УДК 581.4(575.2)

И.Е. Ямских, О.В. Нефедова

I.E. Yamskikh, O.V. Nefedova

ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ *STACHYS SYLVATICA L.* В ГОРАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

POLYMORPHISM OF *STACHYS SYLVATICA L.* POPULATIONS IN THE MOUNTAINS OF SOUTHERN SIBERIA

Stachys sylvatica – реликт третичных широколиственных лесов гор Южной Сибири. Проведенный морфолого-генетический анализ показал, что благоприятные условия для роста и размножения данного вида создаются в пойменных местообитаниях и в сообществах со слабым антропогенным влиянием. Причем в местообитаниях на границе ареала (Красноярская лесостепь) наблюдаются высокие показатели численности, жизненности, генетического разнообразия *S. sylvatica*, что свидетельствует о возможности его дальнейшего расселения по территории Сибири. Популяции реликта характеризуются высоким уровнем внутрипопуляционной генетической изменчивости и слабой степенью дифференциации, что характерно для видов с широким ареалом. *S. sylvatica* обладает слабой конкурентной способностью, но достаточно широкой экологической пластичностью по отношению к различным факторам. Относится к фитоценотическим патиентам.

Stachys sylvatica L. (сем. Lamiaceae) относится к числу третичных неморальных реликтов гор Южной Сибири. Распространен по всей Европейской части России (кроме арктических районов). В горах Южной Сибири данный вид встречается фрагментарно и приурочен, в основном, к черневому поясу. Наши исследования проводились в северо-восточной части Западного Саяна, Горной Шории и окрестностях г. Красноярска. Объектом исследований служили 11 популяций чистеца лесного. Цель исследований – оценка состояния и полиморфизма популяций чистеца лесного.

При оценке фитоценотической приуроченности *S. sylvatica* выявлено, что в северо-восточной части Западного Саяна вид произрастает в хвойных (пихтовых, сосновых, кедрово-пихтовых и кедрово-сосновых), осиновых лесах, а также в прирусловых ивняках и черемушниках. Отмечено проникновение вида на олуговевшие участки. Проективное покрытие *S. sylvatica* в различных местообитаниях варьирует от менее 1 до 5%. Изучаемый вид предпочитает достаточно увлажненные местообитания, часто произрастает в поймах рек. В сообществах выполняет роль ассектатора. Сопутствующими видами для *S. sylvatica* в рассмотренных нами сообществах являются *Anemone baicalensis* Turcz. ex Ledeb., *Filipendula ulmaria* (L) Maxim., *Thalictrum minus* L.

Оценка индивидуальной изменчивости морфометрических признаков проводилась с помощью коэффициента вариации (Cv). Выявлено, что большинство морфометрических признаков характеризуются средним и высоким уровнем изменчивости (рис. 1), согласно шкале С.А. Мамаева (1972). К этой категории относятся следующие параметры: длина стебля (x1), количество узлов (x2), длина черешка (x4), ширина выемки основания (x10), форма прицветного листа (x13), длина отгиба венчика (x21). К параметрам с высоким – очень высоким уровнями изменчивости можно отнести длину выемки основания (x9), длину и ширину прицветного листа (x11, x12) количество цветущих мутовок (x14) и цветков (x15).

Наибольший уровень варьирования морфологических признаков *S. sylvatica* отмечается для растений популяции S8 (кедрово-пихтовый лес папоротниковый). Здесь наиболее изменчивыми признаками являются длина стебля (x1) и цветоноса (x17), размеры листьев (x5, x11), количественные параметры (x14, x15). Высокий уровень изменчивости наблюдается для популяции S4, произрастающей в пойменном ивняке, где наиболее вариабельными являются параметры цветка (x16, x18, x20, x21). Также высокие значения среднего коэффициента вариации зафиксированы для ценопопуляций из коренных черневых лесов: S2, S7, S10. Минимальная изменчивость изучаемых признаков наблюдается в низкогорных западносаянских популяциях S6 (сосняк широкотравно-осочковый) и S5 (заросли черемухи).

Максимальная длина стебля отмечена у особей, произрастающих в зарослях черемухи (S5), в пойме р. М. Кебеж и составила 108,2 см. Это может быть связано с наиболее благоприятными условиями произрастания, хорошим увлажнением и неяркой освещенностью (сомкнутость крон – 0,7). Кроме того, в рассматриваемом местообитании преобладают высокотравные в виды, такие как *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.,

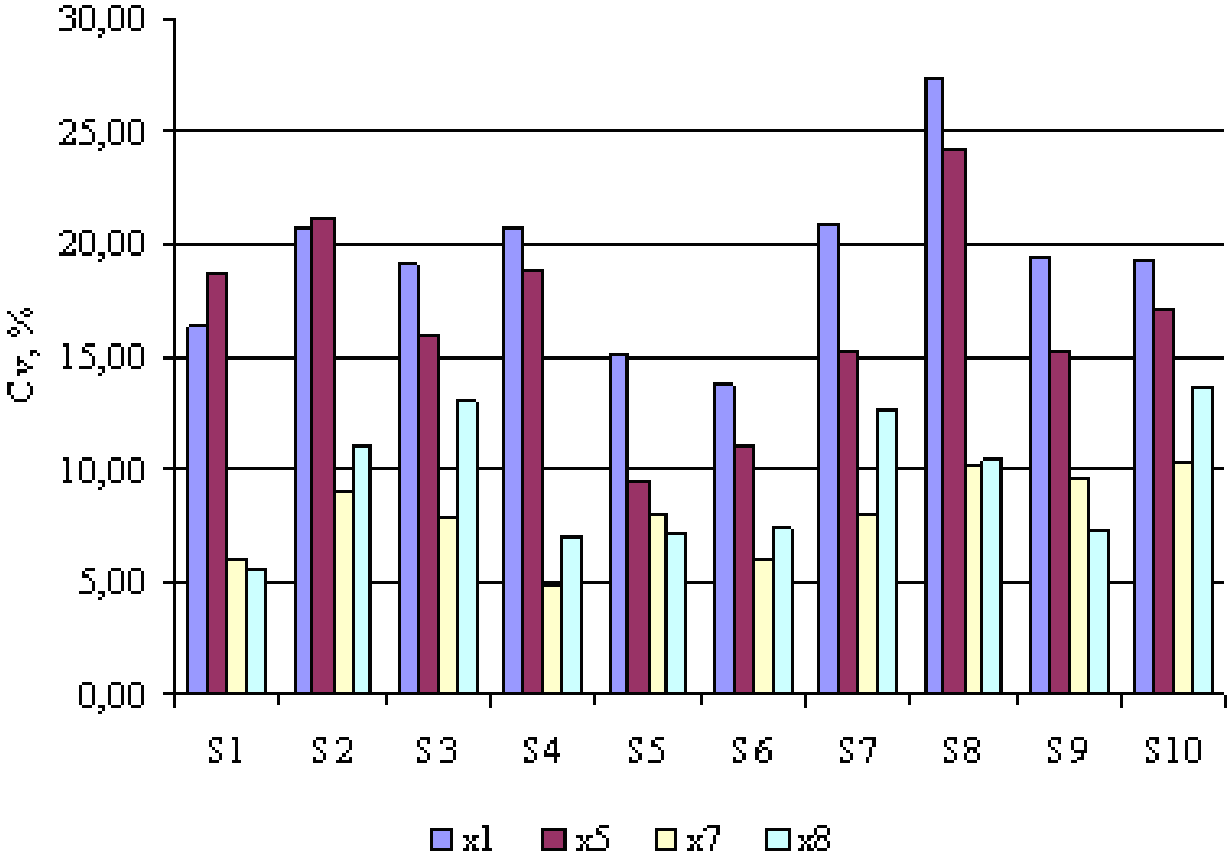

Рис. 1. Внутрипопуляционная изменчивость некоторых признаков чистеца лесного: x1 – длина стебля; x5 – длина листа серединной формации; x7 – форма листа; x8 – количество зубчиков на листе.

Filipendula ulmaria, Dactylis glomerata L.*, Urtica galiepsifolia* Wierzb. ex Opiz, что способствует увеличению длины осевых органов чистеца лесного. Также высокие показатели длины стебля (102,6 см) характерны для особей популяции S1, произрастающих в пойменном ивняке в окрестностях г. Красноярска.

Самые крупные размеры цветка (длина чашечки, длина зубчика чашечки, длина венчика и нижней губы) отмечены для популяции (S9), произрастающей в ивняке на обочине трассы, т.е. в нарушенном сообществе. Размеры вегетативных органов растений имеют здесь средние показатели. Для данной популяции отмечается достоверное снижение количества боковых побегов. Следовательно, при антропогенном влиянии особи чистеца лесного способны увеличивать размеры генеративных органов.

Наименьшая длина стебля, как и минимальные размеры всех морфометрических признаков, характерны для популяции, произрастающей в черневом осиннике широкотравно-страусниковом (S2, хр. Веховой, водораздел). Это можно объяснить высокой конкуренцией со стороны видов широкотравья и крупных лесных папоротников (*Aegopodium podagraria* L., *Brunnera sibirica* Stev., *Matteuccia struthiopteris*). Видимо, типичный фитоценотический патиент чистец лесной, обладающий широкой экологической амплитудой и слабой конкурентной способностью, лучше себя чувствует в постоянно изменяющихся условиях пойм и при слабом антропогенном воздействии, нежели в стабильных условиях коренного сообщества.

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

Методом главных компонент установлено, что диагностическими признаками *S. sylvatica*, имеющими максимальные значения весовых коэффициентов при первой компоненте, являются ширина выемки ос-

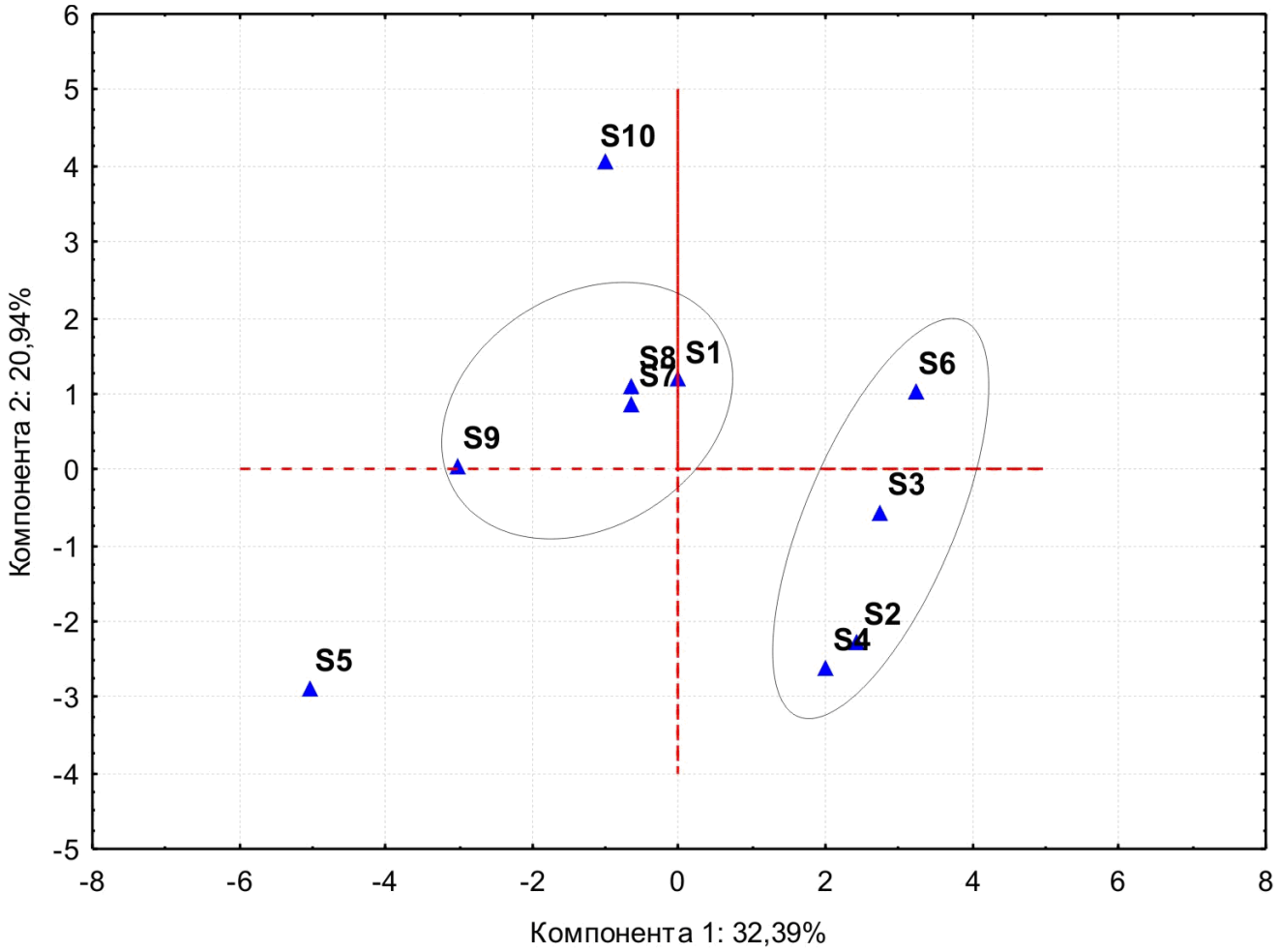

Рис. 2. Ординация ценопопуляций *Stachys sylvatica* в плоскости первой и второй главных компонент.

нования листа (x10), длина чашечки (x18) и форма венчика (x22), при второй компоненте – количество узлов (x2), количество цветков на побеге (x15) и длина цветоноса (x17), при третьей – ширина прицветника (x12), длина венчика (x20).

Ординация популяций чистеца лесного в плоскости первой и второй главных компонент демонстрирует, что наиболее сильно от остальных отличаются западносаянская S5 и кузедеевская S10 (рис. 2). Напомним, что для особей из S5 (заросли черемухи) характерны максимальные размеры осевых органов, наибольшие показатели развития генеративных органов, т.е. признаков с высокой степенью сопряженности по первой компоненте. Для S10, произрастающей в липняке высокотравно-папоротниковом, отмечаются достаточно крупные листья, однако генеративные признаки имеют невысокие значения. Западносаянская популяция S9 отличается от других максимальным количеством цветков в мутовке, крупными размерами прицветного листа и околоцветника.

Отдельную тесно расположенную группу формируют западносаянские популяции S7 (пихтарник разнотравно-папоротниковый) и S8 (кедрово-пихтовый лес папоротниковый) и красноярская S1 (пойменный ивняк). Их сходство обусловлено близкими показателями развития вегетативных и генеративных органов. Различаются данные популяции по форме листа и размерам приветника. Западносаянские низкогорные популяции S2, S3, S4 и S6 характеризуются сравнительно мелкими размерами вегетативных органов и средними показателями развития генеративных органов. Разделение данных популяций происходит в плоскости второй компоненты.

Анализ сходства 10 популяции *S. sylvatica* был проведен с помощью кластерного анализа по 6 морфологическим признакам, имеющим диагностическое значение и выявленным в ходе проведения корреляционного и компонентного анализов. На дендрограмме (рис. 3) отмечается разделение совокупности популяций *S. sylvatica* по географическому принципу. Популяция из Горной Шории (S10), характеризующаяся крупными листьями и мелкими размерами цветка, объединяется с красноярской популяцией из пойменного

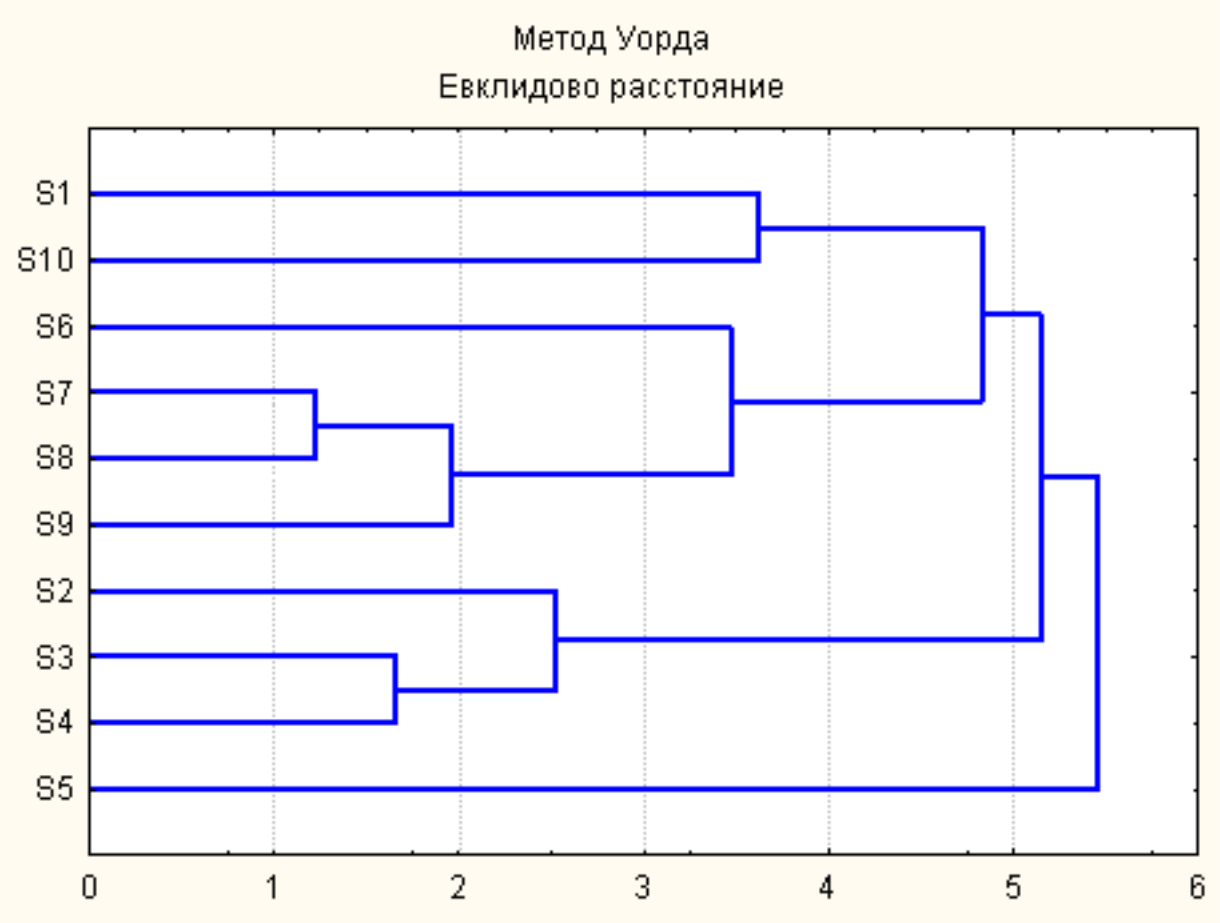

Рис. 3. Дендрограмма сходства популяций *Stachys sylvatica* по морфологическим признакам (x4, x10, x12, x17, x20, x22).

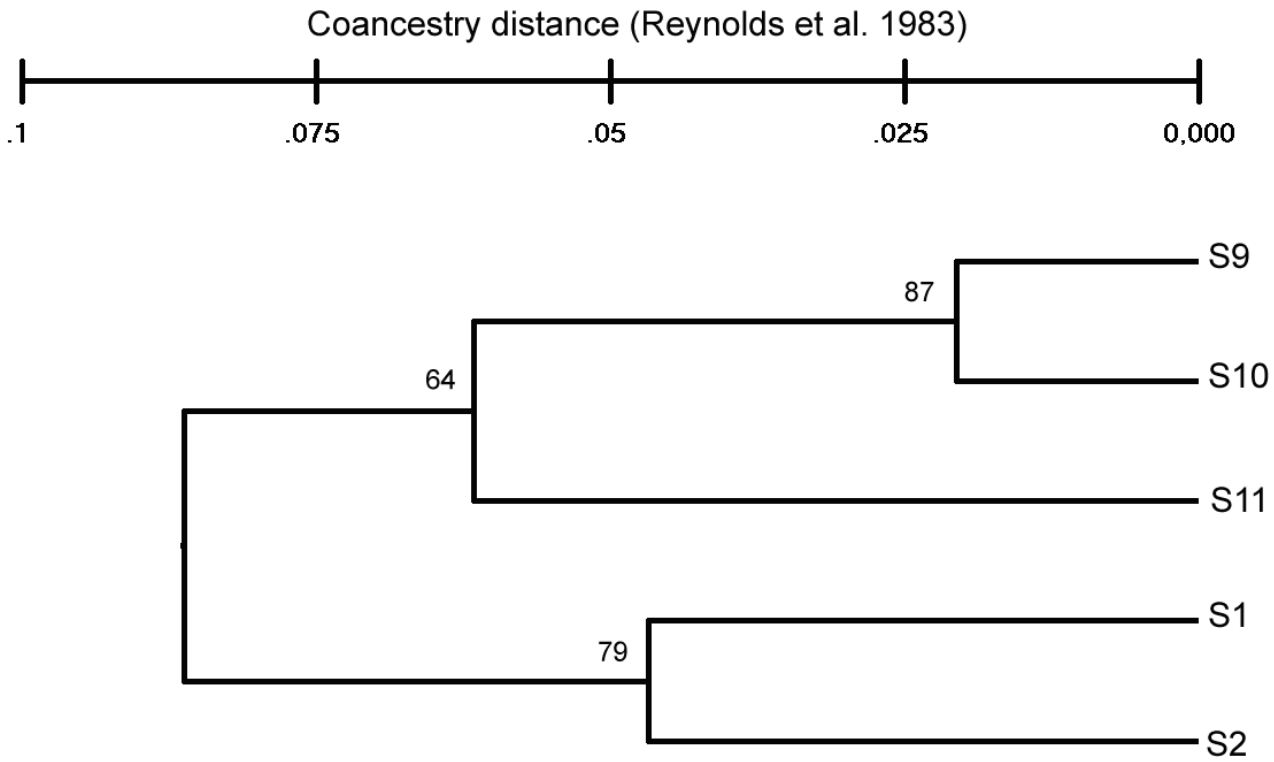

Рис. 4. Дендрограмма сходства популяций *Stachys sylvatica* на основе данных RAF-PCR анализа.

ивняка (S1) в отдельный кластер. Для западно-саянских популяций чистеца лесного свойственно объединение в группы по высотному принципу (низкогорные и среднегорные).

Генетический полиморфизм *Stachys sylvatica* изучен на примере 5 популяций, произрастающих в сообществах Западного Саяна (S2, S9), Горной Шории (S10), Северо-Восточного Алтая (S11) и в окрестностях г. Красноярска (S1). RAF-PCR-анализом (Waldron et al., 2002) с использованием праймера RAF K-02b (5´-GTCTCCGCAG-3´) выявлено 58 фрагментов ДНК. Суммарный процент полиморфизма составляет 100. Уровень выявляемого внутрипопуляционного генетического полиморфизма очень высок для всех популяций (90–100%). Максимальный уровень генетической изменчивости отмечен для красноярской популяции S1 (P = 100%; H_e = 0,4269; H_0 = 0,6153).

На долю межпопуляционного разнообразия приходится 9,55%, а изученные популяции, несмотря на географическую удаленность, мало дифференцированы (Wright, 1978). Генетические дистанции М. Нея (1978) минимальны между красноярской (S1) и низкогорной саянской (S2) (D = 0,035), а также между алтайской (S11) и кузедеевской (S10) (D = 0,038) популяциями. Также минимальное генетическое расстояние наблюдается между саянской S9 и кузедеевской S10 (D = 0,014), что отражено и на дендрограмме сходства (рис. 4). В целом же, значения коэффициента Нея (1978) не превышают D = 0,078, что свидетельствует о генетическом сходстве всех изученных популяций.

Полученные в ходе исследований данные по фитоценотической приуроченности, морфолого-генетическому разнообразию, биологическим особенностям лежат в основе выделения эколого-ценотических стратегий видов. Мы можем констатировать, что *S. sylvatica* обладает слабой конкурентной способностью, но достаточно широкой экологической пластичностью по отношению к различным факторам. Относится к фитоценотическим патиентам. Благоприятные условия для роста и размножения данного вида создаются в пойменных местообитаниях и в сообществах со слабым антропогенным влиянием. Причем в местообитаниях на границе ареала (Красноярская лесостепь) наблюдаются высокие показатели численности, жизненности, генетического разнообразия *S. sylvatica*, что свидетельствует о возможности его дальнейшего расселения по территории Сибири. Однако сильные антропогенные воздействия, к которым относятся и вырубки, также не благоприятствуют распространению вида из-за высокой конкуренции со стороны других растений. В целях сохранения расового многообразия *S. sylvatica* достаточна охрана отдельных эталонных популяций, произрастающих в окрестностях г. Красноярска, в прирусловых ивняках Западного Саяна, на уровне биологического заказника.

ЛИТЕРАТУРА

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. – М.: Наука, 1972. – 284 с.

Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics, 1978. – Vol. 89. – P. 538–590.

Waldron J., Peace C., Searle I. et al. Randomly amplified DNA fingerprinting: a culmination of DNA marker technologies based on arbitrarily-primed PCR amplification // Journal of biomedicine and biotechnology, 2002. – Vol. 2, No. 3. – P. 141–150.

Wright S. Evolution and the Genetics of Populations: Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, 1978.

SUMMARY

Stachys sylvatica is Tertiary nemoral relict of the Southern Siberian mountains. Morphological and genetic analyses showed that favorable conditions for the growth and reproduction for this species were floodplain habitats and habitats with low anthropogenic press. High value of *S. sylvatica* genetic and morphological diversity is typical for boundary habitats (Krasnoyarsk forest steppe). This evidences the possibility for further expansion of *S. sylvatica* on the territory of Siberia. Relict populations are characterized by high level of intrapopulation genetic variability and low degree of differentiation, which is typical for the species with wide area of distribution. *S. sylvatica* has low competitive ability, but sufficiently wide ecological tolerance. It refers to phytocenotic patient according to Ramenskii–Grime's system (the type of S_k strategy).