

На правах рукописи



Ямских Ирина Евгеньевна

**МОРФОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
НЕМОРАЛЬНЫХ РЕЛИКТОВ ЧЕРНЕВЫХ ЛЕСОВ ГОР ЮЖНОЙ
СИБИРИ**

03.02.01 – Ботаника

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Томск – 2015

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Алтайский государственный университет», в отделе систематики растений учебно-производственной базы практик «Южно-Сибирский ботанический сад» и на кафедре ботаники, и в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Сибирский федеральный университет», на кафедре водных и наземных экосистем.

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор
Шмаков Александр Иванович

Официальные оппоненты:

Банаев Евгений Викторович, доктор биологических наук, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный Сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, заместитель директора по научной работе; лаборатория дендрологии, заведующий лабораторией

Куприянов Андрей Николаевич, доктор биологических наук, профессор, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии человека Сибирского отделения Российской академии наук, отдел «Кузбасский ботанический сад», заведующий отделом

Ревякина Надежда Васильевна, доктор биологических наук, профессор, федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Алтайский государственный технический университет им. И.И. Ползунова», кафедра сервиса и туризма, профессор

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова Дальневосточного отделения Российской академии наук

Защита состоится «19» марта 2015 года в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09, созданного на базе федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет», по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36 (Главный корпус).

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке и на сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru.

Автореферат разослан «___» января 2015 года

Материалы по защите диссертации размещены на официальном сайте ТГУ: http://www.tsu.ru/content/news/announcement_of_the_dissertations_in_the_tsu.php

Ученый секретарь диссертационного совета, доктор биологических наук, профессор



Середина
Валентина Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Среди растений природной флоры Южной Сибири, нуждающихся в охране, одними из наиболее чувствительных к антропогенному прессу являются неморальные реликты, произрастающие в черневых лесах Алтая, Кузнецкого Алатау, Западного и Восточного Саян, Хамар-Дабана. Их изучение имеет большой научный интерес, так как они сохранились с древнейших времен и явились “свидетелями” трансформации природных флор. В последние годы в результате усиленной эксплуатации черневой тайги возникает реальная опасность ее деградации, нарушения ценотической структуры, которая проявляется, прежде всего, в первоочередном выпадении реликтовых видов.

Объекты наших исследований – *Anemone baicalensis* Turcz. ex Ledeb., *Brunnera sibirica* Stev., *Cruciata krylovii* (Iljin) Pobed., *Anemone altaica* Fischer ex C.A. Meyer, *Galium odoratum* L., *Stachys sylvatica* L., *Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch, *Waldsteinia tanzybeica* Stepanov – относятся к числу неморальных реликтов и занесены в сводки редких и исчезающих растений различного уровня. Эти виды характеризуются дизъюнктивными ареалами и имеют ограниченное распространение на территории Южной Сибири. Будучи доминантами и содоминантами травянистого яруса, реликты играют существенную роль в сложении лесных фитоценозов. К настоящему времени отсутствуют сведения о морфологической и генетической структуре их популяций. Слабо изучено влияние антропогенных факторов на состояние популяций реликтов.

Цель работы заключается в анализе полиморфизма и состояния ценопопуляций третичных реликтов гор Южной Сибири с использованием морфолого-генетических подходов и в разработке стратегии их охраны.

Задачи работы:

1. Исследовать фитоценотическую приуроченность и показать климатические ареалы третичных реликтов.
2. Определить уровень изменчивости вегетативных и генеративных органов и установить корреляционную структуру ценопопуляций реликтов.
3. Оценить состояние ценопопуляций и выявить местообитания, благоприятные для произрастания изучаемых видов.
4. Исследовать генетическое разнообразие ценопопуляций реликтов.
5. Оценить влияние природных и антропогенных факторов на состояние ценопопуляций видов.
6. Определить эколого-ценотические стратегии и пути сохранения *Anemone baicalensis*, *Brunnera sibirica*, *Cruciata krylovii*, *Anemone altaica*, *Galium odoratum*, *Stachys sylvatica*, *Waldsteinia ternata*, *W. tanzybeica*.

Научная новизна работы заключается в том, что впервые осуществлен морфолого-генетический подход к изучению третичных реликтов на территории Азиатской России, позволяющий оценить особенности функционирования и устойчивости их ценопопуляций к действию различных неблагоприятных факторов. Изучена фитоценотическая приуроченность и построены климатические ареалы изучаемых видов. Установлена морфологическая структура попу-

ляций и выявлены признаки-маркеры, позволяющие оценить состояние популяций реликтов. Получены данные о генетическом разнообразии и генетической дифференциации популяций травянистых реликтовых видов растений. Выявлено влияние природных и антропогенных факторов на состояние ценопопуляций реликтов. На основании полученных данных определены эколого-ценотические стратегии и даны рекомендации по сохранению изучаемых видов на территории Южной Сибири.

На защиту выносятся следующие основные положения:

I. Уровни модификационной и генетической изменчивости и корреляционная структура являются признаками-индикаторами, позволяющими оценить состояние ценопопуляций третичных реликтов.

II. Реликты третичных широколиственных лесов, относящиеся к группе деградантов, характеризуются сравнительно невысоким уровнем внутривидовой генетической изменчивости и высокой степенью генетической подразделенности популяций, произрастающих в различных частях их ареалов. Для реликтов-адаптантов, напротив, отмечается высокий генетический полиморфизм и низкий уровень дифференциации популяций.

III. Третичные неморальные реликты являются разнокачественной группой и характеризуются различными стратегиями выживания в современных условиях, что определяет дифференциальный подход в мероприятиях по их сохранению.

IV. Комплексный морфолого-генетический подход позволяет адекватно оценить состояние ценопопуляций третичных реликтов в условиях Сибири и степень их подверженности действию антропогенных факторов.

Теоретическое и практическое значение исследований. Установленные эколого-ценотические стратегии видов позволяют прогнозировать поведение реликтов при воздействии антропогенных факторов и дать рекомендации по их сохранению. В ходе исследований выявлены признаки-индикаторы, с помощью которых будет достаточно легко оценить состояние популяций реликтовых видов и степень их подверженности действию неблагоприятных факторов. Результаты изучения генетического полиморфизма популяций могут быть использованы при разработке стратегии сохранения генофондов реликтовых видов в Сибири и в других регионах страны. Полученные в результате исследований данные уже использованы при написании обзорных статей по изучаемым видам в «Красной книге Красноярского края» (2005, 2012). Теоретические и практические результаты работы нашли применение при преподавании учебных дисциплин студентам Сибирского федерального университета. Разработки в области популяционной генетики реликтовых видов растений использованы при написании учебного пособия «Современные аппаратура и методы в исследовании биологических систем» (2011) и используются при проведении лабораторных работ по молекулярной генетике высших растений.

Апробация работы. Основные результаты исследований докладывались на региональных, всероссийских и международных конференциях и симпозиумах: "Проблемы изучения растительного покрова Сибири" (Томск, 1995, 2000, 2005, 2010), "Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока" (Красно-

ярк, 1996, 2001), “Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia” (Novosibirsk, 2000), “Биологическое разнообразие. Интродукция растений” (Санкт-Петербург, 2003), “Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования” (Пушино, 2003), “Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии” (Барнаул, 2003, 2007, 2008, 2011), “Биоморфологические исследования в современной ботанике” (Владивосток, 2007) и др.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является обобщением результатов многолетних полевых и лабораторных исследований автора (1992-2012 гг.), проводившихся в рамках плановых работ кафедры биогеоценологии Красноярского государственного университета, кафедры водных и наземных экосистем Сибирского федерального университета и Южно-Сибирского ботанического сада.

Постановка цели, задач, разработка основных подходов, выбор объектов и методов исследований, организация и проведение полевых и лабораторных работ, сбор материала, обработка и интерпретация полученных результатов, подготовка публикаций и рукописи диссертационной работы проведены лично автором. Результаты части исследований, проведенных совместно со студентами и коллегами диссертанта, опубликованы.

Публикации. По результатам исследований опубликовано 50 работ, в том числе 3 коллективные монографии, 16 научных статей (11 – в изданиях из списка ВАК), 3 учебных пособия и полнокомплектный учебно-методический комплекс по дисциплине «Ботаника».

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность за помощь при освоении методов молекулярно-генетического анализа, подготовке диссертационной работы директору ЮСБС при АлтГУ д.б.н., профессору А.И. Шмакову, зам. директора ЮСБС, к.б.н. М.Г. Куцеву, доценту АлтГУ, к.б.н. О.В. Уваровой. Автор благодарна профессору СФУ, д.г.н. Г.Ю. Ямских, профессору КГПУ, д.б.н. Е.М. Антиповой, доценту СФУ, к.б.н. Н.В. Степанову, ведущему научному сотруднику Института леса СО РАН, д.б.н. Д.И. Назимовой, научному сотруднику Сибирского ботанического сада ТГУ, к.б.н. В.П. Амельченко за ценные советы и помощь в организации и проведении полевых исследований, своим коллегам по кафедре водных и наземных экосистем СФУ. Автор выражает признательность сотрудникам и директору Гербария им. П.Н. Крылова при ТГУ, д.б.н., профессору И.И. Гуреевой за помощь в организации работы с коллекционными материалами. Выражается искренняя признательность соавторам по публикациям, студентам. Особая благодарность – родным и близким.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

ГЛАВА 1. НЕМОРАЛЬНЫЕ РЕЛИКТЫ ЧЕРНЕВОЙ ТАЙГИ ГОР ЮЖНОЙ СИБИРИ И ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ИХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

В главе рассматривается представление о реликтах и критерии их выделения. Обсуждаются вопросы классификации реликтов по возрасту, происхождению, филогенетическим связям. Дается анализ проблемы появления немо-

ральных реликтов на территории Южной Сибири и происхождения черневой тайги. Рассматриваются основные подходы к комплексному изучению ценопопуляций редких и исчезающих растений, включающие определение численности, возрастного состава, продуктивности особей, фенотипической и генетической изменчивости, оценку стратегий выживания растений. Освещаются проблемы использования молекулярных маркеров для изучения генетического полиморфизма популяций растений.

Особое внимание уделяется вопросам появления ветреницы байкальской, бруннеры сибирской, крестообразника Крылова, ветреницы алтайской, подмаренника душистого, чистеца лесного, вальдштейнии тройчатой в черневых лесах, рассматриваются их флорогенетические связи, дается ботанико-географическая характеристика. Отмечается, что, несмотря на различное систематическое положение изучаемых видов, они обладают рядом общих черт. В Сибири распространение данных видов фрагментарное и, в основном, приурочено к черневой тайге. *Brunnera sibirica* и *Cruciata krylovii* являются средиземноморскими реликтами, имеющими связи во флорах Кавказа и Средиземноморья. *Anemone baicalensis*, *Waldsteinia ternata* и *W. tanzybeica* относятся к пифическим реликтам, близкородственные виды которых произрастают в горных лесах Юго-Восточной Азии. *Galium odoratum* и *Stachys sylvatica*, по мнению М.М. Ильина (1938), относятся к группе более молодых атлантических реликтов. Они характеризуются меньшими разрывами ареала и морфологически мало отличаются от растений основной европейской его части. От близкородственных видов *Anemone baicalensis*, *Brunnera sibirica*, *Cruciata krylovii* отличаются более интенсивным опушением надземных органов. У всех изучаемых видов подавлено семенное и доминирует вегетативное размножение. И.Ф. Удра и А.П. Хохряков (1992) полагают, что высокая способность к вегетативному размножению и регенерации имела достаточно большое значение для сохранения реликтов.

ГЛАВА 2. РАЙОНЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор фактического материала проводился в период с 1992 по 2011 гг. В качестве объектов исследований выбраны 8 редких и реликтовых видов, произрастающих, в основном, в подтаежных, черневых и горно-таежных лесах северо-восточной части Западного Саяна. Для сравнительного анализа использовались материалы, собранные в лесах Хамар-Дабана, Горной Шории, Восточного Саяна, Алтая, окрестностей г. Красноярска и г. Томска. В общей сложности произведены комплексные исследования 127 природных ценопопуляций третичных реликтов.

Геоботаническое описание сообществ проводились по общепринятому в России доминантному методу (Сукачев и др., 1957; Воронов, 1973 и др.). Названия видов приведены по С.К. Черепанову (1995) и «Конспекту флоры Сибири» (2005). При построении климатических ареалов изучаемых видов использовали ординационные схемы, разработанные Н.П. Поликарповым с соавторами (1986) для гор Южной Сибири.

Измерения параметров вегетативных органов и показателей семенной продуктивности реликтов для оценки модификационной внутри- и межпопуляционной изменчивости проводили на 30 генеративных особях, отобранных в ценопопуляциях методом случайных выборок. Большая часть оцениваемых нами морфометрических признаков приводится в качестве диагностических для определения видов во "Флоре СССР" (Юзепчук, 1937, 1941; Попов, 1953), "Флоре Средней Сибири" (Попов, 1957), "Флоре Сибири" (Выдрина, 1988; Тимохина, 1993; Наумова, 1996; Никифорова, 1997). Показатели семенной продуктивности реликтов определяли по методике Т.А. Работнова (1950, 1960), дополненной Г.П. Дюрягиной, М.М. Ивановой (1985).

Статистическая обработка морфологических данных произведена в программе Statistica 7.0. Рассчитаны следующие показатели: пределы варьирования признака (min-max), среднее арифметическое (\bar{X}) и его ошибка (m_x), среднее квадратичное отклонение (σ), коэффициент вариации (C_v). Коэффициент вариации использовали в качестве меры внутрипопуляционной изменчивости, а его оценку производили с помощью эмпирической шкалы уровней изменчивости С.А. Мамаева (1972). Для установления достоверных различий между среднепопуляционными значениями одноименных признаков реликтов использовали однофакторный дисперсионный анализ. Различие считали 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).

Для изучения сопряженной изменчивости и выявления диагностического комплекса ключевых индикаторных признаков в общей морфологической структуре растений был использован метод главных компонент. Анализ сходства ценопопуляций по морфологическим признакам проводили с помощью кластерного анализа. В обработке применяли метод Уорда. В качестве меры сходства использовали Евклидово расстояние. Перед использованием методов многомерной статистики данные стандартизировались.

Для двух видов ветрениц был изучен возрастной состав ценопопуляций, проведена оценка полевой всхожести и качества семян методом рентгенографии. Оценку рентгенографических снимков осуществляли согласно методике М.А. Щербаковой (1965).

Молекулярно-генетические исследования реликтов проводили в лабораториях Алтайского государственного университета (г. Барнаул), Сибирского федерального университета (г. Красноярск) и Института геоботаники университета Мартина Лютера (Галле, Германия).

Для анализа генетического полиморфизма ДНК были собраны листья с 10 случайно выбранных растений в каждой популяции на расстоянии не менее 10 м друг от друга. Выделение ДНК из листьев реликтов производилось с помощью наборов AxyPrep Multisource Genomic DNA (AxyGen, США), Diamond DNA (ООО «АБТ», Россия), NucleoSpin® Plant II (Macherey-Nagel, Германия).

Генетический полиморфизм популяций *Anemone baicalensis*, *Brunnera sibirica*, *Cruciata krylovii*, *Galium odoratum*, *Stachys sylvatica*, *Waldsteinia ternata*,

W. tanzybeica изучали с помощью RAF-PCR (Randomly Amplified DNA Fingerprinting) метода (Waldron et al., 2002). Анализ продуктов амплификации осуществляли на приборе Experion™ Automated Electrophoresis Station (Bio-Rad, США). Ввиду того, что при использовании каждого праймера амплифицировалось большое количество фрагментов ДНК, для каждого вида было отобрано по одному праймеру. Генетическая вариабельность *Anemone altaica* выявлялась с помощью ISSR-PCR метода (Inter-Simple Sequence Repeats). Из имеющегося набора праймеров (Mansour et al., 2009; Paterson et al., 2009) опытным путем было отобрано 9, дающих воспроизводимый полиморфный результат. Анализ полиморфизма *Anemone baicalensis* изучали также с помощью RAPD-PCR (Random Amplified Polymorphic DNA) метода. В анализе использовалось 5 праймеров.

Полученные данные вносили в бинарную матрицу, в которой наличие или отсутствие в ISSR-, RAF- и RAPD-спектрах фрагментов одинаковой длины рассматривали, соответственно, как состояние «1» или «0». Статистическая обработка результатов анализа проводилась с помощью программы Popgene version 1.32 (расчет уровня полиморфизма (P), генного разнообразия Нея (H_e), индекса Шеннона (H_0), общего (n_a) и эффективного (n_e) числа аллелей). Генетические дистанции (D) между популяциями определяли по формуле Нея (Nei, 1978). Для описания генетической структуры популяций были использованы следующие параметры: общее генетическое разнообразие (H_T) во всей выборке; среднее внутривидовое разнообразие (H_S); показатель подразделенности популяций (G_{st}) (Крутовский и др., 1989; Боронникова, 2009а). Оценку состояния генофондов проводили по шкале, разработанной для редких видов С.В. Боронниковой (2009а).

При помощи компьютерной программы TFPGA version 1.3 (Miller, 1997) невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA - unweighted pair-group method using arithmetic average) были построены дендрограммы, отражающие степень родства исследуемых популяций по RAF-, ISSR- и RAPD-спектрам. Генетическое расстояние между популяциями рассчитывали по формуле Рейнолдса с соавторами (Reynolds et al., 1983).

ГЛАВА 3. ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРЕТИЧНЫХ НЕМОРАЛЬНЫХ РЕЛИКТОВ

Наши исследования, проведенные в горах Южной Сибири, позволяют сделать следующие выводы о фитоценотической приуроченности изучаемых реликтов. В северо-восточной части Западного Саяна ветреница байкальская распространена в основном в пределах черного пояса в осиновых, пихтовых, кедровых лесах, в которых часто является доминантом травянистого яруса. В меньшем обилии встречается в подтаежных и горно-таежных лесах. В некоторых случаях вид может доходить до верхней границы леса, произрастая под пологом редкостойных пихтарников. На юго-восточном побережье оз. Байкал ветреница байкальская распространена в основном в долинах рек в пихтовых, тополевых, березовых, смешанных лесах первой надпойменной террасы. Ее проективное покрытие варьирует от 5 до 80%. Оценивая фитоценотическую

роль *Anemone baicalensis*, следует отметить, что в сложении коренных растительных сообществ она, как правило, выполняет роль доминанта, реже – содоминанта и ассектатора.

При построении климатических ареалов на основе ординационной схемы распределения лесных формаций в зависимости от климатических параметров (Поликарпов и др., 1986) выявлено, что ветреница байкальская встречается в сообществах гор Южной Сибири, входящих в состав избыточно увлажненной климатической фации. Климатический ареал *A. baicalensis* лежит в пределах годового количества осадков 600–1450 мм, а суммы активных температур ($T > 10^{\circ}\text{C}$) изменяются от 1300 до 1950 $^{\circ}\text{C}$. Вид встречается на высоте от 250 до 1050 м над ур. м.

Фитоценотический ареал бруннеры сибирской в северо-восточной части Западного Саяна смещен в подтаежный пояс, где вид произрастает в сосновых, березово-сосновых, березовых лесах и имеет достаточно высокое проективное покрытие (до 75%). Относительно высокое обилие *Brunnera sibirica* зафиксировано также в черневых осинниках, среднегорных пихтарниках и кедровниках, а также в производных березняках. Изредка встречается данный вид в горно-таежных пихтовых и кедровых лесах. После некоторого перерыва он вновь появляется на влажных субальпийских лугах. В северо-восточной части Алтая данный вид отмечен нами в березовых, сосновых, смешанных лесах. Его проективное покрытие варьирует от 6 до 70%. Изолированные от основного ареала местообитания бруннеры находятся в окр. г. Томска (окр. д. Аникино, с. Коларово, с. Ярское). Здесь вид произрастает под пологом березово-осиновых, осиновых лесов с примесью сосны. Бруннера сибирская в зависимости от условий произрастания может выполнять в сообществах роль доминанта, содоминанта или ассектатора. Климатический ареал вида охватывает область значений годового количества осадков от 500 до 1500 мм и суммы активных температур – от 1050 до 2000 $^{\circ}\text{C}$. Высотное распространение *B. sibirica* ограничено 200–1400 м над ур. м.

Фитоценотический ареал подмаренника душистого в пределах Западного Саяна в основном ограничен черневым поясом, где вид имеет широкое распространение в осиновых, пихтовых, кедровых лесах. В качестве ассектатора единично встречается в подтаежных сосновых и березовых лесах. На границе черневого и горно-таежного поясов отмечен в пихтарниках папоротниково-анемоновых. На территории Горной Шории *Galium odoratum* произрастает в липовых, осиновых, пихтовых черневых лесах. Отмечен также среди высоко-травья, на вырубках (Крапивкина, 2009). В северо-восточной части Алтая подмаренник душистый широкое распространение имеет в среднегорных пихтовых, кедровых и смешанных черневых лесах (Положий, Крапивкина, 1985). На северном побережье оз. Телецкое *G. odoratum* был отмечен нами в березово-осиново-сосновом лесу орляково-разнотравном. В сообществах может играть роль ассектатора, реже – содоминанта. Климатический ареал подмаренника душистого сходен с ветреницей байкальской. Распространение *G. odoratum* ограничено годовым количеством осадков 600–1400 мм, суммой активных температур 1400–1950 $^{\circ}\text{C}$ и высотой 250–900 м над ур. м.

Waldsteinia ternata на юго-восточном побережье оз. Байкал встречается в березовых, тополевых, пихтовых и смешанных лесах, в зарослях кустарников, по берегам лесных рек, часто доминируя в травяном покрове. Выше 800 м над ур. м. *Waldsteinia ternata* не отмечена (Мартусова, 1999). Проективное покрытие варьирует от 1 до 80%. В сообществах может играть роль доминанта, содоминанта, реже – ассектатора.

Waldsteinia tanzybeica отмечена нами только в среднегорной черневой тайге Западного Саяна по правому и левому берегам р. Б. Кебеж (устье Алеева и Крутого ключей). Здесь данный вид произрастает в пихтовых, березово-пихтовых и кедрово-пихтовых лесах. Его проективное покрытие варьирует от менее 1 до 10%. Данный вид характеризуется самым узким климатическим ареалом. Произрастает на высоте 400–650 м над ур. м. при годовом количестве осадков 800–950 мм, суммах активных температур 1700–1900°C.

Stachys sylvatica в пределах Западного Саяна встречается редко, его проективное покрытие не превышает 5%. В черневом поясе произрастает в черневых осинниках, изредка – в пихтовых и кедрово-пихтовых лесах. Чаше встречается в прирусловых зарослях ивы, черемухи, на лесных опушках, редко – на вырубках. Отмечен в Горном Алтае в пихтовых, кедровых, кедрово-сосновых лесах. Широко распространен в Горной Шории в липовых, осиновых, пихтовых лесах, на высокотравных лугах. В окрестностях г. Красноярска обнаружено единичное местообитание чистеца лесного в пойме р. Собакиной в ивняке разнотравном. Несмотря на широкое географическое распространение *Stachys sylvatica* в сообществах выполняет роль ассектатора и характеризуется низкой встречаемостью. Максимальное проективное покрытие имеет в прирусловых сообществах и в местообитаниях со слабым антропогенным воздействием, что свидетельствует об его слабой конкурентной способности, но относительно широкой экологической пластичности. Климатический ареал вида ограничен годовым количеством осадков 500–1250 мм, суммами активных температур 1600–2050°C и высотным распространением от 150 до 700 м над ур. м.

Широкий фитоценотический ареал характерен для ветреницы алтайской. В горах Западного Саяна в качестве ассектатора *Anemone altaica* встречается в подтаежных сосновых, березово-сосновых лесах. Высокое проективное покрытие данного вида (до 50%) зафиксировано в черневых осиновых, пихтовых и смешанных лесах, горно-таежных пихтарниках, прирусловых ивняках, на пойменных и субальпийских лугах, где *A. altaica*, наряду с *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers. и *Corydalis subjenisseensis* Е.М. Антипова, образует хорошо выраженную ранневесеннюю синузию. На Хамар-Дабане *A. altaica* обитает в темнохвойных и смешанных лесах, по долинам рек, на лесных полянах. Поднимается в пределы высокогорного пояса, где обитает на субальпийских лугах, в субальпийском редколесье (Краснопевцева, 2007). В северо-восточной части Алтая ветреница алтайская отмечена нами в пихтово-кедровых, кедровых, кедрово-сосновых, сосновых лесах. Широко распространена в темнохвойных лесах Кузнецкого Алатау. Встречается в Томской области. В окрестностях г. Красноярска произрастает в мелколиственных, темнохвойных и смешанных лесах, на пойменных лугах. Предпочитает достаточно увлажненные местообитания. Климатический

тический ареал вида в пределах Западного Саяна ограничен высотой от 200 до 1500 м над ур. м., годовым количеством осадков 600–1500 мм и суммами активных температур 950–1950°C.

Cruciata krylovii так же, как и *Anemone altaica*, имеет широкий фитоцено- тический ареал, однако характеризуется большей экологической толерантно- стью по отношению к увлажнению. В сообществах играет обычно роль ассекта- тора, гораздо реже – содоминанта. В горах Западного Саяна вид произрастает в небольшом обилии в осиновых, пихтовых, кедровых черневых и горно- таежных лесах, доходя до верхней границы леса. Часто встречается в листвен- ничных, сосновых, березово-сосновых лесах, а также может произрастать на границе подтайги и лесостепи. Нами было отмечено его присутствие в доста- точно высоком обилии в лесостепном березняке разнотравно-осочковом (Крас- ноярский край, Новоселовский район, урочище «Медведево»). В Прителецкой части Алтая *C. krylovii* произрастает в лесах с доминированием кедра, сосны, березы. Проективное покрытие вида варьирует от 1 до 10%. В достаточно вы- соком обилии отмечен в окр. д. Аникино (Томская обл.) в березняке орляково- разнотравном. Распространение крестообразника Крылова ограничено количе- ством влаги 400-1500 мм в год и суммами активных температур 950–2100°. Вы- сотное распространение вида, как правило, изменяется от 200 до 1450 м над ур. м. Имеется единичное упоминание о произрастании крестообразника в субаль- пийском кедровом редколесье на высоте 2000 м над ур. м. (Красноборов, 1976).

ГЛАВА 4. ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ТРЕТИЧНЫХ РЕЛИКТОВ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В ЕСТЕСТВЕННЫХ И НАРУШЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

На следующем этапе исследований было проведено комплексное изуче- ние 21 ценопопуляции *Anemone baicalensis*, произрастающей как в естествен- ных, так и в антропогенно-нарушенных местообитаниях Западного Саяна и Ха- мар-Дабана. Наибольшее проективное покрытие вида зафиксировано в западно- саянских и байкальских осиновых, пихтовых и кедрово-пихтовых лесах круп- нотравно-широкотравных и папоротниково-широкотравных и составляет 75–85%. На сплошных вырубках осиновых (Ab2*) и пихтовых лесов (Ab16*) уже в первые годы отмечается резкое снижение обилия ветреницы (до 40-50%), быстро реагирующей на изменение светового режима. При отсутствии возоб- новления древостоя и господстве в травяном покрове вейников (*Calamagrostis obtusata* Trin., *C. langsdorffii* (Link) Trin.) наблюдается дальнейшее снижение проективного покрытия вида до 10–20%. На условно-сплошных вырубках (Ab14*, 40%) и рубках ухода (Ab4*, 80%) показатели численности вида по сравнению с исходными типами леса менее изменчивы.

По возрастному составу изучаемые ценопопуляции *A. baicalensis* можно отнести к нормальному типу согласно классификации Т.А. Работнова (1950). Максимальная плотность особей зафиксирована в осиннике крупнотравно- широкотравном (Ab1) и составляет 203 побега на 1 м². Среди возрастных групп преобладают особи виргинильного (45–57% от общего числа растений), имма- турного (22–32%) и ювенильного (15–19%) возрастных состояний. Процент ге-

неративных особей невелик и варьирует от 3 до 8%. Всходы встречаются редко – 0–8 шт/м². Для ценопопуляции, произрастающей на месте 2-летней вырубki черного осинника (Ab2*), наблюдается небольшое смещение возрастного спектра в сторону взрослых виргинильных особей и отмечается резкое снижение плотности особей вида (с 203 до 65 шт/м²), по сравнению с контролем.

У бруннеры сибирской изучены 22 ценопопуляции, произрастающие в лесах Западного Саяна, Северо-Восточного Алтая, окр. г. Томска. Наибольшее проективное покрытие реликта зафиксировано в западносаянских сообществах, эдификаторами которых являются береза и осина, а также в ивняках (60-75%). Максимальная плотность вида отмечена в ивняке орляково-широкотравном (Bs15) и составляет 58 побегов на 1 м². Минимальное проективное покрытие изучаемого вида зафиксировано в сосновых лесах (4-20%) и горно-таежных пихтарниках (<1–4%). На сплошных рубках осиновых и пихтовых лесов уже в первые годы отмечается разрастание бруннеры сибирской, видимо, за счет снижения конкуренции со стороны лесных видов и толерантности по отношению к освещенности. На рубках старшего возраста (20-30-летних) сохраняются высокие показатели численности вида.

При изучении биоморфологических особенностей крестообразника Крылова были исследованы 24 ценопопуляции, произрастающие в лесах Западного Саяна, Северо-Восточного Алтая, окр. г. Томска. Высокие показатели численности вида наблюдаются в сообществах, не свойственных для произрастания третичных реликтов. Такими местообитаниями являются лесостепной березняк (Sk1, проективное покрытие – 10%), подтаежный сосняк (Sk2, 7%), березняк в окрестностях г. Томска (Sk24, 25%). В черневых осиновых и пихтовых лесах Западного Саяна вид выступает в качестве ассектатора, а его проективное покрытие не превышает 3%. Среднее количество побегов крестообразника Крылова на 1 м² варьирует от 27 до 86 шт. На территории рубок черневых лесов Западного Саяна в первые годы отмечается разрастание крестообразника Крылова. Если в последующие годы происходит восстановление древостоя, характерного для черневых лесов, проективное покрытие *Cruciata krylovii* снижается. Рубки ухода и условно-сплошные рубки также не способствуют разрастанию вида.

У *Anemone altaica* были изучены 22 ценопопуляции, произрастающие в горах Западного и Восточного Саян, Хамар-Дабана, Алтая и в окр. г. Красноярска. Высокое проективное покрытие (до 50%) ветреница алтайская имеет в черневых и горно-таежных лесах Западного Саяна, на пойменных и субальпийских лугах, где часто является содоминантом травянистого яруса. В сообществах, в древостое которых доминирует сосна, проективное покрытие вида резко снижается. Плотность побегов *A. altaica* варьирует от 20 до 179 шт. на 1 м². На рубках, где полностью отсутствует возобновление древостоя, а доминантом является *Calamagrostis langsdorffii*, наблюдается снижение проективного покрытия изучаемого вида до 2–10%.

Все изученные нами ценопопуляций *A. altaica* относятся к нормальному типу. Среди возрастных групп доминируют побеги иматурного (21–39%) и виргинильного (33–71%) возрастных состояний. Представители ювенильной

(1,4–13%) и генеративной (3,6–19%) возрастных групп встречаются реже. Вскоды (0,3–4%) были обнаружены нами в семи из десяти изученных ценопопуляций. Отсутствуют представители данной возрастной группы на территории вырубок (Аа9*, Аа14*) и в сосняке разнотравно-злаковом (Аа7).

Galium odoratum был изучен из 15 местообитаний, расположенных в горах Западного Саяна, Горной Шории и Прителецкой части Алтая. Наибольшее проективное покрытие подмаренника душистого характерно для ценопопуляций, произрастающих в западно-саянских среднегорных черневых пихтовых (Go8, 15%) и кедровых (Go5, 15%) лесах, а также в осиновых (Go13, 10%) и липовых (Go14, 15%) лесах Горной Шории. В сосняках, осинниках, горнотаежных пихтарниках, пойменных ивняках наблюдается сравнительно невысокое проективное покрытие вида (менее 1–5%). На вырубках осиновых и пихтовых лесов в первые годы отмечается снижение проективного покрытия вида и количества цветущих особей с последующим восстановлением данных показателей. Плотность размещения побегов подмаренника душистого варьирует от 17,3 до 43,9 шт. на 1 м².

У чистеца лесного были изучены 11 ценопопуляций, произрастающих в сообществах Западного Саяна, Горной Шории, Алтая и окр. г. Красноярска. Проективное покрытие вида в изученных сообществах невысокое – от менее 1 до 5%, а численность ценопопуляций изменяется от 14 до 71 побега. Максимальные показатели численности наблюдаются в пойменном ивняке в окр. г. Красноярска (S1), в черневых осиновых (S2) и пихтовых (S7) лесах. Следует отметить, что в изученных ценопопуляциях преобладают генеративные побеги (59–82%).

У вальдштейнии исследованы 11 ценопопуляций, произрастающих в лесах Западного Саяна и Хамар-Дабана, причем 3 из них (W1-W3) относятся к виду *Waldsteinia tanzybeica*, а 8 (W4-W11) – к *W. ternata*. Вальдштейния танзыбейская произрастает в западно-саянских пихтовых, кедрово-пихтовых, березово-пихтовых лесах с преобладанием широколиственного и крупных папоротников. Проективное покрытие небольшое и варьирует от 2 до 7%. Максимальные показатели численности *W. ternata* отмечены в кедрово-березовом (W8, 80%), сосново-березовом (W9, 70%) и пихтовом (W6, 60%) лесах. На территории вырубки под ЛЭП (W10*) *W. ternata* чувствует себя угнетенно, ее проективное покрытие снижается с 70 до 8%.

ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ТРЕТИЧНЫХ РЕЛИКТОВ

Анализ результатов исследования внутрипопуляционной изменчивости реликтовых видов показал, что большинство изученных нами признаков характеризуются средним и высоким уровнями изменчивости. К таким признакам относятся размеры листьев и их сегментов, осевых органов, меристические параметры (число прикорневых и стеблевых листьев, цветков). Высокие и очень высокие значения коэффициентов вариации отмечены для показателей семенной продуктивности изучаемых видов.

Измерение вегетативных органов *Anemone baicalensis* показало, что наибольшие размеры характерны для особей из западно-саянских пихтарника щитовниково-анемонового (Ab12) и осинника крупнотравно-широкотравного (Ab1). Условия, создающиеся в данных сообществах, наиболее благоприятны и для семенного размножения вида, о чем свидетельствуют высокие значения потенциальной и реальной семенной продуктивности, а также коэффициента семенификации. Особи из коренных черневых лесов характеризуются низким уровнем вариабельности морфологических признаков. Повышение общего уровня модификационной изменчивости наблюдается для ценопопуляций, произрастающих в неблагоприятных для вида условиях: в заболоченном березняке, в пихтарнике с высокой сомкнутостью крон, в редкостойном пихтарнике.

Для особей ветреницы байкальской, произрастающих на сплошных вырубках осиновых и пихтовых лесов Западного Саяна, характерно резкое увеличение уровня варьирования изучаемых признаков, уменьшение размеров стеблевых и прикорневого листьев, длины сегментов и осевых органов, а также снижение показателей семенной продуктивности. Примером может служить ценопопуляция Ab14*, произрастающая на 22-летней вырубке пихтарника щитовниково-анемонового, где по сравнению с контролем (Ab12) ширина и длина прикорневого листа снижаются с 17,2 до 10 и с 13,6 до 7,9 см соответственно. Условно-сплошные вырубки (Ab4*, Ab13*) и вырубки с восстанавливающимся древостоем (Ab3*) меньше отличаются по показателям внутри- и межпопуляционной изменчивости от контроля.

Оценка качества семян *A. baicalensis* проводилась с помощью рентгенографического анализа. На вырубках установлено уменьшение количества полнозернистых и увеличение числа пустых семян по сравнению с контролем. На 2-летней вырубке осинника процент полнозернистых семян составляет 11%, тогда как в осиннике – 22%. Для семян растений, произрастающих на 11- и 22-летних вырубках, характерно дальнейшее уменьшение количества полнозернистых семян (до 3 и 5% соответственно). Реальная жизнеспособность семян, определяемая нами по полевой всхожести, варьирует в разных ценопопуляциях от 0 до 15% и имеет минимальные показатели на вырубках (0,6–4%).

Исследование корреляционной структуры ценопопуляций *A. baicalensis*, показало, что в коренных осиновых, пихтовых, кедрово-пихтовых лесах наблюдается сравнительно невысокий уровень сопряженности признаков (22,79–38,24% статистически достоверных связей от общего числа рассматриваемых), а на корреляционном дендрите выделяются одна многочленная и 1–3 двучленные плеяды (рис. 1).

При изменении какого-либо экологического фактора в естественных экотопах и на условно-сплошных вырубках происходит увеличение процента достоверных связей до 47,06–52,94%, а число плеяд снижается до двух или одной, включающей большее количество признаков. Ценопопуляции, произрастающие на сплошных вырубках осиновых и пихтовых лесов, характеризуются самым высоким уровнем скоррелированности признаков (52,94–58,82%) и образованием единой корреляционной плеяды (рис. 2). Причем такая корреляционная структура ценопопуляций вида характерна как для 2-летних, так и для 30-

летних вырубок. Можно утверждать, что *A. baicalensis* довольно быстро реагирует на стресс, но крайне медленно происходит адаптогенетическая стабилизация популяции, что, видимо, связано с реликтовой природой вида.

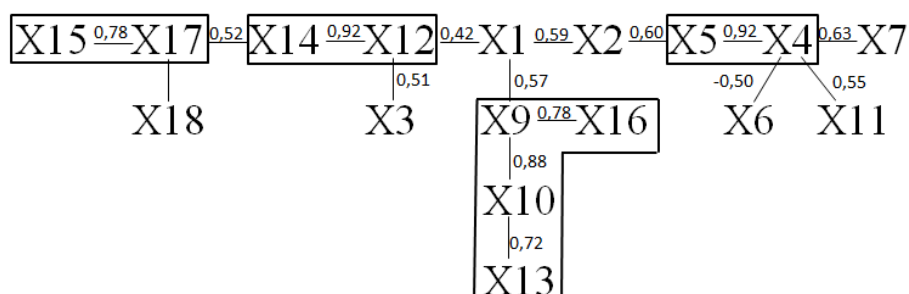


Рис. 1. Корреляционный дендрит морфологических признаков ветреницы байкальской ценопопуляции Ab1 (осинник крупнотравно-широкотравный)

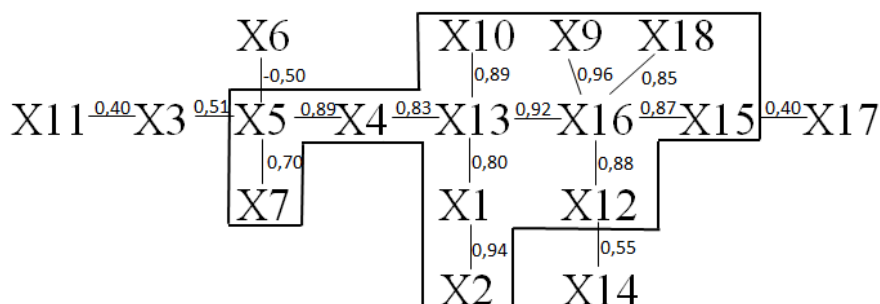


Рис. 2. Корреляционный дендрит морфологических признаков ветреницы байкальской ценопопуляции Ab2* (2-летняя вырубка осинника)

Методом главных компонент установлено, что диагностическими признаками ветреницы байкальской, имеющими максимальные значения весовых коэффициентов при главных компонентах, являются размеры прикорневого листа (x9, x10) и длины его центрального (x13) и бокового (x16) сегментов. Важным параметром, характеризующим реакцию особей *A. baicalensis* на изменение светового режима, является степень расчленения листовой пластинки (x14, x17). На дендрограмме сходства, построенной и использованием данных признаков, отдельный кластер, удаленный от остальных ценопопуляций, формируют особи, обитающие на сплошных вырубках различного возраста и в неблагоприятных для особей вида условиях. Также обособленное положение занимают ценопопуляции из западно-саянских осиновых и пихтовых лесов, особи которых характеризуются максимально развитыми вегетативными органами. Байкальские ценопопуляции реликта имеют сходство по размерам вегетативных и генеративных органов, однако отличаются друг от друга по степени расчленения листовой пластинки.

При сравнении среднепопуляционных значений признаков *Brunnera sibirica* выявлено, что растения данного вида достигают максимальных размеров вегетативных органов в западно-саянских пихтово-березовом лесу широко-травно-папоротниковом (Bs11), пихтарнике крупнотравно-папоротниково-широкотравном (Bs12) и в алтайском сосново-березовом лесу разнотравно-

папоротниковом (Bs21). Высокие показатели семенной продуктивности отмечены для особей из березняка крупнотравно-широкотравного (Bs6). Неблагоприятные условия для роста и размножения бруннеры сибирской создаются в западносаянских подтаежном сосняке (Bs1) и в редкостойном пихтарнике (Bs18), произрастающих на верхней и нижней границах высотного распространения вида. Для данных ценопопуляций отмечается высокий уровень изменчивости морфологических признаков. Обособленно расположенная томская популяция (Bs22) характеризуется отсутствием плодоношения.

На сплошных вырубках осиновых и пихтовых лесов Западного Саяна отмечена общая тенденция к увеличению уровня внутривидовой изменчивости, уменьшению размеров вегетативных органов бруннеры сибирской. Примером может служить ценопопуляция Bs13*, произрастающая на 11-летней вырубке черного пихтарника, где по сравнению с контролем (Bs12) длина и ширина листа растений снижаются с 23,2 до 17,7 и с 21,8 до 15,5 см соответственно. Ценопопуляции, произрастающие на вырубках с формирующимся древостоем (Bs9*) или хорошо развитым кустарниковым ярусом (Bs14*), меньше отличаются по показателям изменчивости от контроля.

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 окр. г. Томска. В таких местообитаниях уровень скоррелированности равен 12,63–27,89%, а на корреляционном дендрите чаще всего формируются плеяды размеров прикорневого, стеблевого листьев и параметров семенной продуктивности. Высоким уровнем сопряженности параметров (37,37–40,53%) характеризуются ценопопуляции, произрастающие в неблагоприятных для бруннеры сибирской условиях: в заболоченном березняке (Bs4) и в редкостойном пихтарнике (Bs18). Их корреляционная структура характеризуется образованием двух плеяд, объединяющих большинство признаков. На сплошных вырубках в первые годы отмечается увеличение процента достоверных связей (до 46,84%), а на дендрите прослеживается объединение различных признаков в единую плеяду, как это наблюдалось и для ветреницы байкальской. 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 мы наблюдаем на 30-летней вырубке пихтарника. Таким образом, можно утверждать, что бруннера сибирская быстро реагирует на стресс, а адаптогенетическая стабилизация популяций происходит достаточно быстро для реликтового вида.

Методом главных компонент установлено, что диагностическими признаками, имеющими максимальные значения весовых коэффициентов при первой компоненте, являются размеры прикорневого листа (x9, x10), при второй компоненте – форма стеблевого листа (x5), при третьей – потенциальная семенная продуктивность (c2). На дендрограмме сходства, построенной с помощью кластерного анализа, наблюдается разделение совокупности особей по географическому принципу. Отдельный кластер формируют алтайские Bs19*,

Bs20 и Bs21, томская Bs22 и западносаянская подтаежная Bs1 ценопопуляции, для которых отмечается более вытянутая форма стеблевого и прикорневого листьев. Западносаянские ценопопуляции, произрастающие в естественных и нарушенных местообитаниях, меньше отличаются друг от друга по комплексу изучаемых параметров.

Растения крестообразника Крылова достигают максимальных размеров вегетативных органов в западно-саянском осиннике крупнотравно-широкотравном (Ск6), лесостепном березняке разнотравно-осочковом (Ск1), ивняке разнотравном (Ск12). Минимальными размерами вегетативных органов характеризуются алтайские ценопопуляции *Cruciata krylovii* – Ск21 (сосняк разнотравно-злаковый) и Ск20* (луг разнотравно-злаковый). На территории сплошных вырубок отмечается постепенное повышение уровня варьирования морфологических параметров вида и снижение размеров вегетативных органов растения. Примером может служить ценопопуляция Ск10*, произрастающая на 11-летней вырубке черневого пихтарника, где по сравнению с контролем (Ск9) длина и ширина листа растений снижаются с 1,83 до 1,59 и с 0,93 до 0,64 см соответственно, а длина стебля – с 28 до 21 см. Снижение показателей, связанных с продуктивностью вида, отмечено только для ценопопуляций, произрастающих на условно сплошных вырубках.

Для крестообразника Крылова не наблюдается значимых отличий в уровне скоррелированности (31,82–48,48%) и корреляционной структуре ценопопуляций, произрастающих в черневых и подтаежных лесах, а также в производных березняках. На дендритах данных ценопопуляций выделяется 4-5-членная плеяда, характеризующая развитие генеративных органов. Повышение уровня скоррелированности параметров (до 45,45–56,06%) и увеличение мощности основной плеяды (до 6–8 признаков) отмечается для ценопопуляций, произрастающих в неблагоприятных для вида условиях: в заболоченном березняке (Ск5), в сосняке со следами пожара (Ск4), в редкостойном пихтарнике (Ск17) и на территории условно-сплошных вырубок (Ск8*, Ск15*).

Методом главных компонент установлено, что диагностическими признаками, имеющими максимальные значения весовых коэффициентов при первой компоненте, являются количественные параметры, характеризующие число соцветий (x_4 , x_9), при второй – длина листа (x_5), при третьей – число цветков в соцветии (x_{11}), при четвертой – форма листа (x_7). На дендрограмме сходства ценопопуляций крестообразника Крылова выделяются 3 кластера, однако отсутствует четкое разделение совокупности особей по географическому или фитоценоотическому принципам. Это, видимо, объясняется достаточно широким для реликтового вида ареалом. Определенная взаимосвязь прослеживается между ценопопуляциями, произрастающими на территории сплошных и условно-сплошных вырубок черневых лесов Западного Саяна.

Наибольшие размеры вегетативных органов ветреницы алтайской отмечены для ценопопуляций, произрастающих в осиновых и пихтовых черневых лесах Западного Саяна. Здесь же складывается благоприятная ситуация для семенного размножения вида, а высокие значения коэффициента семенификации (63,4–68,17%) сочетаются с максимальным процентом полнозернистых семян

(53,3–56,6%). Минимальные показатели всех морфометрических признаков характерны для ценопопуляции Aa17, произрастающей на западно-саянском субальпийском лугу. Мелкие размеры побегов ветреницы алтайской отмечены также для особей Aa19, встречающихся в заболоченном березняке на юго-восточном побережье оз. Байкал.

На сплошных вырубках осиновых и пихтовых лесов Западного Саяна отмечается уменьшение размеров листа и его сегментов, снижение показателей семенной продуктивности *Anemone altaica* по сравнению с контролем. Коэффициент семенификации в нарушенных местообитаниях варьирует от 25,69 до 54,85%, тогда как в черневых пихтовых и осиновых лесах значения данного параметра составляют 59,93–68,17%. Относительные признаки, рассчитанные по соотношению длины и ширины сегментов листа (x_6 , x_{11}), свидетельствуют об изменении их формы на более узкую. Увеличение уровня внутривидовой изменчивости на вырубках отмечается только для параметров продуктивности вида.

Сходную корреляционную структуру имеют ценопопуляции *A. altaica*, произрастающие в коренных, производных и азональных сообществах Красноярской лесостепи, Западного и Восточного Саян, Алтая и Хамар-Дабана. На корреляционных дендритах данных ценопопуляций чаще всего формируются 5-7-членная плеяда размеров листа и 2-3-членная – параметров семенной продуктивности. В нарушенных и неблагоприятных местообитаниях ветреницы алтайской происходит увеличение уровня скоррелированности и числа сильных связей. Так, для особей Aa14*, произрастающих на месте 19-летней вырубки пихтарника, процент достоверных корреляционных связей увеличивается с 40,95 до 57,14%, а число сильных связей возрастает с 8 до 18. На корреляционных дендритах данных ценопопуляций также выделяется 6-7-членная плеяда параметров листа, однако в отличие от контроля наблюдается значительное увеличение внутривидовых коэффициентов корреляции.

При изучении сопряженной изменчивости признаков ветреницы алтайской максимальные значения весовых коэффициентов при первой компоненте отмечены для ширины центрального (x_5) и бокового (x_{10}) сегментов листа и глубины выреза бокового сегмента (x_{12}). Вторая компонента характеризует сопряженную изменчивость показателей семенной продуктивности (c_1 , c_2). Третья компонента наиболее сильно связана с количеством зубчиков (x_8) и формой сегментов листа (x_6 , x_{11}). На дендрограмме сходства ценопопуляций *A. altaica* отдельный кластер формируют западно-саянские ценопопуляции, произрастающие в коренных осиновых (Aa8, Aa10) и пихтовых (Aa13, Aa16) лесах. Достаточно тесное сходство характерно для ценопопуляций из нарушенных местообитаний (Aa12* Aa14*). Красноярские (Aa1), восточно-саянские (Aa4, Aa5, Aa6), алтайские (Aa21, Aa22) и байкальские (Aa18, Aa19, Aa20) ценопопуляции образуют отдельный кластер, внутри которого, однако, не происходит разделения на группы по географическому принципу.

Оптимальные условия для роста и размножения *Galium odoratum* создаются в черневых осиновых и липовых лесах Горной Шории, сосновых и березово-пихтовых лесах Западного Саяна. Уровень изменчивости морфологиче-

ских признаков особей из данных местообитаний минимален. Ценопопуляции, произрастающие в западно-саянских черневых осинниках и кедровниках, напротив, характеризуются небольшими размерами вегетативных органов и низкими количественными показателями развития генеративной сферы. На сплошных вырубках, представляющих собой луговые фитоценозы (Go7*, Go12*), наблюдается небольшое увеличение уровня варьирования морфологических признаков, снижение размеров листа, уменьшение количества соцветий и цветков на побеге подмаренника душистого. Особи *G. odoratum*, произрастающие на вырубках, где идет активное формирование древесного яруса (Go3*), напротив, обладают более крупными размерами вегетативных органов по сравнению с контролем.

Сходной корреляционной структурой характеризуются ценопопуляции *G. odoratum*, произрастающие в коренных и прирусловых сообществах Западного Саяна, Горной Шории и Алтая. На корреляционных дендритах выделяются плеяды размеров листа и параметров генеративных органов. На вырубках в первые годы происходит увеличение уровня скоррелированности и изменение корреляционной структуры ценопопуляций подмаренника душистого, однако в последующем корреляционная структура восстанавливается, что мы наблюдаем на 30-летней вырубке пихтарника папоротниково-анемонового. Таким образом, подмаренник душистый, также как и бруннера сибирская, достаточно быстро реагирует на стресс, но быстро адаптируется к сложившейся обстановке.

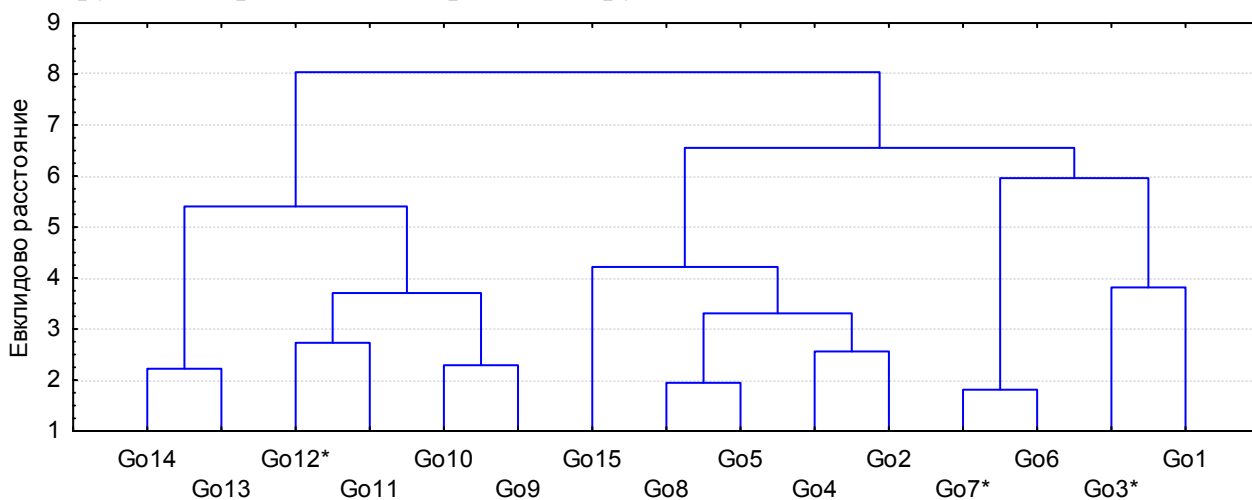


Рис. 3. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Galium odoratum* по морфологическим признакам

Анализ сопряженной изменчивости морфометрических признаков подмаренника душистого показал, что диагностическими параметрами, имеющими максимальные значения весовых коэффициентов при первой компоненте, являются длина стебля (x1), длина междоузлия (x4) и длина листа (x5), при второй компоненте – количество цветков в соцветии (x13), при третьей – количество мутовок листьев (x2), при четвертой – форма листа (x8). Пятая компонента в наибольшей степени связана с количеством листьев в мутовке (x3). На дендрограмме сходства мы видим разделение ценопопуляций *G. odoratum* по географическому принципу (рис. 3). Ценопопуляции из Горной Шории (Go13,

Go14), характеризующиеся максимально развитыми вегетативными органами, выделяются в отдельный субкластер. Алтайская Go15 наиболее близка западно-саянским ценопопуляциям из черневых осинников, пихтарников и кедровников (Go2, Go5, Go8). Особи, произрастающие на вырубках (Go3*, Go7*, Go12*), не имеют больших различий с растениями из ненарушенных местообитаний.

Максимальные размеры вегетативных органов *Stachys sylvatica* характерны для ценопопуляций, произрастающих в пойменных ивняках (S1, окр. г.Красноярска) и черемушниках (S5, Западный Саян), а генеративных органов – для местообитаний со слабой антропогенной нагрузкой (S9, западно-саянский ивняк, обочина дороги). Снижение морфометрических показателей наблюдается у особей из черневого осинника (S2), это подтверждает тот факт, что чистец является видом со слабой конкурентной способностью. При сравнении ценопопуляций S2 и S3, обитающих в осиннике и на лугу, возникшем на месте осинника, достоверных отличий не наблюдается, следовательно, уровень освещения не оказывает заметного влияния на габитус растений изучаемого вида.

Сходную корреляционную структуру имеют ценопопуляции чистеца лесного, произрастающие в коренных, азональных и нарушенных сообществах Западного Саяна, Горной Шории и Красноярской лесостепи, для которых характерен невысокий уровень скоррелированности признаков (21,21–29,87%). На корреляционных дендритах данных ценопопуляций чаще всего формируются плеяды размеров осевых органов, параметров листа серединной формации, прицветного листа, размеров чашечки и венчика. Высокий уровень сопряженности признаков ($R=33,77–50,65\%$) отмечается для западносаянских ценопопуляций, произрастающих в прирусловых ивняках (S4), сосняке (S6) и кедрово-пихтовом лесу (S8). Здесь отмечается объединение половины изучаемых признаков в общую плеяду.

Методом главных компонент установлено, что диагностическими признаками *S. sylvatica*, имеющими максимальные значения весовых коэффициентов при первой компоненте, являются ширина выемки основания листа (x10), длина чашечки (x18) и форма венчика (x22), при второй компоненте – количество узлов (x2), количество цветков на побеге (x15) и длина цветоноса (x17), при третьей – ширина прицветника (x12), длина венчика (x20). На дендрограмме сходства 10 ценопопуляций *S. sylvatica* отмечается разделение совокупности особей по географическому принципу. Популяция из Горной Шории (S10), характеризующаяся крупными листьями и мелкими размерами цветка, объединяется с красноярской ценопопуляцией из пойменного ивняка (S1) в отдельный кластер. Для западно-саянских ценопопуляций чистеца лесного свойственно объединение в группы по высотному принципу (низкогорные и среднегорные).

Максимальные размеры вегетативных органов *Waldsteinia ternata* наблюдаются у растений, произрастающих в темнохвойных и смешанных лесах Хамар-Дабана. Генеративные органы наилучшим образом развиты у особей популяции W9, произрастающей в сосново-березовом лесу. *W. tanzybeica* по сравнению с *W. ternata* обладает более мелкими размерами вегетативных органов. Например, длина черешка листа вальдштейнии танзыбейской в среднем составляет 4,2–4,9 см, тогда как у вальдштейнии тройчатой данный показатель

варьирует от 6,5 до 10,6 см. Длина листа у первого вида равна 2,0–2,4 см, у второго – 2,8–5 см. Для листьев *W. tanzybeica* отмечается минимальное количество крупных зубчиков (26–28 шт.). Треугольная форма центрального сегмента листа данного вида отличается от таковой у вальдштейнии тройчатой, где сегмент обратно-широкояйцевидный. По параметрам генеративных органов (количеству частных соцветий, числу цветков) данные виды достоверно не различаются. По изученным морфологическим признакам к вальдштейнии танзыбейской наиболее близка ценопопуляция вальдштейнии тройчатой, произрастающая на вырубке под ЛЭП (W10*). Для данной ценопопуляции отмечается максимальный уровень внутривидовой изменчивости.

На корреляционных дендритах ценопопуляций вальдштейнии основной плеядой является группа параметров, характеризующих размеры листа, объединяющая от 7 до 10 признаков. Корреляционные дендриты двух видов практически не отличаются друг от друга по структуре, что может свидетельствовать об их близком родстве. Однако для *W. ternata* наблюдается увеличение внутривидовых коэффициентов корреляции.

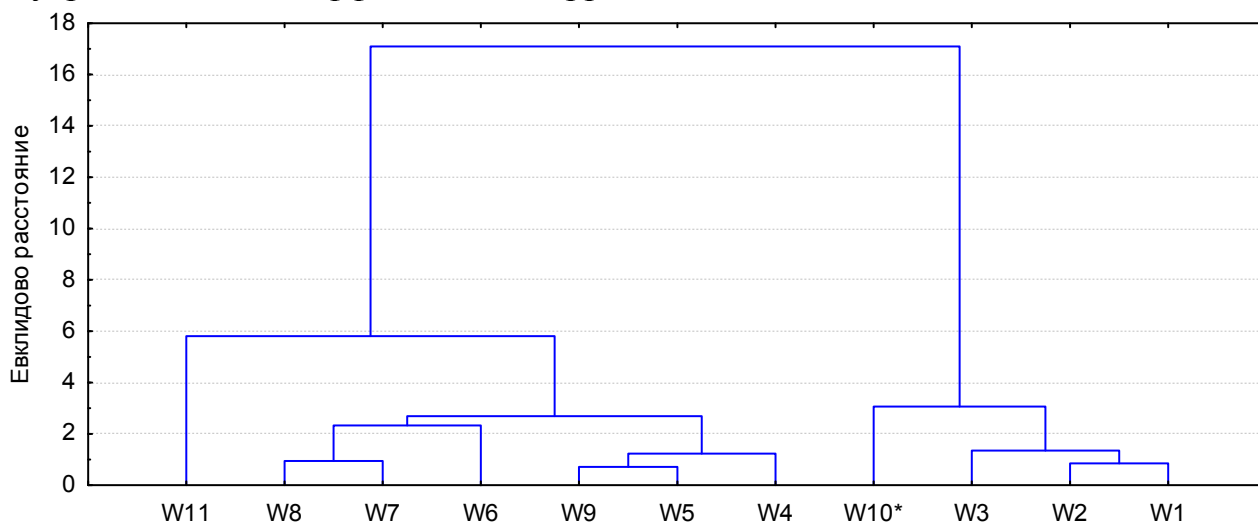


Рис. 4. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Waldsteinia ternata* и *W. tanzybeica* по морфологическим признакам

При изучении сопряженной изменчивости морфометрических признаков вальдштейнии установлено, что первые три фактора являются значимыми. Первая компонента (68,45%) указывает на достаточно высокую сопряженную изменчивость параметров листа, а диагностическими признаками служат x4, x5, x7, x11. Вторая (12,6%) и третья (6,6%) компоненты в наибольшей степени связаны с параметрами генеративных органов (x19, x20). На дендрограмме сходства (рис. 4) четко прослеживается разделение совокупности ценопопуляций на два кластера. В первый кластер объединились западно-саянские ценопопуляции вальдштейнии танзыбейской (W1, W2 и W3). Достаточно большое сходство с ними имеет байкальская W10*, произрастающая на вырубке под ЛЭП. Второй кластер объединяет остальные байкальские ценопопуляции *W. ternata*. Обособленное положение в данном кластере занимает ценопопуляция W11 (кедрово-березовый лес), характеризующаяся мелкими размерами листа, максимальными

показателями развития генеративных органов и высоким уровнем модификационной изменчивости.

ГЛАВА 6. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РЕЛИКТОВЫХ ВИДОВ

При изучении генетического полиморфизма ветреницы байкальской использовались методы RAF-PCR и RAPD-PCR. RAF-PCR-анализом были исследованы 6 ценопопуляций *Anemone baicalensis*, произрастающих в сообществах Западного Саяна (Ab1, Ab9, Ab12, Ab14*) и Хамар-Дабана (Ab17 и Ab20). Для сравнительного анализа нами использовался генетический материал близкородственного вида *Anemone glabrata* (Maxim.) Juz. (Ag). Из имеющегося набора праймеров был выбран RAF K-02d (5'-GTCTCCGCCA-3'), дающий воспроизводимый полиморфный результат. Выявлено 55 фрагментов ДНК, процент полиморфизма которых суммарно составляет 83,64. Внутривидовое генетическое разнообразие, оцениваемое нами по уровню полиморфизма (P), генному разнообразию Нея (H_e), информационному индексу Шеннона (H_0), максимально для западно-саянских ценопопуляций *A. baicalensis*, произрастающих в коренных типах леса (Ab1, Ab9, Ab12) ($P=67,27-69,09\%$; $H_e=0,2251-0,2520$; $H_0=0,3426-0,3767$). Минимальные показатели генетической изменчивости отмечены для Ab14*, произрастающей на вырубке под ЛЭП ($P=47,27\%$; $H_e=0,1720$; $H_0=0,2608$).

На долю межпопуляционного разнообразия *A. baicalensis* приходится 30,64%, а изученные ценопопуляции демонстрируют очень высокую степень дифференциации (Wright, 1978). Генетические дистанции (D) Нея (1978) минимальны между западно-саянскими Ab1 и Ab12 ($D=0,0985$) и байкальскими Ab17 и Ab20 ($D=0,0558$) популяциями. Максимальные расстояния зафиксированы между популяциями *A. baicalensis* и *A. glabrata*. UPGMA-дендрограмма сходства изученных ценопопуляций построена с использованием генетических дистанций Рейнольдса с соавторами (1983) и отражает географические принципы кластеризации (рис. 5, А). Ценопопуляция Ab14*, произрастающая на вырубке под ЛЭП, удалена от остальных кластеров, в том числе и от Ab12, расположенной в непосредственной близости от нее.

Полиморфизм 4 ценопопуляций ветреницы байкальской (Ab1, Ab12, Ab17, Ab20) был также изучен с помощью RAPD-PCR анализа. Выявлено 100 фрагментов, процент полиморфизма которых суммарно составляет 83. Число амплифицированных фрагментов в зависимости от праймера варьирует от 17 (B1) до 22 (B3 и B5). Максимальный уровень полиморфизма зафиксирован при использовании праймера B3 (90,91%). Уровень генетического разнообразия имеет средние значения (42–58%). Наибольшее количество полиморфных амплифицированных фрагментов ДНК (54–58%), максимальные значения генного разнообразия Нея ($H_e=0,1796-0,1880$) и индекса Шеннона ($H_0=0,2737-0,2882$) также характерны для западно-саянских ценопопуляций *A. baicalensis*, произрастающих в коренных типах леса (Ab1 и Ab12). Коэффициент подразделенности (G_{st}) составляет 34,18%, следовательно, изученные ценопопуляции демонстрируют очень высокую степень дифференциации. Аналогичные результаты

были получены при использовании RAF-PCR-анализа. Генетические дистанции М. Нея (1978) также минимальны между западно-саянскими Ab1 и Ab12 ($D=0,0893$) и байкальскими Ab17 и Ab20 ($D=0,1114$) ценопопуляциями.

Таким образом, высокий уровень внутривидовой генетической изменчивости характерен для западно-саянских ценопопуляций ветреницы, произрастающих в коренных осиновых и пихтовых лесах. Это говорит об их высокой ценности для сохранения генетического разнообразия вида. Для большинства изученных ценопопуляций отмечается удовлетворительное состояние, свидетельствующее о том, что их генофонд может самостоятельно воспроизводиться при существующей эффективной численности особей и эффективного типичного для вида способа размножения. Западно-саянская Ab14*, произрастающая на вырубке под ЛЭП, и байкальская Ab20 характеризуются обедненным генофондом, воспроизведение которого возможно, но затруднено из-за низкой численности особей или низкой эффективности размножения (Боронникова, 2009а). Байкальские и западносаянские ценопопуляции реликта характеризуются очень высоким уровнем дифференциации, согласно классификации Райта (Wright, 1978) и имеют тенденцию к разделению на подвиды. Возможно, это связано с длительной географической изоляцией, обусловленной консервативной природой вида, не выходящего за пределы рефугиумов третичной флоры.

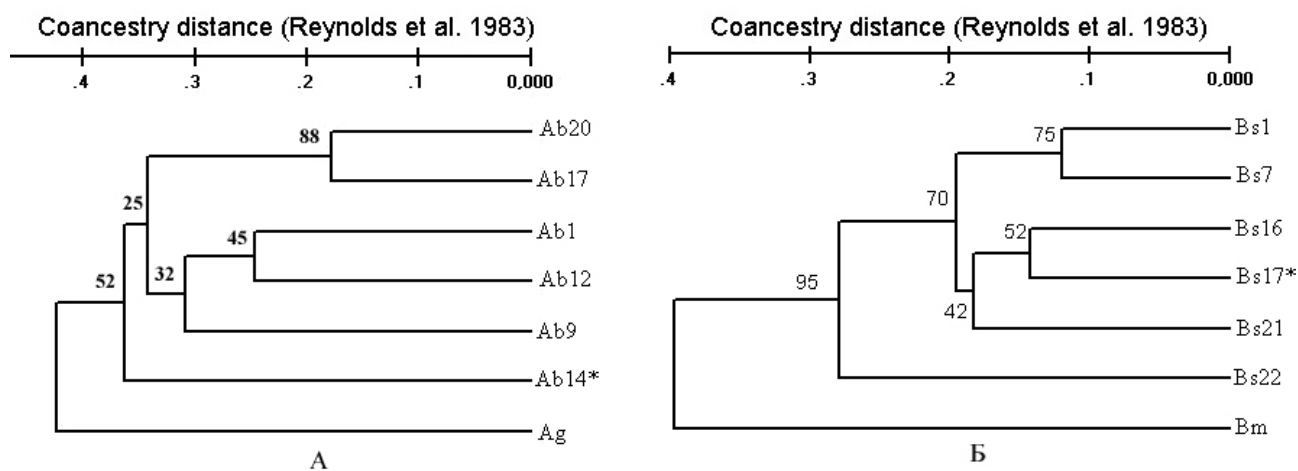


Рис. 5. Дендрограммы сходства ценопопуляций *Anemone baicalensis* (А) и *Brunnera sibirica* на основе данных RAF-PCR анализа (цифрами указаны значения бутстрепа (в %))

Генетический полиморфизм бруннеры сибирской изучен на примере ценопопуляций, произрастающих в лесах Западного Саяна (Bs1, Bs7, Bs16, Bs17*), Северо-Восточного Алтая (Bs21) и в окрестностях г. Томска (Bs22). Для сравнительного анализа нами использовался генетический материал близкородственного вида – *Brunnera macrophylla* (Bm). Из имеющегося набора праймеров был выбран RAF К-02с (5'-GTCTCCGCCT-3'). В ходе анализа выявлен 61 фрагмент ДНК. Суммарный процент полиморфизма составляет 93,44. Показатели внутривидового генетического полиморфизма максимальны в ал-

тайской ценопопуляции Bs21 ($P=88,52\%$; $H_e=0,3469$; $H_0=0,5084$). Также высокие показатели генного разнообразия и индекса Шеннона характерны для западно-саянских Bs1 (подтаежный сосняк) и Bs17* (30-летняя вырубка пихтарника). Минимальные значения отмечены для томской ценопопуляции Bs22 ($P=80,33\%$; $H_e=0,2816$, $H_0=0,4226$).

Коэффициент подразделенности ценопопуляций (G_{st}) составляет 0,2040. Следовательно, на долю межпопуляционного разнообразия приходится 20,40%, а изученные ценопопуляции бруннеры демонстрируют достаточно высокую степень дифференциации (Wright, 1978). Генетические дистанции М. Нея (1978) минимальны между Bs1 и Bs7 ($D=0,0692$) и Bs16 и Bs17* ($D=0,0796$). Максимальные расстояния зафиксированы между популяциями *B. sibirica* и *B. macrophylla*. На UPGMA-дендрограмме сходства изученных ценопопуляций выделяются два кластера. Первый кластер образуют Bs1 и Bs7, произрастающие в предгорной и низкогорной полосах Западного Саяна (рис.5, Б). Во второй кластер входят западно-саянские высокогорные Bs16 и Bs17* и примкнувшая к ним алтайская популяция Bs21. Обособленное положение занимает томская популяция Bs22, для которой отмечаются низкие показатели генетической изменчивости.

Таким образом, высокий уровень внутривидовой изменчивости *B. sibirica* характерен для ценопопуляций, произрастающих не в типичных черных, а в сосновых, сосново-березовых лесах и даже на вырубке под ЛЭП. Следовательно, бруннера сибирская является видом с широкой экологической амплитудой и способна поддерживать высокий уровень генетического полиморфизма в стрессовых для других реликтов условиях. Генофонды изученных ценопопуляций характеризуются удовлетворительным состоянием и способны самостоятельно воспроизводиться.

Анализ генетической изменчивости *Cruciata krylovii* произведен на примере 6 ценопопуляций, произрастающих в лесах Западного Саяна (Ск2, Ск14), Северо-Восточного Алтая (Ск22, Ск23), в окр. г. Томска (Ск24) и лесостепи (Ск1). В ходе анализа с использованием праймера RAF К-02а (5'-GTCTCCGCAC-3') выявлено 64 фрагмента ДНК. Суммарный процент полиморфизма составляет 98,44. Максимальные показатели внутривидового генетического разнообразия отмечены для лесостепной ценопопуляции Ск1 ($P=87,50\%$; $H_e=0,3722$; $H_0=0,5364$), западно-саянской Ск2 ($P=87,50\%$; $H_e=0,3625$; $H_0=0,5249$) и алтайской Ск22 ($P=96,88\%$; $H_e=0,3663$; $H_0=0,5408$). Минимальные значения наблюдаются для высокогорной Ск14 ($P=68,75$; $H_e=0,2669$; $H_0=0,3913$). На долю межпопуляционного разнообразия приходится 17,86%, а изученные ценопопуляции, произрастающие в различных частях ареала крестообразника Крылова, демонстрируют среднюю степень дифференциации. Генетические дистанции М. Нея (1978) минимальны между красноярскими лесостепной (Ск1) и предгорной (Ск2) ($D=0,0999$), а также между алтайскими Ск22 и Ск23 ($D=0,0674$) ценопопуляциями. Томская популяция Ск24 наиболее близка к алтайской Ск23 ($D=0,0807$), произрастающей в сосняке в долине р. Катунь. Полученные результаты отражены на дендрограмме сходства (рис. 6, А), на которой обособленное положение занимает западно-саянская высокогорная

ценопопуляция Ck14 с низкими показателями генетической изменчивости. Генотипы всех изученных ценопопуляций *C. krylovii* характеризуются удовлетворительным состоянием.

Анализ генетического полиморфизма *Galium odoratum* проводился на примере 5 ценопопуляций, произрастающих в лесах Западного Саяна (Go2, Go11), Горной Шории (Go13, Go14) и Северо-Восточного Алтая (Go15). RAF-PCR-анализом с использованием праймера RAF K-02b (5'-GTCTCCGCAG-3') выявлено 65 фрагментов ДНК. Суммарный процент полиморфизма составляет 98,46. Уровень выявляемого внутривидового генетического полиморфизма одинаково высок во всех изученных ценопопуляциях (90,77-93,85%). Максимальные значения генного разнообразия Нея ($H_e=0,3938$) и индекса Шеннона ($H_0=0,5694$) зафиксированы для ценопопуляции Go14, произрастающей в липняке в Горной Шории. Все изученные ценопопуляции подмаренника душистого характеризуются удовлетворительным состоянием.

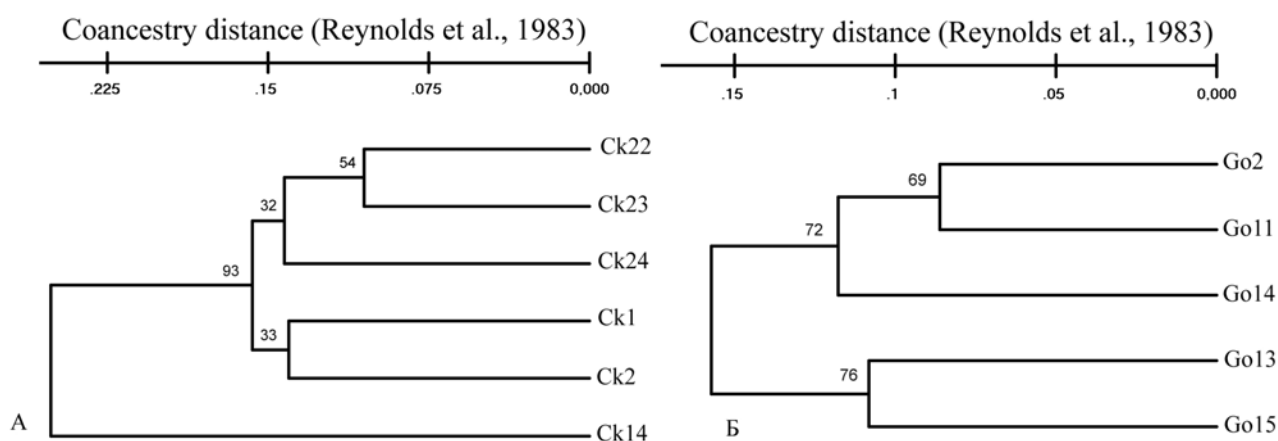


Рис. 6. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Cruciata krylovii* (А) *Galium odoratum* (Б) на основе данных RAF-PCR-анализа

Коэффициент подразделенности (G_{st}) составляет 0,1437, следовательно, на долю межпопуляционного разнообразия приходится всего 14,37%, а изученные ценопопуляции, несмотря на географическую удаленность, демонстрируют среднюю степень дифференциации. Генетические дистанции М. Нея (1978) минимальны между западно-саянскими ценопопуляциями Go2 и Go11 ($D=0,0603$), западно-саянской высокогорной (Go11) и кузедеевской (Go14), произрастающей в липняке ($D=0,0847$). Интересно, что между двумя кузедеевскими популяциями Go13 и Go14, произрастающими в непосредственной близости друг от друга, генетическое расстояние максимально и составляет 0,1463. Алтайской ценопопуляции Go15 наиболее близка кузедеевская Go13, произрастающая в осиннике ($D=0,0825$). Генетическая неоднородность кузедеевских популяций, возможно, связана с центральным расположением Горной Шории, обеспечивающим обмен генетической информацией как с западно-саянскими, так и с алтайскими популяциями подмаренника. Данные результаты отражены на дендрограмме сходства (рис. 6, Б).

Изучение генетического полиморфизма ценопопуляций ветреницы алтайской проводилось с помощью ISSR-PCR-метода. Объектом исследований служили 8 ценопопуляций, произрастающих в лесах Западного (Aa11, Aa17) и Восточного (Aa5, Aa6) Саян, Хамар-Дабана (Aa19, Aa20), Северо-Восточного Алтая (Aa21, Aa22). Выявлено 107 фрагментов ДНК, процент полиморфизма которых суммарно составляет 91,59. Число амплифицированных фрагментов ДНК в зависимости от праймера варьировало от 7 (HB13) до 19 (17898B). Максимальный уровень полиморфизма ДНК зафиксирован при использовании праймеров 814, 844А, 844В, HB12, HB13, HB14 (по 100%). Показатели внутривидового генетического разнообразия максимальны для восточно-саянской ценопопуляции Aa6 ($P=81,31\%$; $H_e=0,289$; $H_o=0,4333$). Также высоки значения генного разнообразия в алтайских ценопопуляциях Aa21 и Aa22. Минимальная изменчивость отмечена для байкальской Aa20 ($P=52,34\%$; $H_e=0,1824$; $H_o=0,2757$). Генофонды всех изученных ценопопуляций характеризуются удовлетворительным состоянием.

На долю межпопуляционного разнообразия приходится 23,74%, а изученные ценопопуляции *A. altaica* демонстрируют достаточно высокую степень дифференциации. Генетические дистанции M . Нея минимальны между восточно-саянскими популяциями Aa5 и Aa6 ($D=0,0565$), западно-саянскими Aa11 и Aa17 ($D=0,0615$) и алтайскими Aa21 и Aa22 ($D=0,0566$). Байкальские ценопопуляции Aa19 и Aa20 больше отличаются друг от друга ($D=0,1218$).

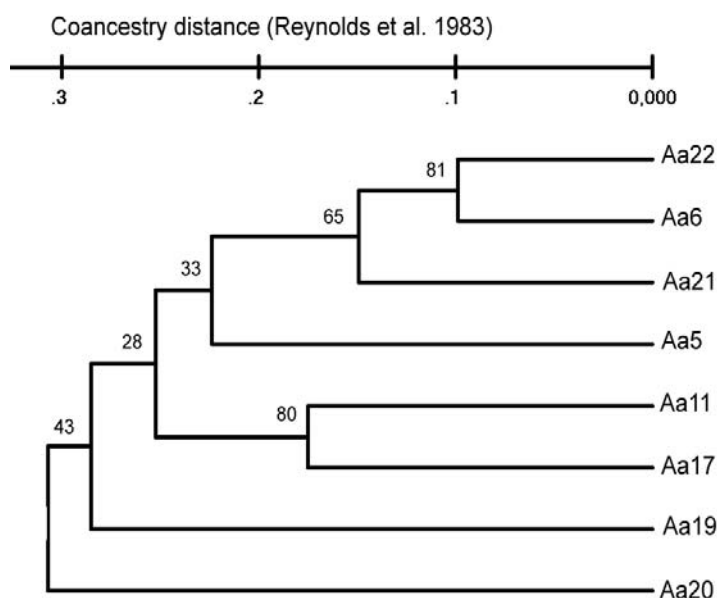


Рис. 7. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Anemone altaica* на основе данных ISSR-PCR анализа

Дендрограмма сходства ценопопуляций *A. altaica* лишь отчасти отражает географические принципы кластеризации (рис. 7). Первый кластер образуют алтайские и восточно-саянская ценопопуляции (Aa6, Aa21, Aa22), характеризующиеся высоким уровнем генетической изменчивости. С меньшей долей вероятности к ним примыкает красноярская Aa5. Во второй кластер входят западно-саянские Aa11 и Aa17. Байкальские Aa19 и Aa20, не образуют отдельного кластера и имеют относительно невысокий уровень генетического разнообразия.

У чистеца лесного генетический полиморфизм изучен на примере 5 ценопопуляций, произрастающих в сообществах Западного Саяна (S2, S9), Горной Шории (S10), Северо-Восточного Алтая (S11) и в окрестностях г. Красноярска (S1). RAF-PCR-анализом с использованием праймера RAF K-02b (5'-GTCTCCGACAG-3') выявлено 58 фрагментов ДНК. Суммарный процент поли-

морфизма составляет 100. Уровень выявляемого внутривидового генетического полиморфизма очень высок для всех ценопопуляций (89,66-100%). Максимальный уровень генетической изменчивости отмечен для красноярской ценопопуляции S1 ($P=100\%$; $H_e=0,4269$; $H_0=0,6153$).

На долю межпопуляционного разнообразия приходится 9,55%, а изученные ценопопуляции, несмотря на географическую удаленность, мало дифференцированы. Генетические дистанции М. Нея (1978) минимальны между красноярской (S1) и низкогорной саянской (S2) ($D=0,0354$), а также между алтайской (S11) и кузнецкой (S10) ($D=0,0375$) популяциями. Также минимальное генетическое расстояние наблюдается между саянской S9 и кузнецкой S10 ($D=0,0141$), что отражено и на дендрограмме сходства (рис. 8, А). В целом же, значения коэффициента Нея (1978) не превышают $D=0,0778$, что свидетельствует о генетическом сходстве всех изученных ценопопуляций. Их генофонды характеризуются удовлетворительным состоянием и могут самостоятельно воспроизводиться.

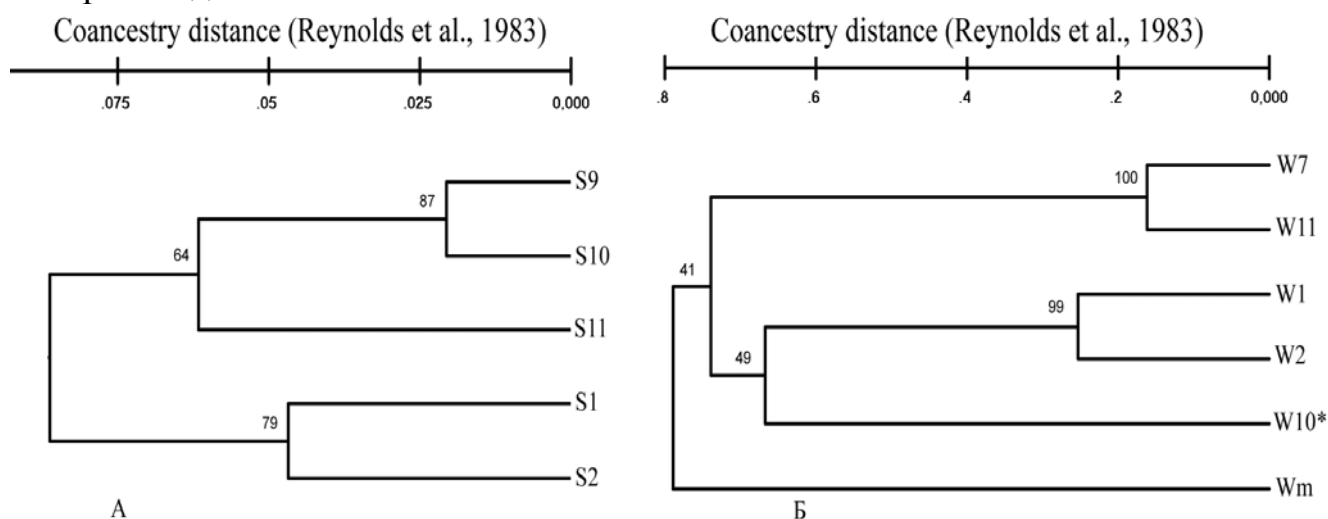


Рис. 8. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Stachys sylvatica* (А) и видов р. *Waldsteinia* (Б) на основе данных RAF-PCR анализа

При изучении генетического полиморфизма ценопопуляций вальдштейнии применялся метод RAF-PCR. Исследованы 2 ценопопуляции *Waldsteinia tanzybeica* и 3 байкальские ценопопуляции *W. ternata*. Для сравнительного анализа нами использовался генетический материал дальневосточного подвида вальдштейнии тройчатой – *W. ternata* ssp. *maximovicziana* Террнер. С помощью праймера RAF К-02а (5'-GTCTCCGCAC-3') выявлено 62 амплифицированных фрагмента ДНК, процент полиморфизма которых составляет 100. Уровень полиморфизма амплифицированных фрагментов варьирует от 40,32 (W11) до 70,97% (W1). Значения генного разнообразия Нея и индекса Шеннона максимальны в ценопопуляциях вальдштейнии танзыбейской W1 ($H_e=0,2261$; $H_0=0,3477$) и вальдштейнии тройчатой W10* ($H_e=0,2161$; $H_0=0,3338$). Минимальные значения отмечены для байкальской W11 ($H_e=0,1510$; $H_0=0,2233$). Большинство изученных ценопопуляций видов имеет удовлетворительное состояние. Байкальская W11, произрастающая в кедрово-березовом лесу валь-

дштейниеве-анемоновом, характеризуется обедненным генофондом. На долю межпопуляционного разнообразия приходится 44,29%, а изученные ценопопуляции демонстрируют очень высокую степень дифференциации и относятся к разным видам.

Генетические дистанции М. Нея (1978) минимальны между саянскими популяциями *W. tanzybeica* ($D=0,0818$) и байкальскими *W. ternata*, произрастающими в смешанных лесах ($D=0,0390$). Ценопопуляция $W10^*$, произрастающая на вырубке под ЛЭП, имеет низкую степень сходства с изученными популяциями двух видов ($D=0,2572-0,3733$). На дендрограмме сходства (рис. 8, Б) также четко выделяется 2 кластера: первый объединяет байкальские ценопопуляции *W. ternata*, второй – западно-саянские *W. tanzybeica*. Причем узлы ветвления при формировании данных кластеров имеют очень высокую степень поддержки (индекс бутстрепа 99-100%). Ко второму кластеру примыкает байкальская популяция $W10^*$, произрастающая на вырубке под ЛЭП, фенотипически близкая к виду *W. tanzybeica*, но генетически отличающаяся от изучаемых видов. Дальневосточный подвид *W. ternata ssp. maximovicziana* также генетически обособлен от двух изучаемых видов.

ГЛАВА 7. СТРАТЕГИИ ВЫЖИВАНИЯ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ СОХРАНЕНИЯ ИЗУЧАЕМЫХ ТРЕТИЧНЫХ РЕЛИКТОВ

Полученные в ходе исследований данные по фитоценотической приуроченности, морфолого-генетическому разнообразию, биологическим особенностям лежат в основе выделения эколого-ценотических стратегий изучаемых видов. Они позволяют прогнозировать поведение реликтов при антропогенных воздействиях и разработать рекомендации для их охраны.

Для *Anemone baicalensis* высокие показатели жизнеспособности наблюдаются в коренных осиновых, пихтовых лесах, в которых вид является доминантом травянистого яруса. Здесь же отмечаются максимальные значения показателей генетической изменчивости, что говорит о высокой ценности данных популяций для сохранения генетического разнообразия вида. Способность конкурировать с другими растениями в сомкнутых сообществах дает основание относить ветреницу байкальскую к виолентам согласно классификации Л.Г. Раменского. Однако, несмотря на активные биологические потенции, ветреница байкальская может доминировать только в сообществах с определенными экологическими условиями, поскольку является видом с узким диапазоном экологических потенций. Фитоценотический ареал вида ограничен такими факторами, как увлажнение и количество тепла. Данный вид имеет узкую экологическую амплитуду и по отношению к освещению. В естественных несомкнутых или слабо сомкнутых сообществах, а также на вырубках наблюдается резкое увеличение уровня внутривидовой изменчивости и скоррелированности морфологических признаков *A. baicalensis*, снижение жизнеспособности особей вида, выраженное в уменьшении проективного покрытия, размеров вегетативных органов, показателей семенной продуктивности. Внутривидовая генетическая изменчивость данных популяций, напротив, характеризуется относительно низкими показателями. Таким образом, природными факторами, ограничиваю-

щими распространение *A. baicalensis*, являются увлажнение, температура и освещенность. В качестве лимитирующего антропогенного фактора выступают вырубки, активно проводимые в пределах западно-саянского ареала вида. Учитывая усиление действия на исследуемой территории антропогенного пресса, можно констатировать, что в последние годы происходит сокращение численности ветреницы байкальской. Таким образом, по классификации реликтов А.А. Гроссгейма (1939) *A. baicalensis* является деградантом.

Бруннера сибирская по типу стратегии поведения проявляет в сомкнутых сообществах признаки виолента, либо фитоценотического пациента, а на вырубках – эксплерента из-за способности разрастаться в первые годы. Кроме высоких биологических потенций вид обладает и сравнительно широкой экологической амплитудой по отношению к увлажнению и освещенности, благодаря чему его позиции оказываются более прочными, чем у ветреницы байкальской. Данный вид выходит за пределы рефугиумов неморальной флоры. Встречается в подтаежных, горно-таежных лесах, где имеет достаточно высокие показатели жизнеспособности. Высокий уровень внутривидовой генетической изменчивости характерен для популяций *Brunnera sibirica*, произрастающих в сосновых, сосново-березовых лесах и даже на вырубке под ЛЭП. Следовательно, бруннера сибирская – вид с широкой экологической амплитудой, способный поддерживать высокий уровень генетического полиморфизма в стрессовых для других реликтов условиях. Природным фактором, лимитирующим распространение *B. sibirica*, видимо, являются почвенные условия, поскольку данный вид отрицательно реагирует на задернение, уплотнение и промерзание почв, что связано с особенностями расположения подземных органов растения. По той же причине антропогенным фактором, ограничивающим распространение бруннеры, являются вырубки с последующим задернением ветвями. Определенное влияние на состояние популяций реликта, произрастающих возле населенных пунктов, может оказать и выпас скота.

Подмаренник душистый на территории гор Южной Сибири имеет ограниченное распространение и практически не выходит за пределы черневых лесов. Его фитоценотический ареал в пределах Западного Саяна охватывает те же сообщества, что и у ветреницы байкальской. Однако в отличие от *Anemone baicalensis* *Galium odoratum* способен адаптироваться к условиям, создающимся на вырубках, что отмечено и для *Brunnera sibirica*. По типу стратегии поведения подмаренник проявляет признаки фитоценотического пациента, поскольку обладает слабой конкурентной способностью. Природными факторами, лимитирующими распространение *G. odoratum*, по-видимому, выступают увлажнение и количество тепла. В отличие от других реликтов для подмаренника отмечаются очень высокие показатели внутривидовой генетической изменчивости и слабо выраженная дифференциация популяций, что сближает его с чистецом лесным. Следует отметить, что для этих двух видов характерны широкие ареалы евразийского типа.

Stachys sylvatica обладает слабой конкурентной способностью, но достаточно широкой экологической пластичностью по отношению к различным факторам. Относится к фитоценотическим пациентам. Благоприятные условия для

роста и размножения данного вида создаются в пойменных местообитаниях и в сообществах со слабым антропогенным влиянием. Причем в местообитаниях на границе ареала (Красноярская лесостепь) наблюдаются высокие показатели численности, жизненности, генетического разнообразия *S. sylvatica*, что свидетельствует о возможности его дальнейшего расселения по территории Сибири. Однако сильные антропогенные воздействия, к которым относятся и вырубки, также не благоприятствуют распространению вида из-за высокой конкуренции со стороны других растений.

Крестообразник Крылова по типу эколого-ценотических стратегий относится к фитоценотическим пациентам и эксплерентам. Он обладает слабой конкурентной способностью, однако его экологический ареал значительно шире, чем у других реликтов. Видимо, именно наличие широких экологических потенций позволило крестообразнику Крылова сохраниться в составе черневых лесов с третичного времени и распространиться далеко за их пределы. Причем в местообитаниях на границе ареала (лесостепная, томская популяции) наблюдаются достаточно высокие показатели жизненности вида, внутривидового генетического разнообразия, что свидетельствует о возможности его дальнейшего расширения. Таким образом, *Cruciata krylovii* можно назвать адаптантом согласно классификации А.А. Гроссгейма (1939). Он менее уязвим к воздействию антропогенных факторов, однако вырубки, особенно условно-сплошные, также не благоприятствуют его распространению из-за высокой конкуренции со стороны других видов.

Несколько обособленное положение в изучаемой группе реликтов занимает *Anemone altaica*. С одной стороны, для данного вида характерен широкий ареал, далеко выходящий за пределы черневых лесов, что сближает данный вид с *Cruciata krylovii* и ставит под сомнение его принадлежность к третичным неморальным реликтам. С другой стороны, по своим биоэкологическим особенностям, типу реакции на воздействие стрессовых факторов, уровню генетического разнообразия популяций ветреница алтайская сходна с ветреницей байкальской. Оптимальные условия для роста и размножения данного вида также создаются в черневых осинниках и пихтарниках, характеризующихся высокой увлажненностью. На вырубках пихтовых и осиновых лесов отмечаются уменьшение параметров вегетативных органов, показателей семенной продуктивности растений, а также увеличение уровня внутривидовой изменчивости и скоррелированности морфометрических признаков. По типу эколого-ценотических стратегий *A. altaica* относится к фитоценотическим пациентам.

Waldsteinia ternata и *W. tanzybeica*, как и *Anemone baicalensis*, сохранились в составе реликтовых черневых сообществ и занимают доминирующее положение благодаря высоким биологическим потенциям, реализовать которые, однако, они могут лишь в узком диапазоне экологических условий. Для данных видов характерен узкий и разорванный ареал с широкими дизъюнкциями. Данные виды требовательны к теплу, влаге, почвенным условиям, поэтому имеют очень ограниченное распространение в горах Южной Сибири. К антропогенным лимитирующим факторам можно отнести разрушение местообитаний вследствие хозяйственной деятельности человека. Популяции двух видов ха-

рактируются сравнительно низким уровнем генетического разнообразия и высокой степенью дифференциации, что, возможно, обусловлено длительной географической изоляцией. Морфологические и генетические различия подтверждают их видовую обособленность. Относятся к числу реликтов-деградантов согласно классификации А.А. Гроссгейма (1939).

ВЫВОДЫ

1. В горах Южной Сибири произрастание большинства неморальных реликтов (*Anemone baicalensis*, *Waldsteinia ternata*, *Galium odoratum*) ограничено преимущественно черневым поясом, характеризующимся благоприятными почвенно-климатическими условиями, что подтверждается и наличием эндемичного вида среднегорной черневой тайги Западного Саяна (*W. tanzybeica*). Многим реликтам свойственно расширение фитоценотического ареала в направлении подтаежных (*Stachys sylvatica*, *Brunnera sibirica*, *Anemone altaica*, *Cruciata krylovii*), горно-таежных и субальпийских сообществ (*B. sibirica*, *A. altaica*, *C. krylovii*), причем отдельные виды (*C. krylovii*) могут произрастать в лесостепных фитоценозах, что свидетельствует об их широкой экологической амплитуде по отношению к увлажнению. Климатические ареалы неморальных реликтов, за редким исключением (*C. krylovii*), лежат в пределах избыточно влажной климатической фации.

2. Средний и высокий уровень внутривидовой изменчивости морфологических признаков неморальных реликтов характерен для ряда метрических и количественных параметров, а высокий и очень высокий – для показателей семенной продуктивности. Для ценопопуляций реликтов, произрастающих в неблагоприятных условиях и на вырубках, наблюдается увеличение общего уровня модификационной изменчивости.

3. Высокие показатели жизнеспособности особей *Anemone baicalensis*, *A. altaica*, *Waldsteinia ternata* и *W. tanzybeica* отмечены в черневых лесах, *Brunnera sibirica* и *Galium odoratum* – в подтаежных, черневых и производных типах леса; *Cruciata krylovii* – в коренных, производных типах леса, а также в сообществах, произрастающих на границах ареала вида. Для *Stachys sylvatica* максимальное развитие вегетативных и генеративных органов наблюдается в пойменных сообществах и в местообитаниях со слабым антропогенным влиянием. Показатели жизнеспособности особей данных ценопопуляций реликтов являются эталонными для мониторинга состояния видов при оценке воздействия антропогенных факторов.

4. Для ценопопуляций большинства реликтов, произрастающих на вырубках, в первые годы отмечается снижение показателей численности, параметров вегетативных органов, показателей семенной продуктивности и жизнеспособности семян. Для бруннеры сибирской и крестообразника Крылова отмечено разрастание на вырубках в первые годы за счет снижения конкуренции со стороны лесных видов. Наиболее неблагоприятными местами для произрастания *Cruciata krylovii* являются условно-сплошные вырубки.

5. Увеличение числа достоверных корреляционных связей и изменение структуры корреляционных дендритов ценопопуляций неморальных релик-

тов наблюдаются при изменении экологических условий их местообитаний. *Brunnera sibirica* и *Galium odoratum* при длительном действии неблагоприятных факторов способны постепенно восстанавливать исходную корреляционную структуру, что свидетельствует об их высоких адаптационных возможностях. К диагностическим признакам, позволяющим дифференцировать ценопопуляции изученных видов, относятся размеры листовой пластинки, ее форма и глубина рассечения.

6. Ценопопуляции *Anemone baicalensis*, *Waldsteinia ternata* и *W. tanzybeica* характеризуются сравнительно низким уровнем генетической изменчивости и высокой степенью межпопуляционной дифференциации, что связано с их консервативной реликтовой природой, ограниченным распространением и длительной генетической изоляцией. Морфологические и генетические различия двух видов вальдштейнии подтверждают их видовую обособленность. Очень высокий уровень внутривидовой генетической изменчивости и слабая степень генетической дифференциации отмечаются для *Stachys sylvatica* и *Galium odoratum*, обладающих широкими ареалами евразийского типа.

7. Реликты-деграданты *Anemone baicalensis*, *Waldsteinia tanzybeica*, *W. ternata* относятся к виолентам и фитоценотическим пациентам, но вследствие узкой экологической толерантности по отношению к различным факторам встречаются в ограниченном числе черневых сообществ. Бруннера сибирская, в зависимости от мест произрастания, проявляет признаки виолента, фитоценотического пациента и эксплерента и характеризуется относительно широкой эколого-биологической амплитудой. Подмаренник душистый, ветреница алтайская и чистец лесной относятся к группе фитоценотических пациентов, однако *Stachys sylvatica* и *Anemone altaica* обладают большей экологической пластичностью и имеют широкое распространение по территории Южной Сибири. Фитоценотический пациент и эксплерент крестообразник Крылова имеет самую широкую экологическую амплитуду по отношению к увлажнению, поэтому его позиции оказываются более прочными, чем у других реликтов. Высокие показатели жизнеспособности и генетического разнообразия популяций реликтов-адаптантов *Stachys sylvatica* и *Cruciata krylovii*, произрастающих на границах ареалов, свидетельствуют о возможности их дальнейшего расселения по территории Сибири.

8. Узкая экологическая амплитуда *Anemone baicalensis*, *Waldsteinia tanzybeica*, *W. ternata* и легкая подверженность стрессовым воздействиям определяют необходимость введения строгого режима охраны популяций видов на уровне комплексного заказника в местах их максимальной концентрации. В целях сохранения расового многообразия *Brunnera sibirica*, *Galium odoratum*, *Stachys sylvatica* и *Anemone altaica* достаточна охрана отдельных эталонных популяций на уровне биологического заказника.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в научных журналах, рекомендованных ВАК РФ

1. Самосенко (Ямских), И. Е. Состояние ценопопуляций *Anemone baikalensis* (Ranunculaceae) в Западном Саяне / **И. Е. Самосенко (Ямских)**, М. А. Шемберг // Ботанический журнал. – 1999. – Т. 84, № 8. – С. 86–93. – 0,45 п.л. / 0,3 п.л.
2. Самосенко (Ямских), И. Е. Оценка состояния ценопопуляций *Galium odoratum* (Rubiaceae) в Западном Саяне / **И. Е. Самосенко (Ямских)**, И. С. Бянкина // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, №4. – С. 76–81. – 0,4 п.л. / 0,2 п.л.
3. Самосенко (Ямских), И. Е. Изменчивость и взаимосвязь признаков бруннеры сибирской в естественных и нарушенных местообитаниях / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Экология. – 2004. – № 2. – С. 148–151. – 0,25 п.л.
4. Ямских, И. Е. Биоморфологические особенности *Cruciata krylovii* (Rubiaceae) в Красноярском крае / **И. Е. Ямских** // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 2. – С. 263–270. – 0,5 п.л.
5. Ямских, И. Е. Состояние ценопопуляций *Arsenjevia baikalensis* в растительных сообществах Западного Саяна / **И. Е. Ямских** // Экология. – 2008. – № 4. – С. 261–268. – 0,5 п.л.
6. Ямских, И. Е. Полиморфизм популяций *Anemonoides altaica* (С.А.Мей.) Нолуб в горах Южной Сибири на основе морфологических данных и ISSR-PCR анализа / **И. Е. Ямских**, М. Г. Куцев, О. В. Уварова // Turczaninowia. – 2011. – Т. 14, № 1. – С. 10–18. – 0,5 п.л. / 0,25 п.л.
7. Ямских, И. Е. Состояние ценопопуляций *Anemonoides altaica* С.А.Мей в южной части Красноярского края / **И. Е. Ямских**, М. И. Чижикова // Экология. – 2011. – № 4. – Р. 303–308. – 0,3 п.л. / 0,2 п.л.
8. Ямских, И. Е. Биоморфологические особенности *Brunnera sibirica* (Boraginaceae) в горах Южной Сибири / **И. Е. Ямских** // Ботанический журнал. – 2011. – Т. 96, № 9. – С. 10–21. – 0,7 п.л.
9. Тихонова, Н. А. Морфологическая изменчивость популяций *Rhododendron dauricum* L. в горах Южной Сибири / Н. А. Тихонова, И. В. Тихонова, **И. Е. Ямских** // Turczaninowia. – 2012. – Т. 15, № 1. – С. 40–44. – 0,3 п.л. / 0,1 п.л.
10. Ямских, И. Е. Полиморфизм популяций *Anemone baikalensis* Turcz. Ex Ledeb. на основе морфологических данных и RAF-PCR анализа / **И. Е. Ямских**, М. Г. Куцев // Turczaninowia. – 2012. – Т. 15, № 4. – С. 82–89. – 0,5 п.л. / 0,3 п.л.
11. Ямских, И. Е. Полиморфизм сибирских популяций *Waldsteinia ternata* и *W.tanzybeica* (Rosaceae) / **И. Е. Ямских**, А. Н. Лисина // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, № 12. – С. 1514–1524. – 0,6 п.л. / 0,3 п.л.

Монографии или разделы в них

12. Красная книга Красноярского края: Растения и грибы / Н.В. Степанов, Е.М. Антипова, А.Н. Васильев, ... **И.Е. Ямских**– Красноярск: Поликом, 2005. – 368 с. – 23 п.л. / 1 п.л.
13. Степанов, Н. В. Растения, грибы и насекомые черневых лесов Западного Саяна: атлас / Н.В. Степанов, И.Е. **Ямских**, И.П. Филиппова и др. – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2011. – 216 с. – 13,5 п.л./ 2,5 п.л.
14. Красная книга Красноярского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов (2-е изд.) / Н.В. Степанов, Е.М. Антипова, А.Н.Васильев, ... **И.Е. Ямских** – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2012. – 499 с. – 36 п.л./ 1,5 п.л.

Учебно-методические пособия

15. Ямских, И. Е. Ботаника: Анатомия и морфология растений: учеб. пособие / **И. Е. Ямских**, И. П. Филиппова. – Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 2004. – 86 с. – 5,5 п.л. / 4 п.л.

16. Ямских, И. Е. Ботаника с основами экологии растений: учеб. пособие / **И. Е. Ямских**. – Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 2005. – 104 с. – 7 п.л.

17. Степанов, Н. В. Полнокомплектный УМК по дисциплине «Ботаника» / Н. В. Степанов, **И. Е. Ямских**, И. П. Филиппова и др. – Красноярск: ИПК СФУ, 2009. 47 п.л. / 15 п.л.

18. Волова, Т. Г. Современная аппаратура и методы в исследовании биологических систем / Т. Г. Волова, Н. В. Зобова, Л. А. Франк, ... **И. Е. Ямских** и др. – Красноярск: Сиб. федер. ун-т, Институт биофизики СО РАН, 2011. – 480 с. – 30 п.л. / 1,5 п.л.

Публикации в других изданиях

19. Самосенко (Ямских), И. Е. Ветреница байкальская в Западном Саяне / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Материалы Всероссийской студенческой конференции «Экология и проблемы защиты окружающей среды». – Красноярск, 1994. – С.2.– 0,1 п.л.

20. Самосенко (Ямских), И. Е. Влияние антропогенного фактора на состояние популяций ветреницы байкальской в Западном Саяне / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Материалы XXXIII Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс». – Новосибирск, 1995. – С. 38–39. – 0,1 п.л.

21. Самосенко (Ямских), И. Е. Биологические особенности ветреницы байкальской в Западном Саяне / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Тезисы докладов конференции «Биоразнообразие и редкие виды растений Средней Сибири». – Красноярск, 1995. – С. 96–98. – 0,2 п.л.

22. Самосенко (Ямских), И. Е. Влияние вырубок на состояние популяций ветреницы байкальской в Западном Саяне / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск, 1995. – С. 43–46. – 0,25 п.л.

23. Самосенко (Ямских), И. Е. Предварительные итоги интродукции *Anemone baikalensis* в условиях Красноярской лесостепи / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Материалы 2 Всероссийской студенческой конференции «Экология и проблемы защиты окружающей среды». – Красноярск, 1995. – С. 5. – 0,1 п.л.

24. Самосенко (Ямских), И. Е. Фенотипические особенности популяций ветреницы байкальской в связи с антропогенным воздействием / **И. Е. Самосенко (Ямских)**, М. А. Шемберг // Тезисы докладов конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири». – Томск : изд-во Том. ун-та, 1995. – С. 124–126. – 0,2 п.л. / 0,1 п.л.

25. Самосенко (Ямских), И. Е. Экологические условия произрастания *Anemone baikalensis* в северо-восточной части Западного Саяна / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Материалы XXXIV Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс». – Новосибирск : НГУ, 1996. – С. 89–90. – 0,1 п.л.

26. Самосенко (Ямских), И. Е. Определение условий местообитаний *Anemone baikalensis* с помощью экологических шкал Л. Г. Раменского / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Тезисы докладов Второй Российской конференции «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока». – Красноярск, 1996. – С. 138. – 0,1 п.л.

27. Самосенко (Ямских), И. Е. Характеристика местообитаний ветреницы байкальской в Западном Саяне / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск, 1996. – Вып. 5. – С. 68–69. – 0,1 п.л.
28. Самосенко (Ямских), И. Е. *Anemone baikalensis* в северо-восточной части Западного Саяна / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Тезисы докладов 1 научно-практической конференции «Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири». – Кемерово, 1997. – С. 179–180. – 0,1 п.л.
29. Самосенко (Ямских), И. Е. Оценка состояния ценопопуляций ветреницы байкальской в нарушенных местообитаниях на основе морфометрического анализа / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск, 1998. – Вып.6. – С. 96–101. – 0,4 п.л.
30. Самосенко (Ямских), И. Е. Биоэкологические особенности некоторых неморальных реликтов Западного Саяна / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Материалы Южно-Сибирской научной конференции молодых ученых «Экология Южной Сибири – 2000 год». – Абакан, 1998. – С. 24. – 0,1 п.л.
31. Самосенко (Ямских), И. Е. Влияние вырубок на состояние ценопопуляций бруннеры сибирской и ветреницы байкальской / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Материалы IX Международного симпозиума «Реконструкция гомеостаза». – Красноярск, 1998. – С. 165–170. – 0,4 п.л.
32. Самосенко (Ямских), И. Е. Характеристика местообитаний некоторых неморальных реликтов в Западном Саяне / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Тезисы докладов 2 конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири». – Томск : изд-во Том. ун-та, 2000. – С. 130. – 0,1 п.л.
33. Самосенко (Ямских), И. Е. Корреляционная структура ценопопуляций реликтовых видов, произрастающих в естественных и нарушенных местообитаниях Западного Саяна / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Ботанические исследования в Сибири. – Красноярск, 2000. – Вып. 8. – С. 99–105. – 0,4 п.л.
34. Samosenko (Yamskikh), I. E. Deforestation influence on the relicts in West Sayan mountains, Southern Siberia / **I. E. Samosenko (Yamskikh)** // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. – Novosibirsk, 2000. – P. 98–100. – 0,2 п.л.
35. Самосенко (Ямских), И. Е. Эколого-фитоценотическая характеристика некоторых неморальных реликтов гор Южной Сибири / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Материалы VII Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. – СПб., 2000. – С. 125. – 0,1 п.л.
36. Самосенко (Ямских), И. Е. Оценка состояния ценопопуляций бруннеры сибирской в Западном Саяне / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Материалы 1 региональной конференции по сохранению биологического разнообразия Приенисейской Сибири. – Красноярск, 2000. – С. 58–60. – 0,4 п.л.
37. Самосенко (Ямских), И. Е. Биоморфология некоторых неморальных реликтов Западного Саяна / **И. Е. Самосенко (Ямских)** // Материалы 3 Российской конференции «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока». – Красноярск, 2001. – С. 149–151. – 0,2 п.л.
38. Ямских, И. Е. Опыт интродукции *Anemone baikalensis* в условиях Красноярской лесостепи / **И. Е. Ямских** // Материалы III Международной конференции «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». – С-Пб., 2003. – С.163–165. – 0,2 п.л.
39. Ямских, И. Е. Биоэкологические особенности *Anemone baikalensis* в Западном Саяне / **И. Е. Ямских** // Материалы XI Съезда РБО «Ботанические исследования в Азиатской России» : в 3 т. – Барнаул, 2003. – Т. 3. – С. 380–382. – 0,2 п.л.

40. Ямских, И. Е. Эколого-биологические особенности *Cruciata krylovii* в южной части Красноярского края / **И. Е. Ямских** // Материалы Всероссийской конференции «Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии». – Улан-Удэ, 2004. – С. 106. – 0,1 п.л.

41. Ямских, И. Е. Оценка состояния ценопопуляций неморальных реликтов в Западном Саяне / **И. Е. Ямских** // Материалы III Международной научной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири». – Томск, 2005. – С. 155. – 0,1 п.л.

42. Ямских, И. Е. Влияние вырубок на состояние популяций неморальных реликтов в южной части Красноярского края / **И. Е. Ямских** // Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Социально-экологические проблемы природопользования в Центральной Сибири». – Красноярск, 2006. – С. 55–57. – 0,2 п.л.

43. Ямских, И. Е. Влияние вырубок на состояние ценопопуляций *Arsenjevia baikalensis* в Западном Саяне / **И. Е. Ямских** // Материалы Международной конференции «Биоморфологические исследования в современной ботанике». – Владивосток, 2007. – С. 494–498. – 0,3 п.л.

44. Ямских, И. Е. *Brunnera sibirica* в растительных сообществах Западного Саяна / **И. Е. Ямских** // Материалы VI Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». – Барнаул, 2007. – С. 235–237. – 0,2 п.л.

45. Ямских, И. Е. Третичные неморальные реликты во флоре природного парка «Ергаки» / **И. Е. Ямских** // Материалы Краевой научно-практической конференции «Ергаки»: история и будущее». – Красноярск, 2008. – С. 145–148. – 0,2 п.л.

46. Ямских, И. Е. Биоэкологические особенности *Anemonoides altaica* в южной части Красноярского края / **И. Е. Ямских**, М. И. Зиненко // Материалы VII Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». – Барнаул, 2008. – С. 104–106. – 0,2 п.л. / 0,1 п.л.

47. Ямских, И. Е. Влияние вырубок древостоя на состояние ценопопуляций *Brunnera sibirica* (*Boraginaceae*) в северо-восточной части Западного Саяна / **И. Е. Ямских** // Материалы IV Международной научной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири». – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2010. – С. 222–225. – 0,25 п.л.

48. Ямских, И. Е. Сравнительный морфологический анализ *Waldsteinia ternata* и *W.tanzybeica*, произрастающих в горах Южной Сибири / **И. Е. Ямских**, А. Н. Лисина // Материалы X Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». – Барнаул: АРТИКА, 2011. – С. 240–242. – 0,2 п.л. / 0,1 п.л.

49. Ямских, И. Е. Генетическая изменчивость сибирских популяций р. *Waldsteinia* на основе данных RAF-PCR анализа / **И. Е. Ямских**, А. Н. Лисина // Материалы XII Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». – Барнаул: ИП Колмогоров И.А., 2013. – С. 57–59. – 0,2 п.л. / 0,1 п.л.

50. Зиненко, М. И. Изменчивость и взаимосвязь признаков *Anemonoides altaica*, произрастающей в растительных сообществах Западного и Восточного Саян [Электронный ресурс] / М. И. Зиненко, **И. Е. Ямских** // Бюллетень БСИ ДВО РАН. – Владивосток, 2010. – Вып. 5. – С. 55–57. – 0,2 п.л. / 0,1 п.л. Режим доступа: <http://botsad.ru/journal/number5.html>.