СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ

УДК 581.4.46 (571.51)

И.Е. Ямских[1] **I.E. Yamskikh**
М.Г. Куцев[2] **M.G. Kutsev**
О.В. Уварова[2] **O.V. Uvarova**

ПОЛИМОРФИЗМ ПОПУЛЯЦИЙ *ANEMONOIDES ALTAICA* (C.A. MEY.) HOLUB В ГОРАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ НА ОСНОВЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ И ISSR-PCR АНАЛИЗА

POLYMORPHISM OF *ANEMONOIDES ALTAICA* (C.A. MEY.) HOLUB POPULATIONS IN THE SOUTH SIBERIA MOUNTAINS BASED ON MORPHOLOGICAL DATA AND ISSR-PCR ANALYSIS

Аннотация. Изучено состояние 8 популяций ветреницы алтайской, произрастающих в лесах Западного и Восточного Саяна, Алтая и юго-восточного побережья оз. Байкал. Выявлено, что высокий уровень морфологического и генетического разнообразия характерен для популяций, произрастающих в сообществах с участием *Pinus sylvestris*. При проведении кластерного анализа обнаружено, что наибольшим сходством обладают популяции, обитающие в географически близких местообитаниях.

***Ключевые слова*:** *Anemonoides altaica*, неморальный реликт, морфологический анализ, генетическая структура, ISSR-PCR.

Summary. Eight populations of *Anemonoides altaica* from East and West Sayan, Altay mountains and south-eastern coast of Baikal lake were studied. High level of morphological and genetical variability is typical for populations from ecosystems with the presence of *Pinus sylvestris.* Cluster analysis revealed that major similarities are typical for geographically neighboring populations.

Key words: *Anemonoides altaica,* nemoral relict, morphological analysis, genetic structure, ISSR-PCR.

Anemonoides altaica (C.A. Mey.) Holub – эфемероидное растение, принадлежащее семейству Ranunculaceae. Согласно Л.И. Черепнину (1961), данный вид относится к третичным неморальным реликтам. Растение включено в «Красную книгу Иркутской области» (2001), «Красную книгу республики Бурятия» (2002). Распространен данный вид от арктической части Европы до Японии. Изолированный участок ареала находится на южном побережье Байкала и в северных предгорьях и на склонах хребта Хамар-Дабан.

Полевые исследования проведены в мае-июне 2008–2009 гг. в Красноярской лесостепи (окр. г. Красноярска), в горах Западного и Восточного Саян, Северо-Восточного Алтая, юго-восточного побережья оз. Байкал (рис. 1). Цель исследований – оценка модификационной и генотипической изменчивости популяций *A. altaica.*

Материалы и методы. На первом этапе исследований изучали фитоценотическую приуроченность ветреницы алтайской. Описано свыше 50 местообитаний вида. Геоботанические описания проведены по общепринятым методикам (Воронов, 1973). При оценке состояния 8 популяций *A. altaica* определяли проективное покрытие, оценивали изменчивость вегетативных и генеративных признаков, изучали семенную

[1]*Сибирский федеральный университет, просп. Свободный, 79; 660041, Красноярск, Россия; e-mail: iyamskikh@mail.ru*
[2]*Алтайский государственный университет, пр-т Ленина, 61; 656049, Барнаул, Россия; e-mail: bot@asu.ru*
[1]*Siberian Federal University, Svobodnyi pr., 79; 660041, Krasnoyarsk, Russia*
[2]*Altai State University, Lenina st., 61; 656049, Barnaul, Russia*

Поступило в редакцию 23.12.2010 г. *Submitted 23.12.2010*

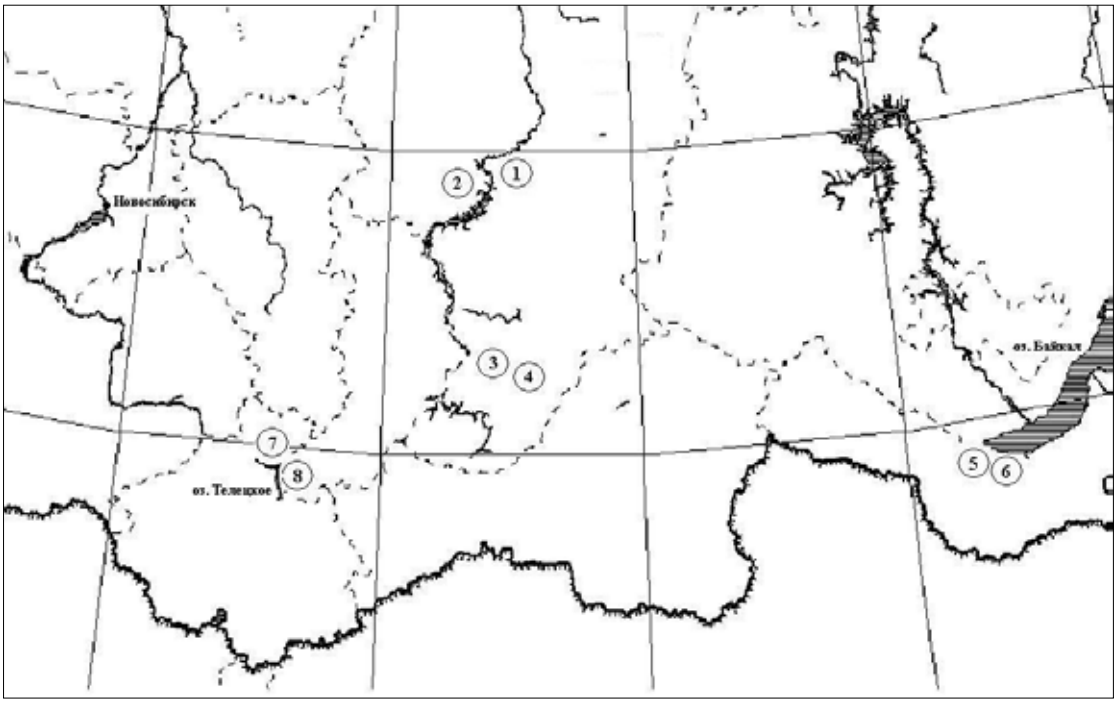

Рис. 1. Расположение обследованных популяций *Anemonoides altaica* (нумерация в соответствии с таблицей 1).

продуктивность и молекулярно-генетическую вариабельность вида на основе ISSR-PCR. Характеристика пробных площадей приведена в таблице 1.

В оценку изменчивости морфологических признаков включены размеры вегетативных органов растения, приводимые в качестве диагностических при определении вида во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1937) и «Флоре Сибири» (Тимохина, 1993), а также ряд некоторых относительных параметров: длина стебля – (X1), длина цветоноса – (X2), длина черешка – (X3), длина центрального сегмента листа (X4), ширина центрального сегмента листа – (X5), форма центрального сегмента листа X4/X5–(X6), глубина выреза центрального сегмента (X7), количество зубчиков на центральном сегменте листа (X8), длина бокового сегмента листа (X9), ширина бокового сегмента (X10), форма бокового сегмента листа X9/X10–(X11), глубина выреза бокового сегмента листа (X12).

Показатели семенной продуктивности ветреницы алтайской определяли по методикам Т.А. Работнова (1950) и Г.П. Дюрягиной, М.М. Ивановой (1985). Замеряли следующие параметры: реальную семенную продуктивность (количество семян на генеративный побег) (c1), потенциальную семенную продуктивность (количество семяпочек на генеративный побег) (c2), коэффициент семенификации (c3).

Измерения проводили на 30 генеративных особях, отобранных в ценопопуляциях методом случайных выборок (Шмидт, 1984). Учетной единицей служил парциальный побег. Расстояние между исследованными растениями было не менее 1 м.

При математической обработке данных рассчитывали пределы варьирования признака (min-max), среднее арифметическое (X) и его ошибку (m_X), среднее квадратичное отклонение (σ), коэффициент вариации (C_V). Характер распределения значений признаков ветреницы алтайской оценивали с помощью коэффициентов асимметрии и эксцесса. Выявлено, что для изучаемых нами параметров характерно распределение, близкое к нормальному. Внутрипопуляционную изменчивость признаков оценивали с помощью коэффициента вариации (C_V), поскольку данный параметр позволяет сравнивать признаки, имеющие различные размерности (Шмидт, 1984). Кроме того, для коэффициента вариации С.А. Мамаевым (1972) разработана шкала уровней изменчивости. Для установления достоверных различий между среднепопуляционными значениями одноименных признаков *A. altaica* использовали однофакторный дисперсионный анализ. Различие считалось достоверным при уровне значимости $p<0,05$. Анализ сходства ценопопуляций *A. altaica* по исследуемым признакам проводили с помощью кластерного анализа. В обработке применялся метод взвешенной парной группировки с арифметическим средним. В качестве меры сходства использовалось евклидово расстояние.

Таблица 1

Характеристика местообитаний *Anemonoides altaica*

№ поп.	Название сообщества, местоположение	Состав древостоя, сомкнутость крон	Доминирующие виды травяно-кустарничкового яруса
Восточный Саян			
А-1	Осинник разнотравный (окр. г. Красноярск, заповедник «Столбы», пойма р. Лалетина)	8Ос2Б 0,5	*Oxalis acetosella – 50%* *Corydalis subjenisseensis –10%* *Anemonoides altaica – 5%* *Glechoma hederacea – 20%*
А-2	Березово-сосново-пихтовый лес крупнотравный (долина р. Бирюса, окр. пос. Бирюса)	3Б3С3П1Л 0,5	*Corydalis subjenisseensis – 20%* *Saussurea latifolia – 15%* *Heracleum dissectum – 10%* *Anemonoides altaica – 10%*
Западный Саян			
А-3	Ивняк папоротниково-разнотравный (пойма р. Малый Кебеж, окр. пос. Танзыбей)	- 0,5	*Matteuccia struthiopteris – 25%* *Vaccinium vitis-idaea – 15%* *Stellaria bungeana – 15%* *Anemonoides altaica – 15%*
А-4	Субальпийский луг (район Ойского озера)	–	*Caltha palustris – 15%* *Veratrum lobelianum – 5%* *Aconitum septentrionale – 5%* *Anemonoides altaica – 10%*
Юго-восточное побережье оз. Байкал			
А-5	Березовый лес анемоновый (окр. г. Байкальск)	8Б1К1Т, 0,7	*Arsenjevia baikalensis* – 70% *Anemonoides reflexa – 10%* *Anemonoides altaica – 20%*
А-6	Елово-пихтово-кедровый лес разнотравно-анемоновый (пойма р. Снежная)	5К3П2Е+Б 0,8	*Arsenjevia baikalensis – 30%,* *Anemonoides reflexa – 30%,* *Anemonoides altaica –5%*
Северо-Восточный Алтай			
А-7	Кедрово-сосновый лес разнотравно-папоротниковый (северное побережье оз. Телецкое, окр. пос. Яйлю)	7С 3К 0,4	*Matteuccia struthiopteris – 25%* *Athyrium monomachii – 10%* *Veronica chamaedrys – 5%* *Anemonoides altaica –2%*
А-8	Сосновый лес разнотравно-злаковый (восточное побережье оз. Телецкое, дол. р. Кокша)	9С1Б 0,7	*Calamagrostis arundinacea – 40%,* *Iris ruthenica – 10%* *Oxalis acetosella – 7%* *Anemonoides altaica – 2%*

Генетическую вариабельность выявляли с помощью ISSR-PCR метода (Inter-Simple Sequence Repeats). Из каждой популяции было проанализировано 10 растений, заведомо не являющихся клонами. Выделение ДНК производили из 10–20 мг сухой растительной ткани с помощью набора Diamond DNA (ООО «АБТ»). RAPD-PCR проводили в 25 мкл смеси (14.6 мкл H_2O; 2 мкл ДНК; 2.5 мкл 10Х-буфера; 2.5 мкл 25 мМ $MgCl_2$; 2 мкл 10 мМ праймера; 1.2 мкл 20 мМ dNTPs; 0.2 мкл Taq-полимеразы) на амплификаторе MyCycler BioRad с использованием реактивов производства ООО «Медиген». Амплификацию проводили по следующей программе: 40 циклов: 94ºС – 45 сек, 45ºС – 40 сек, 72ºС – 70 сек; завершающая стадия: 72ºС – 10 мин, охлаждение при 4ºС. Предварительно на 2 образцах ДНК из имеющегося набора праймеров (Mansour et al., 2009; Paterson et al., 2009) опытным путем были выявлены те, которые дают воспроизводимый полиморфный результат (табл. 2).

После этого ПЦР проводили со всеми образцами. Разделение продуктов амплификации производилось в 1.8% агарозном геле и 0.5 М ТАЕ-буфере при 2.5 В/см в горизонтальной электрофорезной камере Pharmacia LKB-GNA 200. После электрофореза гель окрашивали раствором бромида этидия в концентрации 2.5 мг/л в

Таблица 2

Характеристика праймеров, использованных в ISSR-PCR

Название	Последовательность (5'->3')	Количество амплифицированных фрагментов
814	$(CT)_8TG$	10
844A	$(CT)_8AC$	12
844B	$(CT)_8GC$	13
17898B	$(CA)_6GT$	19
17899B	$(CA)_6GG$	9
HB11	$(GT)_6CC$	9
HB12	$(CAC)_3GC$	14
HB13	$(GAG)_3GC$	7
HB14	$(CTC)_3GC$	14

течение 20 мин. и фотографировали в проходящем УФ-излучении (рис. 2).

Результаты вносили в бинарную матрицу для дальнейшей статистической обработки. В результате проведенного ISSR-исследования выявлена внутривидовая изменчивость *Anemonoides altaica* (проанализировано 107 признаков, 98 из которых оказались в различной степени полиморфными). Статистическую обработку результатов анализа проводили с помощью пакета программ TFPGA version 1.3 (Miller, 1997) (UPGMA-анализ, бутстреп-тест и расчет генетических дистанций) и Popgene version 1.32 (расчет уровня генетического разнообразия и коэффициентов фиксации Fst).

Результаты и обсуждение. При оценке фитоценотической приуроченности *A. altaica* выявлено, что в окрестностях Красноярска вид произрастает в березовых и березово-еловых лесах разнотравной и разнотравно-осочковой групп. В горах Западного и Восточного Саяна вид встречается в пределах светлохвойного пояса в березовых лесах, очень редко – в сосняках. Высокое проективное покрытие (до 40%) *A. altaica* имеет в черневых осиновых и пихтовых лесах, а также в пойменных ивняках, где часто является доминантом травяно-кустарничкового яруса. Произрастает данный вид в горно-таежных пихтовых и кедровых лесах, а также на субальпийских лугах. На юго-восточном побережье оз. Байкал вид был зафиксирован нами в березовых, темнохвойных, смешанных – с преобладанием пихты и кедра – лесах ветреницевой, разнотравно-ветреницевой, вальдштейниево-ветреницевой, папоротниковой групп (проективное покрытие варьирует 1 до 20%). В северо-восточной части Алтая

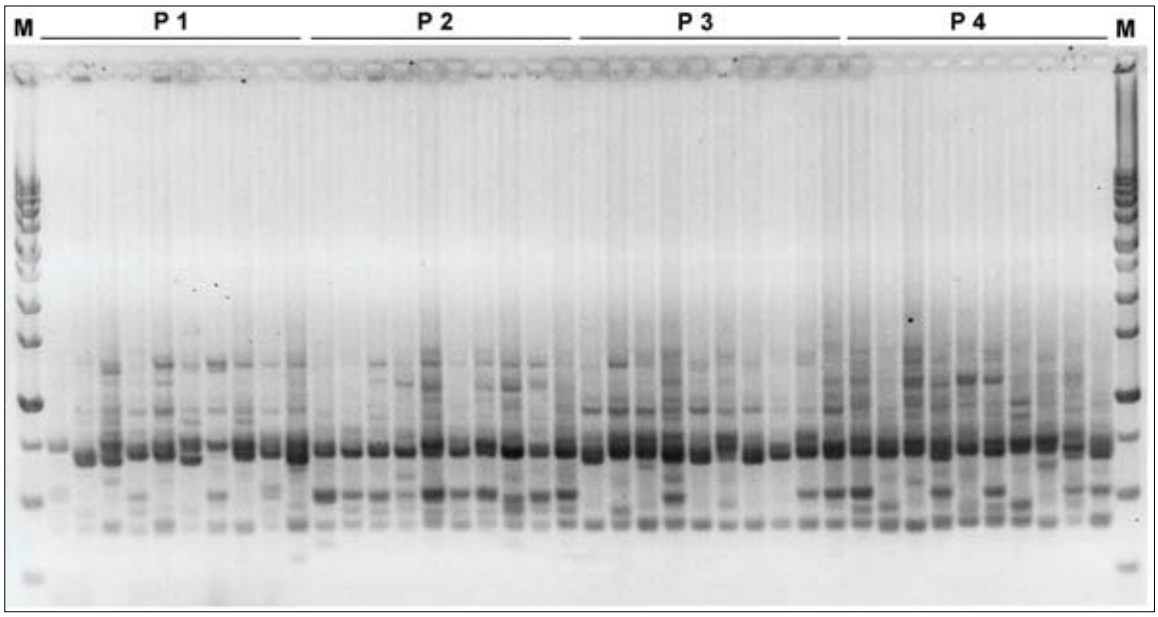

Рис. 2. Пример результата амплификации ДНК *Anemonoides altaica* с праймером HB12. M – 1 kb маркер молекулярного веса; P1–P4 – образцы ДНК *A. altaica* из 4-х популяций.

ветреница алтайская произрастает в пихтово-кедровых, кедровых, кедрово-сосновых, сосновых лесах разнотравно-папоротниковой, орляково-разнотравной групп и имеет относительно невысокое проективное покрытие – от менее 1 до 2%.

Оценка состояния 8 популяций реликта показала, что наибольшими размерами осевых органов (x1–x3) характеризуются особи, произрастающие в смешанном березово-сосново-пихтовом лесу (А-2, Восточный Саян), в ивняке папоротниково-разнотравном (А-3, Западный Саян) и в кедрово-сосновом лесу разнотравно-папоротниковом (А-7, Алтай). Максимальные размеры листьев зафиксированы для популяций А-1, А-2, А-7. Минимальные показатели всех морфометрических признаков характерны для популяций, произрастающих на субальпийском лугу (А-4) и в заболоченном березняке ветреницевом (А-5). В таблице 3 приведены результаты статистической обработки данных по пяти признакам, характеризующим развитие вегетативных органов и семенную продуктивность вида.

Максимальные показатели реальной семенной продуктивности *A. altaica* отмечены для популяций А-1 и А-5, где в среднем завязывается 28.1 и 29.6 плодов, а коэффициент семенификации составляет 81.69 и 86.35% соответственно. При этом для популяции А-5, произрастающей в заболоченном березняке на юго-восточном побережье оз. Байкал, сравнительно низкие значения морфологических параметров сочетаются с высокими показателями семенной продуктивности, численности и средним уровнем внутрипопуляционной изменчивости, что свидетельствует об относительно стабильных условиях. Минимальные показатели как реальной семенной продуктивности (15.6 плодов на генеративный побег), так и коэффициента семенификации (49.9%) отмечены для популяции А-7 (кедрово-пихтовый лес, Алтай).

Анализ внутрипопуляционной изменчивости показал, что большинство из рассмотренных нами вегетативных параметров ветреницы алтайской характеризуется средним и высоким уровнями изменчивости, согласно шкале С.А. Мамаева (1972). К таким признакам относятся размеры осевых органов, листьев, а также количественные показатели. Для параметров, характеризующих семенную продуктивность вида, наблюдается высокий и очень высокий уровень изменчивости (табл. 3).

Средний коэффициент вариации морфологических признаков изменяется от 19 до 26% (рис. 3). Наибольшие значения данного показателя зафиксированы для особей, произрастающих на субальпийском лугу (ценопопуляция А-4) и в сосновых и сосново-кедровых лесах Северо-Восточного Алтая (А-7 и А-8 соответственно). Высокий уровень генетической изменчивости Нея (Nei, 1973) также характерен для популяций, входящих в фитоценозы с участим *Pinus sylvestris* (А-2, А-7, А-8). Как показали наши предыдущие исследования (Самосенко, Бянкина, 2003; Ямских, 2007; Yamskikh, 2008), уровень изменчивости является индикатором состояния популяций реликтов. В неблагоприятных условиях отмечается повышение уровней как модификационной, так и генотипической изменчивости. Видимо, фитоценотические и микроклиматические условия, складывающиеся в лесах с участием сосны обыкновенной, в той или иной степени оказывают неблагоприятное воздействие на особи ветреницы алтайской, несмотря на то, что они характеризуются крупными размерами. Об этом же свидетельствуют низкие показатели численности и семенной продуктивности данных популяций. Высок уровень полиморфизма и у популяции, произрастающей на субальпийском лугу (верхняя граница вертикального распространения вида).

Сходство 8 ценопопуляций *A. altaica* по исследуемым морфологическим признакам (x1–x12) и данным ISSR-PCR был проведен с помощью кластерного анализа.

На дендрограмме (рис. 4А) наблюдается распад совокупности изучаемых нами популяций на два кластера. В первый кластер объединились особи, произрастающие в сообществах Восточного Саяна (А-1 и А-2). Для популяций, входящих в данный кластер, характерны высокие показатели развития вегетативных органов.

Во второй кластер объединились все остальные популяции, произрастающие в горах Западного Саяна, на побежьях оз. Байкал и оз. Телецкое. Наибольшее сходство отмечается между особями популяций А-5 и А-6, встречающихся в березовых и смешанных лесах юго-восточного побережья оз. Байкал. Отдельный субкластер образуют популяции, обитающие в кедрово-сосновых и сосновых лесах Северо-Восточного Алтая (А-7 и А-8). Популяциями, удаленными от субкластеров, являются западносаянские – А-4 (субальпийский луг) и А-3 (ивняк широкотравно-папоротниковый). Удаленность А-4 объясняется суровыми условиями произрастания и, как следствие этого, минимальными размерами ве-

Таблица 3

Изменчивость морфологических признаков и показателей семенной продуктивности *Anemonoides altaica*

№ поп.	min	max	X	Mx	σ	Cv	p						
							2	3	4	5	6	7	8
Длина стебля, см (X1)													
A-1	9,30	17,60	13,70	0,43	2,37	17,29	**0,003**	0,455	**0,000**	**0,000**	0,905	**0,000**	0,264
A-2	11,00	21,00	15,50	0,37	2,05	13,23		**0,000**	**0,000**	**0,000**	**0,004**	0,557	0,062
A-3	10,50	16,00	13,25	0,29	1,61	12,13			**0,000**	**0,000**	0,386	**0,000**	0,063
A-4	5,50	11,50	8,25	0,31	1,70	20,65				**0,008**	**0,000**	**0,000**	**0,000**
A-5	6,90	14,40	9,87	0,33	1,78	18,08					**0,000**	**0,000**	**0,000**
A-6	8,40	20,70	13,77	0,41	2,27	16,49						**0,001**	0,318
A-7	9,50	23,20	15,85	0,64	3,51	22,16							**0,014**
A-8	8,60	20,00	14,37	0,49	2,71	18,83							
Длина центрального сегмента листа, см (X4)													
A-1	3,00	5,40	4,31	0,12	0,64	14,72	0,361	**0,000**	**0,000**	**0,000**	**0,036**	0,265	**0,000**
A-2	2,50	5,75	4,16	0,15	0,81	19,55		**0,000**	**0,000**	**0,000**	0,234	0,840	**0,000**
A-3	2,50	5,00	3,42	0,10	0,52	15,33			**0,000**	**0,000**	**0,003**	**0,000**	0,744
A-4	1,35	4,00	2,22	0,10	0,57	25,49				0,372	**0,000**	**0,000**	**0,000**
A-5	1,50	3,30	2,38	0,08	0,43	18,28					**0,000**	**0,000**	**0,000**
A-6	2,20	6,00	3,95	0,15	0,80	20,29						0,322	**0,001**
A-7	2,70	5,90	4,12	0,14	0,78	19,03							**0,000**
A-8	2,10	4,80	3,37	0,13	0,70	20,82							
Глубина выреза центрального сегмента, см (X7)													
A-1	0,30	1,30	0,72	0,05	0,28	38,88	**0,012**	0,201	**0,000**	**0,000**	**0,021**	0,256	**0,001**
A-2	0,45	1,60	0,90	0,06	0,31	34,76		0,209	**0,000**	**0,000**	**0,000**	0,161	**0,000**
A-3	0,55	1,30	0,81	0,04	0,19	23,87			**0,000**	**0,000**	**0,000**	0,885	**0,000**
A-4	0,20	0,95	0,39	0,03	0,16	42,02				0,608	**0,013**	**0,000**	0,169
A-5	0,20	0,90	0,43	0,04	0,19	45,62					**0,049**	**0,000**	0,387
A-6	0,15	1,10	0,56	0,04	0,23	40,43						**0,001**	0,266
A-7	0,30	1,90	0,80	0,07	0,41	51,16							**0,000**
A-8	0,20	1,50	0,49	0,05	0,26	54,02							
Количество плодов, шт. (X13)													
A-1	5,00	51,00	28,07	2,02	11,09	39,51	**0,017**	**0,000**		0,517	**0,039**	**0,000**	**0,000**
A-2	6,00	49,00	22,37	1,88	10,32	46,16		**0,002**		**0,003**	0,735	**0,005**	**0,000**
A-3	3,00	27,00	14,90	1,30	7,14	47,92				**0,000**	**0,001**	0,757	0,260
A-5	13,00	45,00	29,60	1,51	8,27	27,95					**0,007**	**0,000**	**0,000**
A-6	6,00	40,00	23,17	1,73	9,45	40,81						**0,002**	**0,000**
A-7	0,00	42,00	15,63	1,73	9,48	60,65							0,152
A-8	1,00	26,00	12,23	1,39	7,62	62,32							
Коэффициент семенификации, % (X15)													
A-1	14,29	100,00	81,69	2,99	16,40	20,07	**0,001**	**0,000**		0,399	**0,008**	**0,000**	**0,000**
A-2	15,00	100,00	62,81	4,63	25,36	40,38		0,057		**0,000**	0,468	**0,020**	0,309
A-3	12,90	82,61	52,27	4,20	23,01	44,03				**0,000**	**0,009**	0,665	0,374
A-5	59,09	96,55	86,35	1,50	8,23	9,53				**0,000**	**0,000**	**0,000**	**0,000**
A-6	18,75	92,31	66,82	3,97	21,72	32,51					**0,000**	**0,000**	**0,000**
A-7	0,00	96,97	49,87	5,25	28,77	57,69						**0,002**	0,082
A-8	5,00	100,00	57,18	5,30	29,04	50,79							0,187

Примечание: min-max – пределы варьирования признака; X – среднее арифметическое; m_x – ошибка среднего арифметического; σ – среднее квадратичное отклонение; Cv – коэффициент вариации; p – уровень значимости (различие между признаками достоверно при $p < 0.05$).

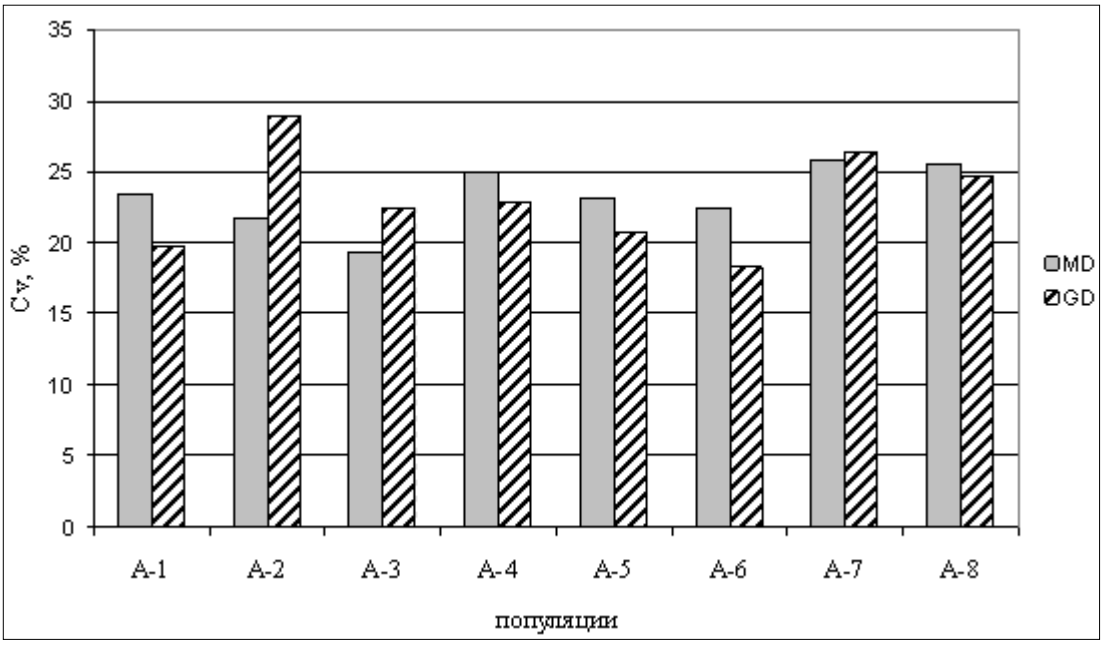

Рис. 3. Внутрипопуляционная изменчивость признаков *Anemonoides altaica:* MD – уровень морфологического разнообразия (по среднему коэффициенту вариации); GD – уровень генетического разнообразия (10^{-2}).

гетативных органов. Популяция А-3, напротив, характеризуется максимальными размерами осевых органов растений и близкими к средним параметрами листа.

В целом, дендрограмма сходства популяций на основе ISSR-анализа отражает географические принципы кластеризации (рис. 4В). Общая модель структуры популяций *A. altaica* соответствует принципу изоляции расстоянием, что подтверждено анализом нехватки гетерозигот (табл. 5). Значение Fst (Gst) прямо коррелирует с расстоянием между популяциями в пределах ареала, при этом у близко расположенных популяций оно минимально.

Заключение. Проведенный анализ состояния ценопопуляций ветреницы алтайской показал, что изучаемый вид обладает относительно широким фитоценотическим диапазоном и может встречаться в мелколиственных (березовые, осиновые леса), светлохвойных (сосняки), смешанных с преобладанием пихты и кедра лесах, а также в пойменных ивняках. Отмечено проникновение вида в высокогорья на субальпийские луга. Максимальное проективное покрытие имеют популяции, произрастающие в черневых лесах Западного Саяна и юго-восточного побережья оз. Байкал.

Максимальные размеры вегетативных органов ветреницы алтайской зафиксированы для особей, произрастающих в сообществах с участием сосны обыкновенной: в смешанном кедрово-сосново-пихтовом лесу Восточного Саяна (А-2) и в кедрово-сосновом лесу на побережье оз. Телецкое (А-7), однако высокий уровень морфологического и генетического разнообразия данных популяций и низкие показатели численности свидетельствуют о стрессовых для вида условиях. Минимальными размерами характеризуются особи, произрастающие в неблагоприятных климатических условиях – на субальпийском лугу (А-4, Западный Саян).

Таблица 4

Генетические дистанции M. Nei (1978) между популяциями на основе ISSR-PCR

	А-1	А-2	А-3	А-4	А-5	А-6	А-7	А-8
А-1	*****							
А-2	0,0328	*****						
А-3	0,0458	0,0377	*****					
А-4	0,0826	0,0696	0,0494	*****				
А-5	0,0869	0,0751	0,0827	0,0822	*****			
А-6	0,0724	0,0561	0,0809	0,1282	0,0732	*****		
А-7	0,0689	0,0457	0,0867	0,1376	0,1072	0,0799	*****	
А-8	0,0858	0,0785	0,0805	0,1194	0,1081	0,1104	0,1237	*****

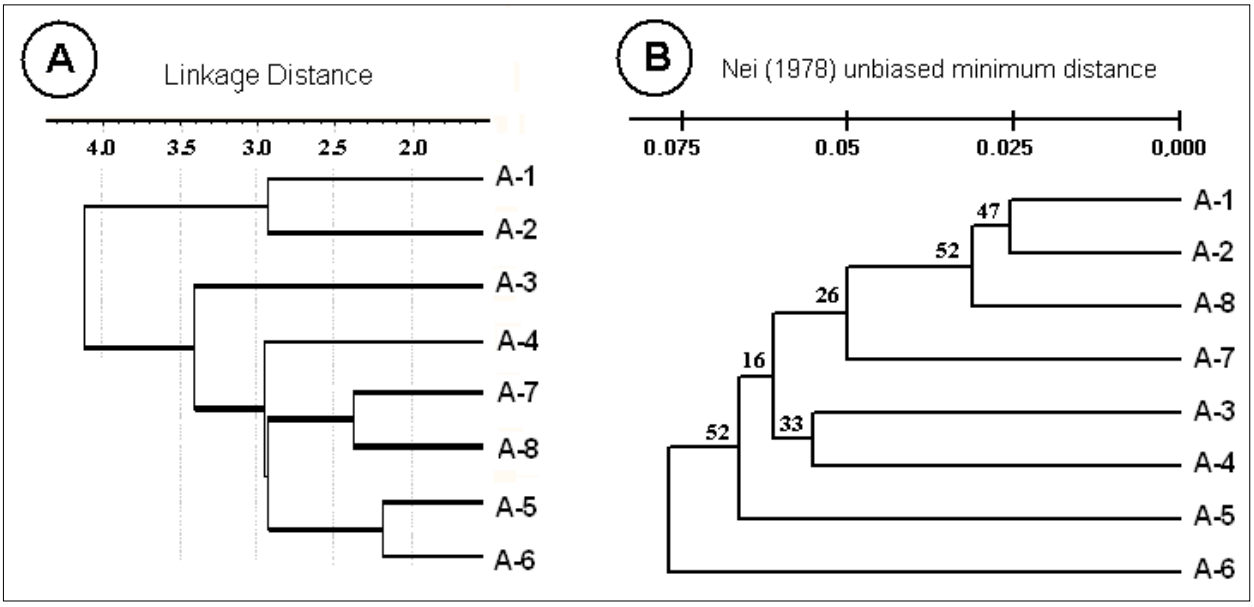

Рис. 4. Дендрограммы сходства ценопопуляций *Anemonoides altaica* по морфологическим признакам x1-x12 (A) и на основе ISSR-анализа (B).

Таблица 5

Степень генетической дифференциации групп популяций (Fst) в соответствии с географическим принципом

	Восточный Саян	**Западный Саян**	**Юго-восточное побережье оз. Байкал**	**Северо-Восточный Алтай**
Восточный Саян	**0,1583**			
Западный Саян	0,1987	**0,1442**		
Юго-восточное побережье оз. Байкал	0,2448	0,2168	**0,1577**	
Северо-Восточный Алтай	0,2099	0,1787	0,2025	**0,1145**

При проведении кластерного анализа обнаружено, что наибольшим сходством обладают популяции, обитающие в географически близких местообитаниях. Предложена популяционно-генетическая модель изоляции расстоянием при формировании вида *A. altaica.*

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №08-04-00163-а

ЛИТЕРАТУРА

Воронов А.Г. Геоботаника. – М.: Высшая школа, 1973. – 384 с.

Дюрягина Г.П., Иванова М.М. Характеристика ценопопуляций редких видов флоры Бурятии // Бот. журн., 1985. – Т. 70, № 11. – С. 1529–1538.

Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения / Под. ред. А.М. Зарубина. – Иркутск: Олмашинформ, 2001. – 200 с.

Красная книга Республики Бурятия. Растения. Грибы. / Отв. ред. Т.Г. Бойков. – Новосибирск: Наука, 2002. – 340 с.

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

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Т. 4. – С. 70–204.

Самосенко И.Е., Бянкина И.С. Оценка состояния ценопопуляций *Galium odoratum* (Rubiaceae) в Западном Саяне // Бот. журн., 2003. – Т. 88, № 4. – С. 76–81.

Тимохина С.А. Род *Anemonoides* Miller // Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1993. – Т. 6. – С. 145–149.

Черепнин Л.М. Флора южной части Красноярского края. – Красноярск, 1961. – Вып. 3. – 252 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. – 288 с.

Юзепчук С.В. Род *Anemone* L. // Флора СССР. – М.-Л, 1937. – Т. 7. – С. 236–282.

Ямских И.Е. Биоморфологические особенности *Cruciata krylovii* (Rubiaceae) в Красноярском крае // Бот. журн., 2007. – Т. 92, № 2. – С. 263–270.

Mansour A., Ismail H.M., Ramadan M.F., Gyulai G. Variations in tomato (*Lycopersicon esculentum*) cultivars grown under heat stress // Journal fur verbrauchersschutz und lebensmittelsicherheit, 2009. – Vol. 4. – P. 118–127.

Miller M.P. Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3: A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data / Computer software distributed by author. – 1997.

Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations // Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1973. – Vol. 70. – P. 3321–3323.

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

Paterson I.D., Downie D.A., Hill M.P. Using molecular methods to determine the origin of weed populations of *Pereskia aculeata* in South Africa and its relevance to biological control // Biological Control, 2009. – Vol. 48:1. – P. 84–91.

Yamskikh I.E. The state of *Arsenjevia baikalensis* cenopopulation in plant communities of the Western Sayan mountains // Russian Journal of Ecology, 2008. – Vol. 39, № 4. – P. 246–253.