

УДК 581.5:582.998.1(571.151)

doi: 10.17223/19988591/41/4

**О.В. Дорогина¹, Е.В. Жмудь¹, Т.В. Елисафенко¹,
А.А. Ачимова², И.Н. Кубан¹, М.Б. Ямтыров²**

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Алтайский филиал Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН
«Горно-Алтайский ботанический сад», Республика Алтай, Россия

Состояние ценопопуляций редкого вида *Brachanthemum krylovii* Serg. (Asteraceae) в Республике Алтай

Работа выполнена в рамках проекта «Оценка морфогенетического потенциала популяций растений Северной Азии экспериментальными методами» (рег. номер 0312-2014-0001) при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (рег. номер 0312-2014-0001).

Представлены результаты исследований четырех ценопопуляций редкого вида *B. krylovii* в Центральном Алтае. Установлено, что под влиянием антропогенного воздействия (проведение круглогодичного выпаса) в ценопопуляциях *B. krylovii* происходит изменение жизненной формы от кустарника с немногочисленными побегами к вынужденному многопобеговому полукустарничку, что способствует поддержанию целостности популяции. При наличии выпаса происходят периодическое повреждение годичных побегов и нарушение возможности лигнификации особей; переход к жизненной форме полукустарничка сопровождается более интенсивным побегообразованием и увеличением числа генеративных побегов. К неблагоприятным погодным условиям (жаркая сухая погода) в сообществах, подверженных воздействию антропогенных факторов, особи адаптируются сокращением величины годичного прироста, снижением доли генеративных побегов и числа соцветий. В этих условиях ухудшается семеношение, но формируются более крупные по размерам семена. В изученных местообитаниях не отмечено наличия особей в прегенеративном периоде развития, выявлена их стабильная плотность и низкий процент семенификации (не более 20%).

Ключевые слова: жизненная форма; изменчивость морфологических признаков; восстановление природных популяций.

Введение

Сохранение биоразнообразия видового состава растительности невозможно представить без комплексных исследований факторов, влияющих на исчезновение редких видов, и возможностей их сохранения, в том числе в культуре, с использованием методов биотехнологии и реинтродукции в пределах мест их естественного произрастания [1–4]. Реконструкция природ-

ных популяций редких и исчезающих видов растений проводится методами транслокации (перенос живых растений или диаспор из другой части ареала) или реинтродукции (использование интродукционного материала) [5]. Использование реинтродукции при реконструкции (восстановлении) природных популяций является одним из эффективных способов поддержания воспроизводства популяций и инструментом для сохранения биоразнообразия [6]. Это актуально для видов, обладающих широким дизъюнктивным ареалом и хорошо размножающихся семенами или вегетативно [7–9]. Для видов семенного размножения посев семенами в грунт оказывается предпочтительным в тех случаях, когда рассада особей редкого вида приживается с трудом [10]. Однако в ряде случаев реконструкция методом реинтродукции рассадой или транслокацией взрослыми растениями может дать лучшие результаты, чем посев семенами [11, 12]. Между тем, как указывают некоторые авторы, все методы по восстановлению природных популяций экономически весьма затратны, и в первоочередную задачу должны входить исследования редких видов для сохранения уже существующих популяций [13–14]. Выбор методов восстановления природных популяций возможен только после изучения биологии прорастания семян, онтогенеза, состояния природных популяций. Это особенно актуально для эндемиков, нуждающихся в специфических почвенно-климатических условиях, занимающих сравнительно небольшие территории и имеющих проблемы с семенным и вегетативным возобновлением. *Brachanthemum krylovii* Serg. является таким видом.

Род *Brachanthemum* DC. (*Asteraceae*) на территории Республики Алтай представлен двумя видами: *Brachanthemum krylovii* Serg. и *Brachanthemum baranovii* ((Krasch. et Poljak). Krasch.). Последний занесен в Красную книгу Республики Алтай [15] под статусом «вероятно исчезающий» и определен как гибрид между *Brachanthemum krylovii* и *Chrysanthemum sinuatum* Ledeb. [16, 17].

B. krylovii – узколокальный эндемик Центрального Алтая. Занесен в Красную книгу Республики Алтай как уязвимый вид [15]. Согласно проведенным флористическим исследованиям, в пределах Онгудайского района Республики Алтай представлен довольно широко [16, 18–20].

С целью принятия мер по сохранению вида разработаны биотехнологические методы регенерации растений вида *in vitro* [21], описан его кариотип [22]. Г.П. Семеновой [23] *B. krylovii* отнесен к видам, неперспективным для интродукции в лесостепной зоне Западной Сибири. До настоящего времени практически не исследовано состояние популяций *B. krylovii* в локальных местообитаниях, не рассмотрены его адаптивные возможности. У исследователей нет единого мнения в отношении жизненной формы *B. krylovii*. Для некоторых образцов жизненная форма определена как кустарничек [24, 25], полукустарничек [26] или полукустарник [19].

Цель данного исследования – изучение состояния природных популяций *B. krylovii* в различных эколого-географических условиях Республики Алтай, адаптивного потенциала и возможностей сохранения вида.

Материалы и методика исследования

Брахантемум Крылова (*Brachanthemum krylovii* Serg.) – стержнекорневое поликарпическое растение, кустарник или полукустарничек, формирующее одну или несколько одревесневающих скелетных осей, расположенных орто- или анизотропно (рис. 1). Листья перисто-раздельные с 2–3 парами долей. Цветки собраны в корзинку диаметром 0,3–0,7 см. Синфлоресценция представляет собой кисть из щитков. Язычковые цветки желтого цвета.

Популяции *B. krylovii* распространены в основном в пределах Онгудайского района Республики Алтай (РА). Нами изучены четыре ценопопуляции (ЦП) в 2013–2015 гг. на абсолютных высотах 860–1 060 м (табл. 1). Особи из этих ЦП произрастали на известняковых субстратах, приуроченных к остепненным склонам южной или юго-западной экспозиции. Проективное покрытие травостоя в местообитаниях данного вида, как правило, невысокое и не превышало 20–30%.

Антропогенная нагрузка нами дифференцирована по мере удаленности от населенных пунктов, что соответствует неодинаковой степени выпаса. ЦП 1 находится на расстоянии около 7 км от села Кулада и в 2 км от с. Боочы на загороженной территории с регламентированным антропогенным воздействием (зимний выпас) (см. табл. 1). Растения из ЦП 2 на окраине с. Кулада подвергаются наиболее сильному антропогенному воздействию, так как здесь осуществляется беспрепятственный круглогодичный выпас скота. ЦП 3 располагается рядом с Чуйским трактом, в относительном удалении от крупных населенных пунктов, но антропогенная нагрузка на сообщество, на наш взгляд, сопоставима с отмеченной в ЦП 1 и ЦП 2. Таким образом, сообщества в данных трех местообитаниях подвергались антропогенной нагрузке (выпас сельскохозяйственных животных) (см. табл. 1). ЦП 4 находится в труднодоступном для сельскохозяйственных животных месте в долине р. Шавла, в 25 км от с. Белый Бом. Данное местообитание практически не нарушено. Таким образом, антропогенное воздействие испытывают растения *B. krylovii* в ЦП 1–3, а в ЦП 4 антропогенная нагрузка практически отсутствует.

Исследования *B. krylovii* проведены в 2013–2015 гг. в фазах бутонизации (24.06.2013 г., 5–7.07.2014 г., 6.07.2015 г.) и цветения – начала плодоношения (11–12.08.2013 г. и 20.08.2015 г.). При описании ЦП определяли экологическую плотность по методике Ю. Одум [27]. В относительно больших по площади популяциях (ЦП 1 и ЦП 4) использовали случайно-регулярный метод, при котором закладывали от 2 до 4 трансект поперек склона, включающих по 10 площадок размером 1 м², располагавшихся в трансекте подряд. Трансекты закладывались параллельно друг другу на расстоянии 1 м. В небольших по размеру ЦП 2 и ЦП 3 определяли численность и плотность особей (шт./м²) [plants per square meter, pl/m²] и площадь популяции на всем участке.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Характеристика местообитаний *Brachanthemum krylovii*
в Онгудайском районе Республики Алтай**
[Characteristics of *Brachanthemum krylovii* habitats in Ongudai district of the Altay Republic]

№ ЦП [CP]	Местонахождение ЦП; координаты [Location of the CP, coordinates]	Абсолютная высота, (м над ур. м.), экспозиция склона (эксп. скл.) [Absolute altitude, (m above sea level), slope exposure (exp.s)]	Доминирующие виды растений; (всего видов) [Dominant plant species; (Total of species)]
CP 1	Окрестности с. Боочы [Surroundings of Boochy village]; 50°43'50"N 85°48'04"E	1 040 м; каменистый скл. юго-западной эксп. [Rocky south-west slope]	<i>Allium vodopjanovae</i> N.V. Friesen s.str. (<i>A. tenuissimum</i>), <i>Artemisia commutata</i> Bess.), <i>Hedysarum gmelinii</i> Ledeb., <i>Potentilla acaulis</i> L., <i>P. crebridens</i> Juz., <i>Thermopsis mongolica</i> Czeffr., <i>Thymus altaicus</i> Klok. et Desj.-Shost.; (23)
CP 2	С. Кулада [Kulada village]; 50°43'21"N 85°48'03"E	1 060 м; каменистый скл. холма южной эксп. [Rocky south slope]	<i>Alyssum obovatum</i> (C.A. Mey.) Turcz., <i>Artemisia frigida</i> Willd., <i>Berberis sibirica</i> Pall., <i>Chamaerhodos altaica</i> (Laxm.) Bunge, <i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link., <i>Ephedra equisetina</i> Bunge, <i>Thymus altaicus</i> , <i>Youngia tenuifolia</i> (Willd.) Babc. et Stebbins; (15)
CP 3	Устье р. Чуи (Чуй-Оозы) [The mouth of the Chuya river (Chuy-Oozy)]; 50°24'04"N 86°40'33"E	860 м; каменистый скл. холма южной эксп. [Rocky south slope]	<i>Echinops humilis</i> M. Bieb., <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Iris humilis</i> Georgi, <i>Orostachys spinosa</i> (L.) C.A. Mey., <i>Carex pediformis</i> C.A. Mey.; (21)
CP 4	Окрестности с. Белый Бом [Surroundings of Belyy Bom village]; 50°09'38"N 86°52'32"E	950 м; скл. юго-западной эксп., осыпь [South-west slope]	<i>Artemisia rutifolia</i> Steph. ex Spreng., <i>Ephedra fedtschenkoae</i> Paulsen, <i>Caragana pygmaea</i> (L.) DC., <i>Galium coriaceum</i> Bunge, <i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst., <i>Orostachys spinosa</i> , <i>Panzeria canescens</i> Bunge; (12)

В каждой ЦП изучали произвольную выборку от 10 до 20 зрелых генеративных особей без внешних признаков дезинтеграции каудекса. Нами исследованы 14 метрических и аллометрических морфологических количественных признаков вегетативной и генеративной сферы. Длину годичного прироста, число листьев и корзинок определяли для наиболее развитого побега, листья измеряли в средней его части. Семенную продуктивность пересчитывали на соплодие по методике И.В. Вайнагий [28]. В каждой популяции изучено 20 соцветий, по одному с особи. В сравнительном плане охарактеризована семенная продуктивность у особей из ЦП 1 и ЦП 2

в 2013 и 2015 гг. (во II и III декаде августа соответственно). Исследованы показатели семенной продуктивности в расчете на одно соплодие (корзинку): потенциальной (ПСП) – число семязачатков в одном соплдии, реальной (РСП) – число завязавшихся семян, и процент семенификации – отношение РСП к ПСП, выраженное в процентах. Усредненную семенную продуктивность на особь определяли как произведение средних значений числа семян в соплдии, числа соцветий на побеге, числа генеративных побегов у особи. В образцах из этих двух местообитаний изучена морфология семян (20–30 шт.). Семена замачивали на 12–18 ч и измеряли их размеры на стереомикроскопе Carl Zeiss Stereo Discovery V12 с цветной цифровой камерой высокого разрешения AxioCam MRc-5 и программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений (Germany). В обозначение ЦП входит номер местообитания (1–4) и фаза сезонного развития (А – бутонизация, Б – цветение-плодоношение) (А - budding; В - flowering-fruiting); две последние цифры обозначают год проведения исследований (2013, 2014, 2015). Особи из ЦП 1 и ЦП 2 изучены в трех вариантах: ЦП 1В–13, 1А–14, 1А–15 и 2В–13, 2А–14, 2А–15 соответственно. Кроме того, однократно изучены особи из ЦП 3 в 2013 г. и ЦП 4 в 2014 г. (3В–13 и 4А–14). У особей из ЦП 1 в 2013 г. изучена изменчивость некоторых морфологических признаков в фазе бутонизации (высота особей, длина годичного прироста, число и размер листовых пластинок). Таким образом, сравнительные исследования в разных эколого-географических условиях проведены в фазе бутонизации в 2014–2015 гг. (ЦП 1, ЦП 2, ЦП 4), цветения–начала плодоношения – у особей в 2013 г. (ЦП 1, ЦП 2, ЦП 3). Особи в условиях культуры выращены из семян лабораторно-теплично-грунтовым методом [29]. Статистическая обработка проведена по Г.Н. Зайцеву [30] с использованием пакетов программ StatSoft STATISTICA и MS Excel. Обсуждаются результаты только статистически значимых отличий средних значений признаков в выборках, оценка которых проведена по непараметрическому U-критерию Вилкоксона–Манна–Уитни при $p < 0,05$ [31].

Результаты исследования и обсуждение

Для определения адаптивных особенностей *B. krylovii* нами исследованы морфологические характеристики особей этого вида в различных эколого-географических условиях и в разные по погодным условиям периоды вегетации. Установлено, что в изученных местообитаниях растения соответствуют описанию, сделанному для *B. krylovii* И.М. Красноборовым [19].

В местообитаниях с регулярным проведением выпаса (ЦП 1–3) у особей этого вида нами отмечено анизотропное расположение одревесневшей базальной части побегов. При наличии пастбищной нагрузки у особей наблюдалось регулярное повреждение ежегодно формирующихся годичных побегов, часто их полное обкусывание животными, в результате чего растения в таких местообитаниях оставались низкорослыми, их базальная часть

располагалась в основном анизотропно, а ортотропное нарастание побегов нарушено (рис. 1, А).

Ранее А.А. Ачимовой и В.П. Орловым [32] показано, что при отсутствии антропогенной (пастбищной) нагрузки в естественных условиях, например в долине р. Шавлы, особи *B. krylovii* достигали больших размеров и приобретали форму кустарника, а их побеги нарастали ортотропно. Авторы отмечали, что «из всех исследованных известных популяций брахантемума это единственное место, где растение имеет кустарниковую жизненную форму. Высота растений варьировала от 76 до 121 см, толщина стеблей у основания корневой шейки составила 15–25 мм» [32]. В 2014 г. нами исследованы растения в ЦП 4, произраставшие поблизости от изученного ранее этими авторами местообитания (в пределах 400–500 м от него) (см. табл. 1, рис. 1, В).

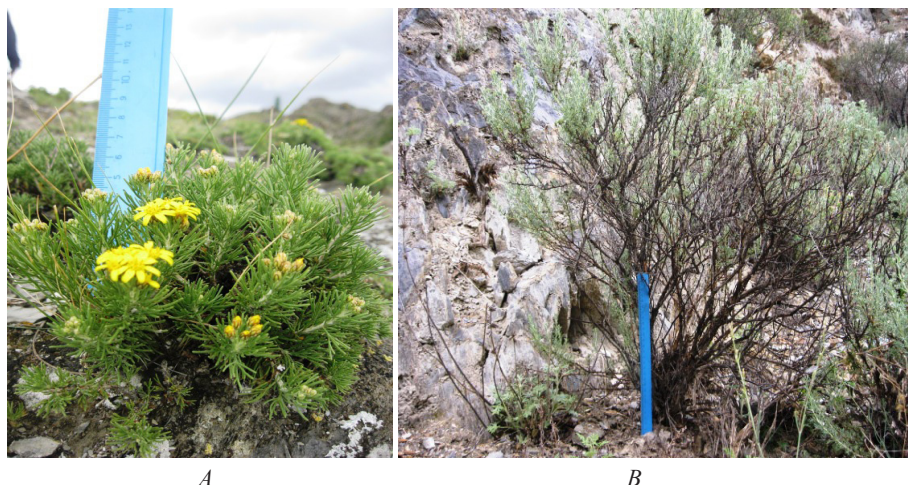


Рис. 1. *Brachanthemum krylovii* в Республике Алтай: А – особи из ЦП 1А–15, вынужденные полукустарнички; В – особи из ЦП 4А–14 кустарниковой жизненной формы (длина линейки 30 см). Фото Е.В. Жмудь

[Fig. 1. *Brachanthemum krylovii* in the Altai Republic: А - Plants from CP 1A-15, forced dwarf shrubs; В - Plants from CP 4A-14, shrub life form; the length of the ruler is 30 cm. Photo is made by EV Zhmud]

В пределах данной ЦП, расположенной в труднодоступном месте, выпас не осуществлялся, и растения *B. krylovii* достигали высоты, почти на порядок большей, чем в местообитаниях с наличием выпаса. В данном местообитании жизненная форма растений – кустарник. Площадь ЦП 4 составляла около 100 м². Мы не обнаружили высокорослых особей, изученных ранее, так как их прежнее местообитание в год проведения данных наблюдений оказалось затопленным при весеннем половодье в результате изменения русла р. Шавлы.

У зрелой генеративной особи *B. krylovii* число годичных побегов варьировало в зависимости от условий местообитания (табл. 2). При отсутствии выпаса в течение сезонного развития побегов у особей из ЦП 4 происходила

лигнификация годичных побегов, что приводило к нарастанию скелетных осей и обеспечивало генеративные органы растений качественно иными условиями для образования семян. У особей из данного местообитания развивалось статистически значимо ($p < 0,05$) меньше побегов, чем у особей из условий с наличием антропогенного воздействия (выпаса). У представителей из ЦП 4 общее число побегов в растениях в среднем не превышало 10, тогда как в ЦП 1 и 2, в условиях антропогенного воздействия, этот показатель значительно, почти на порядок, выше.

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Морфологические характеристики *Brachanthemum krylovii*
в Республике Алтай в 2013–2015 гг.**

[Values of *Brachanthemum krylovii* morphological features in the Altai Republic in 2013–2015]

№ ЦП, фаза, год [CP, phase, year]	Па- ра- мет- ры [Pa- ra- me- ters]	Высота рас- тения, см [Height of the plant, cm]	Длина прирос- та, см [Length of annual growth, cm]	Число годичных побегов [Number of annual shoots]			Доля генера- тивных побегов [Propor- tion of genera- tive shoots], %	Число [Number]	
				вегета- тивных [vege- tative]	генера- тивных [gene- rative]	общее [total]		листьев [leaves]	соцве- тий [inflores- cences]
1В–13	1*	12,1±0,4	7,3±0,3	55,7±5,1	19,0±1,7	74,7±5,4	27,4±2,5	—	9,6±1,2
	2**	16,7	9,6	42,0	41,4	33,2	43,0	—	50,2
	3***	9,0–16,5	—	20,0–95,0	5,0–38,0	35,0–114,0	6,3–46,7	—	5,0–21,0
2В–13	1	7,9±0,5	6,1±0,4	35,7±6,8	41,0±9,5	76,8±8,4	48,6±7,4	—	7,4±0,5
	2	27,2	29,5	86,9	105,8	50,2	70,0	—	30,0
	3	5,0–14,0	3,0–11,5	5,0–102,0	5,0–172,0	27,0–184,0	6,7–100,0	—	4,0–13,0
3В–13	1	14,3±1,6	8,6±0,9	80,3±12,3	19,0±7,1	99,3±15,3	17,48±4,28	14,3±1,2	22,8±2,0
	2	32,6	30,0	43,4	105,0	43,6	69,25	23,6	24,3
	3	5,0–20,0	6,5–14,0	31,0–137,0	5,0–61,0	37,0–146,0	6,2–42,4	9,0–18,0	17,0– 32,0
1А–14	1	9,0±0,7	8,3±0,7	36,8±5,5	18,8±4,4	55,6±7,0	33,4±5,8	21,0±1,9	10,3±1,3
	2	24,1	27,1	47,5	73,5	39,9	54,8	27,9	40,2
	3	6,0–12,5	5,0–11,5	10,0–75,0	4,0–47,0	22,0–91,0	14,6–56,0	12,0– 31,0	6,0–18,0
2А–14	1	6,1±0,7	6,9±0,3	54,2±6,7	23,3±5,4	77,5±9,3	29,0±4,8	20,4±1,6	—
	2	36,2	12,7	39,1	73,3	37,9	52,5	24,1	—
	3	3,0–10,0	6,0–9,0	29,0–90,0	3,0–54,0	46,0–134,0	3,2–53,2	12,0– 28,0	—
4А–14	1	57,7±3,1	8,9±0,6	6,2±0,9	4,8±0,8	11,0±1,1	44,4±5,0	18,1±1,0	14,7±2,2
	2	22,2	23,7	58,2	65,8	40,5	46,3	19,8	61,8
	3	36,0–80,0	5,5–12,0	1,0–15,0	2,0–11,0	4,0–18,0	11,8–83,3	14,0– 27,0	5,0–38,0
1А–15	1	8,1±0,4	4,3±0,3	53,8±3,9	9,8±1,3	64,2±0,2	15,8±2,2	17,2±1,0	6,3±0,4
	2	25,1	32,2	39,6	70,5	33,7	74,1	31,0	34,6
	3	5,2–13,5	2,4–8,0	22,0–91,0	1,0–28,0	29,0–102,0	1,2–41,4	10,0–31,0	2,0–13,0
2А–15	1	5,8±0,5	4,7±0,3	48,6±7,0	15,9±2,5	64,6±6,9	28,2±4,1	17,2±1,3	6,3±0,3
	2	39,7	31,3	71,4	78,8	53,1	72,8	37,6	25,7
	3	1,5–10,5	1,9–8,2	6,0–143,0	1,0–44,0	16,0–152,0	2,6–62,5	9,0–31,0	2,0–10,0

Примечание. 1* – среднее арифметическое значение ± ошибка средней; 2** – коэффициент вариации, %; 3*** – диапазон значений. Прочерк означает отсутствие данных.

[Note. 1* Mean value ± Error; 2** Coefficient of variation, %; 3*** Range of values. A dash indicates the absence of data].

На основании проведенных исследований можно утверждать, что свойственная *B. krylovii* жизненная форма – кустарник (у особей из ЦП 4), а при выпасе особи трансформируются в полукустарничек (в ЦП 1–3). Подобная ситуация ранее отмечена для других видов – кустарников и древесных растений – в культуре при обмерзании побегов. При этом в результате формировалась жизненная форма «вынужденные полукустарники или полукустарнички» [33]. У особей *B. krylovii* подобная жизненная форма образуется под воздействием антропогенных факторов в естественных условиях. Вынужденные полукустарнички *B. krylovii* ежегодно формируют десятки годичных побегов, которые при наличии периодического повреждения травоядными сельскохозяйственными животными не имеют возможности лигнификации. Годичным побегам свойственна высокая хрупкость. Они легко ломаются даже при незначительном механическом воздействии. Эта особенность также не способствует ортотропному нарастанию скелетных осей, но, вероятно, может играть положительную роль в сохранении особей. Вид растет на рухляковых склонах [20], и в результате воздействия на растения определенной неустойчивости субстратов (осыпание, смещение) нарушение целостности побегов приводит не к гибели растения, а к утрате или повреждению отдельных побегов. Эта отличительная черта способствует сохранению особей также в случае антропогенных воздействий (выпаса). Таким образом, в трех местообитаниях *B. krylovii*, характеризующихся наличием выпаса, особи формируются как многопобеговые вынужденные полукустарнички, не превышающие 5–10 см в высоту. При отсутствии выпаса растения вида являются кустарниками с хорошо сформированными скелетными осями и немногочисленными годичными побегами.

В изученных ЦП *B. krylovii* отмечена неодинаковая экологическая плотность особей в различных эколого-географических условиях. Наименьшие значения этого показателя выявлены в ЦП 3–13 (0,2 шт./м²), а наиболее высокие отмечены в ЦП 2–13, подверженной круглогодичному выпасу (2,9–7,4 шт./м²). Доля генеративных особей в ЦП 1–13, ЦП 2–13 и ЦП 3–13 в августе 2013 г. составила более половины от общего их числа (65%, 59% и 78% соответственно). В ЦП 4–14 плотность произрастания особей имела средние значения и составила 1,3 шт./м². За время проведения исследований особи прегенеративного периода нами не обнаружены.

Феноритмы *B. krylovii* зависели от погодных условий вегетационного периода и несколько отличались в различных местообитаниях. В 2014 г. у особей вида в разных ЦП нами отмечена неодинаковая скорость наступления фазы бутонизации. Так, для особей из ЦП 1 и ЦП 4 наступление фазы массовой бутонизации отмечено 5–7 июля, а у представителей из ЦП 2 данная фаза развития в этот срок еще не отмечена. Массовое цветение, по проведенным наблюдениям, начиналось обычно в августе, но отдельные особи зацветали в начале июля. Раннее наступление этой фазы сезонного развития и продолжительное цветение растений играют важную приспособительную

роль, так как «массовое цветение наступает обычно в середине августа, когда вероятны ночные заморозки, и продолжается до конца сентября, что затрудняет успешное семенное возобновление» [20]. Вероятно, поэтому ростовые и размерные характеристики особей *B. krylovii* отличались в различных эколого-географических условиях в одни и те же периоды проведения наблюдений ($p < 0,05$). Например, годовичные побеги *B. krylovii* (ЦП 1А–13, ЦП 1В–13) сохраняли способность к апикальному росту вплоть до начала цветения, удлиняясь от наступления фазы бутонизации в среднем в 1,2 раза.

Различие по размерам органов у особей вида в одном и том же местобитании может быть обусловлено неодинаковой скоростью их сезонного развития в разные по погодным условиям периоды вегетации. В 2013 г. у представителей из ЦП 1, изученных в фазе бутонизации (III декада июня 2013 г.), отмечены более крупные листовые пластинки ($1,82 \pm 0,07$ см в длину и $1,32 \pm 0,07$ см в ширину) по сравнению с изученными в 2015 г. (I декада июля) – $1,22 \pm 0,04$ см в длину и $0,51 \pm 0,04$ см в ширину соответственно ($p < 0,05$). Средняя длина годовичного прироста составила $5,8 \pm 0,3$ см, число листьев в данной фазе развития – $18,1 \pm 0,7$, что находилось в пределах средних значений за весь период наблюдений 2013–2015 гг. Погодные условия весной данного вегетационного периода характеризовались сухой аномально теплой погодой в середине–конце апреля, холодным маем с периодическими (до -2 – -7°C) заморозками, более низкой (на 2 – 3°) по сравнению с предыдущим годом среднемесячной температурой и периодическими осадками в виде дождя, переходящего в мокрый снег. Лето 2013 г. оказалось прохладным и дождливым. Июнь был самым прохладным из летних месяцев, в июле температура опускалась ниже прошлогодних значений на 1 – 3°C , в августе жаркая погода также не отмечена [34].

Сравнение количественных морфологических характеристик у особей *B. krylovii* в ЦП 1–ЦП 3, находившихся в условиях антропогенного воздействия, проведенное в фазе цветения–начала плодоношения во II декаде августа этого года, показало, что более высокими значениями высоты особей, длины их годовичного прироста, числа побегов и соцветий, отличались особи из ЦП 3 ($p < 0,05$). Однако у ее представителей отмечены меньшие соотношения числа генеративных и вегетативных побегов ($0,24 \pm 0,01$; $\text{Cv } 93,1\%$), доля генеративных побегов и в 2–3 раза ниже средние значения облиственности, чем у особей из ЦП 1 и ЦП 2 (см. табл. 2). В этот же период наблюдений в пределах ЦП 2 особи характеризовались более низкой длиной побегов, минимальным числом вегетативных побегов и соцветий ($p < 0,05$) (см. табл. 2). К отличительным особенностям ее представителей можно отнести наиболее высокое число генеративных побегов и их высокую долю, составлявшую почти половину от общего числа сформированных побегов, а также наиболее высокое соотношение числа генеративных и вегетативных побегов по сравнению с представителями из ЦП 1 ($p < 0,05$) ($3,7 \pm 1,2$; $\text{Cv} = 145\%$ и $0,41 \pm 0,05$; $\text{Cv} = 55,7\%$ соответственно). Особи из ЦП 1 по изученным коли-

чественным показателям в данный период наблюдений занимали промежуточное положение (см. табл. 2).

В 2014 г. в связи с более благоприятными погодными условиями для роста и развития растений в сравнительно близкие (с 2013 г.) календарные сроки проведения исследований у особей из ЦП 1 и ЦП 2 выявлены более высокие значения длины годичного прироста побегов и наиболее высокая облиственность по сравнению с растениями из этих местообитаний в другие годы наблюдений ($p < 0,05$). Согласно метеорологическим данным, весной этого года (29–31 мая) в Онгудайском районе выпало 1–2 месячные нормы осадков (при среднемноголетних нормах температуры), что положительно повлияло на ростовые характеристики растений даже при наличии необычно поздних весенних заморозков в I декаде июня, что позже среднемноголетних сроков на 9–15 дней [32]. Погодные условия повлияли и на потенциальную семенную продуктивность растений. У представителей из ЦП 2 доля генеративных побегов в 2014 г. составила меньшую величину, чем в предыдущем. У особей из ЦП 1 в начале июля 2014 г. в условиях аномально высокого количества осадков, выпавших в конце мая [35], сформировалось в 1,6 раза больше бутонов, чем в 2015 г. в этот же период времени.

Различия по средним значениям высоты растений, отмеченные в 2014 г. в фазе бутонизации у особей из ЦП 4, где особи обладали кустарниковой жизненной формой, связаны с отсутствием выпаса. Доля генеративных побегов у особей из данной ЦП также более высока, хотя общее число побегов, в том числе генеративных, минимальное по сравнению с изученными особями вида в других местообитаниях в течение трехлетнего срока наблюдений ($p < 0,05$). В условиях антропогенного воздействия в 2014 г. у особей из ЦП 1 и ЦП 2 отмечены сходные ростовые характеристики. Сравнение показало, что в данный период наблюдений апикальное нарастание побегов, выраженное в длине годичного побега, оказалось меньшим у особей из ЦП 2 ($p < 0,05$). У представителей из этой ЦП доля генеративных побегов в данный срок наблюдений наполовину уменьшилась по сравнению с предыдущим годом исследований (см. табл. 2).

Нами выявлена минимальная длина годичного прироста за трехлетний период проведения наблюдений у особей *B. krylovii* из ЦП 1 и ЦП 2 в 2015 г. в фазе бутонизации (I декада июля). В этот год отмечена ранняя, но затяжная весна. Температурный режим весной имел сходный характер с прошлым годом, но осадки распределились более равномерно, а их количество превышало среднемноголетние нормы. Лето отличалось от 2014 г. по температурному режиму и увлажнению. В течение всего летнего периода установилась жаркая погода с недобором осадков в начале и конце сезона. Выявлено превышение среднегодовых норм среднемесячных температур на 1–2°C по сравнению с аналогичным периодом прошлого года. Жаркая погода с низкой относительной влажностью воздуха уже в III декаде июня в Онгудайском районе привела к сильному иссушению верхнего слоя почвы [36].

Данные погодные условия не способствовали успешному развитию *B. krylovii*. У представителей вида в ЦП 1 и ЦП 2 в фазе бутонизации к I декаде июля сформированы годовичные побеги минимальной длины за весь период наблюдений и минимальное число бутонов. Число генеративных побегов оказалось в 1,5–1,9 раза ниже по сравнению с прошлогодними показателями ($p < 0,05$). У особей из ЦП 1 доля генеративных побегов в данный период наблюдений не превысила половину от числа побегов, сформированных в другие годы наблюдений (см. табл. 2).

У представителей из ЦП 2, в местообитании с более длительным круглогодичным антропогенным воздействием на сообщество, отмечена более низкая средняя длина годовичных побегов в этот период проведения наблюдений, чем у особей из ЦП 1, что зафиксировано и в предыдущие годы. При этом число сформированных генеративных побегов и их доля у особи характеризовались более высокими значениями по сравнению с отмеченными у особей из ЦП 1 ($p < 0,05$) (см. табл. 2).

Нами выявлено, что варьирование значений у изученных морфологических признаков *B. krylovii* изменялось от нормальных до аномальных значений (см. табл. 2). Нормальное варьирование отмечено у размерных признаков – высоты особей, длины годовичного прироста, размеров корзинки и потенциальной семенной продуктивности. Большое и аномальное варьирование выявлено для признаков, характеризующих воздействие на растения погодных условий текущего вегетационного периода: числа листьев, сформированных побегов, генеративных и вегетативных, и параметров реальной семенной продуктивности: числа соцветий, семян, процента семенификации.

Особи *B. krylovii* размножаются исключительно семенным путем. В период проведения исследований в пределах изученных ЦП нами не обнаружено молодых особей *B. krylovii*, находившихся в прегенеративном периоде развития. Семенная продуктивность *B. krylovii* невысока и не превышала пятой части от числа сформированных семязачатков. Семена *B. krylovii* полноценные, дифференцированные, с хорошо сформированным зародышем, крупными семядолями и развитым зародышевым корешком. Размеры и масса семян у особей в ЦП 1 и ЦП 2 в 2013 г. статистически значимо не отличались (длина семени в ЦП 1 составила $2,00 \pm 0,03$ мм, а масса – $34,30 \pm 0,02$ мг, а в ЦП 2 – $2,10 \pm 0,05$ и $34,20 \pm 0,04$ соответственно).

Сравнение некоторых параметров семенной продуктивности у особей *B. krylovii* из ЦП 1 и ЦП 2 показало, что в более влажном и прохладном 2013 г. у представителей из ЦП 1 отмечены более высокие значения потенциальной семенной продуктивности по сравнению с особями из ЦП 2 ($p < 0,05$). В 2015 г. нами выявлена стабильность ее потенциальных показателей у изученных представителей в обоих местообитаниях. Реальная семенная продуктивность варьировала от 0 до 14 семян на соплодие (рис. 2).

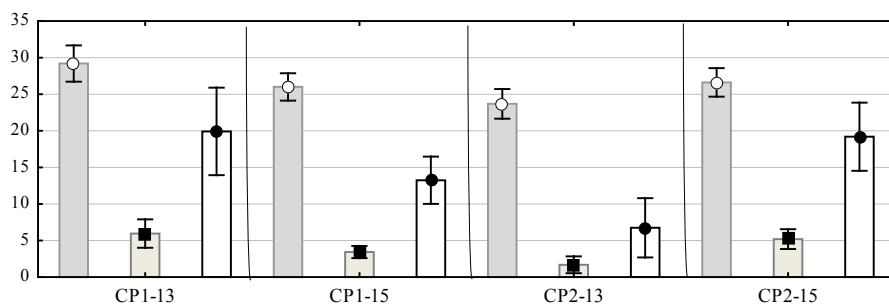


Рис. 2. Семенная продуктивность *Brachanthemum krylovii* в Республике Алтай в 2013 г. (II декада августа) и 2015 г. (III декада августа). По оси ординат – средние значения признаков с 95%-ным доверительным интервалом, по оси абсцисс – номера ЦП (1 и 2),

изученных в 2013 и 2015 гг. Обозначения: – средняя потенциальная семенная продуктивность в расчете на соплодие; – реальная семенная продуктивность в расчете на соплодие; – процент семенификации

[Fig. 2. Seed productivity of *Brachanthemum krylovii* (Altai Republic) in 2013 (II decade of August) and in 2015 (III decade of August). On the X-axis - Mean values of the characteristics with 95% confidence interval; on the Y-axis - Numbers of CP (1 and 2), studied

in 2013 and 2015. Symbols: - Average potential seed productivity per infructescence; - Real seed productivity per infructescence; - Percentage of seminification]

У особей из ЦП 1 показатели потенциальной семенной продуктивности не отличались в разные годы наблюдений, а показатели реальной семенной продуктивности в 2013 г. оказались значимо выше по сравнению с 2015 г. (см. рис. 2). Так, в 2013 г. средняя семенная продуктивность в пересчете на особь в 3 раза превышала этот показатель по сравнению с 2015 г. (1 094 и 329 шт. семян на особь соответственно). Также в разные годы у особей из данной ЦП отличалась форма соплодий. В 2013 г. формировались более округлые соплодия, а в 2015 г. – более узкие и длинные (табл. 3). Кроме того, выявлено, что у особей из этой ЦП в течение более засушливого 2015 г. образовывались более крупные семена (длиннее и тяжелее), чем в 2013 г. [31, 33]. Так, масса 1 000 семян составила $34,53 \pm 0,02$ и $34,30 \pm 0,1$, их длина – $2,27 \pm 0,24$ и $2,09 \pm 0,15$ соответственно.

У особей из ЦП 2 наблюдалась противоположная картина: в более засушливом 2015 г. отмечена более высокая (на 38%) семенная продуктивность по сравнению со значением этого признака в 2013 г. (см. рис. 3). Таким образом, у особей из данной ЦП более высокая РСП и высокий процент семенификации отмечены в засушливом и жарком 2015 г. по сравнению с показателями, полученными в более влажный и прохладный вегетационный период в 2013 г.

Таким образом, особи в каждой изученной ЦП отличаются определенными адаптивными особенностями. В условиях антропогенного воздействия метеоусловия в разные по погодным условиям периоды вегетации неодина-

ково влияли на изменчивость длины генеративных побегов, числа и размеров листьев и соцветий и некоторые параметры семенной продуктивности у особей вида.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Размеры корзинок у особей *Brachanthemum krylovii* в ценопопуляциях в 2013 и 2015 гг. в фазе плодоношения в Республике Алтай
[The anthodium size in *Brachanthemum krylovii* cenopopulations in the fruiting period (Altai Republic, 2013 and 2015)]

№ ЦП [№ CP]	Длина, см [Length, cm]		Ширина, см [Width, cm]		Длина/ширина [Length/Width]	
	1*	2**	1	2	1	2
1B–13	0,52±0,01	8,33	0,50±0,01	13,25	0,97±0,02	11,48
1B–15	0,67±0,01	8,35	0,40±0,01	12,29	0,61±0,02	17,77
2B–13	0,55±0,01	9,37	0,46±0,01	10,70	0,85±0,02	12,21
2B–15	0,70±0,01	9,62	0,41±0,01	7,34	0,59±0,02	12,59

Примечание. 1* – среднее значение ± ошибка; 2** – коэффициент вариации, %.
[Note. 1* - Mean value ± Error; 2** - Coefficient of variation, %]

Нами начаты исследования возможности реконструкции природных популяций *B. krylovii*. Сложность расширения культигенного ареала *B. krylovii*, облигатного кальцефита, заключается в необходимости создания специфических условий для выращивания в интродукционных центрах. Наши попытки проведения реконструкции природных популяций рассадой этого вида растений, полученной в Центральном сибирском ботаническом саду (г. Новосибирск), пока не увенчались успехом. Пересаженные виргинильные особи в естественных условиях (Республика Алтай, Чуй-Оозы) либо не приживались в течение периода вегетации в текущем году, либо не возобновлялись на следующий. Невозможность использования метода транслокации живыми растениями обусловлена формированием у них мощной стержнекорневой системы, наличием плотного каменистого субстрата в местах произрастания вида и отсутствием в большинстве популяций особей прегенеративного периода (с незначительно развитой корневой системой), которые можно использовать в качестве доноров для пересадки. Поэтому в качестве одной из мер охраны *B. krylovii* можно рекомендовать проведение подбора условий для сохранения вида в культуре. Для сохранения вида можно рекомендовать следующие мероприятия:

1. Поиск природных популяций с полночленным онтогенетическим спектром и использование растений прегенеративного периода для транслокации и интродукции.

2. Мониторинг и реконструкция природных популяций, находящихся под антропогенным воздействием. При ухудшении их состояния предпринимать меры для соблюдения регламентированной антропогенной нагрузки.

3. Проведение сравнительной оценки эффективности реконструкции методами транслокации (семенами) и реинтродукции (рассадой).

4. Расширение культигенного ареала с привлечением методов биотехнологии и подбора эффективных микроэкологических условий для роста и развития растений в условиях культуры.

Таким образом, нами выявлено, что растения *B. krylovii* обладают стабильным потенциалом развития вегетативной сферы, что наиболее эффективно реализуется в ненарушенных местообитаниях. У особей рост годовичных побегов, увеличение их числа и облиственности продолжают в течение периода вегетации до наступления фазы массового цветения. В засушливых условиях у особей *B. krylovii* формируются короткие годовичные побеги, дифференцируется минимальное число генеративных побегов и соцветий. Потенциальная семенная продуктивность достигает в среднем 2 500–7 000 семян на особь. Несмотря на это, семенное возобновление особей *B. krylovii* крайне неустойчивое и в изученных местообитаниях реализуется не ежегодно. Нами показано, что в условиях антропогенного воздействия в ценопопуляциях 1–3 особи вида развивались как вынужденные полукустарнички и ежегодно формировали десятки годовичных побегов, которые, периодически повреждаясь травоядными сельскохозяйственными животными, не имели возможности лигнификации.

Установлено, что в условиях антропогенного воздействия у зрелых генеративных особей из ЦП 1 развивается незначительная часть генеративных побегов – 1/3–1/6 от общего числа сформированных побегов, по сравнению с особями из других местообитаний. Семенная продуктивность особей этой популяции достоверно более высока в прохладный и влажный вегетационный период. В условиях более засушливого и жаркого лета снижение этого показателя сопровождалось увеличением массы и размеров семян. Опасение вызывает снижение плотности растений в данной ценопопуляции, отмеченное в течение срока проведения наблюдений.

Особи из ЦП 2 в течение трехлетнего периода наблюдений отличались от представителей из двух других местообитаний, в которых присутствует антропогенное воздействие, минимальными значениями средней высоты, длины годовичного прироста и низким числом соцветий. Адаптация в этих условиях выражается в увеличении числа сформированных генеративных побегов, которые могут составлять в среднем почти половину от общего их числа. Наступление фазы цветения у ее представителей задерживалось по сравнению с особями из других аналогичных местообитаний. Выявлено, что у особей из ЦП 2 в условиях жаркого и засушливого лета отмечена более высокая семенная продуктивность, чем в прохладный влажный вегетационный период.

Особи из ЦП 3 в условиях антропогенного воздействия формировались более высокорослыми по сравнению с представителями из двух других местообитаний, также подверженных выпасу. Однако доля генеративных побегов у них не превышала пятой части от общего числа, и для годовичных побегов характерна низкая облиственность. У особей этой ЦП отмечена

наиболее высокая потенциальная продуктивность семян, что связано с развитием максимального числа соцветий на генеративных побегах.

Нами обнаружено, что особи из ЦП 4, однократно изученные в 2014 г. в ненарушенном местообитании, характеризовались кустарниковой жизненной формой, что выражалось в формировании ортотропных побегов высотой в среднем до полуметра, минимальным числом сформированных побегов и высокой долей годичных генеративных побегов (в среднем около половины от общего их числа).

Заключение

Таким образом, исследование показало, что под влиянием антропогенного воздействия у всех представителей *B. krylovii* реализуется адаптационный потенциал, способствующий поддержанию целостности ценопопуляции. В условиях интенсивного выпаса у растений нарушается процесс ортотропного нарастания побегов, они остаются невысокими, и меристематический потенциал особей перенаправляется на увеличение числа побегов. В этих условиях растения образуют жизненную форму вынужденного полукустарничка. При отсутствии антропогенного воздействия (выпаса) растения формируются как кустарники, что создает качественно иные условия для реализации потенциала семенного размножения вида.

В работе использовались оборудование центра коллективного пользования ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск), а также материалы «Биоресурсной коллекции ЦСБС СО РАН» и УНУ «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте» USU 440534.

Литература

1. Mistretta O., White S.D. Introducing Two Federally Listed Carbonate - Endemic Plants onto a Disturbed Site in the San Bernardino Mountains, California // Southwestern rare and endangered plants: Proceedings of the Third Conference. 2000 / J. Maschinski, L. Holter, tech. eds. 2001. PP. 20–26.
2. Ren H., Zhang Q., Wang Z., Guo Q., Wang J., Liu N., Liang K. Conservation and possible reintroduction of an endangered plant based on an analysis of community ecology: a case study of *Primulina tabacum* Hance in Chinapsbi // Plant Species Biology. 2010. Vol. 25. PP. 43–50. doi: [10.1111/j.1442-1984.2009.00261.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2009.00261.x)
3. Saw L.G., Chua L.S.L., Suhaida M., Yong W.S.Y., Hamidah M. Conservation of some rare and endangered plants from Peninsular Malaysia // Kew Bulletin. 2010. Vol. 65, is. 4. PP. 681–689. doi: [10.1007/s12225-011-9251-6](https://doi.org/10.1007/s12225-011-9251-6).
4. Appelhans M., Wagner W. New and Extremely Rare Species of *Melicope* (Rutaceae) Described from Maui // The Plant Press. 2016. Vol. 19, № 4. P. 12
5. Елисафенко Т.В., Дорогина О.В. К вопросу о терминологии и восстановлении исчезнувших и исчезающих популяций // Проблемы изучения растительного покрова Сибири : материалы V науч. конф., посвященной 130-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада ТГУ (Томск, 20–22 октября 2015 г.). Томск : Издательский дом ТГУ, 2015. С. 283–285.

6. Akeroyd J., Jackson P.W. A handbook for botanic gardens on the reintroduction of plants to the wild. Botanical Gardens Conservation International and IUCN. Richmond Surrey, 1995. 32 p.
7. Baskin J.M., Walck J.L., Baskin C.C., Buchele D.E. Ecology and Conservation Biology of the Endangered Plant Species *Solidago shortii* (Asteraceae) // Native Plants Journal. 2000. Vol. 1, № 1. PP. 35–41. doi: [10.3368/npj.1.1.35](https://doi.org/10.3368/npj.1.1.35).
8. Trusty J.L., Miller I., Boyd R.S., Goertzen L.R., Pence V.C., Plair B.L. Ex Situ Conservation of the Federally Endangered Plant Species *Clematis socialis* Kral (Ranunculaceae) // Natural Areas Journal. 2009. PP. 376–384. doi: [10.3375/043.029.0404](https://doi.org/10.3375/043.029.0404)
9. Choudhury B., Khan L. M. Conservation and Management of Endangered Plant Species: A Case Study from Northeast India // Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability. Global Science Books. 2010. PP. 47–53.
10. Дорогина О.В., Елисафенко Т.В., Нечепуренко С.Б., Ачимова А.А., Ямтыров М.Б. Опыт реставрации популяций *Hedysarum theinum* (Fabaceae) в Горном Алтае // Растительный мир азиатской России. 2014. № 3 (15). С. 81–86.
11. Jusaitis M., Polomka L., Sorensen B. Habitat specificity, seed germination and experimental translocation of the endangered herb *Brachycome muelleri* (Asteraceae) // Biological Conservation. 2004. Vol. 116, is. 2. PP. 251–66. doi: [10.1016/S0006-3207\(03\)00196-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00196-4)
12. Reckinger C., Colling G., Matthies D. Restoring Populations of the Endangered Plant *Scorzonera humilis*: Influence of Site Conditions, Seed Source, and Plant Stage // Restoration ecology. 2010. Vol. 18, is. 6. PP. 904–913. doi: [10.1111/j.1526-100X.2009.00522.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00522.x)
13. Maunder M. Plant reintroduction: an overview // Biodiversity and conservation. Plant reintroduction: an overview. 1992. Vol. 1, is. 1. PP. 51–61.
14. Drayton B., Primack R. Rates of success in the reintroduction by four methods of several perennial plant species in eastern Massachusetts // Restoration Ecology. 2012. Vol. 20, № 3. PP. 299–303.
15. Орлов В.П., Красноборов И.М. Брахантемум Крылова – *Brachanthemum krylovianum* Serg. Семейство Сложноцветные – Asteraceae // Красная книга Республики Алтай (растения) / И.М. Красноборов (отв. ред.). Горно-Алтайск : Горно-Алтайская типография, 2007. 272 с.
16. Пяк А.И. О видах рода *Brachanthemum* D.C. во флоре Алтая // Систематические заметки по материалам Гербария Томского университета. 1998. Вып. 90. С. 16–18.
17. Смирнов С.В., Frisen N. Использование молекулярно-генетического анализа для выявления гибридов на примере *Brachanthemum baranovii* (Asteraceae) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : материалы V Международной научно–практической конференции. Барнаул : АзБука, 2006. С. 256–258.
18. Пяк А.И. Петрофиты Русского Алтая. Томск : Изд-во ТГУ, 2003. 196 с.
19. Красноборов И.М. Род *Brachanthemum* D.C. DC // Определитель растений Республики Алтай. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. С. 427–428.
20. Пяк А.И. Особенности высотного распространения *Brachanthemum baranovii* (Asteraceae) в связи с плейстоценовыми событиями на Алтае // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 3. С. 92–103.
21. Соловьева В.В., Вечернина Н.А., Таварткиладзе О.К., Шмаков А.И. Регенерация растений *Brachanthemum baranovii* (et Poljak) Krasch. в культуре *in vitro* // Известия Алтайского госуниверситета. 2003. № 3 (29). С. 108–111.
22. Smirnov S.V., Kondo K. Karyotype of *Brachanthemum krylovii* Serg. // Chromosome Botany. 2013. № 2. PP. 29–30. <http://doi.org/10.3199/iscb.8.29>.
23. Семенова Г.П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск : Гео, 2007. 408 с.
24. Крашенников И.М. О роде *Brachanthemum* DC // Ботанические материалы. 1949. Т. 11. С. 181–200.

25. Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1949. Вып. 11. 469 с.
26. Цвелев Н.Н. Род *Brachanthemum* DC // Флора СССР. М. ; Л., 1961. Т. 26. С. 390–397.
27. Одум Ю. Экология / пер. 3-го англ. изд. «Основы экологии» под ред. Н.П. Наумова. М. : Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
28. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
29. Дюрягина Г.П. К методике интродукции редких и исчезающих растений // Ботанический журнал. 1982. Т. 67, № 5. С. 679–687.
30. Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М. : Наука, 1991. 184 с.
31. U-Критерий Вилкоксона–Манна–Уитни. URL: <http://medstatistic.ru/theory/mann.html> (дата обращения: 03.03.2017).
32. Ачимов А.А., Орлов В.П. Редкие растения бассейна р. Шавла (Центральный Алтай) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : IV Междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 12–14 декабря 2005 г.). Барнаул, 2005. С. 7–8.
33. Мазуренко М.Т. Биоморфологический метод в интродукции растений // Интродукция растений: теоретические, методические и прикладные проблемы : материалы Междунар. конф., посвященной 70-летию Ботанического сада-института МПИ и 70-летию проф. М.М. Котова (10–14 августа 2009 г., Йошкар-Ола). Йошкар-Ола : Марийский гос. техн. ун-т, 2009. С. 47–56.
34. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Республики Алтай в 2013 г. Климатические особенности года. Горно-Алтайск, 2014. С. 41–46. Available at: http://elkurlutay.ru/docs/monitoring/2013/doklad_2013.pdf (дата обращения: 05.09.2017).
35. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Республики Алтай в 2014 г. Климатические особенности года. Горно-Алтайск, 2015. С. 41–44. Available at: http://mpr-ra.ru/docs/123/Doklad_2014.pdf (дата обращения: 05.09.2017).
36. Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Республики Алтай в 2015 г. Климатические особенности года. Горно-Алтайск, 2016. Департамент Ростгидромета по СФО. Горно-Алтайский ЦГМС – филиал ФГБУ «Западно-Сибирское УГМС» Климатические и другие особенности 2015 года. Опасные явления. Горно-Алтайск, 2016. С. 41–44. Available at: <http://ekologia-ra.ru/publikaczii-doklady/> (дата обращения: 05.09.2017).

*Поступила в редакцию 05.09.2017 г.; повторно 10.11.2017 г.;
принята 17.01.2018 г.; опубликована 30.03.2018 г.*

Авторский коллектив:

Дорогина Ольга Викторовна – д-р биол. наук, профессор, зам. директора, зав. лабораторией редких и исчезающих видов растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: olga-dorogina@yandex.ru

Жмудь Елена Викторовна – канд. биол. наук, доцент, с.н.с. лаборатории редких и исчезающих видов растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: elenazhmu@ngs.ru

Елисафенко Татьяна Валерьевна – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории редких и исчезающих видов растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

E-mail: tveli@ngs.ru

Ачимов Алтынай Алексеевна – канд. биол. наук, директор филиала Центрального сибирского ботанического сада СО РАН «Горно-Алтайский Ботанический сад» (Россия, 649218, Республика Алтай, Шебалинский район, с. Камлак, урочище Чистый Луг).

E-mail: gabs@ngs.ru

Кубан Ирина Николаевна – м.н.с. лаборатории редких и исчезающих видов растений Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).
E-mail: irinakuban@gmail.com

Ямтыров Максим Борисович – н.с. филиала Центрального сибирского ботанического сада СО РАН «Горно-Алтайский Ботанический сад» (Россия, 649218, Республика Алтай, Шебалинский район, с. Камлак, урочище Чистый Луг).
E-mail: gabs@ngs.ru

For citation: Dorogina OV, Zhmud EV, Elisafenko TV, Kuban IN, Achimova AA, Yamtyrov MB. The state of cenopopulations of a rare species *Brachanthemum krylovii* Serg. (Asteraceae) in the Altai Republic. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;41:53-74. doi: 10.17223/19988591/41/4 In Russian, English Summary

**Olga V. Dorogina¹, Elena V. Zhmud¹, Tatiana V. Elisafenko¹,
Irina N. Kuban¹, Altynai A. Achimova², Maxim B. Yamtyrov²**

¹ Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Novosibirsk, Russian Federation

² Gorno-Altai Botanical Garden, Branch of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Altai Republic, Russian Federation

The state of cenopopulations of a rare species *Brachanthemum krylovii* Serg. (Asteraceae) in the Altai Republic

Brachanthemum krylovii Serg. is a narrow-endemic of the Central Altai. It was included in the Red Book of the Altai Republic as a vulnerable species. *B. krylovii* is a taproot polycarpic plant, shrub or half-shrub, forming several lignified skeletal axes. It reproduces only by seeds. The state of populations, the variability of morphological characteristics and the life form of plants in natural conditions, as well as adaptive possibilities of the species have not been studied so far. The paper describes the state of *B. krylovii* cenopopulations (CP) in Ongudai region (Altai Republic) (See Table 1). In each CP, we studied a random sampling of 10 to 20 mature generative individuals without external signs of caudex disintegration in 2013-2015. We investigated 14 metric and allometric morphological quantitative characteristics of the vegetative and generative sphere. We calculated seed productivity indicators per one infructescence: potential seed productivity (PSP), real number of formed seeds (RNS) and the percentage of seminification: the ratio of RNS to PSP, expressed in percentage. The average seed productivity per individual was determined as the product of the mean values of the number of seeds in the infructescence, the number of inflorescences on the shoot, and the number of generative shoots in the individual.

We established that individuals from undisturbed habitats are shrubs with orthotropic shoots, with an average height of up to half a meter, and with a small number of annual shoots (on average, 11.0 ± 1.1) (See Table 2 and Fig. 1). The life-form of plants varies from a shrub with a few shoots to a forced dwarf shrub under the influence of anthropogenic impact (grazing). We noted that the annual shoots were damaged by farm animals; their lignification was disturbed under the impact of grazing. In this case, the plant height was significantly lower, and we revealed a much larger number of annual shoots (for example, in individuals from CP 2A-14, on average, up to 77.0 ± 9.3) (See Table 2). Thus, all *B. krylovii* representatives have an adaptive potential that helps maintain the integrity of cenopopulations. We found out that under anthropogenic influence (intensive grazing), the process of orthotropic shoot growth in plants is disrupted. The meristematic potential of individuals is reoriented to increase the number of annual shoots. As a result, *B. krylovii* forms as a dwarf shrub instead of a shrub. We showed that without human impact (grazing), plants form as shrubs, which creates qualitatively different conditions for realization of their seed reproduction

potential. We established that potential seed productivity of *B. krylovii* plants reaches, on average, 2500-7000 ovules per individual (See Table 2). Despite this, the seed renewal of *B. krylovii* individuals is extremely unstable, and, probably, does not take place every year, since we did not find shoots and young individuals. Comparison of seed productivity parameters of *B. krylovii* from CP 1 and CP 2 demonstrates that in the more humid and cool 2013 the representatives from CP 1 showed significantly higher PSP values. PSP of its individuals did not vary in different years of observation. We determined that RNS was significantly higher in 2013, compared to 2015 (See Fig. 2). In addition, more rounded infructescences formed in 2013, and in 2015 they were narrower and more elongated (See Table 3). There was no evidence of individuals in the pre-regenerative period in the studied habitats. Under unfavorable weather conditions (hot dry weather), the length of the annual shoot reduces in plants, and the proportion of generative shoots and the number of inflorescences decrease in communities where grazing is practised. As a result, seed production deteriorates, but larger seeds are formed.

As a way of preserving *B. krylovii* species, introduction proved to be ineffective in the forest-steppe zone of Western Siberia. Nevertheless, in the laboratory, we obtained seedlings, which can be used as a donor for restoration of natural populations. It is also necessary to monitor natural populations where grazing is practised. If their state deteriorates, environmental measures should be implemented to maintain the regulated anthropogenic load and restore these populations by the method of “translocation” (seeds) and “reintroduction” (seedlings).

The paper contains 2 Figures, 3 Tables and 36 References.

Key words: life-form; variability of morphological features; restoration of natural populations.

Acknowledgments: The equipment of the collective use center of the Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk), Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences was used during the study. We used the materials from the “Bioresource Collection of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences and “Collections of living plants in open and closed ground” USU 440534.

Funding: This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (No 0312-2014-0001).

References

1. Mistretta O, White SD. Introducing two federally listed carbonate - endemic plants onto a disturbed site in the San Bernardino Mountains, California. In: *Southwestern rare and endangered plants: Proceedings of the Third Conference*, September 25-28. Maschinski J and Holter L, editors. Fort Collins, CO: US Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station; 2001. pp. 20-26.
2. Ren H, Zhang Q, Wang Z, Guo Q, Wang J, Liu N, Liang K. Conservation and possible reintroduction of an endangered plant based on an analysis of community ecology: a case study of *Primulina tabacum* Hance in Chinapsbi. *Plant Species Biology*. 2010;25:43-50. doi: [10.1111/j.1442-1984.2009.00261.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2009.00261.x)
3. Saw LG, Chua LSL, Suhaida M, Yong WSY, Hamidah M. Conservation of some rare and endangered plants from Peninsular Malaysia. *Kew Bulletin*. 2010;65(4):681-689. doi: [10.1007/s12225-011-9251-6](https://doi.org/10.1007/s12225-011-9251-6)
4. Appelhans M, Wagner W. New and extremely rare species of *Melicope* (Rutaceae) described from Maui. *The Plant Press*. 2016;19(4):12.

5. Elisafenko TV, Dorogina OV. K voprosu o terminologii i vosstanovlenii ischeznuvshikh i ischezayushchikh populyatsiy [On terminology and restoration of disappeared and disappearing populations]. In: *Problemy izucheniya rastitel' nogo pokrova Sibiri. Materialy V nauchnoy konferentsii* [Problems of studying the vegetation cover of Siberia. Proc. of the V Sci. Conf. (Tomsk, Russia, 20-22 October 2015)]. Tomsk: TSU Publishing House; 2015. pp. 283-285. In Russian
6. Akeroyd J, Jackson PW. A handbook for botanic gardens on the reintroduction of plants to the wild. Botanical Gardens Conservation International and IUCN. UK, Richmond Surrey: Descanso House; 1995. 32 p. [Electronic recourse]. Available at: <http://www.botanicgardens.eu/downloads/Handbookkonreintroduction.pdf> (assess 12.10.2017)
7. Baskin JM, Walck JL, Baskin CC, Buchele DE. Ecology and Conservation biology of the endangered plant species *Solidago shortii* (Asteraceae). *Native Plants Journal*. 2000;1(1):35-41. doi: [10.3368/npj.1.1.35](https://doi.org/10.3368/npj.1.1.35)
8. Trusty JL, Miller I, Boyd RS, Goertzen LR, Pence VC, Plair BL. *Ex situ* conservation of the federally endangered plant species *Clematis socialis* Kral (Ranunculaceae). *Natural Areas Journal*. 2009;29(4)376-384. doi: [10.3375/043.029.0404](https://doi.org/10.3375/043.029.0404)
9. Choudhury B, Khan LM. Conservation and management of endangered plant species: A case study from Northeast India. *Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability*. 2010;4(Spec. Iss.1):47-53.
10. Dorogina OV, Elisafenko TV, Nechepurenko SB, Achimova AA, Yamtyrov MB. Restorations experience of populations of *Hedysarum theinum* (Fabaceae) in Altai Mountains. *Plant Life of Asian Russia*. 2014;3(15):81-86.
11. Jusaitis M, Polomka L, Sorensen B. Habitat specificity, seed germination and experimental translocation of the endangered herb *Brachycome muelleri* (Asteraceae). *Biological Conservation*. 2004;116(2):251-266. doi: [10.1016/S0006-3207\(03\)00196-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00196-4)
12. Reckinger S, Colling G, Matthies D. Restoring populations of the endangered plant *Scorzonera humilis*: influence of site conditions, seed source, and plant stage. *Restoration Ecology*. 2010;18(6):904-913. doi: [10.1111/j.1526-100X.2009.00522.x](https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00522.x)
13. Maunder M. Plant reintroduction: an overview. *Biodiversity and Conservation*. 1992;1(1):51-61. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00700250>
14. Drayton B, Primack R. Rates of success in the reintroduction by four methods of several perennial plant species in eastern Massachusetts. *Restoration Ecology*. 2012;20(3):299-303.
15. Orlov VP, Krasnoborov IM. Brachanthemum Krylova – Brachanthemum krylovianum Serg. Semeystvo Slozhnotsvetnye – Asteraceae [Brachanthemum krylovianum Serg. Asteraceae]. In: *Krasnaya kniga Respubliki Altay (rasteniya)* [The Red Data Book of the Altai Republic]. Krasnoborov IM, editor. Gorno-Altaysk: OAO “Gorno-Altayskaya tipografiya” Publ.; 2007. 272 p. In Russian
16. Pyak AI. O vidakh roda *Brachanthemum* D.C. vo flore Altaya [About *Brachanthemum* D.C species in the flora of the Altai]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya Tomskogo universiteta = Systematic notes on the materials of P.N. Krylov Herbarium of Tomsk State University*. 1998;90:16-18. In Russian
17. Smirnov SV, Frisen N. Ispol'zovanie molekulyarno–geneticheskogo analiza dlya vyyavleniya gibridov na primere *Brachanthemum baranovii* (Asteraceae) [The use of molecular-genetic analysis to identify hybrids (the example of *Brachanthemum baranovii* (Asteraceae))]. In: *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii. Materialy V Mezhdunarodnoy nauchno–prakticheskoy konferentsii* [Problems of Botany of Southern Siberia and Mongolia. Proc. of the V Int. Sci. Conf.]. Barnaul: AzBuka Publ.; 2006. pp. 256-258. In Russian
18. Pyak AI. Petrofity Russkogo Altaya [Petrophytes of the Russian Altai]. Tomsk: Tomsk State University Publ.; 2003. 202 p. In Russian

19. Krasnoborov IM. Rod *Brachanthemum* D.C. DC [The genus *Brachanthemum* DC]. In: *Opredelitel' rasteniy Respubliki Altay* [The determinant of plants of the Altai Republic]. Novosibirsk: SO RAN Publ.; 2012. pp. 427-428. In Russian
20. Pyak AI. Osobennosti vysotnogo rasprostraneniya *Brachanthemum baranovii* (Asteraceae) v svyazi s pleystotsenovymi sobyitiyami na Altae [Characteristics of *Brachanthemum baranovii* (Asteraceae) altitudinal distribution in connection with the Pleistocene events in the Altai]. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1999;84(3):92-103. In Russian
21. Solovjeva VV, Vechernina NA, Tavartkiladze OK, Shmakov AI. *In vitro* regeneration plants of *Brachanthemum baranovii* (Krasch. et Poljak) Krasch. *Izvestiya Altayskogo gosydarstvennogo universiteta = Izvestiya of Altai State University Journal*. 2003;3(29):108-111. In Russian
22. Smirnov SV, Kondo K. Karyotype of *Brachanthemum krylovii* Serg. *Chromosome Botany*. 2013;2:29-30. doi: <http://doi.org/10.3199/iscb.8.29>
23. Semenova GP. Redkie i ischezayushchie vidy flory Sibiri: biologiya, okhrana [Rare and endangered plant species of Siberia: Biology and protection]. Novosibirsk: "Geo" Publ.; 2007. 408 p. In Russian
24. Krashenninikov IM. O rode *Brachanthemum* DC. [On the genus *Brachanthemum* DC]. *Botanicheskie materialy* [Botanical materials]. 1949;11:181-200. In Russian
25. Krylov PN. Flora Zapadnoy Sibiri [Flora of Western Siberia]. Tomsk: Tomsk University Publ.; 1949. Vol. 11. 469 p. In Russian
26. Tsvelev NN. Rod *Brachanthemum* DC. [The genus *Brachanthemum* DC]. In: *Flora SSSR* [The Flora of the USSR]. Moscow-Leningrad: 1961. Vol. 26. pp. 390-397. In Russian
27. Odum EP. Fundamentals of Ecology. Vol. 2. Translated from English Frolova YM; Sokolov VE, editor. Moscow: Mir Publ.; 1986. 376 p. In Russian
28. Vaynagiy IV. O metodike izucheniya semennoy produktivnosti rasteniy [On the method of studying seed productivity of plants]. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1974;59(6):826-831. In Russian
29. Dyuryagina GP. K metodike introduksii redkikh i ischezayushchikh rasteniy [On the method of introducing rare and endangered plants]. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1982;67(5):679-687. In Russian
30. Zaytsev GN. Matematicheskii analiz biologicheskikh dannykh [Mathematical analysis of biological data]. Moscow: Nauka Publ.; 1991. 184 p. In Russian.
31. *U-Wilcoxon-Mann-Whitney test* [Electronic recourse]. Available at: <http://medstatistic.ru/theory/mann.html> (assess 12.10.2017) In Russian
32. Achimova AA, Orlov VP. Redkie rasteniya basseyna r. Shavla (Tsentral'nyy Altay) [Rare plants of the Shavla river (Central Altai)]. In: *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii*. IV Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya [Problems of Botany of Southern Siberia and Mongolia. Proc. of the IV Int. Sci. Conf. (Barnaul, Russia, 12-14 December 2005). Shmakov AI, editor. Barnaul: Altayskie stranitsy Publ.; 2005. pp. 7-8. In Russian
33. Mazurenko MT. Biomorfologicheskii metod v introduksii rasteniy [Biomorphological method in plant introduction]. In: *Introduktsiya rasteniy: teoreticheskie, metodicheskie i prikladnye problemy*. Materialy mezhdunarodnoy konferentsii [Plant introduction: theoretical, methodological and applied problems. Proc. Int. Conf. (Yoshkar-Ola, Russia, 10-14 August 2009)]. Yoshkar-Ola: Mariyskiy gos. tekhn. un-t Publ.; 2009. pp. 47-56. In Russian
34. *Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Respubliki Altay v 2013 g.* Klimaticheskie osobennosti goda [Report on the state and protection of the environment in the Altai Republic in 2013. Climatic characteristics of the year]. Gorno-Altaysk. 2014. pp. 41-46. [Electronic recourse]. Available at: http://elkurultay.ru/docs/monitoring/2013/doklad_2013.pdf (accessed 05.10.2017) In Russian

35. *Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Respubliki Altay v 2014 g.* Klimaticheskie osobennosti goda [Report on the state and protection of the environment in the Altai Republic in 2014. Climatic characteristics of the year]. Gorno-Altaysk. 2015. pp. 41-44. [Electronic recourse]. Available at: http://mpr-ra.ru/docs/123/Doklad_2014.pdf (accessed 05.10.2017) In Russian
36. *Doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchey sredy Respubliki Altay v 2015 g.* Klimaticheskie osobennosti goda [Report on the state and protection of the environment in the Altai Republic in 2015. Climatic characteristics of the year]. Gorno-Altaysk. 2016. pp. 41-44. [Electronic recourse]. Available at: <http://ekologia-ra.ru/publikaczii-doklady> (accessed 05.10.2017) In Russian

Received 05 September 2017; Revised 10 November 2017;

Accepted 17 January 2018; Published 30 March 2018

Author info:

Dorogina Olga V, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Deputy Director for Research, Head of the Laboratory of Rare and Endangered Species, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: olga-dorogina@yandex.ru

Zhmud Elena V, Senior Researcher, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Laboratory of Rare and Endangered Species, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: elenazhmu@ngs.ru

Elisafenko Tatiana V, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Rare and Endangered Species, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: tveli@ngs.ru

Kuban Irina N, Junior Researcher, Laboratory of Rare and Endangered Species, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: irinakuban@gmail.com

Achimova Altyнай A, Cand. Sci. (Biol.), Director, Gorno-Altai Botanical Garden, Branch of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch Russian Academy of Sciences, Region of Shebalino, Kamluck village, Clean Meadow tract, 649218, Republic of Altai, Russian Federation.

E-mail: gabs@ngs.ru

Yamtyrov Maxim B, Researcher, Gorno-Altai Botanical Garden, Branch of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch Russian Academy of Sciences, Region of Shebalino, Kamluck village, Clean Meadow tract, 649218, Republic of Altai, Russian Federation.

E-mail: gabs@ngs.ru