

На правах рукописи



Кривенко Денис Александрович

**ЭНДЕМИКИ ПРИБАЙКАЛЬЯ *ASTRAGALUS OLCNONENSIS* GONTSCH.
И *ASTRAGALUS SERICEOCANUS* GONTSCH. (FABACEAE):
ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ,
ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНИИ, ОХРАНА**

03.02.01 – Ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск – 2015

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном учреждении науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, в группе Гербарий.

Научный руководитель: кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Верхозина Алла Васильевна

Официальные оппоненты:

Чепинога Виктор Владимирович, доктор биологических наук, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт географии им. В.Б. Сочавы Сибирского отделения Российской академии наук, лаборатория физической географии и биогеографии, ведущий научный сотрудник

Князев Михаил Сергеевич, кандидат биологических наук, федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, лаборатория экспериментальной экологии и акклиматизации растений, заведующий лабораторией

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова»

Защита состоится 11 июня 2015 г. в 14.00 час. 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 официальном сайте федерального государственного автономного образовательного учреждения «Национальный исследовательский Томский государственный университет» www.tsu.ru

Автореферат разослан «__» апреля 2015 г.

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

Ученый секретарь
диссертационного совета



Середина Валентина Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Включение оз. Байкал в 1996 г. в Список объектов всемирного наследия ЮНЕСКО и принятие в 1999 г. Федерального Закона РФ № 94-ФЗ «Об охране оз. Байкал» определили, что нуждается в особой охране не только акватория озера, но и прилегающие к ней территории.

Побережье Байкала характеризуется обилием эндемиков, большинство из которых узколокальные, концентрацией редких видов, в том числе реликтов третичного периода, местообитания которых приурочены к высокоспецифичным легко нарушаемым экотопам. Большинство из этих видов включены в Красные книги разного ранга. «Краснокнижные» виды страдают от высокой, с каждым годом увеличивающейся антропогенной нагрузки. Это относится и к эндемикам Прибайкалья *Astragalus olchonensis* Gontsch., включенному в Красные книги Российской Федерации (2008) и Иркутской области (2010), и *A. sericeocanus* Gontsch., внесенному в Красную книгу Республики Бурятия (2013). Необходимым предварительным условием разработки стратегии сохранения редких видов является изучение их биологических особенностей и состояния ценопопуляций.

Для эндемиков актуальными являются вопросы, касающиеся их таксономической самостоятельности и филогенетических взаимоотношений с близкородственными видами. Использование генетических маркеров часто оказывается решающим в таких исследованиях.

Цель исследования – комплексное эколого-биологическое и молекулярно-генетическое изучение эндемичных видов Прибайкалья *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*.

Задачи исследования:

1. Уточнить распространение *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* в пределах их ареалов на побережье оз. Байкал.

2. Изучить особенности онтогенетической структуры и динамики ценопопуляций исследуемых видов в естественных условиях местообитания.

3. Определить филогенетические взаимоотношения видов секций *Hemiphaca* и *Cenantrum* по данным изучения кариотипов и изменчивости молекулярно-генетических маркеров.

4. Выявить факторы, лимитирующие развитие и существование популяций видов *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*, и предложить рекомендации по их охране.

Научная новизна. Впервые уточнены ареалы редких и эндемичных видов *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*. Проведено комплексное исследование состояния их ценопопуляций. Определены филогенетические взаимоотношения видов секций *Hemiphaca* и *Cenantrum* на основе данных изучения кариотипов и изменчивости молекулярно-генетических маркеров. Даны дополненные рекомендации по охране *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*. Впервые осуществлена успешная реинтродукция *A. olchonensis*.

Практическая значимость. Полученные данные об онтогенетической структуре и динамике ценопопуляций могут служить основой для организации мониторинговых работ за состоянием природных популяций и проведения охранных мероприятий редких видов *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*.

Материалы диссертационного исследования использованы при составлении Красной книги Иркутской области (2010) и Красной книги Республики Бурятия (2013). В дальнейшем могут быть использованы для нового издания Красной книги Российской Федерации.

Полученные ITS последовательности ядерной ДНК депонированы в базу данных GenBank NCBI, США (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>: *Astragalus bifidus* Turcz. IRK_9711 – HQ396771, *Astragalus olchonensis* Gontsch. IRK_9607 – HQ396773, *Astragalus versicolor* Pall. IRK_3373 – HQ396772).

Апробация работы. Основные положения и результаты работы были представлены на VII Российско-монгольской конференции молодых ученых и студентов «Алтай: экология и природопользование» (Бийск, 2008); Международной школе-семинаре молодых ученых «Вклад молодых ученых в биологические исследования» (Иркутск, 2010); Всероссийской конференции «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии» (Иркутск, 2010); V Международной конференции молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция» (Одесса, 2011); III Всероссийской научной конференции «Экологический риск и

экологическая безопасность» (Иркутск, 2012); XI Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2012); VII Всероссийской конференции «Хромосомы и эволюция: кариология, кариосистематика и молекулярная филогения растений» и II Школе–симпозиуме для молодых ученых (Санкт-Петербург, 2013); Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: популяция, вид, среда» (Екатеринбург, 2014); Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых «Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач» (Екатеринбург, 2014); VI Международной школе молодых ученых по молекулярной генетике «Геномика и Системная биология» (Звенигород, 2014).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 26 работ, в том числе 10 статей в изданиях из списка ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 129 страницах, содержит 18 рисунков и 16 таблиц. Список литературы включает 254 наименования, из которых 87 на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю глубокую признательность своему научному руководителю А.В. Верхозиной за постоянное внимание к работе, полезные советы и критические замечания. Коллективу группы гербарий – С.Г. Казановскому, А.А. Киселевой, Е.С. Преловской за консультации, поддержку и создание атмосферы. Коллегам за совместные экспедиции. Соавторам за плодотворную работу. Отдельная благодарность А.А. Красникову за консультации по методу подсчета чисел хромосом, В.Л. Семерикову и А.Б. Холиной за консультации и обсуждение полученных результатов по аллозимному анализу. Благодарен В.И. Воронину, И.И. Гуреевой, П.Г. Ефимову, М.В. Олоновой, А.И. Пяку, А.С. Ревушкину и А.Л. Эбелю высказавших ценные замечания по рукописи диссертации. Также я благодарен за поддержку своей семье, стойко перенесшей муки моего творчества.

На разных этапах работа выполнялась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проекты №№ 11-04-00240-а, 12-04-01586-а, 12-04-31151-мол_а, 13-04-00351-а, 14-04-31023-мол_а, 14-44-04059-р_сибирь_а, 14-44-04105-р_сибирь_а, 14-47-04125-р_сибирь_а, 15-04-05372-а, а также Междисциплинарного интеграционного проекта СО РАН № 17 и Благотворительного Фонда Михаила Прохоров, грант № АМ – 92/12.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Физико-географическая характеристика района исследования

В главе дается характеристика территориям и условиям местообитаний *A. olchonensis* – ур. Песчаному на о. Ольхон, в окрестностях с. Песчанка Ольхонского района Иркутской области и *A. sericeocanus* – ур. Пески на восточном побережье Байкала вблизи с. Турка Прибайкальского района Республики Бурятия (рис. 1).

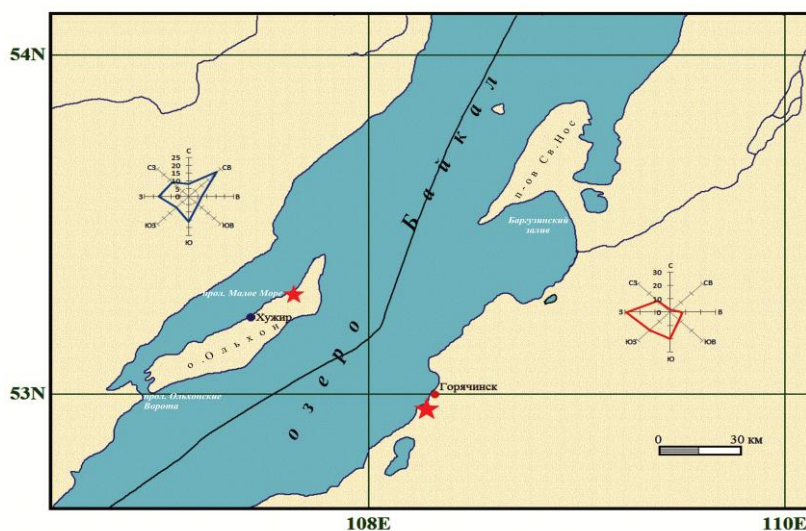


Рис. 1. Местоположение района исследования (отмечены звездочкой)

Глава 2. Материалы и методы исследования

Основой работы послужили наблюдения за растениями в природе, а также крупные гербарные коллекции: IRK, IRKU, KW, LE, NSK, SVER, TK.

Исследования ценопопуляций (ЦП) *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* проводили по «Программе и методике наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР» (Денисова и др., 1986) и методикам, рекомендованным для редких видов растений (Заугольнова, 1982; Быченко, 2008). Онтогенетические состояния выделены согласно методическим указаниям Т.А. Работнова (1950) с дополнениями А.А. Уранова (1967, 1975) и О.В. Смирновой с соавт. (1976). Для описания демографической структуры ЦП и определения антропогенной нагрузки на них изучены онтогенетические спектры и определены демографические индексы: Δ – индекс возрастности, ω – индекс эффективности, I_B – индекс восстановления, I_Z – индекс замещения, I_C – индекс старения (Жукова, 1987; Глотов, 1998; Животовский, 2001), а также экологическая ($P_{ЭКОЛ}$) и эффективная ($P_{ЭФ}$) плотности растений (Одум, 1986).

Подсчет хромосом проводили на временных давленных препаратах делящихся клеток (на стадии метафазы) верхушечной меристематической ткани корня (Красников, 2004). Просмотр и фотографирование готовых препаратов осуществляли с помощью комплекса анализа и обработки изображений: световой микроскопа Axio Lab.A1, цифровая камера AxioCam ICs 5 и программное обеспечение ZEN 2011 (Carl Zeiss, Германия).

Выделение геномной ДНК из гербарных образцов проводилось по модифицированному СТАВ-методу (Doyle, Doyle, 1987), применяемому в лаборатории биосистематики и цитологии БИН им. В.Л. Комарова РАН (Родионов и др., 2005). Прочтение полученных последовательностей ДНК проводилось с использованием флуоресцентно меченых терминирующих реакцию аналогов нуклеотидов, согласно методу Ф. Сэнжера и соавт. (Sanger et al., 1977). Секвенирующая ПЦР производилась на автоматическом секвенаторе Beckman Coulter Genetic Analysis System (Beckman Coulter, США) на базе Центра коллективного пользования ЛИН СО РАН, г. Иркутск. Выравнивание полученных последовательностей, выполнялось вручную и с помощью программы ClustalW (Thompson et al., 1994), филогенетические деревья построены с помощью двух методов – максимальной парсимонии и объединения ближайших соседей, входящих в пакет программы MEGA 4 (Kumar et al., 2008). Полученные деревья тестировались бутстреп-методом (Felsenstein, 1985), 1000 репликаций.

Материалом для анализа изоферментов видов секции *Cenantrum* служили недельные проростки исследуемых видов. Проростки получали в лабораторных условиях из семян, высевавшихся на чашки Петри, по одному от каждой особи. Семена собраны в природных местообитаниях в Байкальской Сибири и на Среднем Урале (табл. 1).

Таблица 1. Местонахождения исследованных видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus*

Популяция	Описание местонахождения
<i>A. frigidus</i>	
Мойготы Игирма	Республика Бурятия, Тункинский р-н, окр. д. Мойготы, 51°39'01" N, 101°23'26" E. Иркутская обл., Нижнеилимский р-н, в 57 км к северо-востоку от пгт. Новая Игирма, 57°30'56" с.ш., 104°33'06" в.д.
<i>A. mongholicus</i>	
Горячинск	Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, 2.5 км на северо-восток от п. Горячинск, 52°59'08" с.ш., 108°17'23" в.д.
Николаевский	Республика Бурятия, Тарбагатайский р-н, 5 км на север от п. Николаевский 51°39'13" с.ш., 107°48'38" в.д.
Ялга	Иркутская обл., Ольхонский р-н, о. Ольхон, в 5 км на восток от с. Ялга, 53°06'39" с.ш., 107°14'27" в.д.
Голендухино	Свердловская обл., Режевской р-н, около 2.5 км к юго-востоку от с. Голендухино, 57°27'40" с.ш., 61°25'31" в.д.
<i>A. sericeocanus</i>	
Турка	Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, окр. с. Турка, 52°54'30" с.ш., 108°09'07" в.д.

Экстракция белков осуществлялась методом, использованным ранее при изучении аллозимной изменчивости *Trifolium pratense* L. (Семериков, Беляев, 1995). Электрофорез проводился в Tris-EDTA-боратной системе, 6.4 % полиакриламидном геле (Подогас и др., 1991). Гистохимическое окрашивание зон ферментной активности выполнено согласно протоколам Р. Мерфи с соавт. (Murphy et al., 1990). Удовлетворительные результаты были получены в следующих системах: фосфоглюкоизомераза (PGI, EC 5.3.1.9), алкогольдегидрогеназа (ADH, EC 1.1.1.1), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD, EC 1.1.1.44), лейцинаминопептидаза (LAP, EC 3.4.11.1), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, EC 2.6.1.1), НАДНдегидрогеназа (NADHDH, EC 1.6.99.5). На электрофореграммах были выявлены зоны активности ферментов, синтез которых контролируется соответствующими генными локусами. Их обозначали буквами в соответствии с подвижностью фракции ферментов, начиная с более подвижной от анода к катоду. В пределах локусов аллели обозначали цифрами.

Статистические показатели генетической изменчивости по аллозимным локусам рассчитаны с помощью пакета программ BIOSYS-2 (Swofford, Selander, 1981) и GENEPOP 4.2 (Rousset, 2008). Генетические дистанции (D_N) между популяциями определены методом невзвешенных парно-групповых средних (Sneath, Sokal, 1973), UPGMA-дендрограмма построена на основе несмещенных генетических дистанций (Nei, 1978) в программе NTSYSpc 2.02 (Rolf, 1998), значения бутстреп поддержки, подтвержденные 100 пермутациями, получены в программе PHYLIP 3.695 (Felsenstein, 2013).

Глава 3. Редкие псаммофитные виды *Astragalus olchonensis* и *Astragalus sericeocanus*

3.1. Эндемик острова Ольхон *Astragalus olchonensis*

В разделе приводится история таксономического изучения *A. olchonensis* Gontsch. Дано полное морфологическое описание вида, приведены сроки цветения и плодоношения.

A. olchonensis произрастает на переувлажненных песках, в составе псаммофитной растительности, только на западном побережье о. Ольхон на Байкале (Пешкова, 1972; Иванова, Семенова, 1989).

Несмотря на то, что вид является эндемиком о. Ольхон, в литературе не раз ошибочно указывались его местонахождения в Приольхонье.

Первое упоминание о нахождении *A. olchonensis* вне о. Ольхон содержится в работе М.Г. Попова и В.В. Бусик (1966). В ней указывается: «дер. Сарма, сухая каменистая степь, 1951, М. Попов» (с. 91). Однако ни в одной из просмотренных нами гербарных коллекций подобного образца нет. В NSK из окрестностей д. Сармы есть два гербарных листа *A. versicolor* – вида, близкого к *A. olchonensis*. Это сборы М.Г. Попова и Л.В. Бардунова 1951 г. и М.Г. Попова 1953 г. В этой же папке хранится образец, собранный М.Г. Поповым в 1952 г. в бухте Шибет на о. Ольхон, определенный коллектором как *A. olchonensis* и только позже правильно переопределенный как *A. versicolor*.

В «Конспекте флоры Прибайкальского национального парка» (2005) помимо точек *A. olchonensis* с о. Ольхон, были процитированы со ссылкой на работу Г.А. Пешковой (1969) гербарные этикетки из Приольхонья (села Сарма и Еланцы, оз. Холбо-Нур, дер. Сахюртэ). Эта же ссылка помещена в «Конспекте флоры Иркутской области» (2008). В упомянутой работе Г.А. Пешковой эти местонахождения приводятся для описанного ею подвида *A. angarensis* Turcz. subsp. *ozjorensis* Peschkova, не имеющего ничего общего, даже габитуального сходства, с *A. olchonensis*.

Местонахождения вида, приводимые в работе М.Г. Азовского (1993) для Приольхонья (долина р. Сарма, мысы Уюга и Ото-Хушун), относятся к сильно опушенной форме *A. chorinensis* Bunge s. l.

В 1989 г. М.М. Иванова и Г.П. Семенова опубликовали находку *A. olchonensis* с берега Сарайского залива у с. Хужир на о. Ольхон, южнее ближайшего местонахождения с. Харалдай, что несколько увеличило известный ареал вида на о. Ольхон (Иванова, Семенова, 1989). В 2011 г. нами также был обнаружен этот вид в окрестностях того же села, на побережье Хужирского залива. Образцы, собранные в окрестностях с. Хужир, не вполне типичны. Изучение гербарных образцов *A. olchonensis*, собранных в М.М. Ивановой в окрестностях с. Хужир на берегу Сарайского залива оз. Байкал (IRK, IRKU), и нашего образца, собранного в окрестностях

Хужирского залива (IRK), показало, что вместо типичного для *A. olchonensis* густого курчавого опушения с обеих сторон, имеют прямые и редкие волоски, особенно на верхней стороне листа. Отличается у этих образцов и форма листьев. Они линейно-ланцетные, заостренные, тогда как типичные имеют линейно-продолговатую форму и закругленные, т. е., в отличие от типичных образцов, более длинные и узкие с отношением длины к ширине от 6 : 1 до 7 : 1, в то время как у типичных экземпляров оно колеблется от 2–3 : 1 до 5 : 1. По нашему мнению, образцы с берегов Сарайского и Хужирского заливов, исследованные нами, имеют переходные признаки между *A. olchonensis* и *A. bifidus*.

Таким образом, ареал вида *A. olchonensis* расположен исключительно на о. Ольхон и представляет собой узкую прерывистую прибрежную полосу, включающую окрестности сс. Песчанка, Харалдай и Хужир, общей протяженностью примерно 18–20 км.

3.2. Эндемик северо-восточного побережья Байкала *Astragalus sericeocanus*

В разделе приводится история таксономического изучения *A. sericeocanus* Gontsch. Составлено морфологическое описание вида, отмечены сроки цветения и плодоношения.

A. sericeocanus обитает в прибрежной полосе оз. Байкал на песках, характеризующихся псаммофитной растительностью. Встречается только на территории Республики Бурятия, в пределах Северо-Байкальского (бухта Ая, Дагарская губа, о-ва Ярки и Миллионный) и Прибайкальского (ур. Пески, окрестности с. Турка) районов (Редкие..., 1980; Санданов, Кривенко, 2013). В личном Гербарии М.М. Ивановой хранятся еще два гербарных образца из Северо-Байкальского района Бурятии: первый собран в г. Северобайкальске на городском пляже, второй – в бухте Такала-Рагда.

В результате проведенной ревизии гербарных фондов LE, NSK, IRK, установлено, что местонахождения *A. sericeocanus* на Ушканьем архипелаге, о. Большой Ушканий (Сукачев, Поплавская, 1914) и о. Малый Ушканий (Иванова, 1969) в пределах Баргузинского района Республики Бурятия являются ошибочными и относятся к *A. mongholicus* Bunge.

В заключении отметим, что в ТК хранится один гербарный образец *A. sericeocanus*, собранный в 1964 г. Долбеевой на оз. Карасином в 5 км от с. Кокорино [Иволгинский район] Республики Бурятия. Наши попытки обнаружить его в этом месте в июле 2011 г. успехом не увенчались и, кроме того, нам не удалось найти типичных условий его обитания. Мы предполагаем, что при разборе гербария или его монтировке могла произойти путаница гербарных этикеток.

Глава 4. Оценка состояния природных ценопопуляций *Astragalus olchonensis* и *Astragalus sericeocanus*

Согласно эколого-морфологической классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962, 1964) и Т.И. Серебряковой (1972), *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* – длинностержнекорневые многолавокаудексовые травянистые поликарпики с монокарпическими побегами удлиненного типа плагиотропного направления роста. Особенностью местообитания этих видов является то, что они произрастают на перевеваемых песках, и почки возобновления у основания каудекса расположены в песке на глубине до 5–10 см. Этот механизм защиты для органов возобновления растений в условиях перевеваемого грунта и зимних холодов закрепился как биологическая особенность. По биоморфологической классификации К. Раункиера (Raunkiaer, 1937) они относятся к криптофитам, подтипу корневых геофитов.

Большой жизненный цикл *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* подразделяется на 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный). В ЦП выявлено 9 и 8 возрастных состояний соответственно. **Латентный период** у этих видов протекает в состоянии семян (*sm*). В **прегенеративном периоде** выделяются ювенильные особи (*j*), которые отмечены только для *A. olchonensis* в 2011 г. – имеют один побег с тройчатосложными листьями. Иматурные особи (*im*) обоих видов характеризуются началом формирования и ветвления каудекса, в них насчитывается 1–2 (3) побега. У виргинильных растений (*v*) на годичных побегах появляются дополнительные боковые побеги обогащения, особи этого онтогенетического состояния имеют настоящие листья. **Генеративный период** начинается с появлением

генеративных почек. Молодые генеративные растения (g_1) характеризуются преобладанием числа вегетативных побегов над числом генеративных. Каудекс без признаков разрушения. Зрелые генеративные растения (g_2) характеризуются максимально развитыми побегами, высокой облиственностью. У особей преобладают генеративные побеги. Старые генеративные растения (g_3) отличаются появлением заметной дезинтеграции каудекса и возрастающей долей вегетативных побегов у особей. Особи *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*, утратившие способность цвести и плодоносить, переходят в **постгенеративный период**. Субсенильные растения (ss) характеризуются небольшими размерами вегетативных побегов, признаками разрушения каудекса. Особи сенильного онтогенетического состояния (s) отмечены только в ЦП *A. olchonensis*, у них развиваются вегетативные побеги ювенильного типа. Каудекс имеет явные признаки разрушения.

По классификации онтогенеза Л.А. Жуковой (1995), *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* относятся к I надтипу, при котором полный онтогенез осуществляется в жизни одного поколения (одной особи семенного происхождения); А-типу, характеризующемуся завершением всей программы онтогенеза в жизни одной особи, при полном отсутствии вегетативного размножения; A_2 подтипу, при котором жизнь особи составляет достаточно продолжительный промежуток времени и присутствует постгенеративный период.

В 2009 и 2011 гг. проведено сравнительное исследование демографической структуры двух ЦП *A. olchonensis*. В 2009 г. в обоих ЦП преобладали генеративные особи; онтогенетические спектры были одновершинными (рис. 2).

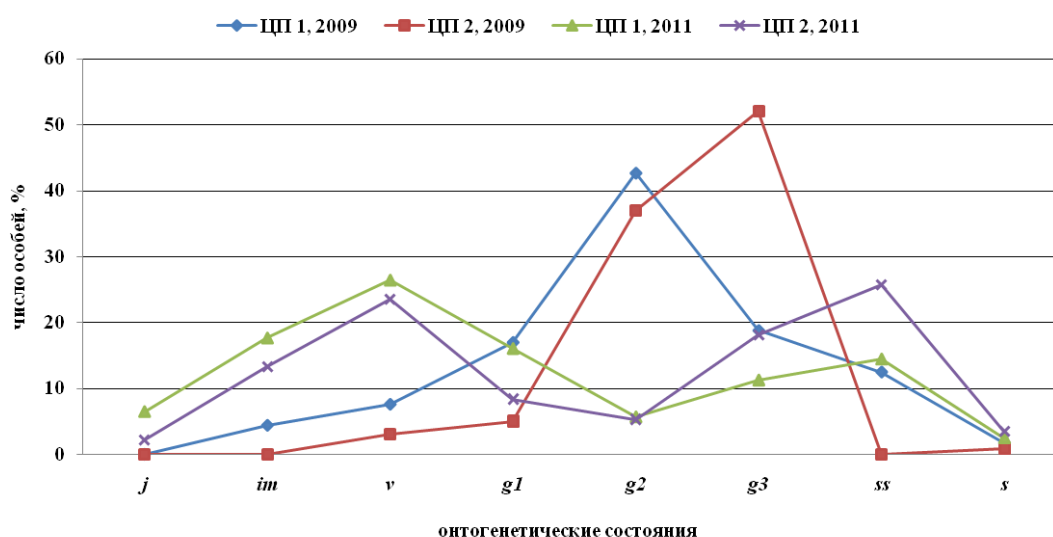


Рис. 2. Динамика ЦП *Astragalus olchonensis*

Демографические показатели обеих ЦП несколько отличались друг от друга. Так, в ЦП 2 встречаемость особей была ниже, преобладали особи старого генеративного онтогенетического состояния; в ЦП 1 преобладали более молодые особи (рис. 2). Это подтверждается, в частности, различием в величине индексов восстановления, замещения и старения особей в ЦП (табл. 2). Экологическая плотность имела низкие значения и составила от 1 и до 15 растений на 10 м^2 для ЦП 2 и ЦП 1 соответственно. Эффективная плотность в ЦП была ниже экологической, причем в ЦП 2 она была выше, чем в ЦП 1 за счет преобладающего числа генеративных особей. Анализ онтогенетических спектров и демографических индексов показал, что растения прибрежной части популяции — ЦП 2 находились в подавленном состоянии, по критерию «дельта-омега» (Животовский, 2001) эта часть популяции определена как стареющая (табл. 2). Большая часть ее особей (52.0 %) находилась в старом генеративном онтогенетическом состоянии, особи прегенеративного онтогенетического состояния составили 3.0 %. Имматурные особи найдены не были.

В 2011 г. по сравнению с 2009 г. наблюдалась смена ЦП 2 по классификации «дельта-омега» со стареющей на зрелую. В обеих ЦП произошла смена онтогенетических спектров с

одновершинных, центрированных на средневозрастном онтогенетическом состоянии на двухвершинные, центрированные на виргинильном и субсенильном онтогенетических состояниях (рис. 2). Такая смена произошла благодаря тому, что большая часть генеративных особей успела перейти в постгенеративный период, доля особей в прегенеративном периоде в 2009 г. составляла 12.0 % и 3.0 % в ЦП 1 и ЦП 2 соответственно.

Таблица 2. Демографические показатели ЦП *Astragalus olchonensis* в 2009 и 2011 гг.

Демографические показатели	2009 г.		2011 г.	
	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 1	ЦП 2
$R_{\text{экол.}}$, особь/м ²	1.50	0.08	1.56	0.11
$R_{\text{эф.}}$, особь/м ²	1.17	0.07	0.75	0.06
Δ	0.52	0.60	0.34	0.48
ω	0.78	0.84	0.48	0.50
Тип популяции по классификации «дельта–омега»	Зрелая	Стареющая	Зрелая	Зрелая
I_B	0.13	0.04	1.34	1.15
I_3	0.11	0.04	0.89	0.60
I_C	0.13	0.11	0.18	0.30
% генеративных особей	76.70	94.90	32.80	31.86

Появление ювенильных и иматурных особей в ЦП 2 и увеличение доли последних в ЦП 1 связано, по нашему мнению, с общей благоприятной тенденцией сокращения антропогенного прессинга на биотоп в ур. Песчанном в целом и на популяцию *A. olchonensis* в частности. Об этом говорит и увеличение показателей индексов восстановления, замещения и старения (табл. 2).

Исследование демографической структуры двух ЦП *A. sericeocanus* в 2011 г показало, что они охарактеризуются по классификации «дельта–омега» (Животовский, 2001) как переходные. Соотношение генеративных особей составило около 50–60 % (табл. 3). Растения росли на исследуемой территории разреженно, спорадически. Экологическая плотность составляла в среднем 4 особи на 10 м². Эффективная плотность в обеих частях популяций была вдвое ниже экологической. В популяции *A. sericeocanus* доля средневозрастных генеративных растений составляла 22–30 %. Доля генеративных особей была сопоставима с долей иматурных растений, которые также преобладали в обеих изученных ЦП. Таким образом, возрастные спектры в обеих частях популяции были бимодальными, с преобладанием иматурных и средневозрастных генеративных растений.

Таблица 3. Демографические показатели ценопопуляций *Astragalus sericeocanus* в 2011 г.

Демографические показатели	ЦП 1	ЦП 2
$R_{\text{экол.}}$, особь/м ²	0.45	0.43
$R_{\text{эф.}}$, особь/м ²	0.27	0.27
Δ	0.37	0.40
ω	0.60	0.63
Тип популяции по классификации «дельта–омега»	Переходная	Переходная
I_B	0.74	0.56
I_3	0.64	0.51
I_C	0.08	0.07
% генеративных особей	52.78	59.59

Исследование динамики онтогенетической структуры проведено с использованием данных Д.В. Санданова с соавт. (2014) за 2008, 2009 и 2012 гг., приведенных ими для ЦП 2. Анализ показал высокую вариабельность разных онтогенетических групп, так же как и для *A. olchonensis*. Наблюдается смена типа ценопопуляции с молодого (2008 г.) на зрелый (2009 г.) и с переходного (2011 г.) на зрелый (2012 г.). В ЦП в 2009 г. также отмечен наиболее высокий индекс

эффективности и низкий индекс восстановления вследствие преобладания особей генеративного периода (87.50 %) и малой численности особей прегенеративного периода (4.69 %). В 2012 г. в ЦП отмечен достаточно высокий процент особей прегенеративного периода (28.56 %), среди которых преобладали виргинильные растения (22.86 %). Эти данные согласуются с нашими результатами 2011 г. (Жмудь и др., 2012), когда был отмечен высокий процент (25.0 %) особей имматурного состояния (рис. 3).

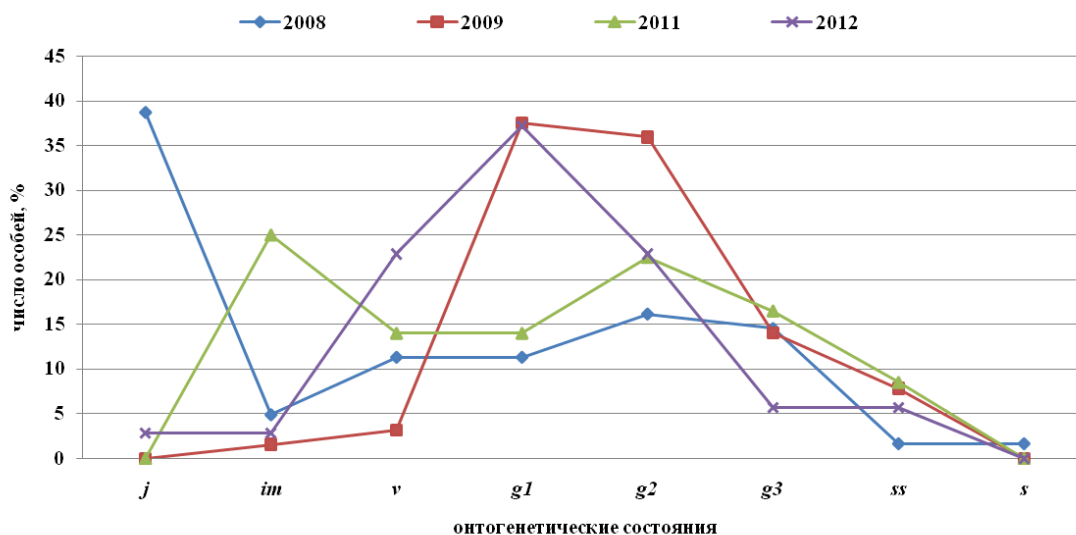


Рис. 3. Динамика ЦП 2 *Astragalus sericeocanus*

К вегетационному периоду 2012 г. данная группа особей частично подверглась элиминации, а некоторые растения перешли в виргинильное состояние, чем и объясняется преобладание виргинильных особей среди растений прегенеративного периода в 2012 г. Доля виргинильных растений в 2008 и 2009 гг. составила 11.29 % и 3.13 % соответственно. Экологическая плотность особей в ЦП ур. Пески гораздо ниже, чем в 5 ЦП северного побережья оз. Байкал (1.13–3.10 особь/м²) (Санданов и др., 2014).

Для популяций редких видов величина внутривидовой изменчивости, а также ее изучение в динамике по годам является важным критерием устойчивости популяций, позволяющим выявлять процессы, приводящие к деградации (Жмудь и др., 2011).

Растения *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* на исследуемых территориях подвергаются с одной стороны, антропогенной нагрузке, так как находятся в местах активного отдыха туристов. С другой стороны, произрастание на перевеваемых песках вносит определенные трудности в процессы закрепления растений и осуществления их жизнедеятельности. Однако, исходя из результатов проведенных исследований, у растений данных популяций существуют предпосылки для устойчивого существования и развития.

Глава 5. Числа хромосом и изменчивость молекулярно-генетических маркеров у представителей секций *Hemiphaca* и *Cenantrum*

5.1. Кариологический анализ

В работе приводятся хромосомные числа изученных нами *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*, а также некоторых близкородственных видов из секций *Hemiphaca* и *Cenantrum*, с учетом литературных данных.

Для *A. olchonensis* приводились два числа хромосом $2n = 16$ (Cherpinoga et al., 2009, 2012) и наши данные $2n = 32$ (Krivenko et al., 2011; Кривенко и др., 2012). Эти сведения оказались ошибочными. В действительности *A. olchonensis* является гексаплоидом $2n = 6x = 48$ (Krivenko et al., 2013a). Число хромосом $2n = 48$, установленное для *A. olchonensis*, служит подтверждением его относительной молодости (Попов, 1956).

Из большинства местонахождений *A. versicolor* в Прибайкалье для него получено диплоидное число хромосом $2n = 16$ и лишь однажды выявлен образец с $2n = 48$. Из Хакасии и Красноярского края приводятся $2n = 42-50$ и $2n = 48$, соответственно (Пленник, Ростовцева, 1977; Степанов, 1994). Первое указание, вероятно, также следует относить к $2n = 48$. Принимая во внимание диплоидность данного вида из большинства изученных местонахождений в Прибайкалье, а также соответствие образца с $2n = 48$ описаниям вида, приводимыми во «Флорах» (Гончаров и др., 1946; Пешкова, 1979; Выдрина, 1994), можно с уверенностью сказать, что этот образец является автополиплоидом, возникшим, например, под влиянием охлаждающей водной массы Байкала. Выявленные на значительном удалении (Хакасия и Красноярский край) образцы с $2n = 48$, служат косвенным подтверждением мнения А.В. Положий (1972) о местном происхождении *A. versicolor*, возникшего в степях Забайкалья, во время последней криоксеротической стадии, т.е. при деградации ледников во время последней ледниковой эпохи в эпоху голоцена. Вероятно, именно из Прибайкалья происходила его экспансия.

На основании изучения морфологических признаков и кариологических данных, нами также установлено, что диплоидная хромосомная раса *A. versicolor* $2n = 16$ является одним из родителей межсекционного гибридогенного вида *A. rytuensis* Stepanova (Степанова, Кривенко, 2015).

Для *A. bifidus* подтверждено ранее установленное число хромосом $2n = 48$ с Восточного Саяна (Крогулевич, 1978). Это дает основание полагать, что *A. olchonensis* имеет более близкое родство с *A. bifidus*, на которое обращал внимание Н.С. Турчанинов (Turczaninov, 1842) при описании первого, чем *A. olchonensis* и *A. versicolor* (Попов, 1957; Малышев, Пешкова, 1984). На это указывают и сходство морфологических признаков, а также обнаружение переходных форм *A. olchonensis* и *A. bifidus* на о. Ольхон в окрестностях с. Хужир (Хужирский и Сарайский заливы).

Для *A. sericeocanus* во всех локальных популяциях установлено число хромосом $2n = 16$ (Пробатова и др., 2007; Konichenko et al., 2012, 2014; Probatova et al., 2013). Анализ справочной литературы по хромосомным числам (Болховских и др., 1969; Index plant..., 1981–2010; Агапова и др., 1990; и др.) показал, что все изученные в кариологическом отношении виды секции *Cenantrum* являются диплоидными ($2n = 16$), это подтверждается нашими исследованиями. Например, такое же число хромосом установлено для симпатрического *A. sericeocanus* вида *A. mongholicus*.

Иногда у некоторых растений *A. sericeocanus* дополнительно к диплоидному набору хромосом присутствуют В-хромосомы (Konichenko et al., 2012; Probatova et al., 2013). Добавочные хромосомы (В), являются особой формой хранения избыточного гетерохроматина, влияющего на хромосомные перестройки и рекомбинации (Camacho et al., 2000; Jones et al., 2008; и др.). Обособление *A. sericeocanus* шло по симпатрическому пути за счет структурных преобразований генома и, как следствие, благодаря возникновению репродуктивного барьера. Подобная картина наблюдается у близкородственных эндемичных кавказских представителей секции *Onobrychium* Bunge рода *Astragalus*: *A. captiosus* Boriss., *A. circassicus* Grossh., *A. lasioglottis* M. Bieb. и *A. shagalensis* Grossh., обособившихся в пространственно разобщенных популяциях, благодаря лабильности генома, о чем свидетельствует также наличие добавочных хромосом (Сытин, 1992).

По классификации разработанной К. Фаварже и М. Контандриополусом (Favarger, Contandriopoulos, 1961; Favarger, 1964), в последующем уточненной Н.Н. Гурзенковым (1967, 1969), основанной на цитологическом анализе эндемиков и родственных таксонов, *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* относятся к группе схизоэндемиков. Они возникают вследствие раздробления ареала исходного, более широко распространенного вида, с образованием серий викарных форм или видов, среди которых нет ни одной, которая могла бы рассматриваться в качестве предковой по отношению к остальным. Хромосомные числа у таких викариантов одинаковы, как и в нашем случае, для *A. olchonensis* – *A. bifidus* $2n = 48$, для *A. sericeocanus* – *A. mongholicus* $2n = 16$.

5.2. Анализ ITS последовательностей *Astragalus olchonensis* и родственных ему видов секции *Hemiphaca*

Для оценки филогенетических взаимоотношений между тремя близкородственными видами секции *Hemiphaca*, произрастающими в Прибайкалье: *A. bifidus* (байкало-монгольский вид), *A. olchonensis* (эндемик острова Ольхон на оз. Байкал) и *A. versicolor* (южно-сибирский вид), выбран

молекулярный маркер ITS (Кривенко и др., 2010). Он включает внутренние транскрибируемые межгенные спейсеры ITS1 и ITS2 ген 5.8S рРНК (ITS1 – 5.8S – ITS2).

Дополнительно, чтобы охватить большее число подродов и секций рода *Astragalus*, представители которых обитают в Сибири, мы включили в исследование последовательности ITS ряда видов, полученные нами: *A. schelichovii*, *A. tolmacevii*, *A. tugarinovii*, несколько видов из базы данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>), а также несколько видов ближайшего рода *Oxytropis*.

ITS1 изученных нами видов, начинается с мотива «TCGATGCC», заканчивается мотивом «АТАСАР». Его длина варьирует от 228 до 230 п.н. ITS2 начинается с мотива «TCGTTGC» до мотива «RCGCTCA», его длина 204–208 п.н. Среднее содержание G + C равно $29.2 + 24.3 = 53.5$ %, содержание A + T равно $20.7 + 25.8 = 46.5$ %. Из 35 переменных сайтов 21 замена наблюдалась в ITS1, 14 – в ITS2. Пять из них были парсимоничны (три замены в ITS1 и две в ITS2).

Филогенетическое дерево представлено на рисунке 4. На дереве базовые клады получили низкую бутстреп-поддержку. Подтверждается монофилетичность рода *Oxytropis*, продемонстрированная ранее (Wojciehowski et al., 1999). Ветви филогенетического дерева плохо согласуются с разделением рода *Astragalus* на подроды, отраженным в традиционной систематике (Гончаров и др., 1946). Не монофилетичны на нашем дереве оказываются подроды и *Phaca* (L.) Bunge, и *Cercidotrix* Bunge, и *Calycocystis* Bunge. Причём представитель подрода *Calycocystis* *A. cysticalyx* оказался на конце отдельной ветви. Виды из ряда секций объединяются с бутстреп-поддержкой более 70, но в большинстве случаев это очень близкие виды, исключение – остролодочки *O. mertensiana* и *O. nigrescens*.

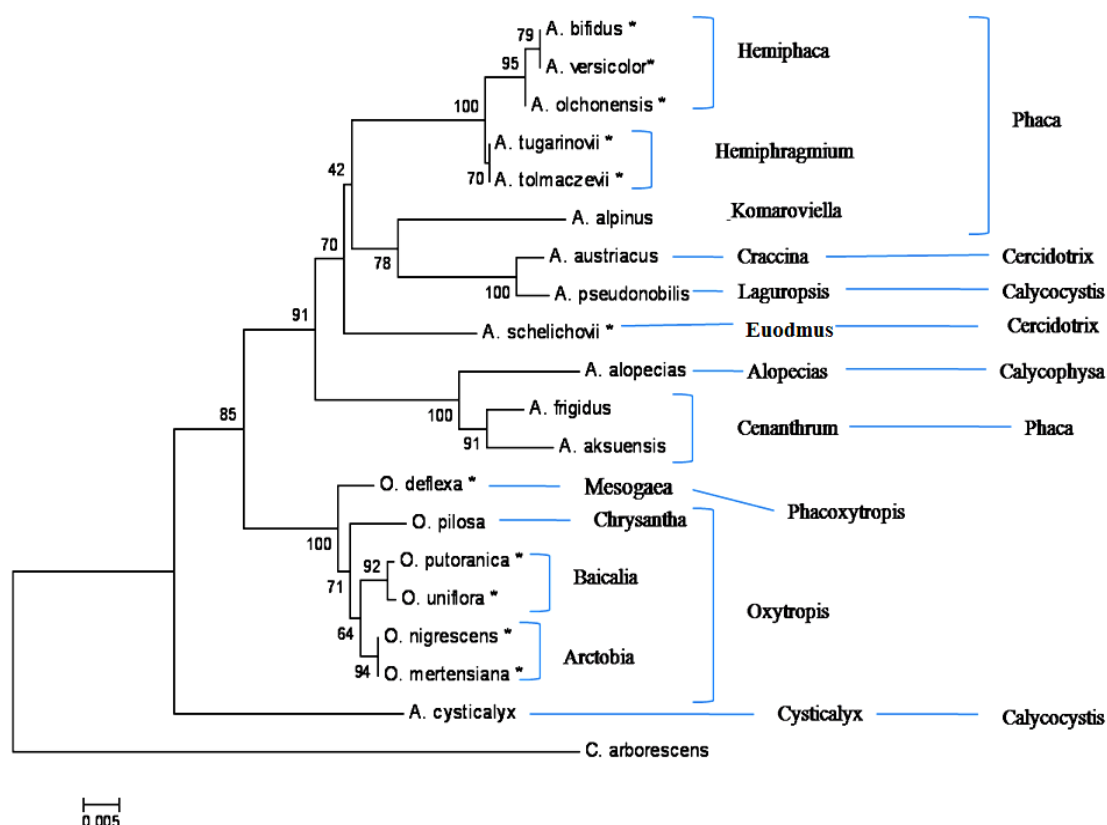


Рис. 4. Филогенетическое дерево исследованных представителей рода *Astragalus* и *Oxytropis*. Справа обозначена секционная и подродовая принадлежность рассмотренных видов. Виды, последовательности ITS которых были получены нами, помечены звездочками

Ранее была продемонстрирована полифилетичность секции *Hemiphaca* (Wojciehowski et al., 1999), однако исследуемые нами её представители весьма близки и формируют кладу с бутстреп-поддержкой 95. *A. olchonensis* симпатричен *A. bifidus* в Ольхонском районе Иркутской области, но

по морфологическим признакам эти виды различаются. Поэтому первый может рассматриваться в качестве разновидности *A. bifidus*. Молекулярные исследования показали близость всех трёх видов. *A. bifidus* объединяется с *A. versicolor* с бутстреп-поддержкой 79. Нуклеотидное расстояние между *A. olchonensis* и субкладой *A. bifidus* – *A. versicolor* составляет всего 0.2 %, обусловленное одной заменой в ITS1, где у *A. bifidus* и *A. versicolor* располагается остаток тимидиновой кислоты, а у *A. olchonensis* и остальных исследованных нами видов родов *Astragalus* и *Oxytropis* – адениловой. Видимо, эти виды недавно дивергировали и не смогли накопить достаточно замен. В то же время две непарсимоничные замены наблюдаются у *A. bifidus*, по которым он отличается и от *A. olchonensis*, и от *A. versicolor*. Для уточнения отношения этих таксонов желательны привлечение других молекулярных маркеров, чувствительных к изменениям на более низких таксономических уровнях, например полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (AFLP), а также необходимо увеличить число исследованных образцов каждого вида.

Для анализа внутригеномного полиморфизма нами были секвенированы клонированные фрагменты участка рДНК – ITS (внутренние транскрибируемые спейсеры). Было получено по три клона от *A. bifidus* и *A. olchonensis*, четыре клона *A. versicolor* фрагмента ITS. Длина фрагментов ITS составила 619 п.н. В полученных фрагментах выявлен полиморфизм по нескольким сайтам. Полиморфизма по инделям не наблюдалось. Точковые мутации наблюдались в 17 сайтах, но ни одна из замен не была парсимонична. Восемь точковых мутаций, которые являлись заменами цитозина на тимин, можно объяснить метилированием цитозина с последующим превращением его в тимин в ходе репликаций. Больше всего замен (семь) было отмечено у одного из клонов *A. versicolor*. Выявить филогенетический сигнал и построить разрешенное дерево с полученными последовательностями не удалось (Krivenko et al., 2011). По-видимому, в ходе своей эволюции виды не успели накопить достаточное количество мутаций. Большее число замен у одного из клонированных фрагментов *A. versicolor* может косвенно говорить о его гибридном происхождении. Меньше всего замен наблюдалось у узколокального эндемика *A. olchonensis*, что могло бы объясняться эффектом основателя, произошедшим в истории островной популяции вида.

Внутригеномный полиморфизм, наблюдаемый у трёх видов секции *Hemiphaca*, не позволяет достоверно установить взаимоотношения между ними, однако можно предполагать, что *A. olchonensis* эволюционно ближе к *A. bifidus*, чем к *A. versicolor*, на это указывает сходство морфологических признаков и данные кариологического анализа (п. 5.1. на с. 10).

5.3. Анализ аллозимного полиморфизма популяций *Astragalus sericeocanus* и родственных ему видов секции *Cenantrum*

В настоящее исследование включены три вида рода *Astragalus* секции *Cenantrum*: *A. frigidus*, *A. mongholicus*, *A. sericeocanus* в понимании таксономических границ Д. Подлеха и Ш. Зарре (Podlech, Zarre, 2013). В шести ферментных системах проанализировано 10 генных локусов с 47 аллельными вариантами. Всего исследовано 190 особей.

По всем 10 локусам исследуемые популяции оказались полиморфными, за исключением *A. mongholicus*-Голендухино.

Выявлена большая генетическая дистанция ($D_N = 1.24$) между выборками *A. frigidus* и выборками *A. mongholicus* – *A. sericeocanus* (рис. 5). Внутри популяций *A. frigidus* и популяций *A. mongholicus* (за исключением Голендухино), D_N варьирует от 0.02 до 0.03. Дистанция между *A. mongholicus* (Горячинск, Николаевское, Ялга) и эндемичным видом *A. sericeocanus* выше ($D_N = 0.10$), еще больше дистанция между ними и выборкой *A. mongholicus* Голендухино ($D_N = 0.36$).

Между кладами *A. frigidus* и *A. mongholicus*–*A. sericeocanus* по аллозимным маркерам выявлены резкие генетические различия. Они обусловлены наличием видоспецифичных аллелей, а так же частотами общих аллелей. У *A. frigidus* отсутствует дублирующий локус *Got-D*, который наблюдается у *A. mongholicus* – *A. sericeocanus*. Выявленная большая генетическая дистанция, что, согласно шкале генетических расстояний, разработанной для растений А.В. Шурхал с соавт. (1993), соответствует видам разных подсекций (0.12–1.2). Кроме того, по ранее полученным данным об изменчивости хпДНК, для группы *A. frigidus* характерны хлоротипы *C* и *D*, для *A. mongholicus* – *A. sericeocanus* – *A* и *B* (Кривенко и др., 2013; Дымшакова, Кривенко, 2014б, в). Все эти данные указывают на высокую эволюционную обособленность этих групп рода *Astragalus*, что

отражает степень их родства и представление о естественном делении секции *Cenantrum* на подсекции по морфологическим признакам. Так, *A. frigidus* относится к подсекции *Elliptica* – длиннокорневищные растения с эллиптическими бобами и с 3–8 парами листочками. *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* – представители подсекции *Semilunaria* – каудексные стержнекорневые растения, с сильно неравнобокими, почти округлыми бобами, листочками в числе 10–18 пар (Гончаров и др., 1946; Безделев, Безделева, 2006).

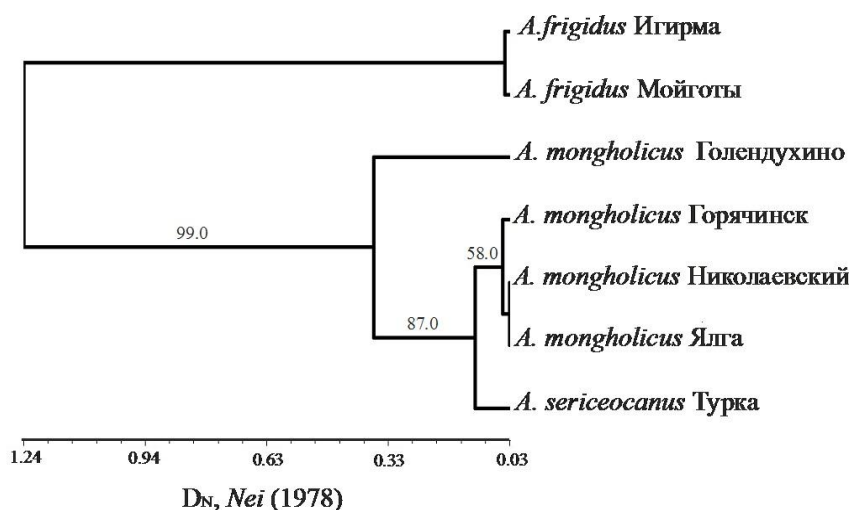


Рис. 5. Дендрограмма сходства популяций видов рода *Astragalus* секции *Cenantrum*, построена на основе генетических дистанций D_N . Значения бутстрапа приведены при соответствующих узлах ветвления

Для популяций *A. frigidus* и *A. mongholicus*, за исключением популяции Голендухино, выявлены генетические отличия, обусловленные только частотами аллелей – $D_N = 0.02$ и 0.03 соответственно. Полученные дистанции коррелируют с межпопуляционными интервалами – $0.000–0.06$ (Шухрал и др., 1993).

Виды *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* отличаются по аллозимным маркерам. Это обусловлено наличием специфичных для каждого из них аллелей, а также различиями в частотах аллелей. Эти данные указывают на генетическую самостоятельность этих таксонов. Однако растения этих двух видов имеют одинаковый гаплотип *A* (Кривенко и др., 2013; Дымшакова, Кривенко, 2014б, в), что позволяет предположить, что эти виды являются близкородственными и имеют недавнее дивергентное происхождение от какого-то общего предка. Полученное значение генетической дистанции соответствует видам одной подсекции ($0.032–0.652$) (Шухрал и др., 1993). Вероятно, в ходе эволюционной дивергенции *A. sericeocanus* обособился в условиях специфической среды песчаных арен Прибайкалья.

По М. Нею (1972), генетические дистанции между популяциями увеличиваются пропорционально времени, прошедшему после дивергенции популяций: $D_t - D_0 = 2at$, где a – скорость мутаций или генных замен, отсюда, зная a , по D_N можно приблизительно оценить время дивергенции. Для генетических локусов, используемых в методах электрофореза белков, М. Ней (1975, 1987) оценил a примерно 10^{-7} . Тогда время дивергенции двух популяций оценивается как $t = 5 \times 10^6 \times D_N$. Таким образом, время дивергенции между видами *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* по величине генетических дистанций составляет 508 ± 69 тыс. лет – период позднего плейстоцена. Подобные оценки времени дивергенции этих видов были получены в ходе флорогенетического анализа лесного комплекса видов флоры Байкальской Сибири (Мальшев, Пешкова, 1984).

Отдельное рассмотрение необходимо для популяции *A. mongholicus*-Голендухино, которая на дендрограмме сходства популяций образует отдельную ветвь от клады *A. mongholicus*–*A. sericeocanus* (рис. 5). Полученная генетическая дистанция $D_N = 0.36$ выше уровня различий между популяциями или расами внутри видов и соответствует статусу близкородственных видов, относящихся к одной подсекции (Шухрал и др., 1993). Такое положение популяции, вероятно, связано с ее мономорфностью, которая не позволяет корректно оценивать генетические связи.

Популяцию *A. mongholicus*-Голендухино следует относить к периферическим, которые обычно характеризуются низкой изменчивостью (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Vucetich, Waite, 2003). Вероятно, она реликтовая и является фрагментом ранее существовавшей обширной предковой популяции. Ее мономорфность может объясняться многократным прохождением через «бутылочное горлышко». Более того, в отличие от популяций *A. mongholicus* из центра ареала, для нее характерен гаплотип *B* (Кривенко и др., 2013; Дымшакова, Кривенко, 2014б, в), что также указывает на обособленное положение этой популяции, подтверждая длительную ее изоляцию от основной части ареала.

Глава 6. Проблемы и перспективы охраны эндемиков Прибайкалья *Astragalus olchonensis* и *Astragalus sericeocanus*

Astragalus olchonensis – редкий вид, эндемик о. Ольхон на оз. Байкал. Подлежит государственной охране, включен в Красные книги Российской Федерации (2008) и Иркутской области (2010) с присвоением 1 (EN) категории редкости – вид, находящийся под угрозой исчезновения.

Лимитирующие факторы. Узкая экологическая амплитуда, слабая конкурентоспособность вида, крайне ограниченный ареал в совокупности с высокой рекреационной нагрузкой. Основная часть ареала вида сосредоточена в районе с. Песчанка и испытывает высокую антропогенную нагрузку в результате нерегламентированного и интенсивного использования прибрежной части туристами.

Принятые меры охраны. Весь ареал вида находится на территории бывшего Прибайкальского национального парка (ныне Заповедное Прибайкалье), но реальных действенных мер для сохранения этого вида не принято. Интродуцирован в ЦСБС СО РАН с о. Ольхон в 1986 г., где отнесен к среднеперспективным для интродукции видам, требующим песчаных почв (Семенова, 2001, 2007). Есть также сведения, что вид выращивается в культуре Ботанического сада ИГУ, г. Иркутск с 1998 г. (Кузеванов, Сизых, 2005), однако данные об оценке интродукции в этом учреждении отсутствуют. Разработана схема культивирования и сохранения в коллекции *in vitro* (Липин, 2009). В 2009 г. семена заложены на длительное хранение в банк семян СИФИБР СО РАН и хранятся в кельвинаторе при температуре -80–83 °С (Амелющенко и др., 2010).

A. sericeocanus – редкий вид, эндемик северной части побережья оз. Байкал. Подлежит региональной охране, включен в Красную книгу Республики Бурятия (2013) с присвоением 3 (NT) категории редкости – редкий вид.

Лимитирующие факторы. В окрестностях с. Турка часть популяции вида уничтожена во время подготовительных работ для строительства объектов особой экономической зоны туристско-рекреационного типа «Байкальская гавань». По-видимому, дальнейшее освоение территории приведет к полному исчезновению этого местонахождения (Жмудь и др., 2012). Угрозу популяциям создают экзогенные природные процессы на подвижных береговых песках в совокупности с высокой рекреационной нагрузкой. Местообитания вида на севере Байкала (острова Ярки и Миллионный) подвержены риску исчезновения из-за возможного изменения уровня воды в озере.

Принятые меры охраны. Введен в культуру в ЦСБС СО РАН с Дагарской губы в 1991 г., где отнесен к среднеперспективным для интродукции видам, требующим песчаных почв. Также при выращивании *in vivo* вид показал очень низкий процент прорастания и выживаемости. В искусственных условиях оказалась снижена фертильность растений, а хранение семян снижало их всхожесть (Семенова, 2007). Опыты по микроклональному размножению не привели к положительным результатам вследствие внутренней зараженности семян микроорганизмами (Липин, 2010). В 2012 г. из ур. Пески и в 2014 г. с о. Ярки семена заложены на длительное хранение в банк семян СИФИБР СО РАН и хранятся в кельвинаторе при температуре -80–83 °С.

Рекомендации по сохранению редких и эндемичных видов Прибайкалья

Astragalus olchonensis и *Astragalus sericeocanus*

1. Мониторинг состояния природных популяций.
2. Интродукция и реинтродукция в естественные условия произрастания, в том числе с помощью размножения в условиях *in vitro*.
3. Строгое соблюдение режима заповедной зоны Прибайкальского национального парка (Заповедное Прибайкалье) на перевеваемых песках о. Ольхон вблизи с. Песчанка – местообитание *A. olchonensis*.
4. Обеспечение сохранения популяции *A. sericeocanus* в ур. Пески на территории особой экономической зоны туристско-рекреационного типа «Байкальская Гавань».

ВЫВОДЫ

1. Ареал *Astragalus olchonensis* ограничен о. Ольхон. Указания, приводимые для материковой части побережья, ошибочны. *A. sericeocanus* распространен в пределах Северо-Байкальского и Прибайкальского районов Республики Бурятия. Указания для Баргузинского района не соответствуют действительности.

2. Анализ онтогенетической структуры *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* показал динамику соотношения онтогенетических групп в разные годы наблюдений. Это связано с влиянием климатических условий года наблюдений и антропогенной нагрузкой.

3. Одинаковые числа хромосом для *A. olchonensis* и *A. bifidus*, указывают, что они имеют более близкое родство между собой, чем с *A. versicolor*. Наличие добавочной В-хромосомы у *A. sericeocanus* указывает на его генетическую обособленность от *A. mongholicus*.

4. Низкий уровень дивергенции последовательностей ITS видов секции *Hemiphaca* не позволяет выявить филогенетический сигнал и достоверно установить взаимоотношения между *A. bifidus*, *A. olchonensis* и *A. versicolor*.

5. На основании данных аллозимного анализа видов секции *Cenantrum* подтверждается ее деление на подсекции *Elliptica* (*A. frigidus*) и *Semilunaria* (*A. mongholicus* и *A. sericeocanus*) по морфологическим признакам. Выявленные генетические отличия и сходства между *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* указывают на их видовую самостоятельность, с одной стороны и близкородственность с другой.

6. Лимитирующими факторами, ограничивающими развитие и существование популяций видов *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*, с одной стороны является антропогенное воздействие, а с другой стороны, произрастание на перевеваемых песках вносит определенные трудности в процессы закрепления растений и осуществления их жизнедеятельности. Местообитания *A. sericeocanus* на севере Байкала подвержены риску исчезновения из-за возможного повышения уровня воды в озере.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, включённых в Перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации для опубликования основных научных результатов диссертаций:

1. Жмудь Е.В., Елисафенко Т.В., Верхозина А.В., **Кривенко Д.А.**, Звягина Н.С., Дорогина О.В. Состояние популяции эндемичного вида *Astragalus olchonensis* (Fabaceae) на острове Ольхон (Байкал) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96. № 2. С. 245–255. – 0,67 / 0,11 п.л.
2. **Krivenko D.A.**, Kotseruba V.V., Kazanovsky S.G., Verkhozina A.V., Stepanov A.V. IAPT/IOPB chromosome data 11 // Taxon. 2011. Vol. 60. № 4. P. 1222. E. 12–13. – 0,06 / 0,01 п.л.
3. Жмудь Е.В., Елисафенко Т.В., **Кривенко Д.А.**, Верхозина А.В., Звягина Н.С., Дорогина О.В. Состояние ценопопуляций *Astragalus sericeocanus* (Fabaceae) – эндемика восточного побережья озера Байкал // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. № 10. С. 1310–1320. – 0,67 / 0,11 п.л.

4. **Кривенко Д.А.**, Казановский С.Г., Степанцова Н.В., Верхозина А.В., Алексеенко А.Л. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Байкальской Сибири // *Turczaninowia*. 2012. Т. 15. Вып. 1. С. 98–107. – 0,61 / 0,12 п.л.
5. Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Shatohina A.V., Rudyka E.G., Verkhozina A.V., **Krivenko D.A.** IAPT/IOPB chromosome data 14 // *Taxon*. 2012. Vol. 61. № 6. P. 1342–1344. E. 23–28. – 0,18 / 0,04 п.л.
6. Елисафенко Т.В., Жмудь Е.В., **Кривенко Д.А.** Эндемик Прибайкалья *Craniospermum subvillosum* (Boraginaceae): состояние популяций и перспективы охраны // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 1. С. 69–83. – 0,91 / 0,30 п.л.
7. **Krivenko D.A.**, Kazanovsky S.G., Verkhozina A.V., Chernova O.D., Dymshakova O.S., Turskaya A.L. IAPT/IOPB chromosome data 15 // *Taxon*. 2013. Vol. 62. № 5. P. 1077–1078. E. 15–18. – 0,12 / 0,02 п.л.
8. **Krivenko D.A.**, Kotseruba V.V., Kazanovsky S.G., Verkhozina A.V., Chernova O.D. IAPT/IOPB chromosome data 16 // *Taxon*. 2013. Vol. 62. № 6. P. 1356–1358. E. 4–8. – 0,18 / 0,04 п.л.
9. Probatova N.S., Verkhozina A.V., Rudyka E.G., **Krivenko D.A.** IAPT/IOPB chromosome data 16 // *Taxon*. 2013. Vol. 62. № 6. P. 1360–1361. E. 13–14. – 0,12 / 0,03 п.л.
10. Степанцова Н.В., **Кривенко Д.А.** Новый вид *Astragalus* (Fabaceae) с западного побережья Байкала (Иркутская область) // *Turczaninowia*. 2015. Т. 18. Вып. 1. С. 44–55. – 0,73 / 0,36 п.л.

Публикации в прочих научных изданиях:

11. **Кривенко Д.А.**, Петрук А.А. Экологическое состояние местообитаний *Primula pinnata* M. Pop. et Fed. в окрестностях д. Сарма (Западное побережье оз. Байкал) // Алтай: экология и природопользование: Тр. VII рос.-монг. науч. конф. молодых ученых и студентов: В 2-х частях. Бийск: БПГУ им В.М. Шукшина. 2008. Ч. 1. С. 39–42. – 0,24 / 0,12 п.л.
12. Верхозина А.В., **Кривенко Д.А.** Астрагал ольхонский – *Astragalus olchonensis* Gontsch. // Красная книга Иркутской области. Иркутск: ООО Изд-во Время странствий. 2010. С. 236. – 0,06 / 0,03 п.л.
13. Верхозина А.В., Маркарян М.А., **Кривенко Д.А.** Остролодочник трехлисточковый – *Oxytropis triphylla* (Pall.) Pers. // Красная книга Иркутской области. Иркутск: ООО Изд-во Время странствий. 2010. С. 256. – 0,06 / 0,03 п.л.
14. **Кривенко Д.А.**, Верхозина А.В., Маркарян М.А. К вопросу о распространении *Astragalus olchonensis* Gontsch. (Fabaceae Lindl.) // Вклад молодых ученых в биологические исследования: Международная школа-семинар молодых ученых. Иркутск: Изд-во Репроцентр А1. 2010. С. 25–28. – 0,24 / 0,08 п.л.
15. **Кривенко Д.А.**, Михайлова Ю.В., Кулакова Н.В., Верхозина А.В., Мачс Э.М., Коцеруба В.В. Исследование ITS некоторых представителей рода *Astragalus* L. // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Мат. Всерос. конф. с междунар. участием, посвященной памяти Л.В. Бардунова (1932–2008 гг.). Иркутск: Изд-во Института географии им В.Б. Сочавы СО РАН. 2010. С. 245–247. – 0,18 / 0,03 п.л.
16. **Krivenko D.A.**, Mikhaylova Y.V., Kulakova N.V., Verkhozina A.V., Machs E.M., Kotseruba V.V. ITS intragenomic polymorphism in *Astragalus* section *Hemiphaca* from Baikal Siberia // Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution: Proceeding of the V International Young scientists conference, dedicated to 160 anniversary from the birth of professor Frants Kamenskiy. Odessa: Pechatniy dom. 2011. P. 156. – 0,06 / 0,01 п.л.
17. Гамбург К.З., Казановский С.Г., Верхозина А.В., **Кривенко Д.А.** Реинтродукция как способ сохранения редких и исчезающих растений Прибайкалья // Экологический риск и экологическая безопасность: Мат. III Всерос. науч. конф. с междунар. участием: В 2-х томах. Иркутск: Изд-во Института географии им В.Б. Сочавы СО РАН. 2012. Т. 2. С. 235–237. – 0,18 / 0,05 п.л.
18. Казановский С.Г., Верхозина А.В., **Кривенко Д.А.**, Преловская Е.С., Гаченко А.С., Ружников Г.М., Федоров Р.К. База данных Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (IRK) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. статей по мат. XI Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: АРТИКА. 2012. С. 100–102. – 0,18 / 0,03 п.л.

19. **Кривенко Д.А.**, Дымшакова О.С., Беляев А.Ю., Верхозина А.В. Филогенетические связи видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus* L. (Fabaceae): молекулярно-генетический подход // Хромосомы и эволюция: Мат. VII конф. по кариологии, кариосистематике и молекулярной филогении и II Школы-Симпозиума молодых ученых памяти Г.А. Левитского. СПб: ООО Референт-бюро. 2013. С.70–73. – 0,24 / 0,06 п.л.
20. **Кривенко Д.А.**, Жмудь Е.В., Казановский С.Г. Онтогенез астрагала шелковистосевого (*Astragalus sericeocanus* Gontsch.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола: ООО СТРИНГ. 2013. Т. 7. С. 155–160. – 0,36 / 0,12 п.л.
21. **Кривенко Д.А.**, Казановский С.Г., Жмудь Е.В. Онтогенез астрагала ольхонского (*Astragalus olchonensis* Gontsch.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола: ООО СТРИНГ. 2013. Т. 7. С. 151–154. – 0,24 / 0,08 п.л.
22. Санданов Д.В., **Кривенко Д.А.** Астрагал шелковистоседой – *Astragalus sericeocanus* Gontsch. // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 2013. С. 518–519. – 0,12 / 0,06 п.л.
23. Санданов Д.В., **Кривенко Д.А.**, Будаева С.Б. Черепоплодник почтишерстистый – *Craniospermum subvillosum* Lehm. // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 2013. С. 486–487. – 0,12 / 0,04 п.л.
24. Дымшакова О.С., **Кривенко Д.А.** Генетическая структура и дифференциация популяций видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus* (Fabaceae) // Экология: популяция, вид, среда: Мат. Всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий. 2014. С. 49–58. – 0,61 / 0,30 п.л.
25. Дымшакова О.С., **Кривенко Д.А.** Изменчивость хлоропластной ДНК у видов рода *Astragalus* L. секции *Cenantrum* (Fabaceae) // Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: Сб. статей Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. лесотех. ун-та. 2014. С. 17–19. – 0,18 / 0,09 п.л.
26. Дымшакова О.С., **Кривенко Д.А.** Применение молекулярно-генетических маркеров для решения вопросов систематики секции *Cenantrum* рода *Astragalus* (Fabaceae) // Геномика и системная биология: Тез. VI Междунар. школы молодых ученых по молекулярной генетике. М.: ИМГ РАН. 2014. С. 20. – 0,06 / 0,03 п.л.

Подписано к печати 06.04.2015 г.

Формат 60*84/16. Объем 1,2 п.л. Тираж 100 экз. Заказ №
Издательство Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН.
664033 г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 1.