

УДК 581.4(575.2)

Морфолого-генетический анализ ценопопуляций *Stachys sylvatica* (Lamiaceae), произрастающих в горах Южной Сибири

И. Е. Ямских¹, М. Г. Куцев², О. В. Нефедова¹

¹ Сибирский федеральный университет, пр. Свободный, 79, г. Красноярск, 660041, Россия. E-mail: iyamskikh@mail.ru

² Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 656049, Россия

Ключевые слова: *Stachys sylvatica*, неморальный реликт, черневая тайга, RAF-PCR, Западный Саян, Горная Шория, Северо-Восточный Алтай.

Аннотация. *Stachys sylvatica* – реликт третичных широколиственных лесов гор Южной Сибири. Проведен анализ модификационной и генетической изменчивости признаков 11 ценопопуляций *Stachys sylvatica*, произрастающих в сообществах гор Южной Сибири. Выявлено, что данный вид встречается в хвойных (пихтовых, сосновых, кедровых, кедрово-пихтовых и кедрово-сосновых), осиновых, липовых лесах, а также в прирусловых ивняках и черемушниках. Климатический ареал вида ограничен годовым количеством осадков 500–1250 мм, суммами активных температур 1600–2050 °С и высотным распространением от 150 до 700 м над ур. м. При изучении состояния ценопопуляций *S. sylvatica* определяли численность, проективное покрытие, оценивали морфологическую изменчивость вегетативных и генеративных признаков. Для установления достоверности различий между среднепопуляционными значениями одноименных признаков использовали однофакторный дисперсионный анализ. Выявлено, что большинство морфометрических признаков характеризуются средним и высоким уровнем изменчивости. Генетическую вариабельность вида выявляли с помощью метода RAF-PCR (Randomly Amplified DNA Fingerprinting). Проведенный анализ генетической изменчивости ценопопуляций *Stachys sylvatica*, показал, что для изучаемого вида характерен очень высокий уровень внутривидового полиморфизма. Максимальный уровень генетической изменчивости отмечен в ценопопуляции, произрастающей на границе ареала. Генофонды всех изученных ценопопуляций характеризуются удовлетворительным состоянием и могут самостоятельно воспроизводиться. Все изученные ценопопуляции чистеца лесного слабо дифференцированы и не проявляют тенденции к образованию новых таксонов. Причем, сходную генетическую структуру обнаруживают ценопопуляции, произрастающие не только в разных частях ареала, но и в сообществах, кардинально различающихся по экологическим и фитоценологическим факторам. При усилении антропогенного воздействия на ценопопуляции наблюдается увеличение размеров генеративных органов *Stachys sylvatica*. На основе анализа морфологических признаков *S. sylvatica* выявлено разделение совокупности особей по географическому принципу. Выявлено, что данный вид обладает сравнительно широкой экологической амплитудой и слабой конкурентной способностью. Может поддерживать высокий уровень полиморфизма в стрессовых для других неморальных реликтов условиях. Характеризуется высоким уровнем внутривидовой генетической изменчивости и слабой степенью дифференциации популяций.

Morphological and genetics analysis of *Stachys sylvatica* (Lamiaceae) coenopopulations in the mountains of South Siberia

I. E. Yamskikh¹, M. G. Kutsev², O. V. Nefedova¹

¹ Siberian Federal University, Svobodny pr., 79, Krasnoyarsk, 660041, Russia

² Altai State University, Lenina pr., 61, Barnaul, 656049, Russia

Key words: *Stachys sylvatica*, nemoral relict, chern taiga, RAF-PCR, Western Sayan, Shoriya, North-East Altai.

Summary. *Stachys sylvatica* is Tertiary nemoral relict from the South Siberian mountains. Modification and genetic variability of 11 *Stachys sylvatica* populations from South Siberian mountains were studied. Investigations revealed that *S. sylvatica* grew in coniferous (spruce, pine, Siberian stone pine, fir, and mixed forests), aspen, linden forests and floodplain habitats. Climatic area of the species is limited to an annual precipitation of 500–1250 mm, effective heat sum 1600–2050 °C and altitude from 150 to 700 m a.s.l. In the study of the state of the *S. sylvatica* coenopopulations we determined the population size, projective cover, evaluated the morphological variability of vegetative and generative characteristics. To establish the significance of differences between the average values of the same characters we used ANOVA. It was revealed that most of the morphometric characters had medium and high level of variability. The genetic variability of species we detected by RAF-PCR method (Randomly Amplified DNA Fingerprinting). The analysis of genetic variation of the *S. sylvatica* coenopopulations showed that the studied species was characterized by a very high level of intra-population polymorphism. The maximum level of genetic variability was observed in the population growing on the border of the species area. Gene pools of all studied coenopopulations have a satisfactory condition and can be reproduced by itself. All studied coenopopulations of *Stachys sylvatica* are poorly differentiated and do not show the tendency to the formation of new taxa. Moreover, a similar genetic structure we have seen in the coenopopulations growing not only in different parts of the area, but also in communities radically different in environmental and phytocenotic conditions. With increasing of anthropogenic impact on coenopopulations we have observed an increase of the size of the generative organs of *Stachys sylvatica*. The separation of individuals on a geographical basis was revealed based on the analysis of morphological characters of *S. sylvatica*. Investigations revealed that *Stachys sylvatica* had wide ecological amplitude and significant variability in the stressed environmental conditions (compared to other nemoral (Tertiary) relicts). It is characterized by a high level of intrapopulation genetic variability and low degree of population differentiation.

Stachys sylvatica L. (чистец лесной) – реликт третичных широколиственных лесов, занесенный в «Красную книгу Красноярского края» (Krasnaja kniga Krasnojarskogo kraja..., 2012). Данный вид представляет собой длиннокорневичное многолетнее растение, размножающееся преимущественно вегетативным способом. Основной участок ареала занимает лесной пояс Средней Европы, европейской части бывшего СССР, Кавказа, Среднего Урала. В горах Южной Сибири данный вид встречается фрагментарно и приурочен, в основном, к черневому поясу.

Наши исследования проводились в северо-восточной части Западного Саяна (Красноярский край, Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, д. Григорьевка), в северо-восточной части Алтая (побережье оз. Телецкое), в Горной Шории (окр. пос. Кузедеево) и в окр. г. Красноярска. Объекты исследований – 11 ценопопуляций *Stachys sylvatica*. Цель исследований – изучение фитоценотической приуроченности, фенотипической и генетической изменчивости ценопопуляций реликта.

Материалы и методы исследований

При изучении состояния 11 ценопопуляций *S. sylvatica* определяли численность, проективное покрытие, оценивали изменчивость вегетативных и генеративных признаков. Геоботаническая характеристика местообитаний изучаемого вида приведена в таблице. При определении экологических факторов, ограничивающих распространение вида, использовали ординационные схемы, разработанные Н. П. Поликарповым с со-

авторами (Polikarpov et al., 1986) для гор Южной Сибири.

Измерения параметров вегетативных и генеративных органов реликта для оценки фенотипической изменчивости проводили на генеративных особях. Учетной единицей служил парциальный побег. Большая часть оцениваемых нами морфометрических признаков приводится в качестве диагностических для определения вида во «Флоре Средней Сибири» (Поров, 1959), «Флоре Сибири» (Nikiforova, 1997).

Математическую обработку морфологических данных проводили в программе «Statistica 7.0». Для установления достоверных различий между среднепопуляционными значениями одноименных признаков использовали однофакторный дисперсионный анализ. Различие считалось достоверным при уровне значимости $p < 0,05$. Анализ сходства популяций по исследуемым признакам проводили с помощью кластерного анализа. В обработке применялся метод Уорда (Ward, 1963). В качестве меры сходства использовалось Евклидово расстояние.

Молекулярно-генетические исследования проводили в лабораториях Алтайского государственного университета (Россия, г. Барнаул) и Сибирского федерального университета (Россия, г. Красноярск). Генетическую вариабельность 5 ценопопуляций вида выявляли с помощью RAF-PCR (Randomly Amplified DNA Fingerprinting) метода. Из каждой популяции было проанализировано 10 растений, не являющихся клонами. Выделение ДНК производили из 10–20 мг сухой

Таблица

Геоботаническая характеристика местообитаний *Stachys sylvatica*

| № ЦП | Название сообщества, местоположение | Состав древесно-стоя, сомкнутость крон | Доминирующие виды травяно-кустарничкового яруса |
|------------------------|---|--|--|
| Окр. г. Красноярск | | | |
| S1 | Пойменный ивняк (окр. г. Красноярск, пойма р. Собакина) | 0,2 | <i>Deschampsia cespitosa</i> (20 %) <i>Filipendula ulmaria</i> (20 %) <i>Tussilago farfara</i> (25 %) <i>Stachys sylvatica</i> (5 %) |
| Западный Саян | | | |
| S2 | Осинник ширококостраусниковый (хр. Веховой, водораздел) | 100с 0,5 | <i>Matteuccia struthiopteris</i> (80 %) <i>Aegopodium podagraria ssp. nadeshdae</i> (30 %) <i>Brunnera sibirica</i> (20 %) <i>Stachys sylvatica</i> (5 %) |
| S3 | Луг злаково-широкотравный (опушка осинника, хр. Веховой) | - | <i>Aegopodium podagraria ssp. nadeshdae</i> (60 %) <i>Dactylis glomerata</i> (30 %) <i>Stachys sylvatica</i> (< 1 %) |
| S4 | Ивняк с березой разнотравно-страусниковый (пойма р. М. Кебеж) | 0,5 | <i>Filipendula ulmaria</i> (25 %) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (80 %) <i>Urtica galeopsifolia</i> (30 %) <i>Stachys sylvatica</i> (< 1 %) |
| S5 | Заросли черемухи (пойма р. М. Кебеж) | 0,4 | <i>Urtica galeopsifolia</i> (30 %) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (5 %) <i>Stachys sylvatica</i> (< 1 %) |
| S6 | Сосняк коротконожково-кислично-осоковый (дол. р. М. Кебеж) | 9С1К 0,6 | <i>Carex macroura</i> (25 %) <i>Oxalis acetosella</i> (15 %) <i>Brachypodium pinnatum</i> (10 %) <i>Stachys sylvatica</i> (< 1 %) |
| S7 | Кедрово-берёзово-пихтовый разнотравно-кочедыжниково-осоковый лес (устье Алеева ключа) | 5ПЗБ2К 0,7 | <i>Athyrium monomachii</i> (30 %) <i>Carex macroura</i> (40 %) <i>Oxalis acetosella</i> (30 %) <i>Stachys sylvatica</i> (5 %) |
| S8 | Кедрово-пихтовый лес папоротниковый (дол. р. Б. Кебеж, русло ручья ЛЭП) | 6ПЗК1Б 0,8 | <i>Diplazium sibiricum</i> (20 %) <i>Dryopteris expansa</i> (25 %) <i>Matteuccia struthiopteris</i> (20 %) <i>Stachys sylvatica</i> (3 %) |
| S9 | Ивняк высокотравно-злаковый (дол. р. Чебижек, обочина трассы) | 0,7 | <i>Calamagrostis langsdorffii</i> (10 %) <i>Cirsium helentoides</i> (3 %) <i>Delphinium elatum</i> (7 %) <i>Stachys sylvatica</i> (3 %) |
| Горная Шория | | | |
| S10 | Липняк высокотравно-папоротниковый (Кузедеевский липовый остров) | 9Л1П+Б 0,4 | <i>Matteuccia struthiopteris</i> (40 %) <i>Aconitum septentrionale</i> (20 %) <i>Stachys sylvatica</i> (< 1 %) |
| Северо-Восточный Алтай | | | |
| S11 | Кедрово-сосновый лес разнотравно-папоротниковый (сев. побережье оз. Телецкое, окр. д. Яйлю) | 8С2К 0,4 | <i>Matteuccia struthiopteris</i> (70 %) <i>Athyrium monomachii</i> (10 %) <i>Stachys sylvatica</i> (3 %) |

растительной ткани с помощью набора Diamond DNA (ООО «АБТ», Россия).

RAF-PCR проводили в 12,5 мкл смеси (7,4 мкл H₂O; 1 мкл ДНК; 1,25 мкл 10X-буфера; 1,25

мкл 25 мМ MgCl₂; 1 мкл 10 мМ праймера; 0,5 мкл 20 мМ dNTPs; 0,1 мкл Taq-полимеразы) на амплификаторе MyCycler. Амплификацию проводили по следующей программе: 94 °С – 5 мин,

35 циклов: 94 °C – 30 сек, 57 °C – 1 мин, 56 °C – 1 мин, 55 °C – 1 мин, 54 °C – 1 мин, 53 °C – 1 мин; завершающая стадия: 72 °C – 10 мин, охлаждение при 4 °C. Предварительно на 2 образцах ДНК из имеющегося набора праймеров (Waldron et al., 2002) опытным путем был выявлен праймер RAF K-02b (5'-GTCTCCGCAG-3'), который дал воспроизводимый полиморфный результат. Анализ продуктов амплификации осуществлялся с помощью прибора Experion™ Automated Electrophoresis Station (Bio-Rad, USA).

Статистическую обработку результатов генетического 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 процента полиморфных локусов (P), генного разнообразия Нея (H_e), индекса Шеннона (H_o). Для описания генетической структуры популяций были использованы следующие параметры: общее генетическое разнообразие (H_T) во всей выборке; среднее внутривидовое разнообразие (H_S); показатель подразделенности популяций (G_{st}) (Krutovsky et al., 1989; Boronnikova, 2013). Генетические дистанции (D) между ценопопуляциями определяли по формуле М. Нея (Nei, 1978). Оценку состояния генофондов проводили по шкале, разработанной для редких видов С. В. Боронниковой (Boronnikova, 2013).

Результаты и обсуждение

При оценке фитоценологической 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 ивниках и черемухниках. Отмечено проникновение вида на олуговевшие участки. В Республике Алтай встречается в пихтовых, кедровых, кедрово-сосновых лесах. Широко распространен в Горной Шории в липовых, осиновых, пихтовых лесах, на высокотравных лугах. В окр. г. Красноярск обнаружено единичное местообитание чистеца лесного в пойме р. Собакиной в ивнике разнотравном. Несмотря на широкое географическое распространение *S. sylvatica* в сообществах выполняет роль асектатора и характеризуется низкой встречаемостью. Проективное покрытие вида в различных местообитаниях варьирует от менее 1 до 5 % (табл.). Максимальное проективное покрытие *S. sylvatica* имеет в прирусловых сообществах и в местообитаниях со слабым антропогенным

воздействием, что свидетельствует об его слабой конкурентной способности, но относительно широкой экологической амплитуде. Климатический ареал вида ограничен годовым количеством осадков 500–1250 мм, суммами активных температур 1600–2050 °C и высотным распространением от 150 до 700 м над ур. м.

Численность чистеца лесного в сообществах изучена на примере 6 ценопопуляций (рис. 1). Максимальное количество побегов зафиксировано в пойменном ивнике (окр. г. Красноярск, S1, 71 шт.). В осиннике широколиственно-страусниковом (хр. Веховой, S2) было обнаружено 58 побегов, а на опушке осинника (S3) – всего 14. При изучении соотношения вегетативных и генеративных побегов выявлено, что в трех изученных ценопопуляциях (S1, S4, S7) преобладают цветущие побеги. Их доля составляет 59,3–81,7 %. Для S3 (опушка осинника) и S8 (кедрово-пихтовый лес) характерно равное количество побегов двух групп (по 50 %). Единственной ценопопуляцией, где доля вегетирующих побегов (55,2 %) немного превышает число цветущих (44,8 %), является S2, произрастающая в осиннике широколиственно-страусниковом.

Оценка индивидуальной изменчивости морфометрических признаков проводилась с помощью коэффициента вариации (Cv). Выявлено, что большинство морфометрических признаков характеризуются средним и высоким уровнем изменчивости (рис. 2), согласно шкале С. А. Мамаева (Мамаев, 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 листа (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 ивнике, где наиболее вариabельными являются параметры цветка (x16, x18, x20, x21). Также высокие значения коэффициентов вариации зафиксиро-

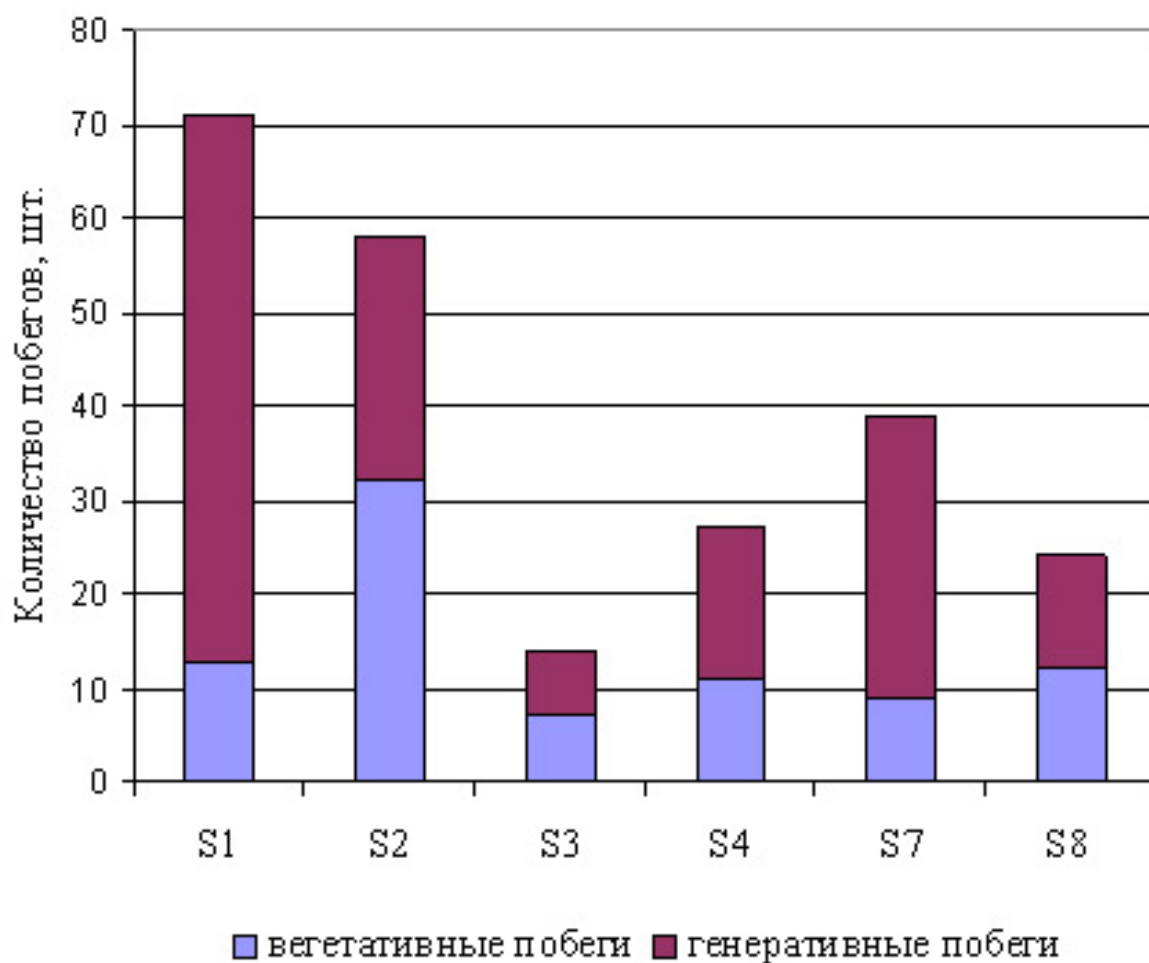


Рис. 1. Численность ценопопуляций и соотношение вегетативных и генеративных побегов чистеца лесного (*Stachys sylvatica*).

ваны для ценопопуляций из коренных черневых лесов: S2, S7, S10. Минимальная изменчивость изучаемых признаков наблюдается в низкогорных западносаянских популяциях S6 (сосняк коротконожково-кислично-осоковый) и S5 (заросли черемухи).

Максимальная длина стебля отмечена у особей, произрастающих в зарослях черемухи (S5), в пойме р. М. Кебезь 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 виды, такие как *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. (страусник чернокоренной), *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (лабазник вязолистный), *Dactylis glomerata* L. (ежа сборная), *Urtica galeopsifolia*

Wierzb. ex Oriz (крапива пикульниколистная), 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 окр. г. Красноярск. Максимальные размеры листа срединной формации отмечены для особей S7 и S8, произрастающих в среднегорных черневых кедрово-пихтовых и смешанных лесах Западного Саяна (рис. 3). Крупные прицветные листья развиваются у особей красноярской ценопопуляции S1.

Максимальные размеры цветка (длина чашечки, длина зубчика чашечки, длина венчика и нижней губы) отмечены для ценопопуляции (S9), произрастающей в ивняке на обочине трассы, т. е. в нарушенном сообществе. Размеры вегетативных органов растений имеют здесь средние

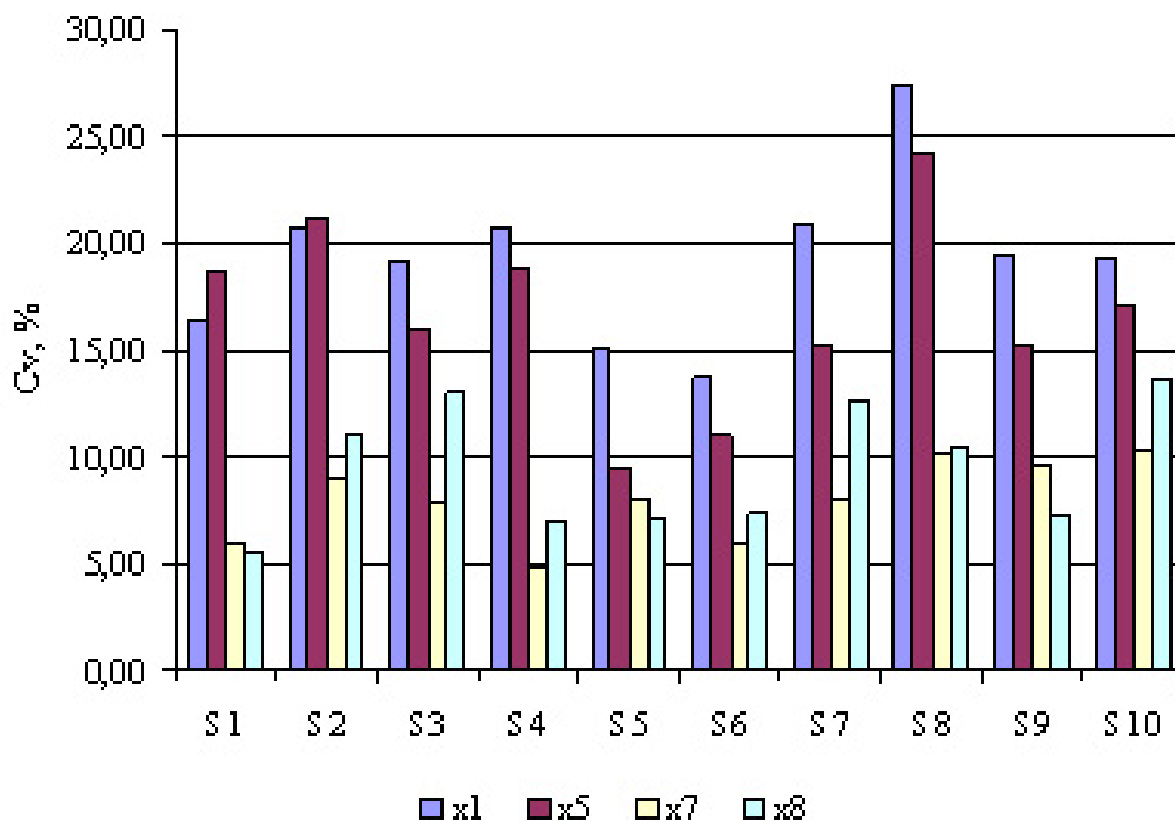


Рис. 2. Внутрипопуляционная изменчивость некоторых признаков чистеца лесного (*Stachys sylvatica*): x1 – длина стебля; x5 – длина листа срединной формации; x7 – форма листа; x8 – количество зубчиков на листе.

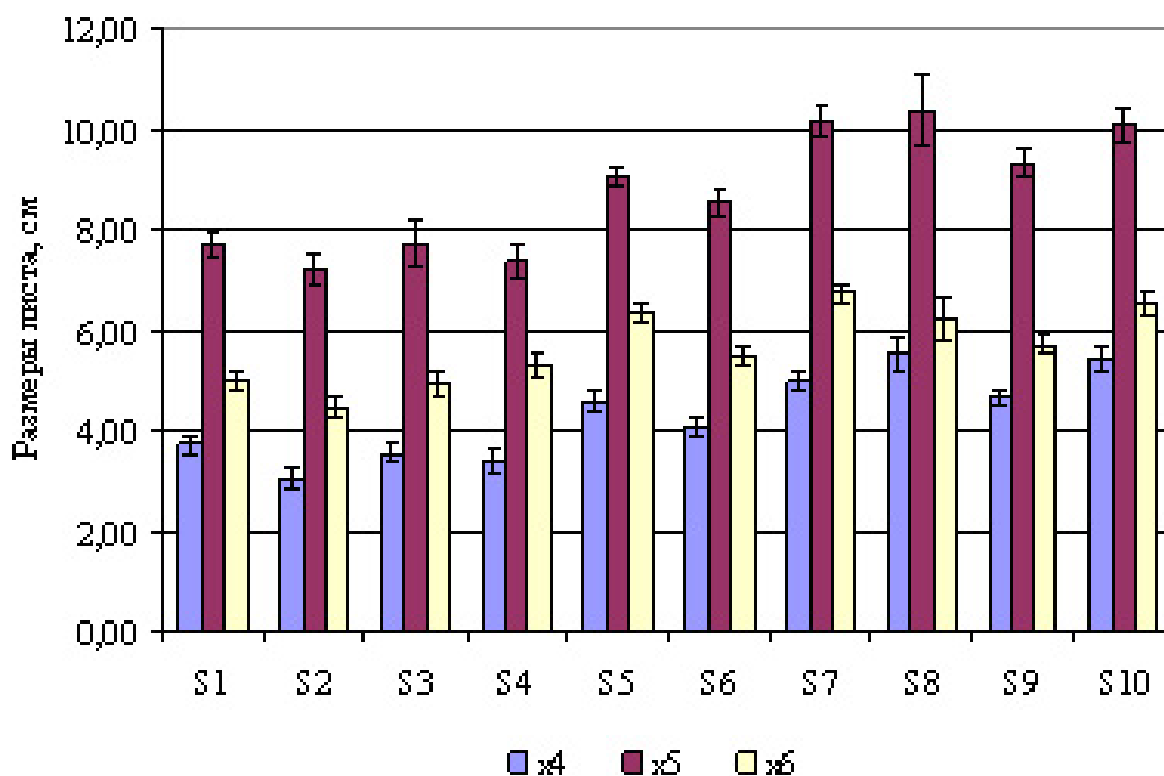


Рис. 3. Среднепопуляционные значения размеров вегетативных органов чистеца лесного (*Stachys sylvatica*): x4 – длина черешка; x5 – длина листа; x6 – ширина листа срединной формации.



Рис. 4. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Stachys sylvatica* по морфологическим признакам.

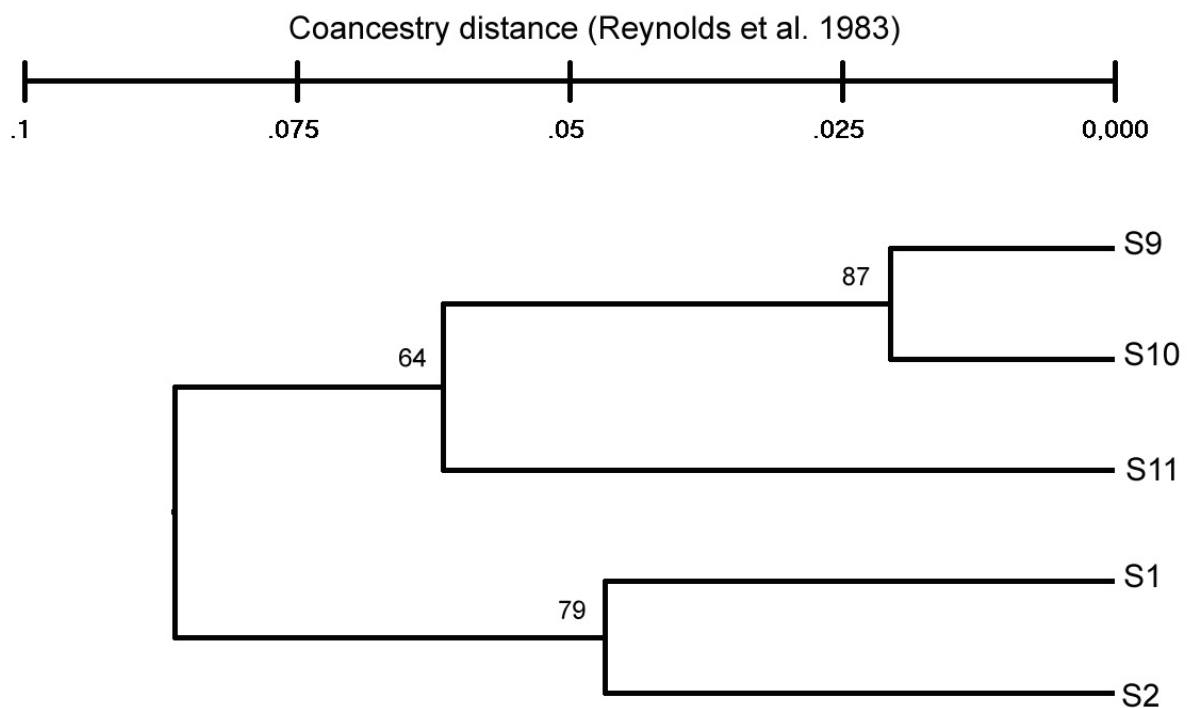


Рис. 5. Дендрограмма сходства ценопопуляций *Stachys sylvatica* на основе данных RAF-PCR анализа.

показатели. Для данной ценопопуляции отмечается достоверное снижение количества боковых побегов. Следовательно, при антропогенном влиянии особи чистеца лесного способны увеличивать размеры генеративных органов.

Для ценопопуляции S10, произрастающей в липняке Горной Шории, характерны крупные размеры вегетативных органов (длина стебля, длина черешка, длина и ширина листа), однако отмечается достоверное снижение показателей развития генеративных органов по сравнению с другими ценопопуляциями.

Наименьшая длина стебля, как и минимальные размеры всех морфометрических признаков, характерны для особей ценопопуляции, произрастающей в черневом осиннике широколиственно-страусниковом (S2, хр. Веховой, водораздел). Это можно объяснить высокой конкуренцией со стороны видов широколиственного леса папоротников (*Aegopodium podagraria* L. (сныть обыкновенная), *Brunnera sibirica* Stev. (бруннера сибирская), *Matteuccia struthiopteris*). Видимо, типичный фитоценологический пациент 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.

При сравнении ценопопуляций S2 и S3, обитающих в осиннике широколиственно-страусниковом и на лугу злаково-широколиственно-антропогенного происхождения, достоверных отличий не наблюдается, следовательно, уровень освещения не оказывает заметного влияния на габитус изучаемого вида.

Анализ сходства 10 ценопопуляций *S. sylvatica* был проведен с помощью кластерного анализа. На дендрограмме (рис. 4) отмечается распад совокупности изучаемых нами ценопопуляций на три кластера. В первый кластер объединились ценопопуляции чистеца, произрастающие в низкорослых Западного Саяна: в осиннике широколиственно-страусниковом (S2), на его опушке (S3) и в ивняке разнолиственно-страусниковом (S4). Особи данной группы характеризуются сравнительно мелкими размерами вегетативных органов и средними показателями развития генеративных органов. Наибольшее сходство обнаруживается между S3 и S4. Во второй кластер входят западносаянские среднегорные ценопопуляции S7 (кедрово-берёзово-пихтовый разнолиственно-кочедыжниково-осоковый лес), S8 (кедро-

во-пихтовый лес папоротниковый) и S9 (ивняк разнолиственно-злаковый). Удаленное положение от данной группы занимает ценопопуляция S6, произрастающая в сосняке коротконожково-кислично-осоковом, т. е. в местообитании, не свойственном для данного влаголюбивого вида. Следует отметить, что S6 и S9 встречаются в сообществах со слабым антропогенным влиянием. Третий кластер объединяет красноярскую (S1) и кузедеевскую ценопопуляции (S10) *S. sylvatica*, географически удаленные от остальных и характеризующиеся средними размерами вегетативных органов. Обособленное положение на дендрограмме занимает S5, произрастающая в зарослях черемухи, особи которой характеризуются максимальным развитием вегетативных и генеративных органов.

Таким образом, на дендрограмме сходства ценопопуляций *S. sylvatica* по морфологическим признакам мы видим разделение совокупности особей по географическому принципу. Популяция из Горной Шории объединяется с красноярской S1 из пойменного ивняка в отдельный кластер. Для западносаянских ценопопуляций чистеца лесного характерно объединение в группы по высотному принципу (низкогорные и среднегорные). Особи, произрастающие на лугу злаково-широколиственном, не имеют больших различий с растениями из черневого осинника и объединяются с ними в один кластер.

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 окр. г. Красноярска (S1). RAF-PCR анализом выявлено 58 фрагментов ДНК. Суммарный процент полиморфизма составляет 100. Уровень выявляемого внутривидового генетического полиморфизма очень высок для всех популяций (90–100 %). Максимальный уровень генетической изменчивости отмечен для красноярской популяции S1 ($P = 100\%$; $H_e = 0,4269$; $H_0 = 0,6153$).

При изучении генетической структуры популяций *Stachys sylvatica* выявлено, что ожидаемая доля гетерозиготных типов в суммарной выборке ($H_T = 0,4322$) лишь немного выше, чем в популяциях ($H_S = 0,3909$). Коэффициент подразделенности популяций (G_{st}) составляет всего 0,0955. Следовательно, на долю межпопуляционного разнообразия приходится 9,55 %, а изученные популяции, несмотря на географическую удаленность, мало дифференцированы (Wright, 1978).

Генетические дистанции М. Нея (Nei, 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. 5). В целом же, значения коэффициента Нея не превышают $D = 0,078$, что свидетельствует о генетическом сходстве всех изученных популяций.

Таким образом, проведенный анализ генетической изменчивости ценопопуляций *Stachys sylvatica* показал, что для изучаемого вида характерен очень высокий уровень внутривидового полиморфизма. Максимальный уровень генетической изменчивости отмечен для красноярской ценопопуляции S1, произрастающей на границе ареала. Генофонды всех изученных ценопопуляций характеризуются удовлетворительным состоянием и могут самостоятельно воспроизводиться. Все изученные ценопопуляции чистеца лесного слабо дифференцированы и не проявляют тенденции к образованию новых таксонов. Причем, сходную генетическую структуру обнаруживают ценопопуляции, произрастающие не только в разных частях ареала, но и в сообществах, кардинально различающихся по экологическим и фитоценотическим факторам. Например, красноярская популяция S1 описана нами из прируслового ивняка, а западносаянская низкогорная S2 – из черногого осинника. Аналогично, высокогорная западносаянская популяция S9 произрастает в ивняке на обочине автомобильной трассы федерального значения, тогда как генетически близкая к ней кузедеевская S10 – в липняке в самом «сердце» классических черневых липовых лесов.

Заключение

Полученные в ходе исследований данные по фитоценотической приуроченности, морфолого-генетическому разнообразию, биологическим особенностям лежат в основе выделения эколого-ценологических стратегий видов. Мы можем констатировать, что *S. sylvatica* обладает слабой конкурентной способностью, но достаточно широкой экологической пластичностью по отношению к увлажнению и освещенности. Относится к фитоценотическим пациентам. Благоприятные условия для роста и размножения данного вида создаются в пойменных местообитаниях, характеризующихся нестабильными экологическими условиями, и в сообществах со слабым антропогенным влиянием. Причем в местообитаниях на границе ареала (Красноярская лесостепь) наблюдаются высокие показатели численности, морфологического и генетического разнообразия *S. sylvatica*, что свидетельствует о возможности его дальнейшего расселения по территории Сибири. В отличие от других реликтов, для чистеца лесного характерны очень высокие показатели внутривидового генетического разнообразия и слабо выраженная дифференциация популяций, что отмечается и для других видов с широким ареалом. *S. sylvatica* относится к числу реликтов-адаптантов, согласно классификации А. А. Гроссгейма (Grossgeim, 1939).

В целях сохранения расового многообразия *S. sylvatica* достаточна охрана отдельных эталонных популяций, произрастающих в окр. г. Красноярск, в прирусловых ивняках Западного Саяна на уровне биологического заказника. Алтайские популяции вида охраняются в Алтайском государственном заповеднике, а кузедеевские – произрастают на территории федерального природно-исторического памятника «Кузедеевский липовый остров».

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Boronnikova S. V.** (2013) *Molekuljarno-geneticheskij analiz i ocenka sostojanija genofondov resursnyh vidov rastenij permskogo kraja [Molecular-genetic analysis of the gene pool of resource plants from Perm Region]* / Perm-skiy gosudarstvennyy nacionalnyy issledovatel'skiy universitet. Perm, 239 pp. [In Russian]. (**Боронникова С. В.** Молекулярно-генетический анализ и оценка состояния генофондов ресурсных видов растений Пермского края: монография / Перм. гос. нац. исслед. ун-т. Пермь, 2013. 239 с.).
- Grossgeim A. A.** (1939) Типы реликтов [Types of the relicts] // *Izvestiya Azerbaydzhanskogo filiala AN SSSR [News of the Azerbaijani branch of Academy of Sciences of the USSR]* 6: 74–80 [In Russian]. (**Гроссгейм А. А.** Типы реликтов // Изв. Азербайдж. филиала АН СССР, 1939. № 6. С. 74–80).
- Krasnaja kniga Krasnojarskogo kraja T. 2. Redkie i nahodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy dikorastushchikh rasteniy i gribov [Red Data Book of the Krasnoyarsk territory. Vol.2. The rare and endangered species of wild plants and funguses]* (2012). Siberian Federal University Press, Krasnoyarsk, 576 pp. [In Russian]. (Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений и грибов. Красноярск: Изд-во Сиб. федер. ун-та, 2012. 576 с.).

Krutovsky K. V., Politov D. V., Altukhov Y. P. et al. (1989) Geneticheskaya izmenchivost sibirskoy kedrovoy sosny *P. sibirica*. Soobshchenie IV. Geneticheskoe raznoobrazie i stepen geneticheskoy differenciacii mezhdru populyაცი-yami [Genetic variability of Siberian cedar pine *P. sibirica*. IV. Genetics diversity and degree of genetic differentiation between populations] // *Rus. J. Genet.* 25, 11: 2009–2032 [In Russian]. (**Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П.** и др. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *P. sibirica*. Сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // *Генетика*, 1989. Т. 25, № 11. С. 2009–2032).

Mamaev S. A. (1972) *Formy vnutrividovoy izmenchivosti drevesnykh rasteniy* [Forms of intraspecies variability of woody plants]. Nauka, Moscow, 284 pp. [In Russian]. (**Мамаев С. А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 284 с.).

Nikiforova O. D. (1997) *Stachys L. – Chistec* [*Stachys L. – Stachys*] // *Flora Sibiriae*. Nauka, Divisio Sibirica, Novosibirsk, 11: 198–201 [In Russian]. (**Никифорова О. Д.** *Stachys L. – Чистец* // *Флора Сибири*. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-е, 1997. Т. 11. С. 198–201).

Polikarpov N. P., Tchepakova N. M., Nazimova D. I. (1986) *Klimat i gornye lesa Juzhnoy Sibiri* [Climate and mountain forests of southern Siberia]. Nauka, Divisio Sibirica, Novosibirsk, 224 pp. [In Russian]. (**Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И.** *Климат и горные леса Южной Сибири*. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1986. 224 с.).

Popov M. G. (1959) *Flora Sredney Sibiri* [*Flora of Central Siberia*]. Academy of sciences press, Moscow–Leningrad, 2: 559–918 [In Russian]. (**Попов М. Г.** *Флора Средней Сибири*. М.–Л.: изд-во АН СССР, 1959. Т. 2. С. 559–918).

Miller M. P. (1997) *Tools for population genetic analyses (TFPGA) 1.3: A Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data / Northern Arizona University*. 30 pp.

Nei M. (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics* 89: 538–590.

Reynolds J., Weir B. S., Cockerham C. C. (1983) Estimation of the coancestry coefficient: Basis for a short-term genetic distance // *Genetics* 105: 767–779.

Waldron J., Peace C., Searle I. et al. (2002) Randomly amplified DNA fingerprinting: a culmination of DNA marker technologies based on arbitrarily-primed PCR amplification // *Journal of biomedicine and biotechnology* 2(3): 141–150.

Ward J. H. Jr. (1963) Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function // *Journal of the American Statistical Association* 58: 236–244.

Wright S. (1978) *Evolution and the genetics of population. Variability within and among natural populations*. University of Chicago Press, 580 pp.