эндемик, занесенный в “Красную книгу СССР” [1984], в “Красную книгу Красноярского края” [2012]. Бруннера сибирская имеет узколокальный дизъюнктивный ареал, охватывающий Алтай, Кузнецкий Алатау, Северо-Восточную Туву, Западный и Восточный Саяны. Небольшой изолированный участок ареала находится в окрестностях г. Томска [Полынцева и др., 1986]. Близкородственным видом является *Brunnera macrophylla* (Adam) Johnst., произрастающая в лесах Кавказа. Бруннера сибирская – характерный элемент черневых лесов, часто доминирующий в травянистом ярусе. В по-

следние годы черневые леса интенсивно вырубались, что представляет угрозу исчезновения вида.

Brunnera sibirica относится к растениям с одной генерацией побегов. Главный побег нарастает моноподиально и формирует толстое (0,5–1 см) темно-бурое корневище, полупогруженное в почву. Последний годичный прирост побега несет 1–3 прикорневых листа и 1–2 боковых цветоносных побега. Прикорневые листья с длинными щетинистыми черешками, 10–25 см длиной и шириной. Пластинка их сердцевидно-дельтовидная, с широко открытой базальной выемкой. Стеблевые листья намного мельче прикорневых, сидячие,

цельные, ланцетовидные. Соцветия – короткокистевидные завитки, собранные на вершине в небольшую метелку. Цветки пятичленные. Плод – ценобий, от которого при созревании отделяются односеменные не вскрывающиеся зремы. В естественных условиях бруннера сибирская размножается преимущественно вегетативным способом – путем распада корневищ на отдельные участки. У особей вегетативного происхождения в возрастном спектре отсутствуют проростки и ювенильные растения. Природные популяции вида нормальные, неполночленные с правосторонним типом бимодального базового спектра с максимумами на молодых генеративных и субсенильных особях [Полынцева и др., 1986; Игнатенко, 1995; Амелъченко, 2010].

Исследования проводили в северо-восточной части Западного Саяна (Красноярский край, Ермаковский р-н, окрестности селений Танзыбей и Григорьевка), в северо-восточной части Алтая (побережье оз. Телецкое, территория Алтайского государственного природного заповедника), в окрестностях г. Томска (окрестности с. Аникино). Цель исследований – изучение фитоценотической приуроченности, модификационной и генетической изменчивости природных ценопопуляций *B. sibirica*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводили в конце мая – начале июня в период с 1996 по 2011 г. При изучении состояния ценопопуляций *B. sibirica* определяли проективное покрытие, оценивали изменчивость вегетативных и генеративных признаков, семенную продуктивность, изучали генетическую вариабельность на основе RAF-PCR анализа. При оценке влияния вырубок на состояние ценопопуляций вида в качестве контрольных использовали ценопопуляции, произрастающие в относительно ненарушенных сообществах в непосредственной близости от территории выруб.

Геоботаническое описание сообществ проводили по доминантному методу [Воронов, 1973; и др.]. Характеристика местообитаний изучаемого вида приведена в таблице. При определении и анализе проективного покры-

тия бруннеры сибирской использовали следующие градации данного параметра: до 5 % (соответствует + и 1 баллу по шкале Браун-Бланке [Braun-Blanquet, 1964]) – низкое проективное покрытие; 5–25 % (2 балла) – среднее; 25–50 % (3 балла) – высокое; выше 50 % (4–5 баллов) – очень высокое. При определении экологических факторов, ограничивающих распространение вида, использовали ординационную схему, разработанную Н. П. Поликарповым с соавт. [1986] для гор Южной Сибири. На ней показано высотное распределение лесной и нелесной растительности в соответствии с изменением количества тепла и влаги, выраженное суммами активных температур и годовыми суммами осадков. Зная высотное распределение вида и его фитоценотическую приуроченность с помощью данных схем достаточно легко определить экологическую амплитуду вида по отношению к вышеуказанным факторам [Ямских, 2015].

Измерения параметров вегетативных органов и показателей семенной продуктивности реликта для оценки фенотипической изменчивости проводили на 30 генеративных побегах. Расстояние между исследованными растениями было не менее 10 м. Большая часть оцениваемых нами морфометрических признаков приводится в качестве диагностических для определения вида во “Флоре СССР” [Попов, 1953], “Флоре Средней Сибири” [Попов, 1959], “Флоре Сибири” [Никифорова, 1997]. Показатели семенной продуктивности реликта определяли по методике Г. П. Дюрягиной, М. М. Ивановой [1985]. У побегов бруннеры сибирской замерялись следующие параметры: длина черешка прикорневого листа (x1); длина стебля (x2); длина (x3) и ширина (x4) стеблевого листа; его форма $x3/x4$ (x5); число стеблевых (x6) и прикорневых листьев (x7); число цветonoсных побегов (x8); длина (x9) и ширина (x10) прикорневого листа; его форма $x9/x10$ (x11); ширина (x12) и длина (x13) выемки основания прикорневого листа; отношение $x1/x9$ (x14); диаметр корневища (x15); длина цветущей части стебля (x16); число частных соцветий на цветоносе (x17); реальная (c1) и потенциальная (c2) семенные продуктивности; коэффициент семенификации (c3).

Геоботаническая характеристика местообитаний бруннеры сибирской

Номер ц/п	Название сообщества, местоположение	Состав	
		древостоя, сомкнутость крон	Доминирующие виды травяно-кустарнич- кового яруса (проективное покрытие, %)
1	2	3	4
Подтаежный пояс Западного Саяна (высота 250–350 м над ур. м.)			
Bs1	Сосняк разнотравно-злаково-орляковый (долина р. Уй, окрестности пос. Майна)	9С1Б 0,6	<i>Pteridium pinetorum</i> ssp. <i>sibiricum</i> (50) <i>Carex macroura</i> (20) <i>Brachypodium pinnatum</i> (30) <i>Brunnera sibirica</i> (15)
Bs2	Заболоченный березняк осочково-вейни- ковый (окрестности пос. Танзыбей)	8Б2Ос 0,1	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (60) <i>Carex cespitosa</i> (50) <i>Anemone baicalensis</i> (10) <i>Brunnera sibirica</i> (3)
Bs3	Березняк крупнотравно-широкотравный (хр. Веховой)	8Б2Ос 0,5	<i>Brunnera sibirica</i> (75) <i>Heracleum dissectum</i> (8) <i>Cacalia hastata</i> (8)
Черневой пояс Западного Саяна (высота 350–700 м над ур. м.)			
Bs4	Осинник крупнотравно-широкотравный (хр. Веховой)	10Ос + Б, 0,6–0,7	<i>Anemone baicalensis</i> (80) <i>Brunnera sibirica</i> (60) <i>Heracleum dissectum</i> (15)
Bs5*	Двухлетняя вырубка осинника крупно- травно-широкотравного	Древостой отсутствует	<i>Anemone baicalensis</i> (40) <i>Brunnera sibirica</i> (60) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (40) <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (15)
Bs6*	14-летняя вырубка осинника крупнотрав- но-широкотравного	10Ос 0,7	<i>Anemone baicalensis</i> (50) <i>Brunnera sibirica</i> (40) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (50)
Bs7	Пихтарник крупнотравно-папоротниково- широкотравный (долина р. 2-я Белая)	9П1К 0,6–0,7	<i>Anemone baicalensis</i> (80) <i>Anemone altaica</i> (50) <i>Brunnera sibirica</i> (15) <i>Athyrium monomachii</i> (15)
Bs8*	11-летняя вырубка пихтарника крупно- травно-папоротниково-широкотравного	Древостой отсутствует	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (80) <i>Brunnera sibirica</i> (50) <i>Athyrium monomachii</i> (15) <i>Anemone baicalensis</i> (10)
Bs9*	Ивняк папоротниково-широкотравный (20-летняя вырубка, пойма р. 2-я Белая)	0,6	<i>Brunnera sibirica</i> (80) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (15) <i>Anemone altaica</i> (15)
Горно-таежный пояс Западного Саяна (высота 700–1050 м над ур. м.)			
Bs10	Пихтарник папоротниково-широкотравный (долина р. Чебижек)	8П2К 0,6–0,7	<i>Anemone baicalensis</i> (50) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (40) <i>Dryopteris expansa</i> (10) <i>Brunnera sibirica</i> (<1)
Bs11*	30-летняя вырубка пихтарника папорот- никово-широкотравного (под ЛЭП)	Древостой отсутствует	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (50) <i>Anemone baicalensis</i> (15) <i>Brunnera sibirica</i> (5)

1	2	3	4
Bs12	Редкостойный пихтарник ветреницевый (долина р. Чебижек, верхняя граница леса)	10П + К 0,4	<i>Anemone baicalensis</i> (85) <i>Anemone altaica</i> (50) <i>Delphinium elatum</i> (5) <i>Brunnera sibirica</i> (5)
Северо-Восточный Алтай, побережье оз. Телецкое (высота 450–500 м над ур. м.)			
Bs13	Березняк папоротниково-широколистный (окрестности дер. Яйло, урочище Ок-Порог)	10Б 0,2	<i>Brunnera sibirica</i> (70) <i>Aegopodium podagraria</i> (60) <i>Athyrium monomachii</i> (20)
Bs14	Сосново-березовый лес разнотравно-папоротниковый (пойма р. Челюшка)	7Б3С 0,4	<i>Dryopteris expansa</i> (40) <i>Brunnera sibirica</i> (20) <i>Cruciata krylovii</i> (10)
Окрестности г. Томска (150 м над ур. м.)			
Bs15	Березово-осиновый лес орляково-разнотравно-снытьевый (окрестности с. Аникино)	7Ос3Б + С 0,6	<i>Aegopodium podagraria</i> (40) <i>Pteridium pinetorum</i> ssp. <i>sibiricum</i> (10) <i>Calamagrostis arundinacea</i> (10) <i>Brunnera sibirica</i> (6)

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее звездочкой отмечены ценопопуляции, произрастающие на территории вырубок; Б – береза; С – сосна; П – пихта; К – кедр; Ос – осина.

Математическую обработку морфологических данных проводили в программе “Statistica 7.0”. Внутрипопуляционная изменчивость признаков оценивали с помощью коэффициента вариации (C_V), поскольку данный параметр позволяет сравнить признаки, имеющие различные размерности [Шмидт, 1984]. Кроме того, для коэффициента вариации С. А. Мамаевым [1972] разработана шкала уровней изменчивости. Для установления достоверных различий между среднепопуляционными значениями одноименных признаков использовали однофакторный дисперсионный анализ. Различие считалось достоверным при уровне значимости $p < 0,05$. Взаимосвязь морфологических признаков определяли методом корреляционных плеяд П. В. Терентьева [1959] с последующим построением корреляционных дендритов способом “максимального корреляционного пути” по алгоритму Л. К. Выханду [1964]. В одну плеяду признаки объединяли при значениях коэффициентов корреляции $r \geq 0,6$. Анализ сходства популяций по исследуемым признакам выполняли с помощью кластерного анализа. В обработке применялся метод Уорда. В качестве меры сходства использовалось Евклидово расстояние.

Молекулярно-генетические исследования проводили в лабораториях Алтайского государственного университета (г. Барнаул) и Сибирского федерального университета (г. Красноярск). Генетическую вариабельность изучаемых ценопопуляций вида выявляли с помощью RAF-PCR (Randomly Amplified DNA Fingerprinting) метода. Из каждой популяции проанализировано 10 растений, не являющихся клонами. Для сравнения в RAF-PCR анализе использовали материал близкородственного для бруннеры сибирской вида – *B. macrophylla*. Выделение ДНК проводили из 15–25 мг воздушно-сухой растительной ткани с помощью набора AxyPrep Multisource Genomic DNA (AxyGen, США).

RAF-PCR осуществляли в 12,5 мкл смеси (7,4 мкл H_2O ; 1 мкл ДНК; 1,25 мкл 10X-буфера; 1,25 мкл 25 mM $MgCl_2$; 1 мкл 10 mM праймера; 0,5 мкл 20 mM dNTPs; 0,1 мкл Taq-полимеразы) на амплификаторе MyCycler. Амплификацию проводили по следующей программе: 94 °C – 5 мин, 35 циклов: 94 °C – 30 с, 57 °C – 1 мин, 56 °C – 1 мин, 55 °C – 1 мин, 54 °C – 1 мин, 53 °C – 1 мин; завершающая стадия: 72 °C – 10 мин, охлаждение при 4 °C. Предварительно на двух образцах ДНК из имеющегося набора праймеров

[Waldron et al., 2002] опытным путем выявили праймер RAF K-02c (5'-GTCTCCG CCT-3'), который дал воспроизводимый полиморфный результат. Анализ продуктов амплификации выполняли с помощью прибора Experion™ Automated Electrophoresis Station (Bio-Rad, USA).

Статистическую обработку результатов генетического анализа проводили с помощью пакета программ TFPGA version 1.3 [Miller, 1997] (UPGMA-анализ, бутстреп-тест и расчет генетических дистанций) и Popgene version 1.32 (расчет процента полиморфных локусов (P), генного разнообразия Нея (H_e), индекса Шеннона (H_o), показателя подразделенности популяций (G_{ST}). Генетические дистанции (D) между ценопопуляциями определяли по формуле М. Нея [Nei, 1978].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В процессе геоботанических исследований выявлено, что фитоценотический ареал бруннеры сибирской выходит за пределы черневых лесов Западного Саяна. Данный вид встречается в подтаежных сосновых, березово-сосновых, березовых лесах. Высокое проективное покрытие *B. sibirica* имеет в черневых осинниках, среднегорных пихтарниках и кедровниках, а также в березняках, ивняках, где часто является доминантом травянистого яруса. Изредка она встречается в горно-таежных пихтовых и кедровых лесах. После некоторого перерыва бруннера сибирская вновь появляется на влажных субальпийских лугах. В северо-восточной части Алтая данный вид отмечен в березовых, сосновых и смешанных лесах. Изолированные от основного ареала местообитания бруннеры находятся в окрестностях г. Томска. Здесь вид произрастает под пологом березово-осиновых, осиновых лесов с примесью сосны. *B. sibirica* в зависимости от условий произрастания может выполнять в сообществах роль доминанта, содоминанта или ассектатора. Экологический ареал вида охватывает область значительного годового количества осадков от 500 до 1500 мм и суммы активных температур – от 1050 до 2000 °С. Высотное распространение *B. sibirica* ограничено 200–1400 м над ур. м.

Очень высокое проективное покрытие реликта зафиксировано в сообществах, эдифи-

каторами которых являются береза и осина (см. таблицу), а также в ивняках: в березняке крупнотравно-широкотравном (ценопопуляция Bs3), осиннике крупнотравно-широкотравном (Bs4), в ивняке папоротниково-широкотравном (Bs9*). Максимальная плотность отмечена в ивняке папоротниково-широкотравном (Bs9*) и составляет 58 побегов на 1 м². Минимальное проективное покрытие изучаемого вида зафиксировано в сосновых лесах и горно-таежных пихтарниках.

На двухлетней вырубке осинника крупнотравно-широкотравного (ценопопуляция Bs5*) проективное покрытие *B. sibirica* практически не изменяется по сравнению с контрольной ценопопуляцией Bs4 (см. таблицу). На 14-летней вырубке того же типа леса (Bs6*), где достаточно активно идет возобновление осины и имеется сомкнутый древесный полог, также отмечается очень высокое проективное покрытие бруннеры. На 11-летней вырубке пихтарника страусниково-широкотравного (Bs8*) выявлено повышение проективного покрытия вида с 15 до 50 %, по сравнению с контрольной ценопопуляцией Bs7, что, видимо, связано со снижением конкуренции со стороны тенелюбивых растений (крупных папоротников). На 20-летней вырубке того же типа леса, представляющей собой заросли ивы корзиночной, проективное покрытие бруннеры сибирской (Bs9*) очень высокое (80 %), а сами растения имеют крупные размеры. На 30-летней вырубке пихтарника папоротниково-широкотравного (Bs11*) также отмечается разрастание особей вида от >1 до 5 %. Здесь бруннера встречается под пологом кустарников, а на открытых местах доминирует вейник Лангсдорфа.

При сравнении среднепопуляционных значений признаков *B. sibirica* выявлено, что растения данного вида достигают максимальных размеров вегетативных органов в западно-саянском пихтарнике крупнотравно-папоротниково-широкотравном (Bs7) и в алтайском сосново-березовом лесу разнотравно-папоротниковом (Bs14) (рис. 1). Наибольшее количество плодов завязывается у растений, произрастающих в березняке крупнотравно-широкотравном (Bs3 27,8 шт.) и на вырубках осинника крупнотравно-широкотравного (Bs5*, Bs6* – по 26–27 шт.). Потенциальная семен-

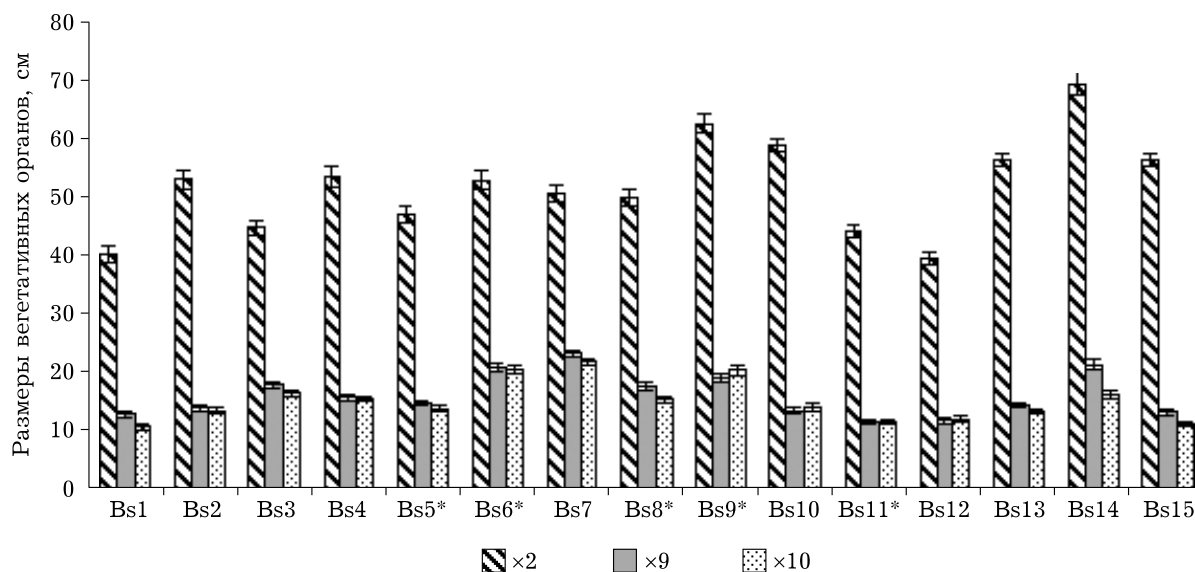


Рис. 1. Среднепопуляционные значения морфологических параметров бруннеры сибирской: x2 – длина стебля; x9 – ширина прикорневого листа; x10 – длина прикорневого листа. Здесь и на рис. 2 доверительным интервалом указана ошибка репрезентативности среднего

ная продуктивность, достигает максимальных значений у растений ценопопуляций Bs5* и Bs7 (510,4 и 403,6 шт. соответственно), а высокие значения коэффициента семенификации характерны для Bs6* и Bs10 (8,65 и 9,43 %) (рис. 2).

Минимальными размерами и показателями семенной продуктивности характеризуются растения бруннеры сибирской, произрастающие в западносааянских подтаежном сосняке (Bs1) и в редкостойном пихтарнике (Bs12), находящихся на верхней и нижней границах высотного распространения вида (см. рис. 1). Для данных ценопопуляций отмечается высокий уровень изменчивости мор-

фологических признаков (рис. 3). Обособленно расположенная томская популяция (Bs15) характеризуется полным отсутствием плодоношения.

На сплошных вырубках осиновых и пихтовых лесов Западного Саяна отмечена общая тенденция к увеличению уровня внутривидовой изменчивости и уменьшению размеров вегетативных органов бруннеры сибирской (см. рис. 1, 3). Примером может служить ценопопуляция Bs8*, произрастающая на 11-летней вырубке черного пихтарника, где по сравнению с контролем (Bs7) длина и ширина листа растений снижаются с $23,2 \pm 0,5$ до $17,7 \pm 0,7$ и с $21,8 \pm 0,5$ до

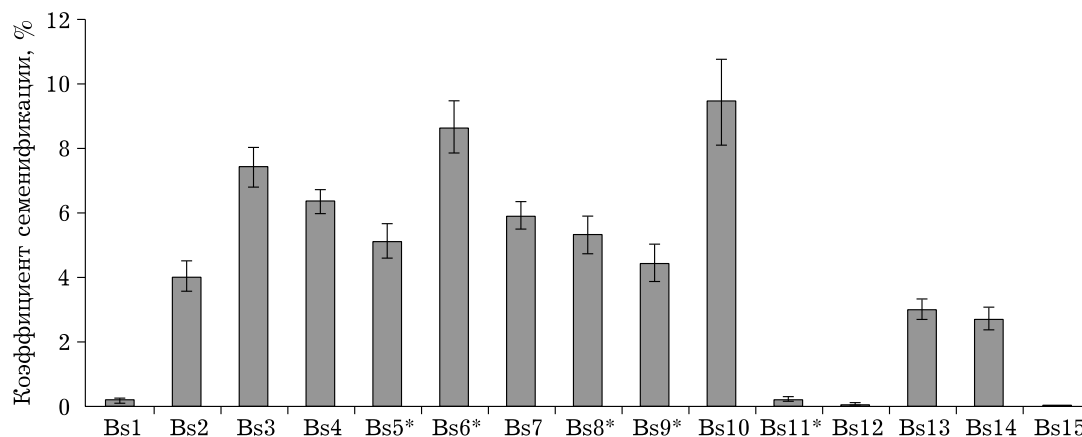


Рис. 2. Среднепопуляционные значения коэффициента семенификации *Brunnera sibirica*

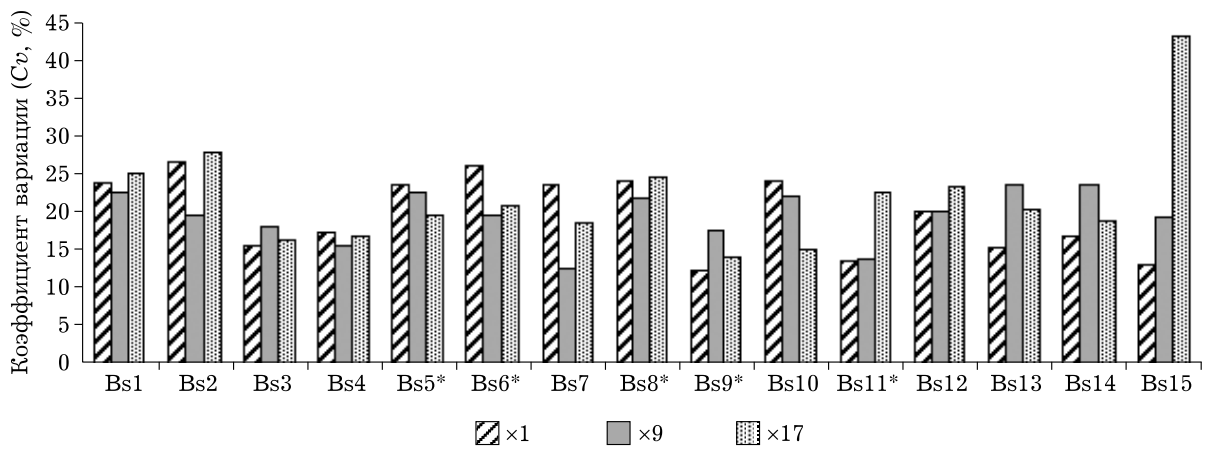


Рис. 3. Внутрипопуляционная изменчивость морфологических признаков бруннеры сибирской: x1 – длина черешка прикорневого листа; x9 – ширина прикорневого листа; x17 – количество частных соцветий на цветоносе

15,5 ± 0,6 см соответственно. Ценопопуляции, располагающиеся на вырубках с формирующимся древостоем (Bs6*) или хорошо развитым кустарниковым ярусом (Bs9*), меньше отличаются по показателям изменчивости от контроля.

Кроме изучения внешних особенностей растений весьма важным в последнее время считается исследование взаимозависимостей признаков, т. е. выявление корреляционной структуры популяций растений [Злобин, 1989; Ростова, 2000]. Корреляционные связи хорошо отражают состояние особей растений в обычных условиях и при стрессовых воздействиях. По результатам исследований и данным некоторых авторов [Строкова, 1998; Ростова, 2000; Тихонова, 2005; Ямских, 2007; Yamskikh, 2008], при воздействии неблагоприятных факторов у различных видов растений резко увеличивается число достоверных корреляционных связей между призна-

ками и изменяется структура их дендритов. У бруннеры сибирской сходную структуру корреляционных дендритов и расположение плеяд имеют ценопопуляции, произрастающие как в коренных осиновых, пихтовых и сосновых лесах, так и в производных березняках и прирусловых ивняках Западного Саяна, Алтая и окрестностей г. Томска. В таких местообитаниях общее число достоверных корреляционных связей ($r \geq 0,36$) варьирует от 38 до 53, а число сильных из них ($r \geq 0,7$) не превышает 8. На корреляционном дендрите таких ценопопуляций (в качестве примера приведен дендрит ценопопуляции Bs4) чаще всего формируются плеяды размеров прикорневого, стеблевого листьев и параметров семенной продуктивности (рис. 4). Высоким уровнем сопряженности параметров (число достоверных связей – 71–77) обладают ценопопуляции, произрастающие в несвойственных для бруннеры сибирской ус-

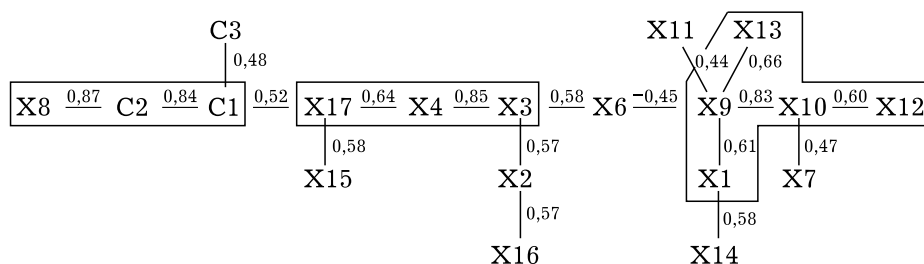


Рис. 4. Корреляционный дендрит морфологических признаков бруннеры сибирской ценопопуляции Bs4 (осинник крупнотравно-широкотравный). Цифрами указаны значения коэффициентов корреляции

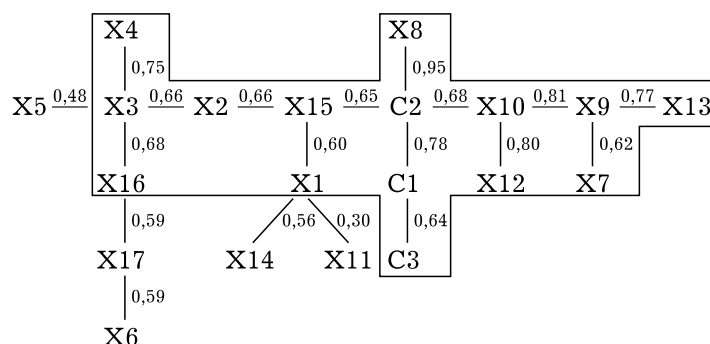


Рис. 5. Корреляционный дендрит морфологических признаков бруннеры сибирской ценопопуляции Bs5* (двухлетняя вырубка осинника крупнотравно-широкотравного)

ловиях: в заболоченном березняке (Bs2) и в редкостойном пихтарнике (Bs12). Их корреляционная структура характеризуется образованием двух плеяд, объединяющих большинство признаков. На сплошных вырубках в первые годы (Bs5*) отмечается увеличение количества достоверных связей (от 53 до 89), а на дендрите прослеживается объединение различных признаков в единую плеяду (рис. 5). На вырубках более позднего возраста происходит постепенное снижение уровня взаимозависимости параметров *B. sibirica*, а на дендрите отмечается распад единой плеяды на несколько более мелких. Полное восстановление корреляционной структуры вида наблюдается на 30-летней вырубке пихтарника.

На дендрограмме сходства, построенной с помощью кластерного анализа, наблюдается разделение совокупности особей по географическому принципу (рис. 6). Отдельный кластер формируют алтайские ценопопуля-

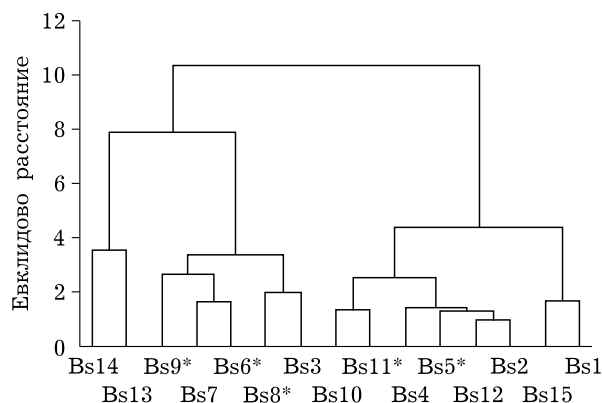


Рис. 6. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Brunnera sibirica* по морфологическим признакам

ции Bs13 и Bs14, для которых отмечается более вытянутая форма стеблевого и прикорневого листьев. Тесное морфологическое сходство характерно для томской Bs15 и западносибирской подтаежной ценопопуляции Bs1, произрастающих в сходных фитоценологических условиях. Западносибирские ценопопуляции, находясь в естественных и нарушенных местообитаниях, мало отличаются друг от друга по комплексу изучаемых параметров.

Генетический полиморфизм бруннеры сибирской изучен на примере ценопопуляций, располагающихся в лесах Западного Саяна (Bs1, Bs4, Bs10, Bs11*), Северо-Восточного Алтая (Bs14) и в окрестностях г. Томска (Bs15). Для сравнительного анализа нами использовался генетический материал близкородственного вида – *B. macrophylla* (Bm). В ходе анализа выявлен 61 фрагмент ДНК. Суммарный процент полиморфизма составляет 93,44. Уровень выявляемого внутривидового генетического разнообразия достаточно высок (80,33–88,52 %). Показатели генетического полиморфизма максимальны в алтайской ценопопуляции Bs14 ($P = 88,52\%$; $H_e = 0,347$; $H_o = 0,508$). Также высокие показатели генетического разнообразия и индекса Шеннона характерны для западносибирских Bs1 (подтаежный сосняк) и Bs11* (30-летняя вырубка пихтарника). Минимальные значения отмечены для томской ценопопуляции Bs15 ($P = 80,33\%$; $H_e = 0,282$; $H_o = 0,423$).

Коэффициент подразделенности ценопопуляций (G_{ST}) составляет 0,204. Следовательно, на долю межпопуляционного разнообразия приходится 20,40 %, а изученные ценопопуляции бруннеры демонстрируют достаточно

высокую степень дифференциации [Wright, 1978]. Генетические дистанции М. Нея [Nei, 1978] минимальны между Bs1 и Bs4 ($D = 0,069$) и Bs10 и Bs11* ($D = 0,080$). Максимальные расстояния зафиксированы между популяциями *B. sibirica* и *B. macrophylla*. На UPGMA-дендрограмме сходства изученных ценопопуляций выделяются два кластера (рис. 7). Первый образуют Bs1 и Bs4, произрастающие в предгорной и низкогорной полосах Западного Саяна. Во второй входят западносаянские высокогорные Bs10 и Bs11* и примкнувшая к ним алтайская популяция Bs14. Несколько обособленное положение занимает Bs15, для которой отмечаются низкие показатели генетической изменчивости. Появление данной ценопопуляции в окрестностях г. Томска является дискуссионным вопросом. Одни ученые говорят об естественном происхождении томских популяций бруннеры, другие склонны считать, что она в окрестностях г. Томска появилась в результате интродукции. В любом случае, особи данной ценопопуляции обнаруживают более тесное генетическое и морфологическое сходство с низкогорными западносаянскими популяциями, чем с алтайской.

Таким образом, высокий уровень внутрипопуляционной генетической изменчивости *B. sibirica* характерен для ценопопуляций, произрастающих не в типичных для неморальных реликтов черневых сообществах, а в подтаежных лесах и даже на вырубке под ЛЭП. Изученные ценопопуляции характери-

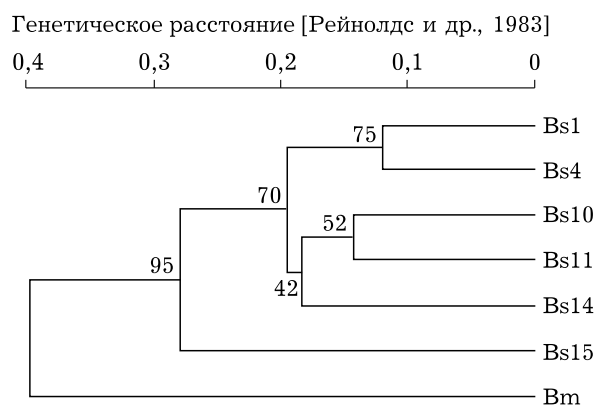


Рис. 7. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Brunnera sibirica* и *B. macrophylla* на основе данных RAF-PCR анализа. Цифрами указаны значения бутстрепа, %

зуются удовлетворительным состоянием, согласно шкале С. В. Боронниковой [2009], и способны самостоятельно воспроизводиться.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ изменчивости и взаимосвязи признаков *B. sibirica* показал, что на сплошных вырубках пихтовых и осиновых лесов крупнотравно-широкотравной и папоротниково-широкотравной групп в северо-восточной части Западного Саяна отмечается увеличение проективного покрытия и некоторых показателей семенной продуктивности вида. Уменьшение параметров вегетативных органов, увеличение изменчивости ряда морфометрических признаков и уровня коррелированности характерно для ценопопуляций реликта, располагающихся на территории молодых вырубок. Особи, произрастающие на вырубках старшего возраста, а также на территориях, где идет активное формирование древесного или кустарникового ярусов, меньше отличаются от растений из исходных типов леса, а иногда и превосходят последние по изученным показателям.

Бруннера сибирская по типу стратегии поведения проявляет в сомкнутых сообществах признаки виолента, либо фитоценотического пациента, а на вырубках – эксплорента из-за способности разрастаться в первые годы. Данный вид выходит за пределы рефугиумов неморальной флоры. Встречается в подтаежных, горно-таежных лесах, где имеет достаточно высокие показатели морфологического и генетического разнообразия, что свидетельствует о возможности его дальнейшего расселения по территории Южной Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

- Амельченко В. П. Редкие и исчезающие растения Томской области (анатомия, биоморфология, интродукция, реинтродукция, кариология, охрана). Томск: Изд-во Том. гос. ун-та, 2010. 238 с.
- Боронникова С. В. Молекулярно-генетический анализ генофондов редких и исчезающих растений Пермского края: дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 2009. 356 с.
- Воронов А. Г. Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973. 384 с.
- Выханду Л. К. Об исследовании многопризнаковых биологических систем // Применение математических методов в биологии. Л., 1964. Вып. 3. С. 19–22.

- Дюрягина Г. П., Иванова М. М. Характеристика ценопопуляций редких видов флоры Бурятии // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 11. С. 1529–1538.
- Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений: учеб.-метод. пособие. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. 146 с.
- Игнатенко Н. А. Биологические основы интродукции и реинтродукции неморального реликта *Brunnera sibirica* Stev. (Boraginaceae) в Томской области: дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1995. 230 с.
- Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. 2-е изд. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 480 с.
- Красная книга Красноярского края. 2-е изд. Красноярск: Изд-во Сиб. фед. ун-та, 2012. Т. 2: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. 576 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.
- Никифорова О. Д. *Brunnera Steven* – Бруннера // Флора Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1997. Т. 11. С. 116.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 224 с.
- Полынцева Н. А., Соболевская К. А., Утемова Л. Д. и др. Бруннера сибирская // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск: Наука, 1986. С. 34–50.
- Попов М. Г. Род *Brunnera* Stev. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 19. С. 294–297.
- Попов М. Г. Флора Средней Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 2. С. 559–918.
- Ростова Н. С. Структура и изменчивость корреляций морфологических признаков цветковых растений: дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000. 388 с.
- Строкова О. М. Корреляционный анализ вегетативных признаков в популяциях терескена серого // Ботанические исследования в Сибири. Красноярск, 1998. Вып. 6. С. 106–111.
- Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1959. № 9. С. 137–141.
- Тихонова И. В. Морфологические признаки пыльцы в связи с состоянием деревьев сосны в сухой степи // Лесоведение. 2005. № 1. С. 63–69.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.
- Ямских И. Е. Биоморфологические особенности *Cruciata krylovii* (Rubiaceae) в Красноярском крае // Ботан. журн. 2007. Т. 92, № 2. С. 263–270.
- Ямских И. Е. Морфолого-генетический анализ ценопопуляций неморальных реликтов черневых лесов гор Южной Сибири: дис. ... д-ра биол. наук. Томск, 2015. 374 с.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3 Aufl. Wien; New York: Springer-Verlag, 1964. 865 s.
- Miller M. P. Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3: A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data / Computer software distributed by author. 1997.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89. P. 538–590.
- Yamskikh I. E. The State of *Arsenjevia baikalensis* cenopopulation in plant communities of the Western Sayan mountains // Rus. Journ. Ecol. 2008. Vol. 39, N 4. P. 246–253.
- Waldron J., Peace C., Searle I. et al. Randomly amplified DNA fingerprinting: a culmination of DNA marker technologies based on arbitrarily-primed PCR amplification // J. Biomed. Biotechnol. 2002. Vol. 2, N 3. P. 141–150.
- Wright S. Evolution and the Genetics of Populations: Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, 1978.

Morphogenetic Analysis of *Brunnera sibirica* (Boraginaceae) Coenopopulations in the Mountains of South Siberia

I. E. YAMSKIKH¹, M. G. KUTSEV²

¹ Siberian Federal University
660041, Krasnoyarsk, Svobodny ave., 79
E-mail: iyamskikh@mail.ru

² Altai State University
656049, Barnaul, Lenina str., 61

Fifteen *Brunnera sibirica* cenopopulations were studied. Morphological and genetic study revealed increase of variability and a high level of correlation of morphological features (together with decrease of sizes of vegetative organs) during the first years after deforestation in fir and aspen forests. High morphological and genetic diversity is typical of mountain fir forests, pine-birch and pine forests.

Key words: *Brunnera sibirica*, nemoral relict, mountain taiga, morphological and genetic analysis, RAF-PCR, the West Sayan, North Eastern Altai.