

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Сибирский институт физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения Российской академии наук

На правах рукописи



Кривенко Денис Александрович

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

03.02.01 – Ботаника

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Верхозина Алла Васильевна

Иркутск – 2014

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ.....	8
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	16
ГЛАВА 3. РЕДКИЕ ПСАММОФИТНЫЕ ВИДЫ <i>ASTRAGALUS</i> <i>OLCHONENSIS</i> И <i>ASTRAGALUS SERICEOCANUS</i>	30
3.1. Общая характеристика рода <i>Astragalus</i>	30
3.2. Эндемик острова Ольхон <i>Astragalus olchonensis</i>	35
3.2.1. Номенклатура и систематическое положение.....	35
3.2.2. Морфологическое описание.....	37
3.2.3. Ареал вида.....	39
3.3. Эндемик северо-восточного побережья Байкала <i>Astragalus</i> <i>sericeocanus</i>	43
3.3.1. Номенклатура и систематическое положение.....	43
3.3.2. Морфологическое описание.....	46
3.3.3. Ареал вида.....	47
ГЛАВА 4. ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>ASTRAGALUS OLCHONENSIS</i> И <i>ASTRAGALUS SERICEOCANUS</i>	50
4.1. Онтогенетическая структура, анализ семенной продуктивности и динамика ценопопуляций <i>Astragalus olchonensis</i>	50
4.2. Онтогенетическая структура и динамика ценопопуляций <i>Astragalus</i> <i>sericeocanus</i>	60
ГЛАВА 5. ЧИСЛА ХРОМОСОМ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЛЕКУЛЯРНО- ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕКЦИЙ <i>HEMIPHACA</i> И <i>CENANTRUM</i>	71
5.1. Кариологический анализ.....	71
5.2. Анализ ITS последовательностей <i>Astragalus olchonensis</i> и родственных ему видов секции <i>Hemiphaca</i>	81

5.3. Анализ аллозимного полиморфизма популяций <i>Astragalus sericeocanus</i> и родственных ему видов секции <i>Cenantrum</i>	85
ГЛАВА 6. ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ОХРАНЫ ЭНДЕМИКОВ ПРИБАЙКАЛЬЯ <i>ASTRAGALUS OLCHONENSIS</i> И <i>ASTRAGALUS</i> <i>SERICEOCANUS</i>	97
ВЫВОДЫ.....	103
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	105

ВВЕДЕНИЕ

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

Побережье Байкала характеризуется обилием эндемиков, большинство из которых узколокальные, концентрацией редких видов, в том числе реликтов третичного периода, местообитания которых приурочены к высокоспецифичным легко нарушаемым экотопам. Большинство из этих видов включены в Красные книги разного ранга. «Краснокнижные» виды страдают от высокой, с каждым годом увеличивающейся антропогенной нагрузки: *Craniospermum subvillosum* Lehm. (Елисафенко и др., 2013; Санданов и др., 2013), *Hedysarum zundukii* Peschkova (Черкасова, 2008), *Oxytropis triphylla* DC. (Верхозина и др., 2010), *Primula pinnata* Popov et Fed. (Ковтонюк и др., 2004; Кривенко, Петрук, 2008) и др. Это относится и к эндемикам Прибайкалья *Astragalus olchonensis* Gontsch., включенному в Красные книги Российской Федерации (2008) и Иркутской области (2010), и *A. sericeocanus* Gontsch., внесенному в Красную книгу Республики Бурятия (2013). Необходимым предварительным условием разработки стратегии сохранения редких видов является изучение их биологических особенностей и состояния ценопопуляций.

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

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

Задачи исследования:

1. Уточнить распространение *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* в пределах их ареалов на побережье оз. Байкал.
2. Изучить особенности онтогенетической структуры и динамики ценопопуляций исследуемых видов в естественных условиях местообитания.
3. Определить филогенетические взаимоотношения видов секций *Hemiphaca* и *Cenantrum* по данным изучения кариотипов и изменчивости молекулярно-генетических маркеров.
4. Выявить факторы, лимитирующие развитие и существование популяций видов *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*, и предложить рекомендации по их охране.

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

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

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

Полученные ITS последовательности ядерной ДНК депонированы в базу данных GenBank NCBI, США (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>; *Astragalus*

bifidus Turcz. IRK_9711 – HQ396771, *Astragalus olchonensis* Gontsch. IRK_9607 – HQ396773, *Astragalus versicolor* Pall. IRK_3373 – HQ396772).

Апробация работы. Основные положения и результаты работы были представлены на VII Российско-монгольской конференции молодых ученых и студентов «Алтай: экология и природопользование» (Бийск, 2008); Международной школе-семинаре молодых ученых «Вклад молодых ученых в биологические исследования» (Иркутск, 2010); Всероссийской конференции с международным участием, посвященной памяти Л.В. Бардунова (1932–2008 гг.) «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии» (Иркутск, 2010); V Международной конференции молодых ученых, посвященной 160-летию со дня рождения профессора Ф.М. Каменецкого «Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция» (Одесса, 2011); III Всероссийской научной конференции с международным участием «Экологический риск и экологическая безопасность» (Иркутск, 2012); XI Международной научно-практической конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2012); VII Всероссийской конференции с международным участием «Хромосомы и эволюция: кариология, кариосистематика и молекулярная филогения растений» и II Школе–симпозиуме для молодых ученых памяти выдающегося отечественного цитогенетика и кариолога растений профессора Г.А. Левитского (Санкт-Петербург, 2013); Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: популяция, вид, среда» (Екатеринбург, 2014); Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых «Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач» (Екатеринбург, 2014); VI Международной школе молодых ученых по молекулярной генетике «Геномика и Системная биология» (Звенигород, 2014).

Благодарности. Выражаю глубокую признательность своему научному руководителю А.В. Верховиной за постоянное внимание к работе, полезные советы и критические замечания. Коллективу группы гербарий –

С.Г. Казановскому, А.А. Киселевой, Е.С. Преловской за консультации, поддержку и создание атмосферы. Коллегам за совместные экспедиции. Соавторам за плодотворную работу. Отдельная благодарность А.А. Красникову за консультации по методу подсчета чисел хромосом, В.Л. Семерикову и А.Б. Холиной за консультации и обсуждение полученных результатов по аллозимному анализу. Благодарен В.И. Воронину, И.И. Гуреевой, П.Г. Ефимову, М.В. Олоновой, А.И. Пяку, А.С. Ревушкину и А.Л. Эбелю высказавших ценные замечания по рукописи диссертации. Также я благодарен за поддержку своей семье, стойко перенесшей муки моего творчества.

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

ГЛАВА 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Прибайкалье – часть Южной Сибири, включающая Байкальскую впадину и обрамляющие ее горные хребты. В более узком понимании, Прибайкальем называют лишь обращенные к Байкалу макросклоны горных систем (Плешанов, Морозова, 2009). Байкальскую котловину принято делить на три части: Южный Байкал, Средний Байкал, Северный Байкал (Колокольцева, 1968; Мац и др., 2001).

Наши исследования проводились в пределах Среднего Байкала на о. Ольхон, в ур. Песчаное, окрестностях с. Песчанка Ольхонского района Иркутской области и на восточном побережье Байкала в ур. Пески близ с. Турка Прибайкальского района Республики Бурятия (рис. 1). Средний Байкал – акватория и окружающее его побережье от поднятия дна вблизи дельты Селенги до поднятия дна между о. Ольхон и Ушканьими островами. Западное побережье Среднего Байкала – это вдольбереговая полоса Приморского хребта, а восточное – хребта Улан-Бургасы. Приморский хребет спускается к Байкалу чаще всего крутыми, часто скалистыми, обрывистыми склонами, в то время как хребет Улан-Бургасы отделен от озера предгорной равниной шириной в несколько километров (Вика и др., 2002).

Остров Ольхон лежит у северо-западного берега Среднего Байкала, представляет собой обособившееся ответвление Приморского хребта (площадь – 730 км²). Остров имеет протяжность 72 км, расположен почти параллельно материковому берегу, от которого его отделяет пролив Малое Море, а на юге узкий пролив – Ольхонские Ворота.

Ольхон расположен в средней, наиболее широкой, части Байкальской впадины. Она входит в состав крупной тажеранской тектонической ступени, смещенной от основной глыбы Обручевским сбросом. Этот регион – активная в тектоническом отношении часть Байкальской впадины,

относимой к классу рифтовых структур. Вблизи восточной оконечности острова находится самая глубокая отметка озера – 1637 м (Бухаров, 2001). Остров сложен в основном древними кристаллическими породами: магматическими кембрийского возраста и метаморфическими ордовикского возраста, сформировавшимися в ходе каледонской складчатости (Кацура, Федоровский, 1996).

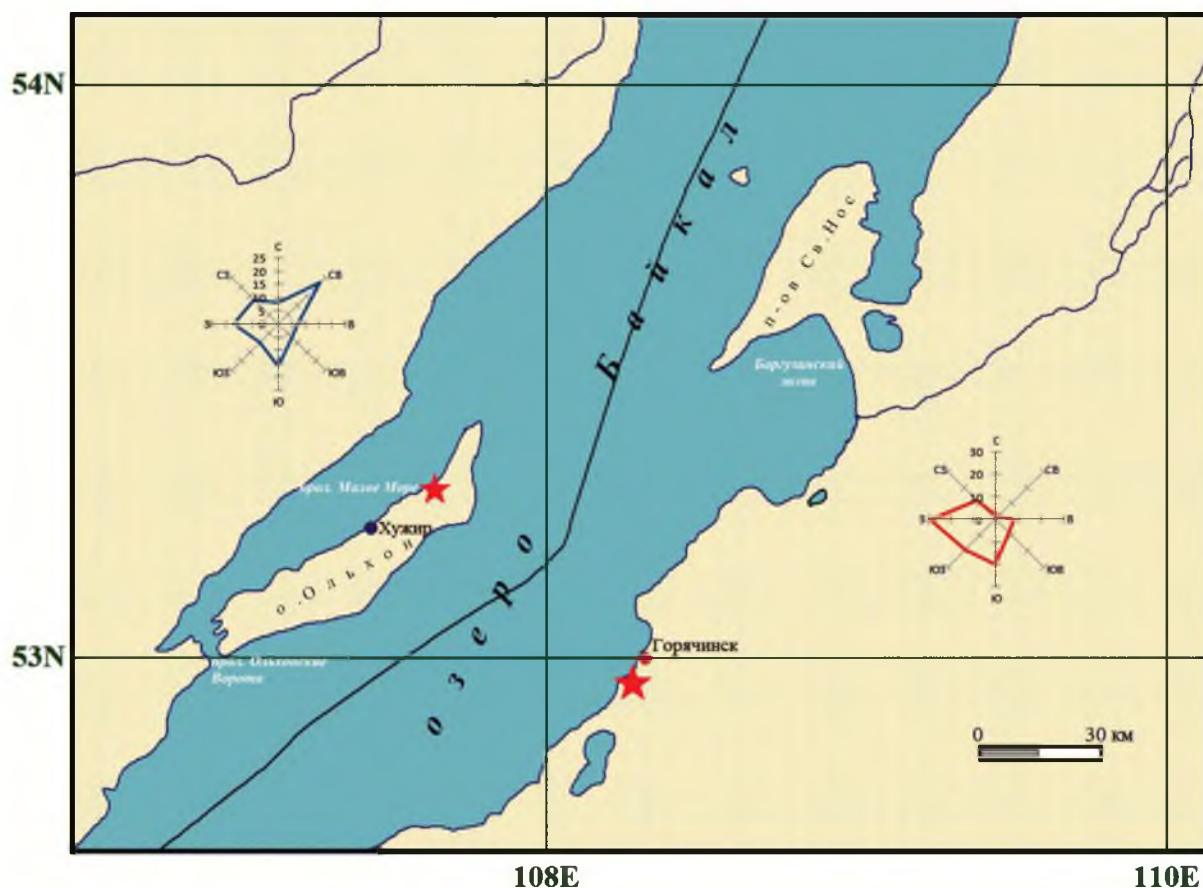


Рис. 1. Местоположение района исследования (отмечены звездочкой);
многолетние среднегодовые розы ветров: данные метеостанций
● – Хужир и ● – Горячинск (по Справочник..., 1971)

Из современных геоморфологических процессов наиболее ярко проявляются эоловые и эрозионные. Крупные дефляционные массивы с типично эоловыми формами наблюдаются во многих местах западного

побережья острова: пески в урочищах Харалдай, Семь Сосен, Ялга, Малого Хужира (Маломорска), Большого Хужира (побережье Хужирского и Сарайского заливов), Улан-Хушина и Песчаном (напротив Нюрганской губы) (Вика и др., 1997). Песчаные массивы образовались в четвертичный период. Их возраст насчитывает примерно 8.5–9 тыс. лет (Мац и др., 2001). Размеры песчаных массивов различны. Чаще всего они имеют языкоподобную форму длиной 4 км и шириной 1–3 км. Для песчаных массивов характерна северо-западная ориентировка с расширением в сторону Малого моря. Поверхность песчаных массивов полого наклонена к Байкалу, причем превышение отдельных массивов над современным уровнем озера 40–120 м (Агафонов, 2003).

Эоловые дефляции и аккумуляция представляют одни из важных экзогенных процессов, идущих в разных районах Байкала, они особенно выражены на о. Ольхон, северном и восточном побережьях Байкала (Агафонов, 1990, 2002). Песчаные образования по своему происхождению и формам рельефа подобны природе дюнных песков морских побережий (Агафонов, 2003).

Урочище Песчаное представляет собой участок развеваемых песков длиной в 800 м и шириной в 300 м. Со всех сторон оно, за исключением берега оз. Байкал, окружено тайгой (из *Pinus sylvestris* L.), закрепляющей эоловые пески. Данный участок отличается типичным дефляционным рельефом с признаками новейшей аккумуляции песков. Он моделируется западными и северо-восточными ветрами (рис. 1, на с. 9). Поверхность участка постепенно поднимается в юго-восточном направлении, причем характерной чертой рельефа субстрата в северо-западной части являются три довольно четких скальных излома, на которых обнажаются гранитоидные породы. Здесь современная мощность эоловых песков, залегающих прямо на гранитоидной коре выветривания, невелика: от нескольких до 30–40 см, на обнажениях субстрата их нет. В юго-восточной части мощность эолового

покрова намного больше, хотя и здесь наблюдается небольшое обнажение коренных пород.

Здесь, как и в других местах побережий Байкала, характерен площадной очаговый ветровой снос на песчаных толщах с формированием движущихся эоловых форм, чему способствуют климатические условия (Вика и др., 1997). Известно, что для развития эоловых процессов необходима эффективная скорость ветров не менее 4 м/с (Borowka, 1980; Арнагельдыев, Аллаков, 1986 и др.) Данные по метеостанции Хужир показывают, что в средней части о. Ольхон наибольшая повторяемость сильных ветров > 15 м/с совпадает с периодом формирования снежного покрова (табл. 1). Однако наблюдения показывают, что он отличается незначительной мощностью – менее 10 см в северо-западной части острова (Атлас Байкала, 1993) и практически не препятствует морфологическому воздействию ветра на замерший, но сухой песок (Агафонов, 1975). В летний период наблюдается засушливость климата: минимальные суммы атмосферных осадков и средняя температура поверхности почвы 16°C (табл. 1) способствуют развеванию песков уже более слабыми ветрами (Вика и др., 1997).

Таблица 1

Климатические условия районов исследования[#]

Показатель	Метеостанция	
	Хужир	Горячинск
1	2	3
Среднегодовая температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$	-1.0 ± 0.1	-1.3 ± 0.2
Среднемесячная температура воздуха в теплый период [*] , $^{\circ}\text{C}$	10.9 ± 0.1	10.1 ± 0.1
Среднемесячная температура воздуха в холодный период ^{**} , $^{\circ}\text{C}$	-9.5 ± 0.3	-9.7 ± 0.3
Среднегодовая максимальная температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$	4.2 ± 0.1	3.6 ± 0.2
Среднегодовая минимальная температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$	-5.0 ± 0.9	-6.6 ± 0.2

Окончание таблицы 1

1	2	3
Среднегодовая температура поверхности почвы, °С	1.2 ± 0.2	-0.8 ± 0.2
Среднемесячная температура поверхности почвы в теплый период, °С	16.0 ± 0.2	14.5 ± 0.2
Среднегодовая продолжительность безморозного периода, дн	115 ± 3	95 ± 5
Среднегодовая сумма осадков, мм	192 ± 13	386 ± 22
Среднемесячная сумма осадков за теплый период, мм	162 ± 13	251 ± 17
– / / – за холодный период, мм	29 ± 2	133 ± 17
Среднегодовая относительная влажность воздуха, %	65	72
Среднегодовое число дней с туманом	7 ± 1	23 ± 3
Среднемесячная сумма дней с туманом за теплый период	7 ± 1	21 ± 3
– / / – за холодный период	0	3 ± 1
Среднегодовая продолжительность туманов, ч	33 ± 10	106 ± 12
Среднемесячная сумма продолжительности туманов за теплый период, ч	33 ± 10	99 ± 12
– / / – за холодный период, ч	0	5 ± 2
Среднегодовое число ясных дней	43 ± 5	27 ± 3
– / / – пасмурных дней	105 ± 8	165 ± 6
Среднегодовая скорость ветра, м/с	2.7 ± 0.1	3.2 ± 0.1
Среднемесячная скорость ветра в теплый период, м/с	2.4 ± 0.1	2.3 ± 0.1
– / / – в холодный период, м/с	2.7 ± 0.1	3.9 ± 0.2
Среднегодовое число дней с сильным ветром	18 ± 3	54 ± 7
Среднемесячная сумма дней с сильным ветром за теплый период	3 ± 1	11 ± 1
– / / – за холодный период	14 ± 2	43 ± 7

Примечание: # источники данных – Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР (1970, 1975, 1976а,б,в, 1977).

* – с мая месяца по сентябрь месяц, ** – с октября месяца по апрель месяц.

Пески в ур. Песчаное почти лишены лесного покрова. Лишь изредка, единично или небольшими группами, на них растут деревья (*Pinus sylvestris* и *Larix sibirica* Ledeb.). Очень разреженным является также покров травяных растений, проективное покрытие которого составляет не более 10–15 %. В

травостое преобладают *Chamaerhodos altaica* Bunge, *Festuca rubra* subsp. *baicalensis* (Griseb.) Tzvelev, *Oxytropis lanata* DC. и *Thymus baicalensis* Serg., а также редкие и эндемичные виды растений, занесенные в Красную книгу Иркутской области (2010): *Artemisia ledebouriana* Besser, *Astragalus olchonensis* и *Bromopsis korotkiji* (Drobow) Holub.

Восточное побережье Среднего Байкала, представляет собой часть Голондинского хребта, входящего в систему хребта Улан-Бургасы. Голондинский хребет, расположенный севернее верхней части р. Турки, вместе с прибрежными поднятиями – Котковской горной грядой и хребтом Черная Грива – образует низкогорно-среднегорную преимущественно горно-таежную ландшафтную структуру, вытянутую от оз. Байкала в северо-восточном направлении. Территория хребта занята горно-таежной и отчасти горно-тундровой растительностью (Вика и др., 2003).

В тектоническом строении территории участвуют добайкальские и байкальские складчатые комплексы. Геологическую основу территории составляют интрузивные верхнепротерозойские и палеозойские гранитоиды, а также метаморфизованные породы архейского возраста (Ламакин, 1968). Находят распространение отложения четвертичной системы кайнозоя: широко представлены отложения верхнего плейстоцена и голоцена – галечники, пески I–IV террас Байкала и осадки малых озер, а также коллювиально-делювиальные и делювиальные щебнистые суглинки и супеси (Мац и др., 2001).

Особые условия складываются в непосредственном контакте воды и суши, где перемежаются абразия и аккумуляция. Последняя привела к формированию песчаных отложений (Агафонов, 2003).

Эоловые ландшафты развиваются в районах урочищ Каткова, Безымянная, Песчаное. Ветровой денудации подвергаются древние эоловые отложения, слагающие береговой склон, а также песчаные наносы, формирующие пляжи и осушенные отмели при пониженном уровне воды. Современный аллювий представлен среднезернистыми и крупнозернистыми

песками. Основным фактором, влияющим на интенсивность и масштабы проявления этих процессов, является, прежде всего, режим ветров в данном районе. Немаловажное значение имеют абразионные процессы, которые способствуют и способствовали ранее началу формирования котловин выдувания в береговой зоне. Кроме того, в формировании эоловых форм рельефа, особенно в береговой зоне, значительное место принадлежит выносимым с пляжей и зон осушки песчаным наносам (Вика и др., 2003).

Урочище Песчаное расположено в 5 км южнее устья р. Турка в районе мыса Пески. Протяженность его вдоль берега составляет порядка 1.5 км. Здесь функционирует песчаный пляж шириной 20–25 м, законченный абразионным уступом высотой в 7–8 м, сформированным в рыхлых песчаных аллювиальных отложениях, которые стали поставщиком материала для эоловых процессов. Восточнее отмеченного уступа в настоящее время, за счет в основном ветров западных направлений (рис. 1, на с. 9), активно идут дефляционные процессы, которые ранее, время от времени, замещались процессами аккумуляции песка. Результатом последних являются остатки двух больших, по-видимому, параболических дюн, из которых остались лишь участки транзитного склона ($5-8^\circ$) и подветренные склоны с уклоном порядка $28-32^\circ$. Западнее отмечается самая молодая в очертаниях параболическая, но уже сильно развеваемая дюна. Между отмеченными остатками дюн развиваются обширные дефляционные плоскости с останцами развеивания, а восточная из них в передней части у подрезанного склона засыпается покровом современных эоловых песков. Некоторые участки подветренных склонов, не исключено также, что может быть и бывших параболических дюн, прежде всего на юго-востоке урочища, наступают на лес. Следствием этого является отмирание ряда засыпанных деревьев. Следы более раннего перемещения эоловых песков по тайге в настоящее время видны на десятки метров до современной границы леса (Вика и др., 2002, 2003).

Ранее уже отмечалось, что климатические условия способствуют формированию движущихся эоловых форм на побережьях Байкала (Вика и др., 1997). По данным метеостанции Горячинск, известно, что в этой части восточного побережья оз. Байкал, также как и на западном побережье средней части о. Ольхон, наибольшая повторяемость сильных ветров > 15 м/с приходится на период формирования снежного покрова (табл. 1). Он также является маломощным – 10 см (Атлас Байкала, 1993), что практически не препятствует морфологическому воздействию ветра на замерший сухой песок (Агафонов, 1975). Равно как и в летний период с относительно минимальными суммами атмосферных осадков и средней температурой поверхности почвы 14°C (табл. 1) более слабые ветры способствуют развеванию песков (Вика и др., 1997).

На исследуемой территории эндемик северо-восточного побережья Байкала, включенный в Красную книгу Республики Бурятия (2013) *A. sericeocanus*, встречается на песках в разнотравно-шелковистоастрагалово-шерстистоостролодочниковых псаммофитных сообществах, лишенных сомкнутого растительного покрова. Береговая часть местообитания представляет собой открытое пространство с песчаным субстратом, расположенное в небольшой западине в рельефе между выступающими частями холмов, закрепленных *Pinus sylvestris* и, в меньшей степени, *Larix sibirica*. Здесь спорадически встречаются *Alyssum lenense* Adams, *Artemisia ledebouriana*, *Festuca rubra* subsp. *baicalensis*, *Phlojodicarpus sibiricus* Koso-Pol., *A. sericeocanus*, *Oxytropis lanata* и др. Общее проективное покрытие (ОПП) травостоя составляет примерно 20 %. Опушечная часть местообитания представляет собой довольно обширное пространство, образованное песчаными дюнами, покрытыми куртинами *O. lanata* и закрепленными *Betula pendula* Roth и *P. sylvestris*. Здесь также спорадически встречаются *A. ledebouriana*, *F. rubra* L., *Ph. sibiricus*, *A. sericeocanus* и др. (ОПП 15 %).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основой для работы послужили наблюдения за растениями в природе, а также гербарные коллекции академических и образовательных учреждений страны и ближнего зарубежья.

Гербарные сборы и наблюдения за растениями в природе проводились в период с 2007 по 2014 гг. на юге Восточной Сибири. В Иркутской области: Ольхонский и Иркутский районы, в Республике Бурятия: Тункинский, Прибайкальский и Северо-Байкальский районы. Полевые исследования проводились стационарным и маршрутно-экспедиционным методами.

Всего было критически просмотрено около 2000 гербарных листов растений рода *Astragalus*, в Гербариях следующих учреждений: Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), г. Санкт-Петербург, Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), г. Екатеринбург, им. М.Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NSK), г. Новосибирск, Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (IRK), г. Иркутск, им. профессора В.И. Смирнова Иркутского государственного университета (IRKU), г. Иркутск, а также личный Гербарий М.М. Ивановой, г. Иркутск. Кроме вышеперечисленных, просмотрены фотографии образцов Гербариев следующих учреждений: Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (KW), г. Киев и им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (ТК), г. Томск.

Названия и трактовка видов, упоминающихся в тексте работы, приведены по «Конспекту флоры Азиатской России» (2012). Их идентификация выполнена анатомо-морфологическим методом по «Флоре Сибири» (1987–1997). Авторы таксонов и написание их фамилий проверены по International Plant Names Index (IPNI) (<http://www.ipni.org/>). Объем и понимание близкородственных видов для *Astragalus olchonensis* Gontsch. (секция *Hemiphaca* Bunge) по Н.Ф. Гончарову с соавт. (1946), для *A.*

sericeocanus Gontsch. (секция *Cenantrum* Bunge) по Д. Подлеху и Ш. Зарре (Podlech, Zarre, 2013).

При описании объектов исследований для настоящей работы мы придерживались плана, принятого в «Биологической флоре Московской области» (Губанов и др., 1974).

Ценопопуляции (ЦП) *A. olchonensis* изучались в окрестностях с. Песчанка на западном побережье о. Ольхон в августе 2009 и 2011 гг. ЦП 1 располагалась на окраине с. Песчанка (53°17'14" N; 107°35'20" E), на некотором удалении от берега оз. Байкал. ЦП 2 располагалась непосредственно на берегу озера (53°17'03" N; 107°34'35" E). Она расположена в 200–300 м от первой и отличается повышенной антропогенной нагрузкой, так как в непосредственной близости от берега озера обычно располагается туристическая стоянка.

В конце июля 2011 г. были исследованы растения двух ЦП *A. sericeocanus* в пределах его классического местонахождения – окрестностях п. Турка Прибайкальского района Республики Бурятия (Гончаров, 1947). Работу проводили на прибрежной территории (ЦП 1) (52°54'09" N; 108°09'07" E) и на участке, где расположены песчаные дюны в 400–500 м от берега (ЦП 2) (52°54'27" N; 108°09'31" E). На этой территории в настоящее время ведется строительство объектов туристско-рекреационной особой экономической зоны «Байкальская Гавань» Республики Бурятия, поэтому работу проводили внутри огороженного забором пространства, предназначенного для будущего строительства.

Исследования ценопопуляций *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* проводили по «Программе и методике наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР» (Денисова и др., 1986) и методикам, рекомендованным для редких видов растений (Заугольнова, 1982; Быченко, 2008).

Для *A. olchonensis* в 2009 г. в ЦП 1 были заложены две трансекты по 10 площадок 1 м² каждая. В 2011 г. число трансект в этой ЦП было увеличено

до восьми. В ЦП 2 в 2009 и 2011 гг. исследования проводились на площади 2000 м². Кроме того, для анализа нам были любезно предоставлены материалы Е.В. Жмудь. Ею, в июле 2005 г., были проведены исследования данного вида в ЦП 1. В этот период были проведены измерения 12 морфологических признаков у 10 особей *A. olchonensis*, находившихся в средневозрастном генеративном состоянии в фазе конца цветения – начала плодоношения. При сравнительном изучении морфологических особенностей в каждой ЦП исследовали по 20 особей средневозрастных генеративных растений по количественным показателям вегетативной сферы. Семенную продуктивность *A. olchonensis* определяли в расчете на плод, по методике И.В. Вайнагия (1973, 1974), т. к. растения находились в фазе диссеминации, часть семян была уже утеряна, поэтому семенную продуктивность на генеративный побег или особь не определяли.

Первая ЦП *A. sericeocanus* исследовалась на 80 площадках, площадью 1 м² каждая, расположенных транsekтами длиной по 20 м с интервалом между ними 5 м. На дюнах (ЦП 2) изучали растения на 340 м² (на площадках 1 м²), расположенных транsekтами длиной 20 м с интервалом между транsekтами 5 м. Проведено сравнительное изучение морфологических признаков 10 средневозрастных генеративных растений из опушечной части ЦП 2.

Определения морфометрических показателей были сделаны у 10 особей каждого онтогенетического состояния. За основу каждого из них были взяты определенные качественные и количественные признаки надземной части растений. У особей каждого онтогенетического состояния были измерены до 15 морфометрических показателей. Они включали размеры основания растений, побегов, листьев, листочков и соцветий, чисел междоузлий, генеративных и вегетативных побегов у особей, на побеге – число побегов обогашения, листьев, соцветий и цветков в них. Растения изученных ЦП находились в фазе цветения – начала плодоношения. Отдельные особи завязали бобы, но семена в них не успели сформироваться, поэтому семенную продуктивность не определяли.

Для растений средневозрастного онтогенетического состояния *A. olchonensis* и *A. sericeocanus* диаметр каудекса не определяли, пользуясь признаком «диаметр основания надземной части растения», для определения которого не нужно подкапывать растения, а лишь освободить от верхнего слоя грунта. Онтогенетические состояния выделены согласно методическим указаниям Т.А. Работнова (1950) с дополнениями А.А. Уранова (1967, 1975) и О.В. Смирновой с соавт. (1976). Для описания демографической структуры ценопопуляции и определения антропогенной нагрузки на них были изучены онтогенетические спектры и определены демографические индексы (Жукова, 1987; Глотов, 1998; Животовский, 2001), а также экологическая плотность растений (Одум, 1986).

Для всех полученных биометрических показателей определяли среднеарифметическое и его ошибку (Зайцев, 1991). Подсчеты проведены при помощи приложения программы Microsoft Office Excel 2007.

Из трех кариологических признаков – числа хромосом, их формы и величины, мы взяли для исследования число хромосом, вследствие того, что оно имеет важное значение в морфо- и видообразовании и является ценным таксономическим признаком (Петров, 1968).

Для подсчета чисел хромосом использовали семена, собранные с растений, произрастающих непосредственно в природе, и семена растений, которые были отобраны из гербарных образцов. Гербарный материал, документирующий цитологические исследования, хранится в Гербарии ИРК. При проращивании семян использовали рекомендации «Справочника по проращиванию покоящихся семян» (Николаева и др., 1985). Перед проращиванием семена обрабатывали наждачной бумагой, т.к. семена видов семейства Fabaceae Lindl. имеют твердую плотную оболочку и для прорастания требуют скарификации (Попцов, 1976). Обеззараживание семян проводили путем погружения их в аптечный раствор перекиси водорода (H_2O_2) на 1–2 мин, затем промывали дистиллированной водой. После чего

семена помещали в чашки Петри на фильтровальную бумагу, предварительно смоченную водой.

Подсчет хромосом проводили на временных давленных препаратах делящихся клеток (на стадии метафазы) верхушечной меристематической ткани корня по модифицированным методикам, изложенным в работах Л.И. Абрамовой (1988) и Р.П. Барыкиной с соавт. (2004) и методу Ю.А. Смирнова, 1968 (Красников, 2004). Для каждого растения было просмотрено не менее трех корешков, в каждом не менее десяти метафазных пластинок.

У проросших семян отрезали зародышевый корешок длиной 1–1.5 см, корешки помещали в 0.002 М раствор 8-оксихинолина и убирали в холодильник на 3–4 часа при температуре 2–3 °С. После этого корешки отмывали дистиллированной водой, а затем переносили в спиртоксусный фиксатор 3:1 (раствор Кларка) и хранили в холодильнике. Перед окрашиванием корешки промывали дистиллированной водой до исчезновения запаха спирта, подсушивали фильтровальной бумагой и помещали в 4 % раствор железоаммонийных квасцов не менее чем на 12 часов. После чего корешки окрашивали гематоксилином и подогревали на спиртовке. При приготовлении давленных препаратов кончики корня помещали на предметное стекло и отрезали часть корешка как показано на рисунке 2. Затем вносили каплю насыщенного раствора хлоралгидрата и оставляли на 1–2 мин для мацерации, накрывали покровным стеклом и стучали по препарату заостренной палочкой до появления светло-сине-фиолетового пятна, свидетельствующего о содержании монослоя клеток.

Просмотр и фотографирование наиболее удачных готовых препаратов осуществляли с помощью комплекса анализа и обработки изображений: световой микроскопа Axio Lab.A1 со встроенной цифровой камерой AxioCam ICc 5 и программное обеспечение ZEN 2011, версия blue (Carl Zeiss, Германия).

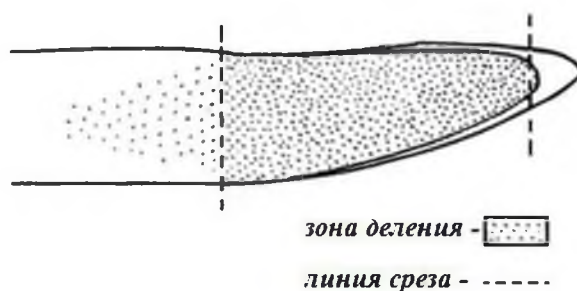


Рис. 2. Кончик корня, штриховой линией указано место среза
(по: Л.И. Абрамова, 1988)

При работе с методами, применяемыми в молекулярной систематике и молекулярной филогении растений, мы руководствовались «Кратким очерком способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений» (Шнеер, 2005а; 2005б).

В качестве метода оценки филогенетических отношений между видами рода *Astragalus* из секции *Hemiphaca* Bunge, произрастающими в Прибайкалье, нами был использован сравнительный анализ участков внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) района участка ядерной пре-р-РНК, для чего были секвенированы последовательности ITS1–5.8S рРНК–ITS2 длиной ≈ 650 п.н. В обзорах (Шнеер, 2007, 2009; Матвеева и др., 2011), посвященных поиску универсального маркера для исследований молекулярной филогении растений, говорится как о преимуществах, так и о недостатках, связанных с использованием ITS1 и ITS2 генов 45S пре-р-РНК. К преимуществам относятся – высокая вариабельность (высокая скорость нуклеотидных замен), что создает неоспоримые удобства для реконструкции филогенетических связей между видами и родами; будучи многокопийными, они легко амплифицируются из гербарного материала. Они примыкают к консервативному участку 5.8S рРНК и фланкированы консервативными генами 18S и 26S рРНК (рис. 3). Длина амплифицированного участка, включающего ITS1, ITS2 и 5.8S рДНК, обычно менее 700 п.н., для них

разработаны универсальные праймеры, они давно используются и накоплено много данных – в GenBank'e содержится уже около 60 тыс. последовательностей ITS растений. Однако преимущества, с одной стороны, оказываются недостатками с другой. Так как ITS присутствуют в ядре во множестве копий, возможно наличие паралогов из-за неполной согласованности эволюции, имеется внутривидовой и даже внутриорганизменный полиморфизм.

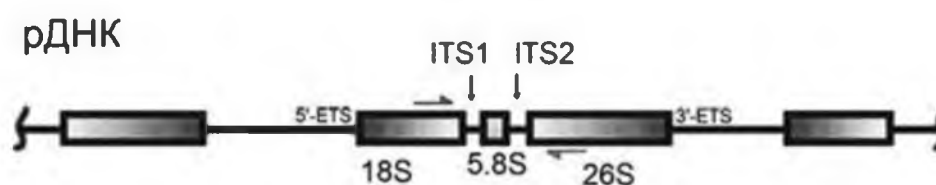


Рис. 3. Организация кластера 45S рДНК у растений. Отмечено положение генов 18S, 5.8S и 26S рДНК. ITS – внутренние транскрибируемые спейсеры, ETS – наружные транскрибируемые спейсеры. Горизонтальными стрелками показаны места отжига праймеров, использованные в нашей работе (по: А.В. Родионов и др., 2008)

Выделение геномной ДНК из гербарных образцов проводилось по модифицированному СТАВ-методу (Saghai-Maroo et al., 1984; Doyle, Doyle, 1987), применяемому в лаборатории биосистематики и цитологии БИН им. В.Л. Комарова РАН (Родионов и др., 2005):

1. С одного гербарного образца бралось 5–6 листьев. Высушенные листья перетирали в ступке с порошкообразным Al_2O_3 , добиваясь гомогенного состояния, после чего 0.5 мл полученной смеси помещали в пластиковую пробирку типа «эппендорф» (1.5 мл);

2. В каждую пробирку добавляли 500 мкл буфера TES (100 mM Tris [pH = 8.0]; 10 mM EDTA; 2% SDS) и 50 мкл β -меркаптоэтанола, осторожно перемешивали и инкубировали 60 мин при 60 °C, периодически помешивая;

3. Затем добавляли в каждую пробирку 140 мкл 5М NaCl, 70 мкл 10% СТАВ-буфера (10% СТАВ: 50 mM Tris-HCl [pH 8.0]; 0.7 mM EDTA), перемешивали и инкубировали 10 мин при 65 °C;

4. Добавляли в пробирку равный объем смеси изоамилового спирта с хлороформом (1:24) и, постоянно перемешивая, инкубировали полученную смесь 60 мин при комнатной температуре;

5. Центрифугировали 10 мин на центрифуге «Eppendorf» при скорости 10000 об/мин, после чего отбирали верхнюю фазу, содержащую ДНК, в отдельную пробирку;

6. Определяли микропипеткой объем полученного раствора, после чего добавляли в пробирку 0.1 объема 3М ацетата натрия [pH = 5.5], 1 объем холодного изопропанола, осторожно перемешивая раствор переворачиванием пробирки, после чего инкубировали полученный раствор в течение 2 часов при температуре – 20 °C, добиваясь осаждения ДНК;

7. Центрифугировали пробирки 10 мин при скорости 10000 об/мин для осаждения ДНК на дно пробирки;

8. Надосадочную жидкость сливали, а осадок высушивали при 37 °C;

9. Растворяли образец ДНК в 50 мкл деионизированной воды или ТЕ-буфера [pH = 8.0] (10 mM Tris-HCl; 1 mM EDTA);

10. Количество и качество ДНК в растворе проверяли путем гель-электрофореза в 1 % агарозном геле.

Выделенная таким образом ДНК для получения требуемых последовательностей подвергалась полимеразной цепной реакции (ПЦР) согласно протоколу, разработанному в лаборатории биосистематики и цитологии БИН им. В.Л. Комарова РАН. Параметры реакции: 1 цикл – 5 мин 94 °C; 35 циклов – 30 сек. 94 °C, 30 сек. 56 °C, 40 сек. 72 °C; 10 циклов – 5 мин 72 °C. В качестве прямого праймера использовался олигонуклеотид ITS1-P 5' –A ACCTTATCATTTAGAGGAAGG– 3' (Ridgway et al., 2003), в качестве обратного – ITS4 3' –TCCTCCGCTTATTGATATGC– 5' (White et al., 1990).

Для ПЦР реакции использовалась смесь следующего состава:

- 5 мкл Taq-буфера (10×) pH 8.6 (Конечная концентрация Mg^{2+} 2.5 mM) (НПАО «Силекс-М», Россия);
- 5 мкл смеси дезоксирибонуклеотидов dATP, dTTP, dCTP, dGTP (конечная концентрация каждого 2 mM);
- 1 о.е. праймера ITS-4 TCCTCCGCTTATTGATATGC
- 1 о.е праймера ITS-1P AACSTTATCATTTAGAGGAAGG
- 1 мкл Taq-ДНК-полимеразы (5 единиц);
- 2 мкл геномной ДНК-матрицы;
- 25 мкл дистиллированной воды.

Затем проводилась очистка амплифицированного фрагмента ДНК, согласно следующему протоколу:

1. Готовили 1% агарозный гель на 1x TA буфере;
2. Добавляли в гель каплю бромистого этидия;
2. В пробу ДНК добавляли краску для электрофореза (смесь бромфенолового синего и ксиленианола) (1/3 объема);
3. Вносили пробы в лунки по 0.5–1 мкл;
4. Проводили электрофорез при $U = 80–125V$ (не допуская нагрева электрофоретического буфера);
5. Просматривали гель под УФ-излучением, находили интересующую нас полоску с ДНК и вырезали ее;
6. Очищали ДНК от геля и химических примесей, используя набор и протокол для очистки фирмы производителя MinElute Gel Extraction Kit (Qiagen, Inc.).

После проводилось чтение полученной последовательности ДНК с использованием флуоресцентно меченых терминирующих реакцию аналогов нуклеотидов, согласно методу Ф. Сэнжера и соавт. (Sanger et al., 1977). Секвенирующая ПЦР производилась на автоматическом секвенаторе Beckman Coulter Genetic Analysis System (Beckman Coulter, США) на базе Центра коллективного пользования ЛИН СО РАН, г. Иркутск.

Прочитанные последовательности ДНК, включающие район ITS1–5.8S рРНК–ITS2, заносились в матрицу данных для молекулярно-филогенетического анализа. Выравнивание полученных последовательностей, то есть установление первичной гипотезы родства, выполнялось вручную и с помощью программы ClustalW (Thompson et al., 1994), филогенетические деревья построены с помощью двух методов – максимальной парсимонии (дискретный метод) и объединения ближайших соседей (метод статистических расстояний), входящих в пакет программы MEGA 4 (Kumar et al., 2008). Полученные деревья тестировались бутстреп-методом (Felsenstein, 1985), 1000 репликаций.

Дополнительно, чтобы охватить большее число секций и подродов рода *Astragalus*, обитающих в Сибири, мы включили в исследование ITS последовательности ряда видов этого рода и несколько видов ближайшего рода *Oxytropis* DC., полученных нами (табл. 2), а также ITS последовательности из базы данных GenBank (табл. 3). В качестве внешней группы была выбрана *Caragana arborescens* Lam. из той же трибы *Galegae* (Bronn) Torr. et Gray, что и остальные виды, вовлеченные в анализ.

Таблица 2

Сведения о видах, родов *Astragalus* и *Oxytropis*, последовательности ITS
которых получены нами

Вид	Подрод	Секция	Информация об образце
1	2	3	4
<i>A. bifidus</i> Ledeb.	<i>Phaca</i>	<i>Hemiphaca</i>	Тункинская долина
<i>A. olchonensis</i> Gontsch.	<i>Phaca</i>	<i>Hemiphaca</i>	О. Ольхон
<i>A. schelichovii</i> Turcz.	<i>Cercidotrix</i>	<i>Euodmus</i>	Чукотка, р. Великой
<i>A. tolmacevii</i> Jurtzev	<i>Phaca</i>	<i>Hemiphragmium</i>	Чукотский п-ов
<i>A. tugarinovii</i> Basil.	<i>Phaca</i>	<i>Hemiphragmium</i>	О. Врангеля
<i>A. versicolor</i> Pall.	<i>Phaca</i>	<i>Hemiphaca</i>	Зап. поб. оз. Байкал
<i>O. deflexa</i> DC.	<i>Phacoxytropis</i>	<i>Mesogaea</i>	Алтай

Окончание таблицы 2

1	2	3	4
<i>O. mertensiana</i> Turcz.	<i>Oxytropis</i>	<i>Arctobia</i>	Чукотка
<i>O. nigrescens</i> Fisch. ex DC.	<i>Oxytropis</i>	<i>Arctobia</i>	Тикси
<i>O. putoranica</i> M.M. Ivanova	<i>Oxytropis</i>	<i>Baicalia</i>	Плато Путорана
<i>O. uniflora</i> Jurtzev	<i>Oxytropis</i>	<i>Baicalia</i>	О. Врангеля

Таблица 3

Сведения о видах, родов *Astragalus* и *Oxytropis*, последовательности ITS
которых взяты из базы данных GenBank

Вид	Подрод	Секция	Источник информации
<i>A. aksuensis</i> Bunge	<i>Phaca</i>	<i>Cenantrum</i>	Osalo et al., 2005
<i>A. alopecias</i> Pall.	<i>Calycocystis</i>	<i>Alopecis</i>	Wojciehowski et al., 1999
<i>A. alpinus</i> L.	<i>Phaca</i>	<i>Komaroviella</i>	Osalo et al., 2005
<i>A. austriacus</i> Jacq.	<i>Cercidotrix</i>	<i>Craccina</i>	Osalo et al., 2005
<i>A. cysticalyx</i> Ledeb.	<i>Calycocystis</i>	<i>Cysticalux</i>	Osalo et al., 2005
<i>A. frigidus</i> (L.) A. Gray	<i>Phaca</i>	<i>Cenantrum</i>	Wojciehowski et al., 1999
<i>A. pseudonobilis</i> Popov	<i>Calycocystis</i>	<i>Laguropsis</i>	Osalo et al., 2005
<i>O. pilosa</i> DC.	<i>Oxytropis</i>	<i>Chrysanthia</i>	Wojciehowski et al., 1999
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	—	—	Wojciehowski et al., 1999

Для установления внутригеномного полиморфизма в отношении трёх близкородственных видов рода *Astragalus* секции *Hemiphaca*: *A. bifidus*, *A. olchonensis*, *A. versicolor*, нами были секвенированы клонированные фрагменты участка рДНК – последовательности ITS1–5.8S рРНК–ITS2. Было получено по три клон от *A. bifidus* и *A. olchonensis*, четыре клон *A. versicolor* фрагмента ITS. Последовательности анализировались в программе MEGA 5 (Tamura et al., 2011).

Для оценки генетического разнообразия популяций и оценки степени

генетического родства видов рода *Astragalus* секции *Cenantrum* Bunge применен метод аллозимного (изоферментного) анализа. В исследование включены три вида: *A. frigidus*, *A. mongholicus*, *A. sericeocanus*. Материалом для анализа изоферментов служили недельные проростки исследуемых видов. Проростки получали в лабораторных условиях из семян, высевавшихся на чашки Петри, по одному от каждой особи. Семена собраны в природных местообитаниях в Байкальской Сибири и на Среднем Урале (табл. 4).

Экстракция белков осуществлялась методом, использованным ранее при изучении аллозимной изменчивости *Trifolium pratense* L. (Семериков, Беляев, 1995). Проростки растирались в 200–300 мкл экстрагирующего буфера: 69 mM Tris, 2.1 mM EDTA, 97, 97 mM борная кислота, 13 mM меркаптэтанол, 0.1 mM НАДФ, 470 mM сахараза. Супернатант отделялся с помощью центрифугирования (13000 об/мин при 4 °C) и хранился в замороженном виде. Перед электрофорезом образцы размораживали при 4 °C, тщательно взбалтывали с 200–300 мл четыреххлористого углерода и еще раз центрифугировали.

Электрофорез проводился в Tris-EDTA-боратной системе, 6.4 % полиакриламидном геле (Подогас и др., 1991). Состав электродного буфера (pH = 8.0): 116 mM Tris, 3.5 mM EDTA, 161 mM борная кислота. Состав гелевого буфера (pH = 8.6): 118 mM Tris, 3.5 mM EDTA, 118 mM борная кислота. Условия электрофореза: продолжительность 3–4 часа, $U = 20\text{--}25$ V, в камерах поддерживалась температура 10 °C при помощи охлаждающих элементов.

Гистохимическое окрашивание зон ферментной активности выполнено согласно протоколам Р. Мерфи с соавт. (Murphy et al., 1990). Удовлетворительные результаты были получены в следующих системах: фосfogлюкоизомераза (PGI, EC 5.3.1.9), алкогольдегидрогеназа (ADH, EC 1.1.1.1), 6-фосfogлюконатдегидрогеназа (6-PGD, EC 1.1.1.44), лейцинаминопептидаза (LAP, EC 3.4.11.1),

глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, EC 2.6.1.1), НАДНдегидрогеназа (NADHDH, EC 1.6.99.5).

Таблица 4

Местонахождения исследованных видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus*,
использованных для изоферментного анализа

Популяция / координаты	Описание местонахождения	ID
<i>A. frigidus</i>		
Мойготы N 51°39'01"; E 101°23'26"	Республика Бурятия, Тункинский р-н, долина р. Иркут, окр. д. Мойготы, правый берег р. Иркут.	29593
Игирма N 57°30'56"; E 104°33'06"	Иркутская обл., Нижнеилимский р-н, в 57 км к северо-востоку от пгт. Новая Игирма, р. Большая Ялыка, около 17 км вверх по течению от устья.	24684
<i>A. mongholicus</i>		
Горячинск N 52°59'08"; E 108°17'23"	Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, 2.5 км на северо-восток от п. Горячинск, вблизи поймы р. Таловка.	32252
Николаевский N 51°39'13"; E 107°48'38"	Республика Бурятия, Тарбагатайский р-н, 15-й км спиртзаводской трассы, 5 км на север от п. Николаевский.	32253
Ялга N 53°06'39"; E 107°14'27"	Иркутская обл., Ольхонский р-н, о. Ольхон, в 5 км на восток от с. Ялга, окрестности оз. Шара-Нур.	28970
Голендухино N 57°27'40"; E 61°25'31"	Свердловская обл., Режевской р-н, правый берег р. Реж, около 2.5 км к юго-востоку от с. Голендухино.	32724
<i>A. sericeocanus</i>		
Турка N 52°54'30"; E 108°09'07"	Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, в 5 км к юго-западу от устья р. Турка, окр. с. Турка.	23490

Примечание: ID – индивидуальный номер ваучерного образца в Гербарии ИРК (Казановский и др., 2012).

Обозначение ферментов, локусов и аллелей проводили по Ф. Айала (1984). На электрофореграммах были выявлены зоны активности ферментов, синтез которых контролируется соответствующими генными локусами. Их обозначали буквами в соответствии с подвижностью фракции ферментов, начиная с более подвижной от анода к катоду. В пределах локусов аллели обозначали цифрами.

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

ГЛАВА 3. РЕДКИЕ ПСАММОФИТНЫЕ ВИДЫ *ASTRAGALUS OLCHONENSIS* И *ASTRAGALUS SERICEOCANUS*

3.1. Общая характеристика рода *Astragalus*

Род *Astragalus* – самый крупный в семействе *Fabaceae* и является крупнейшим родом цветковых растений, насчитывает около 2900 видов, из которых в Старом Свете примерно 2400 видов и в Новом Свете около 500 видов (Zarce, Azani, 2013). Значительно превосходит по количеству видов такие роды как *Bulbophyllum* Thouars (сем. *Orchidaceae* Juss.) с 2032 видами и *Psychotria* L. (сем. *Rubiaceae* Juss.), включающий 1951 вид (Frodin, 2004). В системе рода *Astragalus* выделяют от 9 (Bunge, 1869) до 2 (Podlech, 1988) подродов и примерно 200 секций (Zarce, Azani, 2013).

Ареал рода *Astragalus* охватывает, преимущественно, аридные, субаридные и умеренные области Голарктического флористического царства (от Северной Америки, через Северную Африку, Гималаи и Центральный Китай до побережья Северного Ледовитого океана) и продолжается по горным хребтам в Палеотропическое (Южная Африка) и Неотропическое (Мексика и Южная Америка) царства. Наибольшего разнообразия род достигает в области «древнего Средиземноморья» (по: М.Г. Попов, 1927), и, главным образом, в восточной ее части: Передней и Средней Азии (от Малой Азии до северо-западной Индии, северных границ Средней Азии и главного Кавказского хребта). За пределами этой области число видов рода резко падает и они значительной роли в сложении растительного покрова не играют. Таким образом, род *Astragalus* – преимущественно восточно-средиземноморский (Гончаров, 1944; Ekici, Ekim, 2004; Сытин, 2009a). В подтверждение вышесказанного, приводим сравнительные данные (по: М. Ekici et T. Ekim, 2004, с дополнениями) о разнообразии видов рода *Astragalus* между странами Старого Света (табл. 5).

Таблица 5

Сравнение числа видов рода *Astragalus* между странами Старого Света

Регион	Страна и территория	Всего видов	Эндемичных видов	% от общего кол. видов
Передняя Азия	Иран	678	381	56
	Саудовская Аравия	21	1	5
	Ирак	145	9	6
	Афганистан	293	144	49
	Сирия и Ливан	59	15	25
	Иордания	35	2	6
	Палестина	52	4	8
	Турция	446	210	47
Территория бывшего СССР, включая Среднюю Азию*	Россия и страны СНГ	1005	562	56
	<i>Сибирь</i>	94	14	15
	<i>Арктика</i>	16	3	19
	<i>Дальний Восток</i>	28	7	25
	<i>Восточная Европа</i>	83	13	16
Европа	Страны Европы	142	50	32
Южная Азия	Индия	54	4	7
	Пакистан	135	26	19
Восточная Азия	Китай	278	22	8
Северная Африка	Египет	34	2	6
	Алжир	39	2	5
	Марокко	45	9	20
	Ливия	89	24	27

Примечание: * Страны Средней Азии, входившие в состав СССР: Казахстан, Кыргызстан, Таджикистан, Узбекистан, Туркменистан. ** Количество видов для территорий, выделенных курсивом, приводим без учета внутривидовых таксонов. Указанные территории очерчены границей соответствующих изданий: Сибирь – «Флора Сибири» (1994: 9), Арктика – «Арктическая флора СССР» (1986: 9, 2), Дальний Восток – «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1989: 4), Восточная Европа – «Флора Европейской части СССР» (1987: 6).

История исследования рода *Astragalus* освещена во многих работах (Wojciechowski et al, 1999; Ekici, Ekim, 2004; Сытин, 2009а; и др.). С глубокой древности трагакантоидные астрагалы, служили источником камеди и привлекали внимание античных натурфилософов: Теофраста – «отца» ботаники и Diosкорида. Более двух тысячелетий спустя Ж.П. Турнефор, изучая флору Средиземноморья и Западной Азии, восстановил античное название „*Tragacantha*“, разделяя, таким образом, род *Astragalus* в «*Corollarium...*» (Tournefort, 1703) на травянистых и колючекустарниковых представителей.

К. Линней не признал самостоятельности рода *Tragacantha* Mill. и рассматривал их в «*Species plantarum*» (Linnaeus, 1753) в системе рода *Astragalus* выделяя особую группу „*Caule lignoso*“ с двумя видами – *A. tragacanthoides* L. и *A. tragacantha* L. Прочих представителей рода *Astragalus* он сгруппировал в три группы по характеру побега. Средиземноморские однолетники *Biserrula* L. с двоякопильчатыми бобами и *Phaca* L. с одногнездными бобами он считал особыми родами. Опыт линнеевской классификации астрагалов утвердил приоритет морфологии боба в качестве родового признака, тогда как особенности жизненных форм определяли внутривидовые подразделения. Близкой точки зрения на объем рода *Astragalus* придерживался П.С. Паллас (Pallas, 1800), в первой монографии рода «*Species Astragalorum...*», где было описано и изображено 116 видов, сгруппированных в «естественные ряды» („*phalangeae naturales*“). О.П. Декандоль (Decandolle, 1802) в «*Astragalogia...*» впервые выделил род *Oxytropis* DC., но сохранил обособленность родов *Biserrula* и *Phaca*. Позднее, в «*Prodromus systematicis...*» (Decandolle, 1825), род *Astragalus* насчитывал 244 вида, расположенных в 4 сериях и 17 секциях.

Наиболее целесообразен в систематике рода *Astragalus* оказался морфолого-географический метод А.А. Бунге (Гончаров, 1944; Сытин, 2009а). В монографии «*Generis Astragali...*» (Bunge, 1868, 1869), А.А. Бунге удалось создать естественную систему астрагалов Старого Света. Виды с

Алтая, из Средней Азии, Ирана и Афганистана А.А. Бунге описал по собственным сборам во время многочисленных экспедиций. Используя для диагностики признаки морфологии плода, А.А. Бунге расширил их состав, включив и меристические признаки: число семязачатков, структуру завязи и др. Сравнительно-морфологический анализ препарированных частей цветка, группируемых по сходству формы и размеров, лег в основу системы рода *Astragalus*, в которой А.А. Бунге различал 964 вида, 105 секций и 9 подродов. В своей завершающей работе «Ботанические исследования. Астрагаловые (*Astragaleae*)» (1880), по сборам А.П. и О.А. Федченко из Туркестана, А.А. Бунге объединял два рода – *Oxytropis* и *Astragalus* – в одну трибу (отряд) *Astragaleae*.

Выделение рода *Oxytropis* было единственной удачной попыткой дробления рода *Astragalus* (Сытин, 2009б). Все прочие попытки, начиная с оппонента К. Линнея, принципиального сторонника дробления родов Ф.К. Медикуса (Medicus, 1787), вплоть до недавнего выделения колючих кустарников, объединенных Д. Подлехом (Podlech, 1983) в особый род *Astracantha*, впоследствии им же и упраздненный (Zarre, Podlech, 1997), оказались несостоятельными. Также, например, по мнению Р.В. Камелина (2004), деление на роды *Astragalus* и *Oxytropis* очень условно, с другой стороны полагают, что это две независимые ветви развития (Положий, 2003) и в этом смысле объединение принципиально неверно. Пожалуй, основным доводом является то обстоятельство, что с чисто практической точки зрения, такое объединение приведет к образованию чудовищного по величине рода и появлению нескольких сотен дополнительных биноминалов (Яковлев, 1991).

Современный период изучения рода *Astragalus* связан с построением естественной системы рода, а также с обработкой региональных флор Земного шара. Описано много новых видов, в том числе, в сочетании традиционных методов и кариологических данных (Князев, Куликов, 2002; Степанцова, Кривенко, 2015; и др.). С развитием и усовершенствованием методов молекулярной систематики, появился ряд работ, посвященных

молекулярной филогении рода *Astragalus*, в которых подтверждается его целостность и монофилетичность (Wojciehowski et al., 1999, 2005; Osaloo et al, 2005; и др.).

Более основательным таксономическим решением признается подразделение рода *Astragalus* на два подрода – *Astragalus* и *Cercidothrix* Bunge (Сытин, 2009б), где демаркационным признаком служат особенности трихом: растения, относимые к первому подроду, опушены простыми волосками, ко второму – сочетанием простых и двуконечных (мальпигиевых) волосков (Podlech, 1988).

Род *Astragalus* в мировой флоре представлен ксероморфными (реже мезоморфными) многолетними травами – стержнекорневыми или корневищными, обильно представлены также эфемероиды, однолетники-эфемеры, полукустарнички и полукустарники, также подушковидные растения, в том числе «колючие подушки». Астрagalы опушены простыми (прикрепленными одним концом) или двухконечными волосками. Листья непарноперистые, редко парноперистые, тройчатые или простые (с одним конечным листочком), стебли хорошо развиты или сильно укорочены (бесстебельные или почти бесстебельные). Цветки в кистях, иногда сжатых, головчатых или колосовидных, в пазухах прицветников, нередко у основания чашечка с двумя прицветничками. Чашечка колокольчатая или трубчатая, иногда, ко времени плодоношения, пузырчато вздувающаяся, разрывающаяся или не разрывающаяся бобом, заключенным в последнем случае в ее полости, венчик мотыльковый, лодочка тупая или островатая, тычинки двубратственные (9 сросшихся и одна свободная). Бобы разнообразной формы, двухгнездные или полудвугнездные, реже одногнездные, сидячие или на ножке, перепончатые или кожистые, хрящеватые, иногда пузырчато вздувающиеся, с не закручивающимися, реже слегка закручивающимися створками (Гончаров и др., 1946; Арктическая..., 1986).

3.2. Эндемик острова Ольхон *Astragalus olchonensis*

3.2.1. Номенклатура и систематическое положение

Astragalus olchonensis Gontsch. 1946, Фл. СССР, 12: 78; Попов, 1957, Фл. Средн. Сиб, 1: 331; Попов, Бусик, 1966, Консп. фл. поб. оз. Байкал, 91; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 2: 603; Черепанов 1995, Сосуд. Раст. России и сопред. гос., 453; Выдрина, 1994, Фл. Сиб., 9: 44. Yakovlev et al., 1996, Legumes of N. Euras, 157; Никифорова, 2005, Консп. фл. Сиб., 137; Никифорова, 2012, Консп. фл. Азиат. Росс., 233; Podlech, Zarre, 2013, A taxan. revis. of the genus Astrag. in the Old World, 2: 849. $\equiv$ *A. cinereus* Turcz. 1842, Fl. baic. dahur., 15, 4: 766. non. Willd., 1802, Sp. Pl., 3: 1315. $\equiv$ *A. multicaulis* β . [var.] *hirto-canescens* Ledeb. 1842, Fl. Ross., 1: 606. – Астрагал ольхонский (рис. 4).

A. olchonensis был описан Н.С. Турчаниновым (Turczaninov, 1842) во «Flora baicalensi-dahurica» под названием *A. cinereus* по собственным сборам 1834 года с о. Ольхон (Положий, Балашова, 1989; Podlech, Sytin, 1996; Федорончук и др., 2003; Гуреева, Балашова, 2011). В комментариях протолога *A. cinereus*, Н.С. Турчанинов указал, что ранее этот таксон приводился им под названием *A. multicaulis* var. *cinerea* Turcz. в каталоге байкальских и даурских растений и издан в виде эксикат n. 350 (Turczaninov, 1838).

К.Ф. Ледебур (Ledebour, 1842) в первом томе «Flora Rossica» рассматривал *A. olchonensis* ($\equiv$ *A. cinereus*) как *A. multicaulis* β . [var.] *hirto-canescens*, т.к. не был знаком с работой Н.С. Турчанинова, в которой был описан *A. cinereus*.

В монографической обработке рода *Astragalus* А.А. Бунге (Bunge, 1868, 1869), «Generis Astragali species gerontogae», не признавал самостоятельность *A. cinereus*, а сводил его в синонимы к *A. multicaulis*. В комментариях указал, что образцы Н.С. Турчанинова отличаются лишь более



Рис. 4. Фото аутентичного гербарного образца *Astragalus olchonensis* (LE!)

густым опушением („Planta Turczaninowii ne varietas quidem, nec nisi indumento paulo crebriore differt“ – Bunge, 1869: 22). Впервые, в этой же работе, А.А. Бунге определил место *A. cinereus*, в качестве синонима к *A. multicaulis*, в системе рода *Astragalus*, отнеся его секции *Hemiphaca* Bunge подрода *Phaca* (L.) Bunge. Во «Флоре Сибири» (Выдрина, 1994, 9: 43), а также в «Конспекте флоры Сибири» (Никифорова, 2005: 137) и в «Конспекте флоры Азиатской России» (Никифорова, 2012: 233) неверно указан автор обнародования секции *Hemiphaca* Gontsch.

В 1946 году вышел 12-й том «Флоры СССР», посвященный исключительно роду *Astragalus*. В этом издании Н.Ф. Гончаров – монограф рода восстановил самостоятельность *A. cinereus* в ранге вида и дал ему современное название – *A. olchonensis*, т.к. *A. cinereus* использовалось в названии другого вида – *A. cinereus* Willd., описанного К.Л. Вилденовым (Caroli Ludovici Willdenow) в 1802 году с территории Армении (Podlech, Zarre, 2013). Так же, как и А.А. Бунге (Bunge, 1868, 1869), Н.Ф. Гончаров отнес *A. olchonensis* к секции *Hemiphaca* подрода *Phaca*. Внутри секции он различал две подсекции *Hemiphacopsis* Gontsch. и *Euhemiphaca* Gontsch., к первой из них был отнесен *A. olchonensis* (Гончаров и др., 1946).

В ревизионной сводке рода *Astragalus* Старого Света Д. Подлех и Ш. Зарре (Podlech, Zarre, 2013) отнесли *A. olchonensis* к секции *Oroboidei* A. Gray (= *Orobella* Gontsch.) подрода *Astragalus*. Секция *Oroboidei* теперь понимается в новом объеме, т.к. с ней объединена секция *Hemiphaca*.

3.2.2. Морфологическое описание

По наблюдениям за растениями в природе (Жмудь и др., 2011), литературным данным (Гончаров и др., 1946; Пешкова, 1979; Выдрина, 1994), результатам наших сравнительно-морфологических исследований типовых гербарных экземпляров LE, KW (фото) и гербарных образцов

основных фондов IRK, IRKU, NSK, LE и личного Гербария М.М. Ивановой, составлено следующее описание *A. olchonensis*.

Растение с хорошо развитыми, тонкими, приподнимающимися стеблями 14–20 см длиной, покрыто белыми оттопыренными волосками. Листья перистые, с 5–7 (10) парами листочков, линейно-продолговатые, 9–15 мм длиной и 3–5 мм шириной, с обеих сторон, особенно снизу, оттопыренно курчависто-мохнатые. Цветки в сжатых яйцевидных кистях. Прицветники ланцетные, 3–4 мм длиной, мелко бело- и черно-волосистые. Чашечка колокольчатая, до 3 мм длиной, густо полуоттопыренно-волосистая; зубцы ее 1–2 мм длиной, линейно-ланцетные, втрое короче трубки. Венчик белый, при сушке желтеющий. Флаг 8–10 мм длиной, овальный, на верхушке выемчатый. Крылья 7–8 мм длиной, на верхушке выемчатые. Лодочка 5–6 мм длиной, тупая, с фиолетовым пятном. Бобы сидячие, косо вверх торчащие, продолговато-яйцевидные, до 1 см длиной, с носиком до 1 мм, кожистые, голые, полудвухгнездные. Цветет в июне – июле, плоды созревают в конце июля – первой половине августа. Размножается семенами.

Тщательное изучение гербарных образцов *A. olchonensis*, собранных в М.М. Ивановой в окрестностях с. Хужир на берегу Сарайского залива оз. Байкал (образцы хранятся в личной коллекции М.М. Ивановой, частично в IRK и IRKU), и нашего образца, собранного на песчаной террасе Хужирского залива (образец хранится в IRK), показало, что они не вполне типичны. Вместо типичного для *A. olchonensis* густого курчавого опушения с обеих сторон, имеют прямые и редкие волоски, особенно на верхней стороне листа. Отличается у этих образцов и форма листьев. Они линейно-ланцетные, заостренные, тогда как типичные имеют линейно-продолговатую форму и закругленные, т. е. в отличие от типичных образцов более длинные и узкие с отношением длины к ширине от 6 : 1 до 7 : 1, в то время как у типичных экземпляров оно колеблется от 2–3 : 1 до 5 : 1. По нашему мнению, образцы с берегов Сарайского и Хужирского заливов, исследованные нами, имеют переходные признаки между *A. olchonensis* и *A. bifidus*.

Стоит также отметить ошибочный факт, который имеет ключевое значение для правильного понимания вида *A. olchonensis*. Во «Флоре СССР» (Гончаров и др., 1946) был указан цвет венчика – фиолетовый (!). При написании диагноза авторы вышеупомянутой «Флоры» имели крайне ограниченные гербарные материалы по *A. olchonensis*. На тот момент в ЛЕ хранились не более 10 гербарных листов 1834 г. Н.С. Турчанинова и 2 образца 1914 г. Н.К. Тихомирова. Вероятно, венчик посчитали выцветшим фиолетовым вместо белого с фиолетовым пятном, который имеет данный вид. Также как одну из возможных причин ошибочного указания цвета венчика, можно предположить то, что были учтены работы К.Ф. Ледебура (Ledebour, 1842) и А.А. Бунге (Bunge, 1868, 1869). В этих работах *A. olchonensis* не рассматривается в качестве самостоятельного вида, а синонимизировался с *A. multicaulis*, имеющим светло-фиолетовый венчик или считался его разновидностью. Между тем, при описании *A. cinereus* (= *A. olchonensis*) Н.С. Турчанинов (Turczaninov, 1842) явно указывает на белый или слегка голубоватый цвет венчика „Flores et in hoc plerumque albi, rarius pallide coerulescentes“. Из-за ошибочного описания цвета венчика во «Флоре СССР», М.Г. Попов (Попов, Бусик, 1966) посчитал *A. versicolor*, имеющий фиолетовый венчик, за *A. olchonensis*, и ошибочно приводил его для территории Приольхонья (см. след. раздел). Хотя ранее во «Флоре Средней Сибири» М.Г. Попов (1957) отмечал, что венчик у *A. olchonensis* белый, лодочка на верхушке фиолетовая.

3.2.3. Ареал вида

A. olchonensis произрастает на перевеваемых песках, в составе псаммофитной растительности, только на западном побережье о. Ольхон на Байкале (классическое местонахождение). Его ареал представлен узкой прерывистой прибрежной полосой, включающей окрестности сел Песчанка,

Харалдай и Хужир, общей протяженностью примерно 18–20 км (Пешкова, 1972; Иванова, Семенова, 1989).

Несмотря на то, что вид является эндемиком о. Ольхон, в литературе не раз ошибочно указывались его местонахождения в Приольхонье (рис. 5), которые мы рассмотрим более подробно.

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

Также в «Конспекте флоры побережий озера Байкал» (Попов, Бусик, 1966) приводятся, как вероятно ошибочные, указания местонахождения *A. multicaulis* на острове Ольхон со ссылкой на Н.С. Турчанинова (Turczaninow, 1842) и Н.К. Тихомирова (1930). Эти образцы хранятся в LE и принадлежат к *A. olchonensis*.

В примечании для *A. olchonensis* в «Конспекте флоры Иркутской области» (2008) сказано: «Встречается не только на о. Ольхон (Фл. Сиб., 1994), но и в Приольхонье (материковое побережье Малого моря). Многие местонахождения опубликованы (Попов, 1957; Пешкова, 1969, 1972; Азовский, 1993; Конспект ПНП, 2005)» (с. 164). Г.А. Пешкова (1972) же пишет: «Дюнные пески. Только на о. Ольхон, сел. Песчанка и Харалдай, в Нюрганской бухте» (с. 71). В работе М.Г. Попова (1957) *A. olchonensis* приводится как – «эндемичная форма прибрежных песков о-ва Ольхон (например, бухта Хонхой, Нюрганская бухта и другие места)» (с. 331).

В «Конспекте флоры Прибайкальского национального парка» (2005)

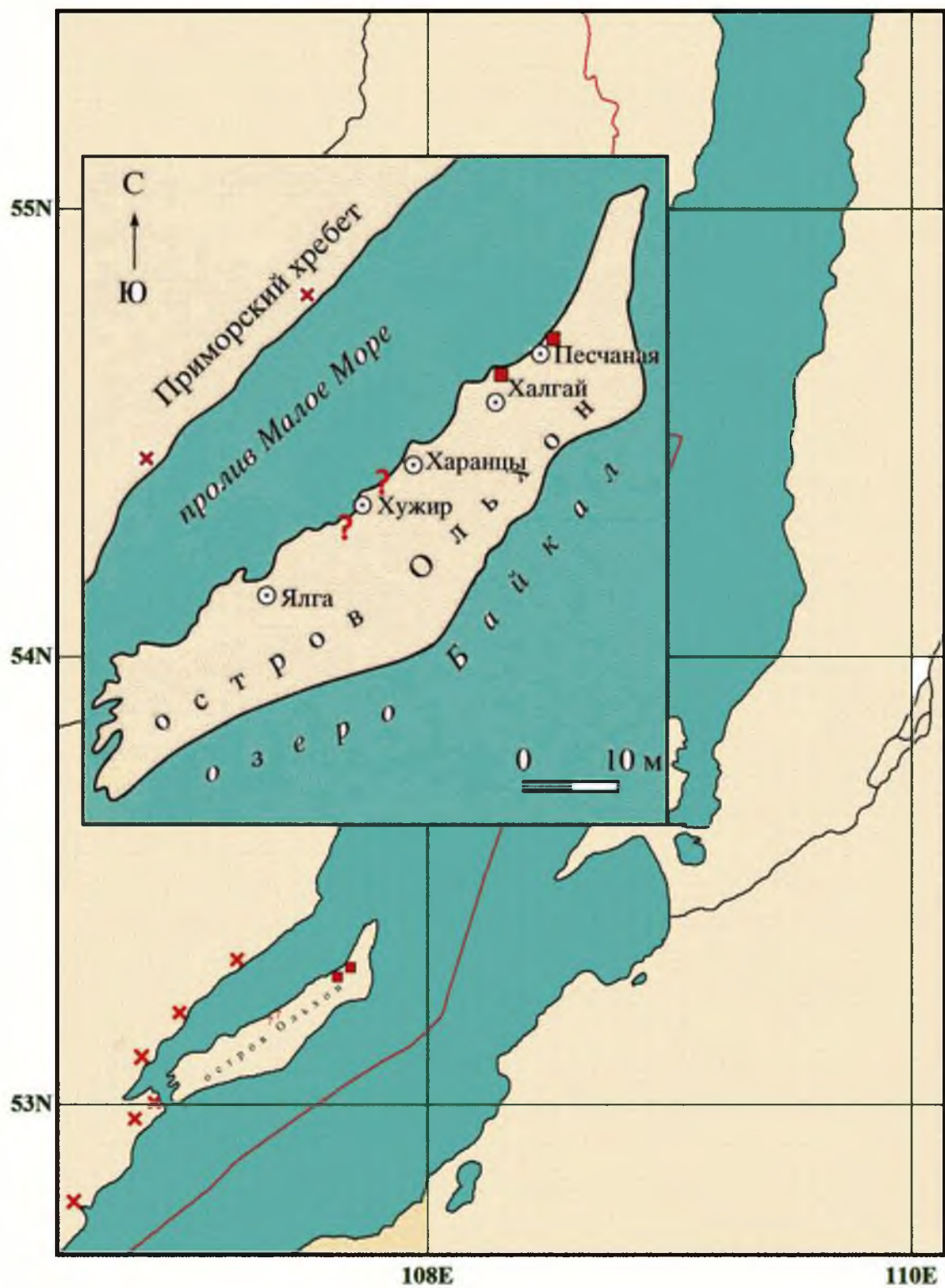


Рис 5. Местонахождения *Astragalus olchonensis*: ■ – достоверные, X – ошибочные, ? – с переходными признаками (пояснения в тексте)

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

В работе М.Г. Азовского (1993) также приводятся сведения о нахождении вида в Приольхонье (долина р. Сарма, мысы Уюга и Ото-Хушун). В NSK хранятся два гербарных образца, собранные М.Г. Азовским в 1989 году и определенные коллектором как *A. olchonensis*. Эти растения собраны в нетипичном для данного вида местообитании (каменистая степь), имеют сильно угнетенный вид, их определение затруднительно. Видимо по этой причине монограф рода *Astragalus* «Флоры Сибири» – С.Н. Выдрин (1994) не учла их, указав, что *A. olchonensis* является эндемиком о. Ольхон. Эти образцы не были упомянуты и в Красных книгах Иркутской области (2001) и Российской Федерации (2008). Наши поиски в 2009 г. *A. olchonensis* в долине р. Сарма и на склонах Сарминского ущелья, успехом не увенчались (Кривенко и др., 2010). Мы обратились с просьбой к автору М.Г. Азовскому о предоставлении гербарных образцов *A. olchonensis*, приводимого им для Приольхонья. В наше распоряжение были предоставлены два экземпляра из этих же сборов, с мыса Ото-Хушун, определенные им как *Astragalus kaufmannii* subsp. *atratus* (Turcz.) Jurtzev, по заверениям самого коллектора, ранее определяемые им, как *A. olchonensis*, эти экземпляры по общему габитусу напоминают сильно угнетенные растения, хранящиеся в NSK, определенные М.Г. Азовским, как *A. olchonensis*. Отметим, что предоставленные в наше распоряжение образцы не относятся ни к одному из перечисленных видов, а представляют собой сильно опушенную форму *A. chorinensis* Bunge s. l.

В 1989 г. М.М. Иванова и Г.П. Семенова опубликовали находку *A. olchonensis* с берега Сарайского залива у с. Хужир на о. Ольхон, южнее ближайшего местонахождения с. Харалдай, что несколько увеличило известный ареал вида на о. Ольхон (Иванова, Семенова, 1989). В 2011 г. нами также был обнаружен этот вид в окрестностях того же села, на побережье Хужирского залива. Образцы, собранные в окрестностях с. Хужир, не вполне типичны, о чем шла речь выше (п. 3.2.2., на с. 38).

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

3.3. Эндемик северо-восточного побережья Байкала

Astragalus sericeocanus

3.3.1. Номенклатура и систематическое положение

Astragalus sericeocanus Gontsch. 1947, Бот. мат. Герб. бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР, 10: 30; Гончаров и др., 1946, Фл. СССР, 12: 39; Попов, 1957, Фл. Средн. Сиб, 1: 328; Попов, Бусик, 1966, Консп. фл. поб. оз. Байкал, 90; Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сиб., 2: 605; Черепанов 1995, Сосуд. Раст. России и сопред. гос., 456; Выдрина, 1994, Фл. Сиб., 9: 33. Yakovlev et al., 1996, Legumes of N. Euras, 119; Никифорова, 2005, Консп. фл. Сиб., 135; Никифорова, 2012, Консп. фл. Азиат. Росс., 232; Podlech, Zarre, 2013, A taxan. revis. of the genus Astrag. in the Old World, 1: 203. ≡ *Phaca velutina* Turcz. ex Bess., 1834, Flora oder Bot. Zeit., 15, 1: 10, nomen. ≡ *Ph. alpina* γ. [var.] *velutina* Turcz. 1842, Fl. baic. datur., 15, 4: 736. ≡ *A. penduliflorus* subsp. *mongholicus* var. *sericeocanus* (Gontsch.) X.Y. Zhu, 2005, Nordic J. Bot., 23, 3: 293. – Астрагал шелковистоседей (рис. 6).

Впервые *A. sericeocanus* упоминается в списке В.Г. Бессера (Besser,



Рис. 6. Фото аутентичного гербарного образца *Astragalus sericeocanus* (LE!)

1834) «Ueber die Flora des Baikals» под названием *Phaca velutina*. Это название не было сопровождено соответствующими атрибутами при обнародовании нового таксона, т.е. не было действительно обнародовано и по правилам Международного кодекса ботанической номенклатуры не является законным (Алексеев и др., 1989). В.Г. Бессер приписывал авторство этого названия Н.С. Турчанинову, который, очевидно, первым наметил данный таксон к описанию в пометках на гербарных этикетках своих сборов 1829 г. В.Г. Бессер получил образцы *Ph. velutina* в составе эксикат, использованных им для подготовки списка растений «Байкальской флоры» (Besser, 1934).

В 1842 г. вышел очередной выпуск «Бюллетеня московского общества испытателей природы», в котором Н.С. Турчанинов частями публиковал свою «Flora baicalensi-dahurica». Здесь приводится описание новой разновидности *Ph. alpina* γ. [var.] *velutina* (Turczaninov, 1942). Судя по этикеткам гербарных образцов, хранящихся в LE, при повторном коллекционировании этого таксона в 1834 г. Н.С. Турчанинов изменил свое мнение относительно его таксономического ранга. Все этикетки из этих сборов снабжены записью *Ph. alpina* var. *velutina* m[ihi] или *Ph. alpina* var. *velutina* Turcz.

Европейский вид, обитающий в субальпийском поясе Западной и Центральной Европы, *Ph. alpina* L. ($\equiv$ *A. penduliflorus* Lam.) принят Н.С. Турчаниновым в широком смысле. По его мнению, собственно *Ph. alpina*, разновидность α [var.], в Байкальской Сибири не встречается, но представлены разновидности β [var.] и γ [var.]. К первой разновидности со вздутыми, перепончатыми бобами и прямостоячими стеблями относится *Ph. alpina* β [var.] *dahurica* DC. и/или $\equiv$ *Ph. membranacea* Fisch. Разновидность γ [var.] *velutina* обитает на прибрежных песках Байкала, отличается густым осушением всего растения, кожистыми овально-изогнутыми бобами и лежащими стеблями.

А.А. Бунге (Bunge, 1869) сводит описанную Н.С. Турчаниновым разновидность *Ph. alpina* γ [var.] *velutina* в синонимы к *A. penduliflorus*. Одновременно с этим он считает достаточными отличия *A. membranaceus* Bunge (= *Ph. alpina* β [var.] *dahurica* DC. и/или = *Ph. membranacea* Fisch.) от *A. penduliflorus*. Все эти виды А.А. Бунге относит к секции *Cenantrum* Bunge подроду *Phaca* рода *Astragalus*.

Работая над 12-м томом «Флоры СССР», посвященным роду *Astragalus*, Н.Ф. Гончаров описал новый вид *A. sericeocanus* (Гончаров, 1947). В качестве типа он выбрал один из образцов Н.С. Турчанинова, определенный им как *Ph. velutina*. Вслед за А.А. Бунге, Н.Ф. Гончаров относит этот вид к секции *Cenantrum* подрода *Phaca*. Внутри секции Н.Ф. Гончаров выделил две подсекции – *Elliptica* Gontsch. и *Semilunaria* Gontsch., к последней из которых был отнесен *A. sericeocanus* (Гончаров и др., 1946).

В 2005 г. вышла статья С.Ю. Чжу (Zhu, 2005), в которой он объединяет весь комплекс видов из родства подсекции *Semilunaria* в понимании Н.Ф. Гончарова с соавт. (1946) в один вид *A. penduliflorus*. Внутри этого вида выделяются два подвида – собственно *subsp. penduliflorus*, представляющий европейскую часть ареала вида, и азиатский *subsp. mongholicus* с четырьмя разновидностями, среди которых и эндемик побережий Байкала *A. penduliflorus subsp. mongholicus var. sericeocanus*.

В последней обобщающей ревизионной сводке рода *Astragalus* Старого Света Д. Подлех и Ш. Зарре (Podlech, Zarre, 2013) признают *A. sericeocanus* в качестве самостоятельного вида секции *Cenantrum* подрода *Astragalus*.

3.3.2. Морфологическое описание

Морфологическое описание *A. sericeocanus* составлено на основании литературных данных (Гончаров и др., 1946, Гончаров, 1947, Пешкова, 1979, Выдрина, 1994), анализа гербарных материалов фондов LE, ТК, IRK, личного

Гербария М.М. Ивановой и результатов собственных исследований вида в природе (Жмудь и др., 2012).

Высокое растение, с приподнимающимися побегами 30–50 см длиной, беловато-седое от густого полуоттопыренно-беломохнатого опушения. Листочки в сложных листьях в числе 10–14 пар, 8–16 мм длиной, 4–9 мм шириной, продолговато-овальные, закругленные, с обеих сторон густо опушенные шелковистыми отстоящими волосками. Цветки немногочисленные, в коротких рыхлых кистях. Прицветники линейные, в 1.5–2 раза длиннее цветоножек, 3–5 мм длиной, густо опушенные волосками белого и черного цвета. Чашечка колокольчатая, 7–8 мм длиной, рыхло и очень мелко прижато-черноволосистая, зубцы ее ланцетно-шиловидные, в 5 раз короче трубки. Венчик желтый. Флаг 14–15 мм длиной, пластинка его широко-обратнояйцевидная, выемчатая, крылья 13 мм длиной, с тупой продолговатой пластинкой. Лодочка равна крыльям, островатая. Бобы повисающие, на тонкой ножке, в 1.5–2 раза длиннее трубки чашечки, почти полукруглые, 17–20 мм длиной, 7–12 мм шириной, с остроконечием до 2 мм, тонкоперепончатые, прижато черноволосистые, одногнездные. Цветет в июне–первой половине августа, плодоносит в августе. Размножается семенами.

3.3.3. Ареал вида

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

В результате проведенной ревизии гербарных фондов LE, NSK, IRK, нами было установлено, что местонахождения *A. sericeocanus* на Ушканьем архипелаге в пределах Баргузинского района Республики Бурятия приводятся ошибочно (Санданов, Кривенко, 2013) (рис. 7). Указание для о. Большой Ушканий содержится в работе В.Н. Сукачева и Г.И. Поплавской (1914). Вероятно, это были образцы другого вида, переопределенные Н.Ф. Гончаровым до издания «Флоры СССР» (Гончаров и др., 1946), в которой это местонахождение для *A. sericeocanus* не приводится. Однако впоследствии это ошибочное указание повторяет М.Г. Попов (1957; Попов, Бусик, 1966). М.М. Иванова (1969) приводила *A. sericeocanus* для о. Малый Ушканий на основании неверного определения образцов, хранящихся в гербариях NSK и IRK. Позднее Г.А. Пешкова (1979), занимавшаяся обработкой видов семейства Fabaceae и рода *Astragalus* для «Флоры Центральной Сибири», переопределила эти образцы как *A. propinquus* Schischk. (= *A. mongholicus* Bunge). До последнего времени *A. sericeocanus* указывался для Забайкальского национального парка (Флора..., 1991; Аненхонов, Пыхалова, 2010). В последнем издании эти указания сопровождались ссылками на М.М. Иванову (1969), М.Г. Попова и В.В. Бусик (1966), и таким образом, основаны на ошибочных данных. При этом О.А. Аненхонов (1999) отмечал, что вопреки данным предыдущих исследователей обнаружить его повторно на территории Забайкальского национального парка не удастся.

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

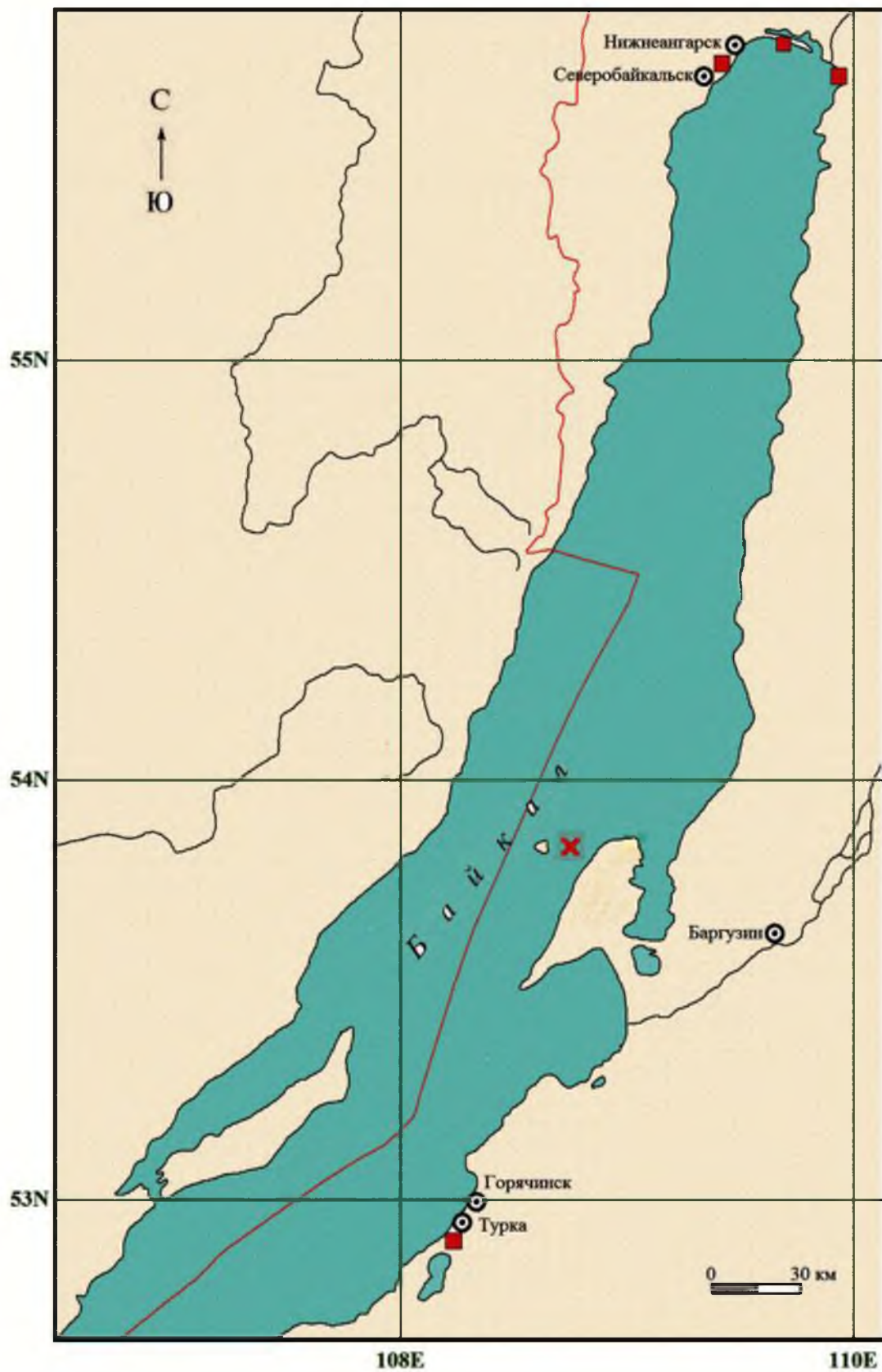


Рис 7. Местонахождения *Astragalus sericeocanus*: ■ – достоверные,
 ✗ – ошибочные (пояснения в тексте)

ГЛАВА 4. ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ASTRAGALUS OLCHONENSIS* И *ASTRAGALUS SERICEOCANUS*

4.1. Онтогенетическая структура, анализ семенной продуктивности и динамика ценопопуляций *Astragalus olchonensis*

Согласно эколого-морфологической классификации жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962, 1964) и Т.И. Серебряковой (1972), *A. olchonensis* – длинностержнекорневой многоглавокаудексный травянистый поликарпик с монокарпическими побегами удлинённого типа плагиотропного направления роста. Особенностью местообитаний *A. olchonensis* является то, что он произрастает на перевеваемых песках и его каудекс до 5–7 см оказывается засыпан песком. При этом почки возобновления защищены от резких колебаний внешних условий (табл. 1, на с. 11). Способность располагать свои жизненно важные части под укрытием песчаного субстрата выработались в суровых экологических условиях и наследственно закрепились как биологическая особенность. По биоморфологической классификации К. Раункиера (Raunkiaer, 1937), *A. olchonensis* относится к криптофитам, подтипу корневых геофитов.

Большой жизненный цикл *A. olchonensis* подразделяется на 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и 10 возрастных состояний (рис. 8). В 2009 и 2011 годах в популяции *A. olchonensis*, проростки нами не обнаружены (Кривенко и др., 2013б). Для полной характеристики онтогенеза используется описание проростков, полученных в культуре ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск (Семенова, 2007).

Семена овально-почковидной формы, до 3 мм длиной и 2 мм шириной. Они покрыты твердой кожурой, окраска коричневая, поверхность гладкая, блестящая. В полудвухгнезных бобах, раскрывающихся двумя створками по брюшному шву, число семян в бобе – 2–4. Прорастание надземное.

Проростки представляют собой однопобеговые растения с семядолями

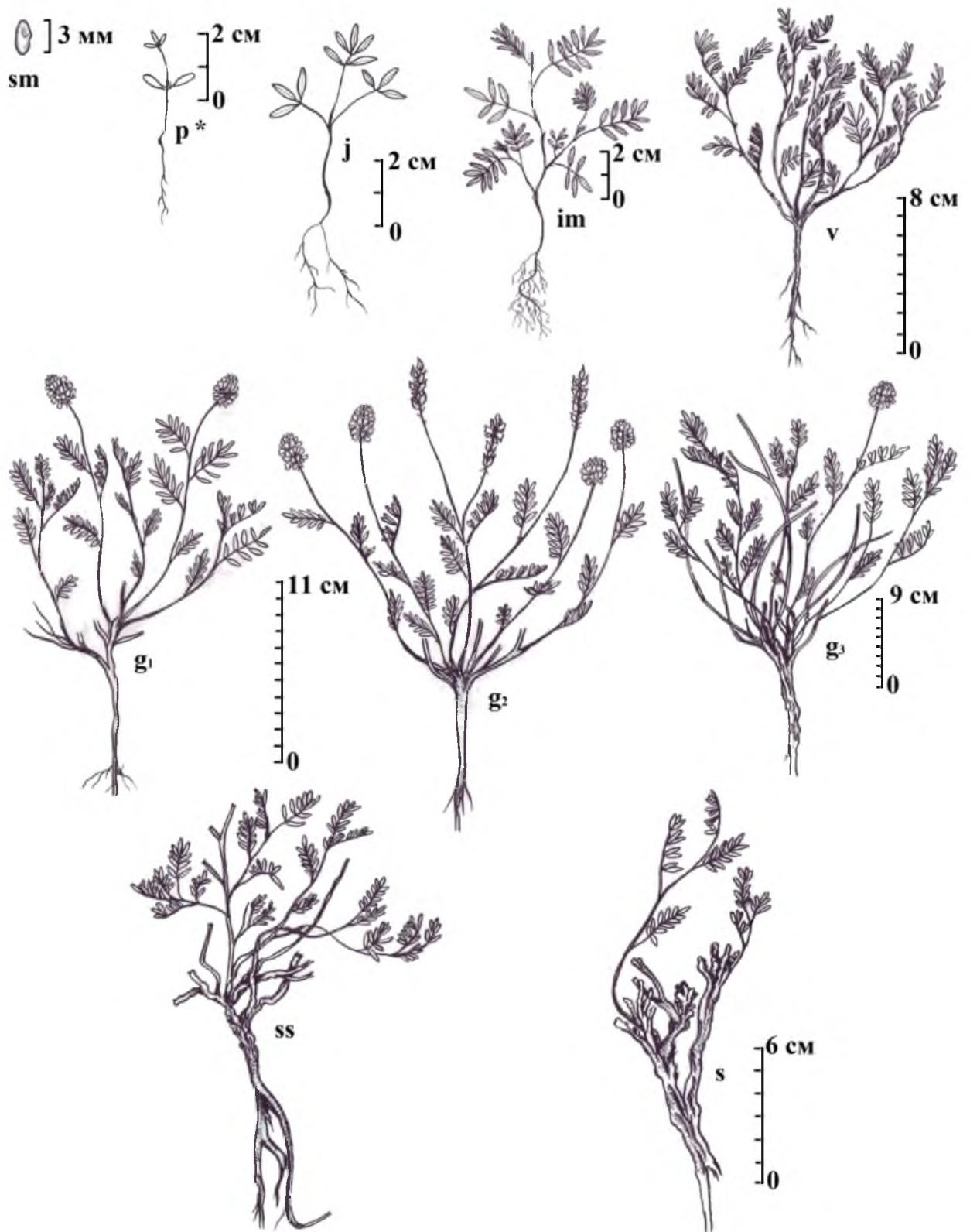


Рис. 8. Онтогенетические состояния *Astragalus olchonensis*: *sm* – семя, *p** – проросток (по: Г.П. Семеновой, 2007), *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g₁* – молодое генеративное, *g₂* – средневозрастное генеративное, *g₃* – старое генеративное, *ss* – субсенильное, *s* – сенильное

овальной формы, 1–3 длинночерешковыми тройчатосложными листьями, главным и боковыми корнями.

Ювенильные растения имеют один побег с 2–3 длинночерешковыми тройчатосложными листьями ювенильного типа и 1–3 листьями, имеющими по 5 листочков. Особи этого онтогенетического состояния мы наблюдали в 2011 г. в обеих ЦП, тогда как в 2009 г. они обнаружены не были.

Для имматурных особей *A. olchonensis* характерно ветвление каудекса, в них насчитывается 1–3 побега, корень без признаков одревеснения. На побегах высотой 3–6 см формируется до 4 междоузлий и 4–6 листьев с мелкими листочками, не превышающими в длину 0.5 см. Диаметр каудекса не более 0.2 см.

У виргинильных растений отмечается начало одревеснения корня, появление на надземных годичных побегах по 2–3 боковых. Размеры побегов достигают 6–12 см, длина листочка 0.5–1 см, число междоузлий на годичном побеге 5–9, и листьев 4–10. Диаметр каудекса у этих особей составляет около 0.3 см.

Молодые генеративные растения характеризуются преобладанием вегетативных побегов. Диаметр их каудекса составляет не более 0.5 см. Длина побегов колеблется в пределах 9–20 см, листочка – 0.5–1.2 см, число листьев в пределах 7–10 на побег, На побеге формируется 1–2 соцветия длиной 0.6–3 см., соплодие достигает 1–3 см длины.

Зрелые генеративные растения *A. olchonensis* характеризуются максимально развитыми побегами, высокой облиственностью, наиболее крупными листочками. У особей численно преобладают генеративные побеги, которых больше в 2–6 раз, чем вегетативных. На побеге формируются до 5 соплодий (табл. 6).

Старые генеративные растения *A. olchonensis* имеют 1–2 генеративных побега на особь, их длина достигает 11–21 см, длина листочка составляет 0.5–0.8 см, число соцветий колеблется в пределах 1–4, длина соплодия – 0.6–3 см.

Вегетативные побеги субсенильных растений характеризуются

Табл.

льная характеристика морфометрических показателей средневозрастных особей *Astragalus olchonensis*

Морфологические показатели	2005 г.	2009 г.		2011 г.	
	ЦП 1	ЦП 1	ЦП 2	ЦП 1	ЦП 2
	М ± m	М ± m	М ± m	М ± m	М ± m
Высота, см	23.9 ± 0.7	17.0 ± 0.6	18.8 ± 0.9	15.4 ± 0.9	19.7 ± 0.8
Длина, см	5.8 ± 0.8	7.6 ± 0.7	6.9 ± 0.4	7.3 ± 0.7	7.7 ± 0.6
Ширина, см	1.0 ± 0.0	0.9 ± 0.0	0.8 ± 0.0	0.8 ± 0.1	1.0 ± 0.0
Толщина, см	0.3 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.3 ± 0.0	0.3 ± 0.0
Длина, см	2.6 ± 0.2	3.0 ± 0.2	2.5 ± 0.2	1.5 ± 0.3	3.3 ± 0.2
Количество узлов, шт	5.9 ± 0.4	5.2 ± 0.4	5.8 ± 0.4	4.5 ± 0.4	5.6 ± 0.4
Количество побегов, шт	1.1 ± 0.3	0.7 ± 0.2	1.0 ± 0.2	1.2 ± 0.2	0.9 ± 0.2
Количество побегов у особи, шт	6.9 ± 0.4	7.6 ± 0.5	9.2 ± 1.1	8.8 ± 0.7	9.9 ± 0.8
Количество побегов у особи, шт	1.4 ± 0.3	1.1 ± 0.3	1.8 ± 0.3	2.2 ± 0.5	2.4 ± 0.3
Количество побегов у особи, шт	3.4 ± 0.3	7.2 ± 0.7	6.2 ± 0.9	4.8 ± 0.6	4.2 ± 0.6
Количество побегов у особи, шт	1.5 ± 0.1	1.9 ± 0.1	1.7 ± 0.2	2.2 ± 0.3	2.0 ± 0.3
Количество побегов у особи, шт	11.6 ± 0.9	8.9 ± 0.8	4.6 ± 0.8	— [*]	2.6 ± 0.3

* — данные отсутствуют. М — среднее арифметическое, m — ошибка среднего арифметического

небольшими размерами, до 6–11 см, с мелкими листочками величиной 0.3–0.7 мм в числе от 1 до 3. Диаметр каудекса составляет 0.5–0.9 см.

У особей сенильного онтогенетического состояния развиваются от 1 до 5 вегетативных побегов, которые достигают 3–12 см в длину. На побеге формируются 3–5 междоузлий и не более 6 листьев с листочками 0.3–0.7 см длины. Каудекс имеет явные признаки разрушения и составляет 0.5–1 см в диаметре.

По классификации онтогенеза Л.А. Жуковой (1995), *A. olchonensis* относится к I надтипу, при котором полный онтогенез осуществляется в жизни одного поколения (одной особи семенного происхождения); А-типу, характеризующемуся завершением всей программы онтогенеза в жизни одной особи, при полном отсутствии вегетативного размножения; А₂ подтипу, при котором жизнь особи составляет достаточно продолжительный промежуток времени и присутствует постгенеративный период.

Сравнительное исследование особей зрелого генеративного состояния *A. olchonensis* в 2005, 2009 и 2011 гг. показало, что растения в разных частях местообитания по большинству морфологических признаков не отличаются. Незначительное варьирование некоторых из них, мы связываем с различиями метеоусловий по годам наблюдений и антропогенным воздействием на ЦП. Признаки менее всего зависящие от этих факторов – длина и ширина листочка.

В 2005 г. побеги растений данного вида были длиннее в среднем в 1.5 раза, чем в обеих ЦП 2009 и 2011 гг. В 2009 и 2011 гг. растения соответственно были низкорослыми, и на особи было сформировано в 1.5–2 раза больше генеративных побегов. В 2009 г. в ЦП 2 сформировано меньше плодов, чем у растений в ЦП 1 в условиях относительно менее нарушенного местообитания (табл. 1, на с. 11). В 2011 г. у особей ЦП 1 плоды обнаружены не были, в ЦП 2 плодов было обнаружено почти в 2 раза меньше, чем в 2009 г. Во-первых, это объясняется засушливой весной и первой половиной лета 2011 г. и, во-вторых, плоды могли успеть осыпаться с растений к началу

наших наблюдений. За период мониторинга, максимальное развитие средневозрастных генеративных растений наблюдалось в 2005 г., видимо этот год был наиболее благоприятным по климатическим показателям.

Размножение у *A. olchonensis* исключительно семенное. Плод – боб, содержит 2–4 (5) семени, яйцевидно-продолговатой формы, почти трехгранный, голый, полудвугнездный. Бобы с семенами созревают на материнском растении к концу июля – началу августа, после чего боб раскрывается по брюшному шву и семена осыпаются в непосредственной близости от материнского растения. С наступлением холодного периода в этой части о. Ольхон дуют сильные ветры (табл. 1, на с. 11) северных направлений, их сила может достигать более 20 м/сек. (Тихомиров, 1927). Семена *A. olchonensis* разносятся на разное удаление от материнских растений. Семенное размножение осуществляется, по-видимому, не каждый год, всходы появляются весной благодаря скарификации семян песком, чему способствуют ветры, а также деятельность микроорганизмов, повреждающих плотную семенную оболочку, и при достаточном увлажнении песчаного субстрата.

Анализ семенной продуктивности *A. olchonensis* в 2009 г показал достаточно высокий процент семенификации (60.0 %) для популяции в целом (табл. 7).

Лабораторный опыт по проращиванию скарифицированных семян на свету при температуре 18–24 °С, показал, что семена прорастают на второй день и на 22 день всхожесть достигает 100 % (Семенова, 2007).

В 2009 и 2011 гг. проведено сравнительное исследование демографической структуры двух ЦП *A. olchonensis*. В 2009 г. в обеих ЦП преобладали генеративные особи; онтогенетические спектры были одновершинными (рис. 9). Демографические показатели обеих ЦП несколько отличались друг от друга. Так, в ЦП 2 встречаемость особей была ниже, преобладали особи старого генеративного онтогенетического состояния; в ЦП 1 преобладали более молодые особи (рис. 9). Это подтверждается, в

частности, различием в величине индексов восстановления, замещения и старения особей в ЦП (табл. 8). Экологическая плотность имела низкие значения и составила от 1 и до 15 растений на 10 м² для ЦП 2 и ЦП 1 соответственно. Эффективная плотность в ЦП была ниже экологической, причем в ЦП 2 она была выше, чем в ЦП 1 за счет преобладающего числа генеративных особей. Анализ онтогенетических спектров и демографических индексов показал, что растения прибрежной части популяции – ЦП 2 находились в подавленном состоянии, по критерию «дельта-омега» (Животовский, 2001) эта часть популяции определена как стареющая (табл. 8). Большая часть ее особей (52.0 %) находилась в старом генеративном онтогенетическом состоянии, особи прегенеративного онтогенетического состояния составили 3.0 %. Имматурные особи найдены не были.

Таблица 7

Семенная продуктивность в расчете на монокарпический побег

Astragalus olchonensis

Показатели продуктивности	$M \pm m$	Диапазон варьирования значений
Длина плода, см	0.9 ± 0.0	0.5–1
Число завязавшихся семян, шт	2.0 ± 0.2	0–5
Число не завязавшихся семян, шт	1.6 ± 0.3	0–6
Общее число семязачатков, шт	3.6 ± 0.3	1–6
Процент семенификации, %	60.0 ± 6.0	0–100

Примечание: М – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического.

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

двухвершинные, центрированные на виргинильном и субсенильном онтогенетических состояниях (рис. 9).

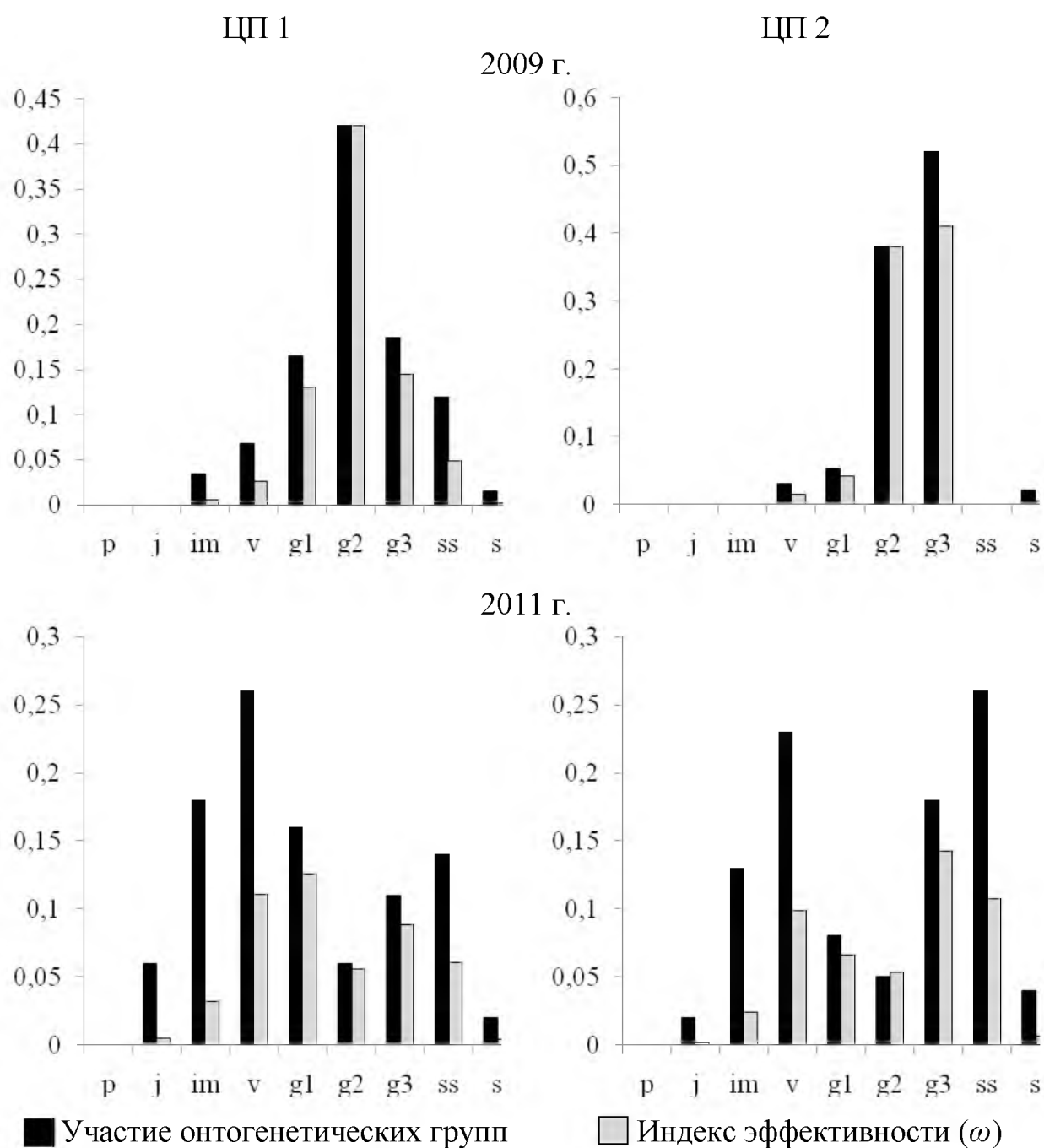


Рис. 9. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Astragalus olchonensis*.

Обозначения: по вертикали – участие онтогенетической группы и индекс эффективности, по горизонтали – онтогенетические состояния как на рис. 8, на с. 51.

Такая смена произошла благодаря тому, что большая часть генеративных особей успела перейти в постгенеративный период, доля особей в прегенеративном периоде в 2009 г. составляла 12.0 % и 3.0 % в ЦП 1 и ЦП 2 соответственно.

Появление ювенильных и имматурных особей в ЦП 2 и увеличение доли последних в ЦП 1 связано, по нашему мнению, с общей благоприятной тенденцией сокращения антропогенного прессинга на биотоп в ур. Песчанном в целом и на популяцию *A. olchonensis* в частности. Об этом говорит и увеличение показателей индексов восстановления, замещения и старения (табл. 8).

Таблица 8

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

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

Примечание: $P_{\text{ЭКОЛ.}}$ – экологическая плотность, $P_{\text{ЭФ.}}$ – эффективная плотность, Δ – индекс (коэффициент) возрастности, ω – индекс эффективности (средняя энергетическая эффективность), I_B – индекс восстановления, I_3 – индекс замещения, I_C – индекс старения.

По литературным данным, известно состояние природной популяции *A. olchonensis* из окрестностей с. Хужир на берегу Сарайского залива (Иванова, Семенова, 1989). Эта популяция в 2009 г. нами не обнаружена, тогда как в 1986 г. авторами было найдено 34 особи на площади 500 м². Сравнение количественных морфометрических показателей растений, исследованных нами в разные периоды с растениями вида, изученными ранее М.М. Ивановой и Г.П. Семеновой (1986), показало, что растения этих популяций не имели существенных отличий по большинству морфологических признаков. Исключение составили более длинные, в среднем, листочки, большее число семян в плоде и число плодов в соплодии, наблюдавшееся у ранее исследованных особей (Иванова, Семенова, 1989).

Анализ гербарных образцов, собранных Г.П. Семеновой и М.М. Ивановой в 1986 г. возле с. Хужир, показал, что они отличаются от собранных в других местонахождениях (у сел Песчанка, Харалдай) по некоторым диагностическим признакам. Всего нами было проанализировано 5 образцов. Из них один образец, хранящийся в IRK, переопределен нами как *Astragalus bifidus*. 4 образца из тех же сборов, хранящиеся в гербарии лаборатории интродукции редких и исчезающих видов растений ЦСБС СО РАН (сбор Г.П. Семеновой), и IRKU, имеют не вполне типичный для *A. olchonensis* вид. Они менее опушены, 3 из них вместо типичного для *A. olchonensis* густого курчавого опушения с обеих сторон, имеют прямые и редкие (особенно на верхней стороне листа) волоски. Отличается у этих образцов и форма листьев. Они линейно-ланцетные, заостренные, тогда как типичные имеют линейно-продолговатую форму и закругленные, т. е. в отличие от типичных образцов более длинные и узкие с отношением длины к ширине от 6 : 1 до 7 : 1, в то время как у типичных экземпляров оно колеблется от 2–3 : 1 до 5 : 1.

Образцы с берегов Сарайского залива, исследованные нами, имеют переходные признаки между *A. olchonensis* и *A. bifidus*.

Видимо, именно с этим связана достаточно высокая (в среднем 14.1 ± 0.65) длина листочков, приводимая М.М. Ивановой и Г.П. Семеновой (1989). Наибольшая длина листочка, отмеченная нами во время ревизии гербарного материала (IRK, IRKU, LE, NSK), по данному виду была 11 мм, что согласуется с данными во «Флорах»: Флора СССР (Гончаров и др., 1946), Флора Центральной Сибири (Пешкова, 1979), Флора Сибири (Выдрина, 1994), но и такая длина встречается крайне редко.

4.2. Онтогенетическая структура и динамика ценопопуляций

Astragalus sericeocanus

Описание онтогенеза *A. sericeocanus* в литературе нами не встречено. Приводимое ниже описание онтогенетических состояний вида основано на комплексе определенных качественных и количественных признаков с учетом того, что этот вид, так же как и близкородственный ему *A. propinquus* Schischkin. (= *A. mongholicus* Bunge s. l.), относится к типу моноцентрических каудексообразующих биоморф (Алексеева, 2000). По эколого-морфологической классификации жизненных форм (Серебрякова, 1962, 1964; Серебрякова 1972), вид является длинностержнекорневым многоглавокаудексовым травянистым поликарпиком с монокарпическими побегами удлиненного типа плагиотропного направления роста. По биоморфологической классификации (Raunkiaer, 1937) он принадлежит к криптофитам, подтипу корневых геофитов. *A. sericeocanus*, так же как *A. olchonensis*, произрастает на перевеваемых песках, и почки у основания каудекса расположены в песке на глубине до 5–10 см. Это служит механизмом защиты для органов возобновления растений в условиях перевеваемого грунта и зимних холодов.

Для определения онтогенетического состояния нами учитывались качественные (состояние каудекса, форма листа, побегообразование) и количественные признаки (число побегов, доля генеративных побегов,

размеры листа и листочка). Измерения растений проводились непосредственно на площадках. Для уточнения принадлежности особей к тому или иному онтогенетическому состоянию периодически определяли степень дезинтеграции каудекса особи. В связи с этим осторожно подкапывалось основание побега, после чего поверхность субстрата восстанавливали. Для *A. sericeocanus* нами выделены четыре периода (латентный, прегенеративный, генеративный, постгенеративный) и девять онтогенетических состояний: семя (*sm*), проросток (*p*) ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*), молодое генеративное (*g*₁), средневозрастное (*g*₂) и старовозрастное генеративное (*g*₃), субсенильное (*ss*) (рис. 10). В 2011 году в популяции *A. sericeocanus* проростки и сенильные особи обнаружены не были (Кривенко и др., 2013а). Для описания более полного онтогенеза в работу включены данные о проростках, полученные в культуре ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск (Семенова, 2007).

Семена округло-почковидной формы, длиной 3.7–4.0 мм, шириной до 3.0 мм, покрыты плотной кожурой, окраска коричневая, поверхность микроперфорированная, матовая. В одногнездных бобах, раскрывающихся двумя створками по брюшному шву, число семян в бобе – 3–6. Прорастание надземное.

Проростки представляют собой однопобеговые растения с крупными семядольными листьями овальной формы и 1–5 тройчатосложными листьями. Листочки широкие, обратнойцедидные, наверху с выемкой.

Ювенильные растения отмечены нами только в ЦП 1. Они представляют собой однопобеговые неветвящиеся растения, с небольшим числом междоузлий и тройчатосложными листьями с мелкими листочками (табл. 9).

Имматурные растения отмечены в обеих ЦП, где проводились исследования. Это одно- или двупобеговые особи в среднем с вдвое более крупными листочками и в 3.6 раза более крупными листьями по сравнению с ювенильными. От ювенильных особей отличаются началом ветвления,

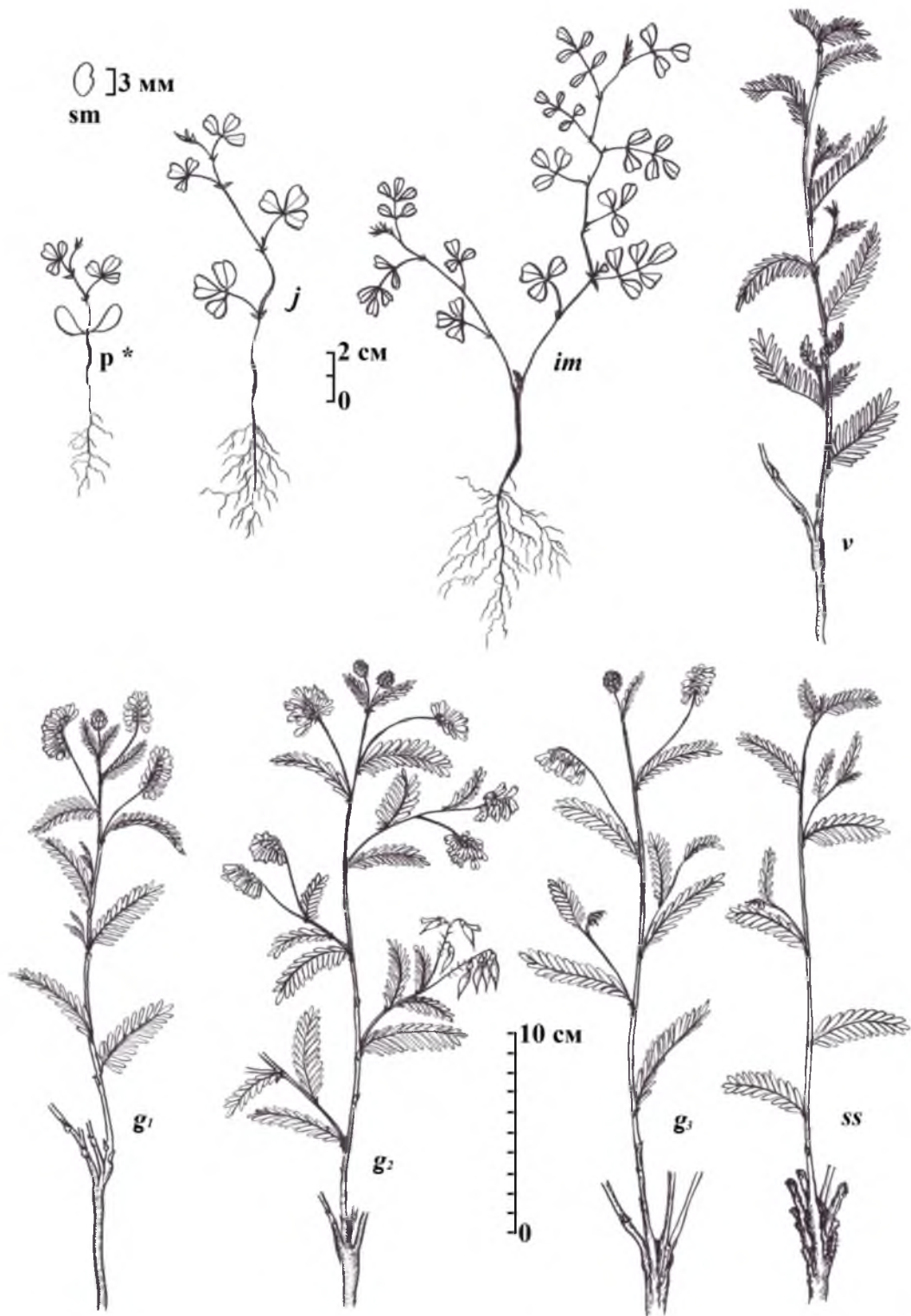


Рис. 10. Онтогенетические состояния *A. sericeocanus*: *sm* – семя, *p** – проросток (по: Г.П. Семеновой, 2007), *j* – ювенильное, *im* – имматурное, *v* – виргинильное, *g*₁ – молодое генеративное, *g*₂ – средневозрастное генеративное, *g*₃ – старое генеративное, *ss* – субсенильное

Сравнительная характеристика морфометрических показателей особей *Astragalus sericeocanus* разных онтогенетических состояний в пределах ЦП 1

Морфологические признаки	Онтогенетические состояния						
	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i> ₁	<i>g</i> ₂	<i>g</i> ₃	<i>ss</i>
	М ± m	М ± m	М ± m	М ± m	М ± m	М ± m	М ± m
Высота, см	2.2 ± 0.2	6.2 ± 0.7	19.9 ± 4.6	40.5 ± 2.9	55.9 ± 3.9	32.5 ± 5.1	15.7 ± 1.5
Длина овации, см	—	—	5.7 ± 0.9	6.0	18.8 ± 3.1	19.9 ± 3.8	5.9 ± 0.9
Ширина чашки, см	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.2 ± 0.1	0.9 ± 0.1
Глубина чашки, см	0.2 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.7 ± 0.0	0.7 ± 0.0	0.7 ± 0.0	0.6 ± 0.1
Длина пестика, см	0.6 ± 0.1	2.2 ± 0.2	4.5 ± 0.6	7.4 ± 0.5	7.9 ± 0.2	6.5 ± 0.4	4.1 ± 0.4
Длина тычинки, см	0.5 ± 0.1	1.1 ± 0.1	1.8 ± 0.2	2.9 ± 0.2	2.8 ± 0.1	2.5 ± 0.1	1.6 ± 0.1
Длина стигматия, см	—	—	—	4.5 ± 0.5	2.0 ± 0.4	1.4 ± 0.2	—
Количество разветвлений, шт	4.0 ± 0.6	9.1 ± 1.1	15.1 ± 1.7	18.7 ± 1.5	22.1 ± 1.3	18.1 ± 1.8	12.0 ± 1.0
Количество ветвлений, шт	—	—	1.1 ± 0.2	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.2	1.4 ± 0.2	0.9 ± 0.1
Количество побегов, шт	—	—	6.9 ± 1.5	5.4 ± 0.8	7.3 ± 0.5	6.8 ± 1.0	4.2 ± 0.4
Количество цветков, шт	4.7 ± 0.3	9.1 ± 1.0	13.1 ± 1.5	15.6 ± 1.2	19.2 ± 1.0	14.8 ± 1.9	12.0 ± 1.0
Количество молодых побегов, шт	1.0	1.3 ± 0.2	1.9 ± 0.4	—	0.6 ± 0.3	1.5 ± 0.6	2.6 ± 0.4
Количество старых побегов, шт	—	—	—	4.5 ± 1.5	4.6 ± 1.0	3.5 ± 0.7	—
Количество соцветий, шт	—	—	—	6.4 ± 1.6	10.2 ± 2.2	4.5 ± 1.4	—
Количество соцветий, шт	—	—	—	8.4 ± 1.2	6.2 ± 1.0	3.5 ± 0.6	—

М – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического, * – данные отсутствуют. Онтогенетические состояния как на рис. 10, на с. 62.

проявлявшимся в развитии еще одного осевого побега, или в появлении почек у его основания (табл. 9, 10).

Виргинильные растения имеют настоящие листья и более мощно развитые побеги по сравнению с имматурными. У особей развиваются, как правило, 2 побега, на которых отмечается появление, в среднем, до 7–8 побегов обогачения. Отмечено также в среднем в 1.5 раза большее число междоузлий и листьев по сравнению с имматурными особями (табл. 9, 10).

Молодые генеративные растения в разных частях исследуемой популяции несколько отличались друг от друга. Так, в ЦП 1 были отмечены только генеративные побеги и, в среднем, более крупные листья по сравнению с особями ЦП 2. В ЦП 2 было сформировано, как правило, по одному генеративному и вегетативному побегу на особь и отмечены более мелкие листья (табл. 9, 10). Побеги молодых генеративных растений в обеих ЦП были, в основном, лежащими.

Средневозрастные генеративные растения на берегу (ЦП 1) и на дюнах (ЦП 2) формируют, в среднем, в 7–14 раз больше генеративных побегов в особи, чем вегетативных, и обладают максимально развитой надземной частью. На дюнной части местообитания (ЦП 2) растения характеризуются развитием относительно небольшого каудекса по сравнению с особями в ЦП 1, у этих растений сформированы более мелкие побеги, листья и небольшое число соцветий на побегах, чем у растений ЦП 1 (табл. 9, 10).

Старовозрастные генеративные растения отличаются от средневозрастных появлением заметной при подкапывании дезинтеграции каудекса и возросшей долей вегетативных побегов у особей. В ЦП 1 у старовозрастных генеративных растений генеративных побегов было больше в 2.3 раза, чем вегетативных, в ЦП 2 их было больше в 3.1 раза (табл. 9, 10). Морфологические признаки растений этого онтогенетического состояния не отличаются в разных частях местообитания. По сравнению со средневозрастными особями, в ЦП 1 они характеризуются меньшими размерами побегов и листьев. То есть, на этом участке старовозрастные

Таблица

Сравнительная характеристика морфометрических показателей растений *Astragalus sericeocanus* разных онтогенетических состояний в пределах ЦП 2 и на опушке леса

Морфометрические признаки	Онтогенетические состояния					
	v	g_1	g_2	g_3	ss	g_2 опуш.
	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$
Высота, см	17.5 ± 2.6	39.8 ± 4	41.4 ± 2.9	29.7 ± 1.7	15.1 ± 1.9	74.0 ± 1.5
Длина соцветия, см	—*	4.0 ± 1.5	11.7 ± 1.4	13.3 ± 1.9	6.7 ± 1.1	—
Диаметр цветка, см	0.7 ± 0.1	1.2 ± 0.0	1.2 ± 0.1	1.0 ± 0.0	1.0 ± 0.1	1.6 ± 0.1
Площадь точки, см	0.5 ± 0.0	0.6 ± 0.0	0.7 ± 0.1	0.7 ± 0.0	0.6 ± 0.0	0.8 ± 0.0
Длина лепестка, см	4.2 ± 0.5	5.7 ± 0.4	6.0 ± 0.4	6.0 ± 0.4	4.7 ± 0.4	6.7 ± 0.4
Длина чашечки, см	1.5 ± 0.1	2.4 ± 0.1	2.4 ± 0.2	2.2 ± 0.1	1.9 ± 0.1	3.1 ± 0.1
Длина тычинки, см	—	2.7 ± 0.8	1.7 ± 0.3	1.1 ± 0.2	—	1.8 ± 0.1
Количество узлов, шт	13.9	19.9 ± 1.8	19.8 ± 1.1	19.3 ± 1.3	12.4 ± 0.7	24.5 ± 1.5
Количество ветвлений, шт	1.1 ± 0.1	1.2 ± 0.1	1.5 ± 0.2	1.3 ± 0.2	0.7 ± 0.2	1.5 ± 0.1
Количество побегов, шт	8.6 ± 1.6	7.1 ± 0.7	8.9 ± 1.0	9.1 ± 1.8	3.4 ± 1.0	9.9 ± 0.9
Количество листьев, шт	13.5 ± 0.9	18.7 ± 1.7	18.7 ± 1.2	15.0 ± 1.4	12.9 ± 0.8	21.9 ± 1.5
Количество молодых побегов, шт	1.0	0.6 ± 0.2	0.3 ± 0.2	1.0 ± 0.4	2.3 ± 0.4	—
Количество старых побегов, шт	—	1.1 ± 0.1	4.4 ± 0.8	3.1 ± 0.8	—	—
Количество соцветий, шт	—	5.3 ± 1.0	5.8 ± 1.0	3.1 ± 0.8	—	10.3 ± 1.5
Количество соцветий, шт	—	4.9 ± 1.3	4.1 ± 1.3	1.7 ± 1.2	—	8.1 ± 1.5

М – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического, * – данные отсутствуют. Онтогенетические состояния как на рис. 10, на с. 62.

генеративные особи были низкорослыми и с более короткими листьями.

Субсенильные растения по большинству морфологических признаков сходны с виргинильными (табл. 9, 10). Подкапывание нескольких особей показало наличие полостей в верхней части каудекса, появившихся, вероятно, в результате его разрушения, чего мы не наблюдали у виргинильных особей, каудекс которых характеризовался плотной структурой.

Сравнение средневозрастных особей *A. sericeocanus* из опушечной части популяции показало, что особи на опушке были сравнимы по морфологическим показателям с растениями, росшими в береговой части популяции (ЦП 1). Однако на опушке растения были более высокорослыми по сравнению с особями на двух других исследованных участках, и у них формировалось больше побегов обогащения (табл. 10).

Таким образом, растения несколько отличались по ряду морфологических признаков в разных частях популяции. Эти отличия касаются, в основном, особей, находившихся в средневозрастном онтогенетическом состоянии. Растения других онтогенетических состояний в разных частях популяции не различаются между собой по морфологическим признакам. В пределах береговой (ЦП 1) и опушечной (ЦП 2) частей местообитания сложились, по-видимому, более благоприятные условия для роста и развития растений *A. sericeocanus*. Возможно, это объясняется наличием небольшой ветровой тени на прибрежной части местообитания, связанной с неровностями рельефа, что могло способствовать наличию большего влагозапаса в верхнем слое песчаного субстрата. На опушке леса, примыкающего к дюнным пескам, особи вида также были подвержены воздействию неблагоприятных экологических факторов, господствующих в пределах вышеописанных местообитаний, но они росли на более плотном задерненном субстрате, что, вероятно, способствовало лучшему развитию их надземной части благодаря закреплению корневой системы.

Согласно классификации онтогенеза Л.А. Жуковой (1995), тип онтогенеза у *A. sericeocanus* – I надтип, А-тип, подтип А₂.

Растения изученной нами популяции находились в фазе цветения – начала плодоношения, отдельные особи завязали бобы, но семена в них не успели сформироваться, поэтому семенную продуктивность не определяли.

Для исследованной нами в 2011 г. популяции *A. sericeocanus* приводятся данные о реальной семенной продуктивности за 2008–2009, 2012 гг., а также для 5 ЦП северного побережья оз. Байкал за 2011 г. (Санданов и др., 2014). Авторы отмечают, что наиболее продуктивным для популяции, расположенной в ур. Пески, оказался 2012 г. – коэффициент семенификации составил 22.97 %, в 2009 г. – 15.73 % и в 2008 г. – 9.00 %. Неблагоприятными условиями для формирования полноценных семян, по их мнению, могут являться низкая фертильность растений, недостаток опыления (недостаток опылителей и низкая плотность репродуктивных особей), а также воздействие вредителей. Для ЦП северного побережья оз. Байкал характерен более высокий процент семенификации (36.77–46.36 %) по сравнению с особями из популяции восточного побережья (в среднем 16 %).

Опыт по проращиванию нескарифицированных семян на свету в лабораторных условиях показал, что семена прорастают на пятый день и на 16 день всхожесть составляет 40 % (Семенова, 2007).

Исследование демографической структуры ценопопуляций растений в разных сообществах показало, что обе ЦП охарактеризуются по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) как переходные. Соотношение генеративных особей составило около 50–60 % (табл. 11). Растения росли на исследуемой территории разреженно, спорадически. Так, экологическая плотность составляла 0.4 особь/м². Эффективная плотность в обеих частях популяций была вдвое ниже экологической. В популяции *A. sericeocanus* доля средневозрастных генеративных растений составляла 22–30 %. Доля генеративных особей была сопоставима с долей имматурных растений, которые также преобладали в обеих изученных ЦП. Таким

образом, возрастные спектры в обеих частях популяции бимодальные, с преобладанием имматурных и средневозрастных генеративных растений (рис. 11).

Таблица 11

Демографические показатели ценопопуляций *Astragalus sericeocanus* в 2011 г.

Демографические показатели	2011 г.	
	ЦП 1	ЦП 2
$P_{\text{ЭКОЛ.}}, \text{ особь/м}^2$	0.45	0.43
$P_{\text{ЭФ.}}, \text{ особь/м}^2$	0.27	0.27
Δ	0.37	0.40
ω	0.60	0.63
Тип популяции по классификации «дельта–омега»	Переходная	Переходная
I_B	0.74	0.56
I_3	0.64	0.51
I_C	0.08	0.07
% генеративных особей	52.78	59.59

Примечание: $P_{\text{ЭКОЛ.}}$ – экологическая плотность, $P_{\text{ЭФ.}}$ – эффективная плотность, Δ – индекс (коэффициент) возрастности, ω – индекс эффективности (средняя энергетическая эффективность), I_B – индекс восстановления, I_3 – индекс замещения, I_C – индекс старения.

Исследование динамики онтогенетической структуры проведено с использованием данных Д.В. Санданова с соавт. (2014) за 2008, 2009 и 2012 гг., приведенных ими для ЦП 2. Анализ показал высокую вариабельность разных онтогенетических групп, так же как и для *A. olchonensis*. Наблюдается смена типа ценопопуляции с молодого (2008 г.) на зрелый (2009 г.) и с переходного (2011 г.) на зрелый (2012 г.). В ЦП в 2009 г. также отмечен наиболее высокий индекс эффективности и низкий индекс восстановления вследствие преобладания особей генеративного периода (87.50 %) и малой численности особей прегенеративного периода (4.69 %). В 2012 г. в ЦП

отмечен достаточно высокий процент особей прегенеративного периода (28.56 %), среди которых преобладали виргинильные растения (22.86 %). Эти данные согласуются с нашими результатами 2011 г. (Жмудь и др., 2012), когда был отмечен высокий процент (25.0 %) особей имматурного состояния (рис. 11).

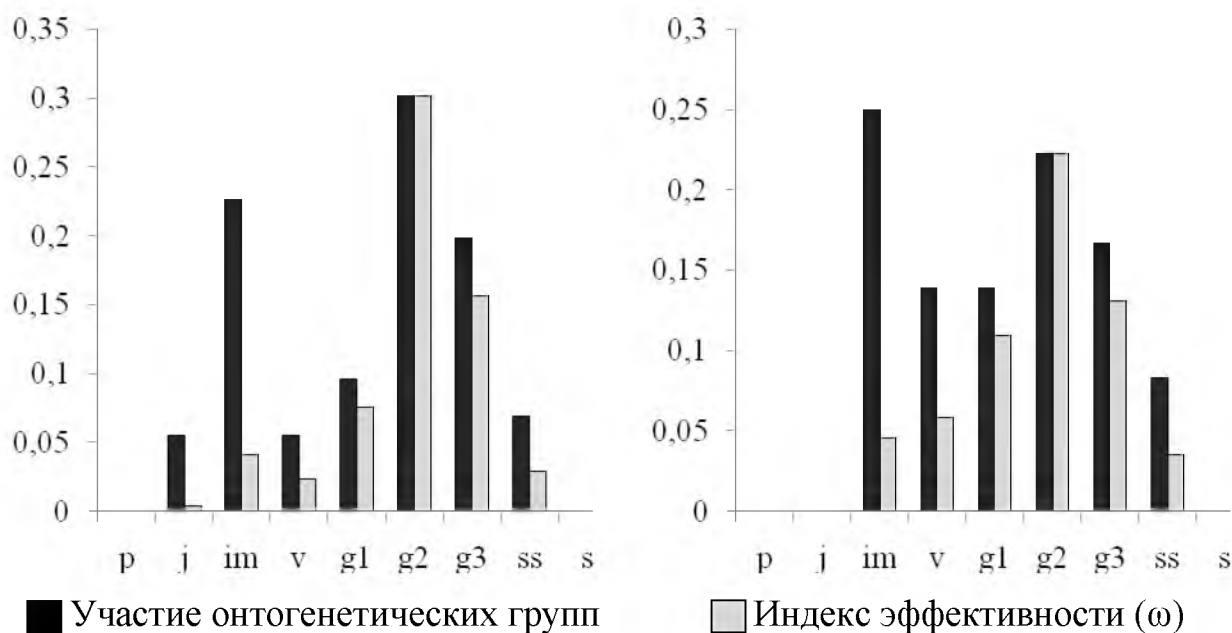


Рис. 11. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Astragalus sericeocanus*.

Обозначения: по вертикали – участие онтогенетической группы и индекс эффективности, по горизонтали – онтогенетические состояния как на рис. 10, на с. 62.

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

Для популяций редких видов величина внутривидовой изменчивости, а также ее изучение в динамике по годам является важным

критерием устойчивости популяций, позволяющим выявлять процессы, приводящие к деградации (Жмудь и др., 2011).

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

ГЛАВА 5. ЧИСЛА ХРОМОСОМ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕКЦИЙ *HEMIPHACA* И *CENANTRUM*

5.1. Кариологический анализ

Кариологический метод используется наряду с другими методами в систематике, флористике и географии растений с конца XIX – начала XX вв. Число хромосом является первой и важнейшей характеристикой кариотипа и рассматривается как признак вида. Хромосомные числа нередко весьма значимы при исследованиях по систематике растений, анализе взаимоотношений видов или родов, путей их эволюции (Пробатова, 2003). Также эти данные незаменимы при проведении молекулярно-генетических исследований, т.к. эта информация необходима для правильного понимания типа генома и уровня пloidности у исследуемых объектов.

В работе приводятся хромосомные числа изученных нами видов *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*, а также некоторых близкородственных видов из секций *Hemiphaca* и *Cenantrum* (табл. 12, рис. 12–13), с учетом литературных данных. Применение кариологического метода при анализе эндемизма позволяет более глубоко и всесторонне изучить процесс возникновения эндемичных видов, их генетические связи и показать степень дифференциации эндемиков от близких видов (Гурзенков, 1969).

Для *A. olchonensis* приводились два числа хромосом $2n = 16$ (Cherpinoga et al., 2009, 2012) и наши данные $2n = 32$ (Krivenko et al., 2011; Кривенко и др., 2012). Эти сведения оказались ошибочными. В действительности *A. olchonensis* является гексаплоидом $2n = 6x = 48$ (Krivenko et al., 2013a). При наших предыдущих исследованиях, хотя и просчитывались 48 хромосом, но этот факт воспринимался нами как явление эндопloidии, т.е. деления ядра, не сопровождающегося делением клетки, при их дифференцировке находящихся в постмеристематическом состоянии (Эсау, 1969).

Числа хромосом видов секций *Hemiphasa* и *Cenantrum* рода *Astragalus*

Вид	2n	Сведения об образце
1	2	3
Секция <i>Hemiphasa</i>		
<i>A. bifidus</i>	48	Иркутская обл., Ольхонский р-н, правый берег р. Зундук, 53°25'22" N, 107°25'02" E, каменистая степь, ID 4195 – ошибочно 2n = 32 (Krivenko et al., 2011).
– // –	– // –	Иркутская обл., Ольхонский р-н, западное побережье оз. Байкал, мыс Зундук, берег озера, выс. 477 м, 53°24'38" N, 107°26'37" E, нижняя часть щебнистого склона восточной экспозиции, степь, ID 8849 – ошибочно 2n = 32 (Krivenko et al., 2011).
– // –	– // –	Там же, ID 25319 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Республика Бурятия, Тункинский р-н, долина р. Иркут, правый берег, близ д. Мойготы, 51°39'10" N, 101°24'37" E, берег реки с песчаной почвой, ID 31402 (Krivenko et al., 2015).
<i>A. macropterus</i>	48	Республика Алтай, Чемальский р-н, окр. с. Еланда, 51°11'27" N, 086°05'23" E, степной склон южной экспозиции, ID 32087 (Krivenko et al., 2015).
<i>A. olchonensis</i>	48	Иркутская обл., Ольхонский р-н, о. Ольхон, д. Песчаная, выс. 463 м, 53°17'11" N, 107°35'02" E, эоловые пески, ID 28535 (Krivenko et al., 2013b).
– // –	– // –	Иркутская обл., Ольхонский р-н, о. Ольхон, д. Песчанка, выс. 456 м, 53°17'20" N, 107°35'27" E, песчаные дюны, ID 9608 – ошибочно 2n = 32 (Krivenko et al., 2011).
– // –	– // –	Иркутская область, Ольхонский район, о. Ольхон, д. Песчаная, выс. 463 м, 53°17'11" N, 107°35'02" E, эоловые пески, ID 15615 – ошибочно 2n = 32 (Кривенко и др., 2012).
<i>A. cf. olchonensis</i>	48	Иркутская область, Ольхонский р-н, о. Ольхон на оз. Байкал, окр. д. Хужир, Хужирский залив, 53°11'32" N, 107°18'57" E, на песке, ID 32933 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Иркутская обл., Ольхонский р-н, оз. Байкал, о.

1	2	3
<i>A. versicolor</i>	16	Ольхон, п. Хужир, бухта Лиственничная, перевеваемые пески, ID 8766 –ошибочно $2n = 32$ как « <i>A. olchonensis</i> » (Кривенко и др., 2012).
– // –	– // –	Иркутская обл., Иркутский р-н, окр. п. Большое Голоустное, близ базы практик ИГПУ, 52°02'14" N, 105°27'07" E, степь, ID 31400 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Иркутская обл., Ольхонский р-н, о. Ольхон, в 2 км южнее мыса Саган-Хушун, 53°23'44" N, 107°44'51" E, каменистая степь, ID 15776 (Krivenko et al., 2011).
– // –	– // –	Иркутская обл., Ольхонский р-н, о. Ольхон, в 0.5 км южнее северной оконечности мыса Хобой, выс. 578 м, 53°24'43" N, 107°47'20" E, крутой скалистый склон восточной экспозиции, ID 8823 (Krivenko et al., 2011).
– // –	– // –	Иркутская обл., Ольхонский р-н, северо-западное побережье оз. Байкал, мыс Рытый, нижняя часть склона над южной частью конуса выноса, каменистая степь с рединой сосны и лиственницы, ID 34957 (Krivenko et al., 2015).
– // –	48	Иркутская обл., Ольхонский р-н, северо-западное побережье оз. Байкал, мыс Онхолой, высокая байкальская терраса, каменистая типчаково-разнотравная степь над обрывом к озеру, ID 32111 (Krivenko et al., 2015).

Секция *Cenantrum*

<i>A. frigidus</i>	16	Иркутская обл., Шелеховский р-н, п. Большой Луг, выс. 487 м, 52°04'58" N, 104°06'27" E, березово-сосново-лиственничный разнотравный лес, опушка, ID 26616 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Иркутская обл., Ольхонский р-н, западное побережье оз. Байкал, долина р. Сарма близ выхода из ущелья, левый берег, выс. 549 м, 53°07'59" N, 106°50'21" E, берег реки, заросли ивы, ID 25325 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Иркутская обл., Ольхонский р-н, долина р. Куртун, выс. 586 м, 52°37'85" N, 105°52'83" E, сосново-

1	2	3
		березовый осоково-разнотравный зеленомошный лес, ID 31396 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Республика Бурятия, Тункинский р-н, долина р. Харагун, минеральные источники Хангор-Ула, в 9 км южнее д. Охор-Шибирь, 51°56'56" N, 102°26'59" E, заросли кустарников по ручью, ID 32811 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Республика Бурятия, Тункинский р-н, Тункинская долина, устье р. Белый Иркут, левый берег, выс. 1550 м, 51°46'08" N, 100°42'42" E, редкостойный осиново-березово-лиственничный злаково-разнотравный лес, ID 16608 (Krivenko et al., 2015).
– // –	16+0–1В	Иркутская обл., Нижнеилимский р-н, в 57 км к северо-востоку от пгт. Новая Игирма, р. Большая Ялыка, около 17 км вверх по течению от устья, выс. 488 м, 57°30'56" N, 104°33'06" E, березово-еловый ивовый разнотравно-осоковый сфагново-зеленомошный лес, ID 24684 (Krivenko et al., 2013a).
– // –	16+0–2В	Республика Бурятия, Тункинский р-н, долина р. Иркут, окр. д. Мойготы, правый берег р. Иркут, 51°39'01" N, 101°23'26" E, сосновый разнотравный лес, ID 29593 (Probatova et al., 2013).
<i>A. mongholicus</i>	16	Иркутская обл., Ольхонский р-н, о. Ольхон, близ оз. Шара-Нур, 53°06'39" N, 107°14'27" E, сосновый лес, ID 28970 (Probatova et al., 2013).
– // –	– // –	Иркутская обл., Ольхонский р-н, мыс Кочериковский, р. Хейрем, левый берег, выс. 669 м, 53°49'32" N, 107°55'16" E, берег реки, смешанный разнотравный лес с тополем, ID 2979 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Забайкальский край, Газимуро-Заводский р-н, окр. пос. Трубачево, 51°23'39" N, 118°11'52" E, лиственнично-березовый лес, ID 26821 (Krivenko et al., 2013b).
		Забайкальский край, Нерчинско-Заводский р-н, окр. с. Ишага, 51°28'14" N, 119°58'12" E, луговая

1	2	3
– // –	– // –	степь, у дороги вдоль реки, ID 22405 – как « <i>A. propinquus</i> Schischk.» (Probatova et al., 2012).
– // –	– // –	Забайкальский край, Акшинский р-н, окр. с. Курулга, гора Ундур, западный склон горы, привершинная часть, 50°55'31" N, 117°22'40" E, горная степь, ID 26152 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Забайкальский край, Нерчинско-Заводский р-н, окр. с. Ишага, 51°28'14" N, 119°58'12" E, влажный луг и луговая степь, у дороги, ID 22406 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Республика Бурятия, Тарбагатайский р-н, 15-й км спиртзаводской трассы, 5 км на север от п. Николаевский, сухой сосновый лес, ID 32253 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, 2.5 км на северо-восток от п. Горячинск, вблизи поймы р. Таловка, сухой сосновый лес, ID 32252 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Республика Бурятия, Баргузинский р-н, п-ов Святой Нос, в 3 км к северо-востоку от парома на Усть-Баргузин (4.3 км по автомобильной дороге), выс. 449 м, 53°27'01" N, 109°00'52" E, сосновый лес брусничный моховой, ID 19386 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Республика Бурятия, Северобайкальский р-н, примерно в 9 км к юго-западу от г. Северобайкальска, на въезде в садоводство, близ губы Сенной, выс. 481 м, 55°34'55" N, 109°13'12" E, обочина дороги по опушке леса, ID 23043 (Krivenko et al., 2015).
– // –	– // –	Свердловская обл., Режевской р-н, правый берег р. Реж, около 2.5 км к юго-востоку от с. Голендухино, ID 32724 (Krivenko et al., 2015).
<i>A. sericeocanus</i>	16+0–1B	Республика Бурятия, Прибайкальский р-н, в 5 км к юго-западу от устья р. Турка, окр. с. Турка, выс. 452 м, 52°54'30" N, 108°09'07" E, песчаные дюны по

1	2	3
		берегу Байкала, опушка леса, ID 23490 (Probatova et al., 2013).

Примечание: * – идентификационный номер ваучерного образца хранящийся в Гербарии IRK (Казановский и др., 2012).

Для установления истинной картины проведен специальный тест. У каждого образца ID 9608 и ID 15615 дополнительно было просмотрено 5 корешков, в каждом не менее пяти метафазных пластинок, всего 179.

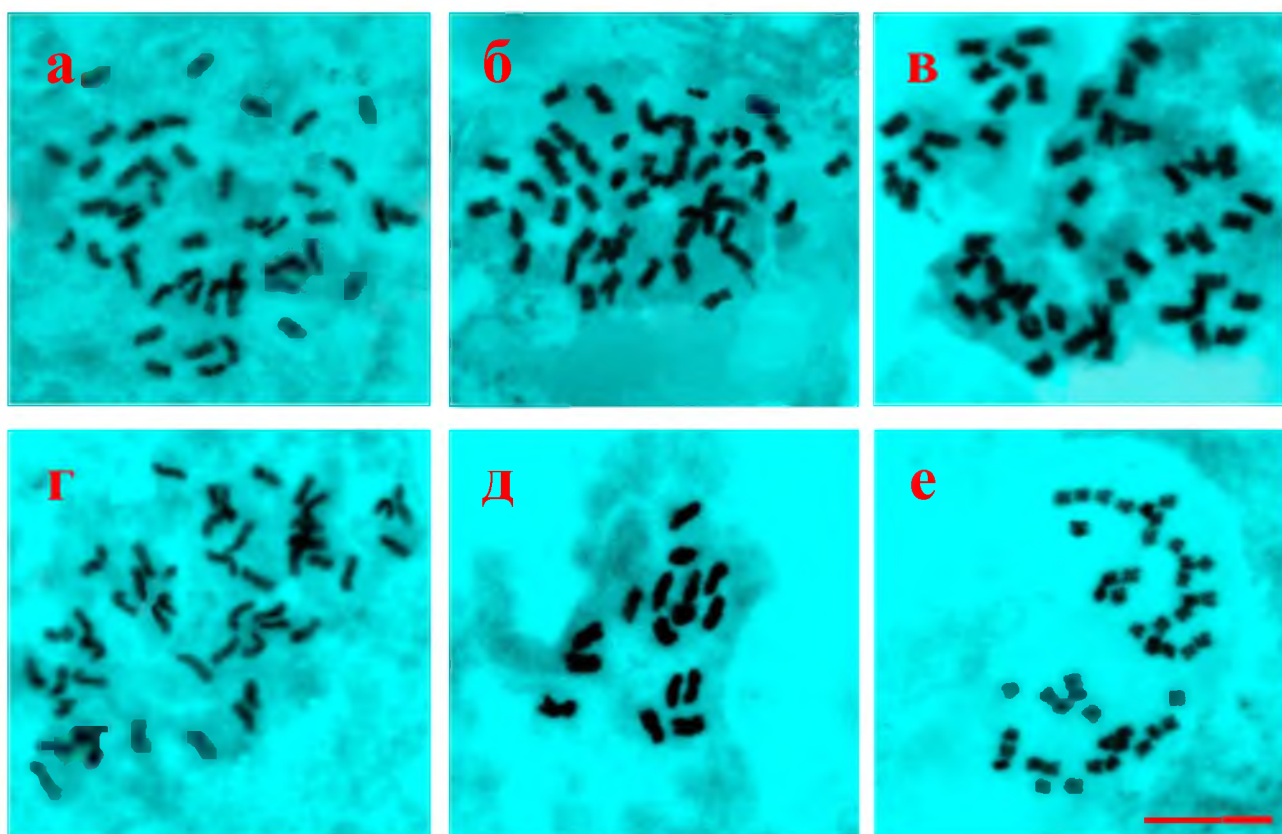


Рис. 12. Микрофотографии метафазных пластинок видов секции *Hemiphasa* рода *Astragalus*: а – *A. bifidus*, ID 25319 ($2n = 48$); б – *A. leptostachys*, ID 32087 ($2n = 48$); в – *A. olchonensis*, ID 28535 ($2n = 48$); г – *A. cf. olchonensis* ID 32933 ($2n = 48$); д – *A. versicolor*, ID 34957 ($2n = 16$); е – *A. versicolor*, ID 23490 ($2n = 48$). – Масштабная линейка 10 мкм.

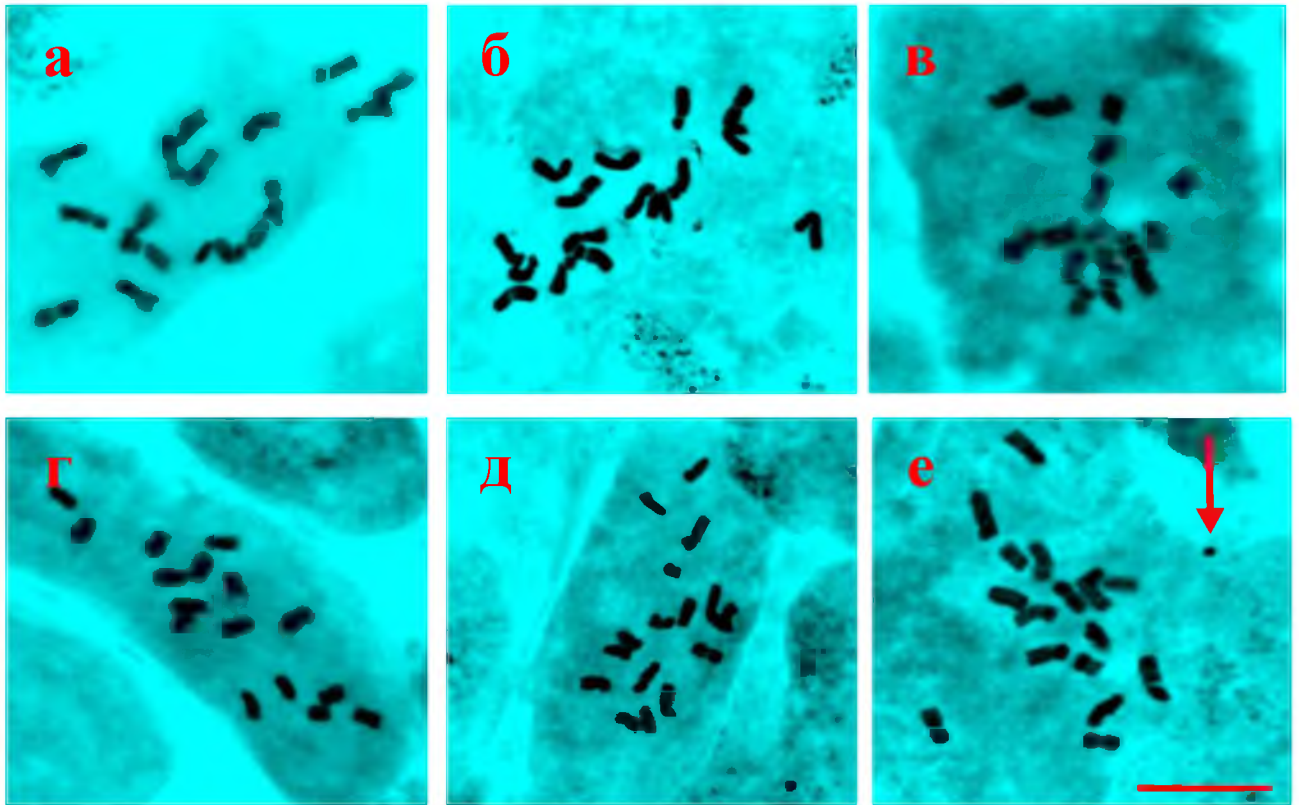


Рис. 13. Микрофотографии метафазных пластинок видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus*: а – *A. frigidus*, ID 25325 ($2n = 16$); б – *A. frigidus*, ID 25593 ($2n = 16$); в – *A. mongholicus*, ID 19386 ($2n = 16$); г – *A. mongholicus* ($2n = 16$); д – *A. mongholicus*, ID 32724 ($2n = 16$); е – *A. sericeocanus*, ID 23490 ($2n = 16+1B$ – показана стрелкой). – Масштабная линейка 10 мкм.

Оказалось, что только 47 (26 %) из просмотренных метафазных пластинок являются гетероплоидными с $2n = 16, 32, 36, 42$. Таким образом, сделан вывод о том, что только число $2n = 48$ соответствует *A. olchonensis*, а все другие случаи следует рассматривать как явление миксоплоидии.

Число хромосом $2n = 48$, установленное для *A. olchonensis*, служит подтверждением его относительной молодости (Попов, 1956). Известно, что эндемики-полиплоиды есть следствие их недавнего происхождения (Левинский, 1927 – цит. по: А.В. Родионов, 2009). Как было показано Н.Н. Карташовой и Л.А. Малаховой (1973), абсолютное большинство

неоэндемичных бобовых юго-восточного Алтая также являются полиплоидами.

Из большинства местонахождений *A. versicolor* в Прибайкалье для него получено диплоидное число хромосом $2n = 16$ и лишь однажды выявлен образец с $2n = 48$ (табл. 12). Из Хакасии и Красноярского края приводится $2n = 42-50$ и $2n = 48$, соответственно (Пленник, Ростовцева, 1977; Степанов, 1994). Первое указание, вероятно, также следует относить к $2n = 48$. Принимая во внимание диплоидность данного вида из большинства изученных местонахождений в Прибайкалье, а также соответствие образца *ID 32111* с описаниями вида, приводимыми во «Флорах» (Гончаров и др., 1946; Пешкова, 1979; Выдрина, 1994), можно с уверенностью сказать, что этот образец является автополиплоидом, возникшим, например, под влиянием охлаждающей водной массы Байкала. Выявленные на значительном удалении (Хакасия и Красноярский край) образцы с $2n = 48$, служат косвенным подтверждением мнения А.В. Положий (1972) о местном происхождении *A. versicolor*, возникшего в степях Забайкалья, во время последней криоксеротической стадии, т.е. при деградации ледников во время последней ледниковой эпохи в эпоху голоцена. Вероятно, именно из Прибайкалья происходила его экспансии.

На основании изучения морфологических признаков и кариологических данных, нами также установлено, что диплоидная хромосомная раса *A. versicolor* $2n = 16$ является одним из родителей межсекционного гибридогенного вида *A. rityensis* Stepantsova (Степанцова, Кривенко, 2015) (рис. 14).

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

переходных форм *A. olchonensis* и *A. bifidus* на о. Ольхон в окрестностях с. Хужир (Хужирский и Сарайский заливы).

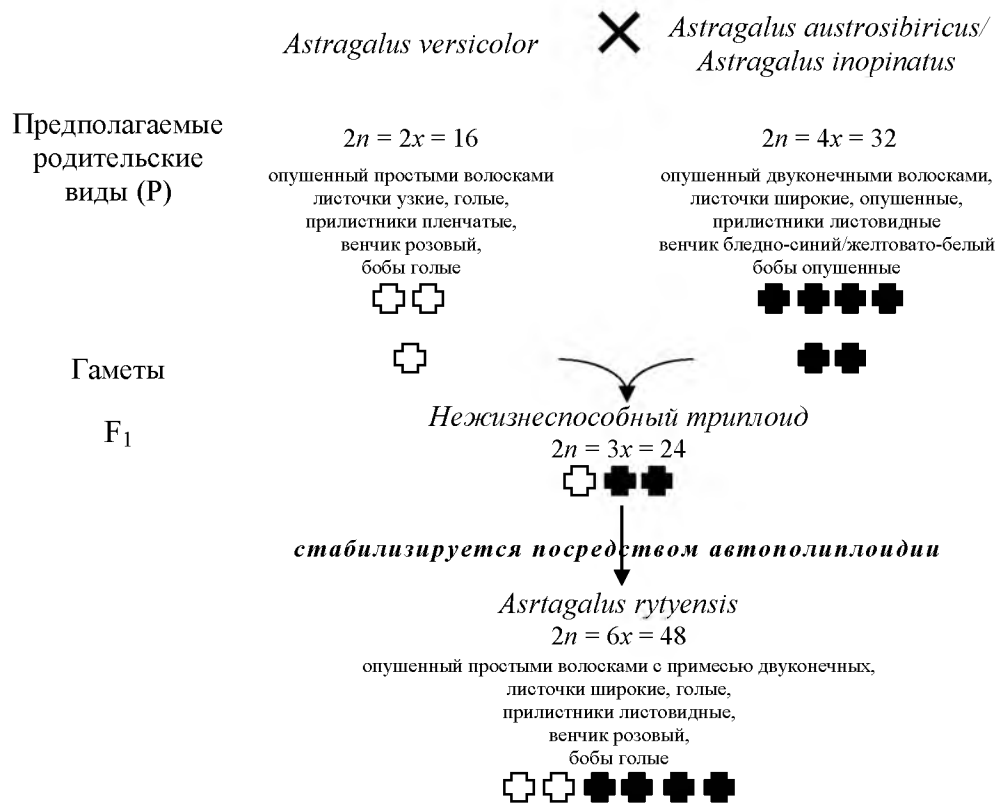


Рис. 14. Предполагаемая схема происхождения вида *Astragalus rytyensis* в результате гибридизации родительских видов

Для *A. sericeocanus* во всех локальных популяциях установлено число хромосом $2n = 16$ (Пробатова и др., 2007; Konichenko et al., 2012, 2014; Probatova et al., 2013). Анализ справочной литературы по хромосомным числам (Болховских и др., 1969; Index plant..., 1981–2010; Крогулевич, Ростовцева, 1984, Агапова и др., 1990; Пробатова и др., 2003; Marhold et al., 2007; Nishikawa, 2008; Пробатова, 2014; Чепинога, 2014) показал, что все изученные в кариологическом отношении виды секции *Cenantrum* являются диплоидными ($2n = 16$), это подтверждается нашими исследованиями. Например, такое же число хромосом установлено для симпатрического *A. sericeocanus* вида *A. mongholicus* (табл. 12).

Иногда у некоторых растений *A. sericeocanus* дополнительно к диплоидному набору хромосом присутствуют В-хромосомы (Konichenko et al., 2012; Probatova et al., 2013 – рис. 13е) Добавочные хромосомы (В), являются особой формой хранения избыточного гетерохроматина, влияющего на хромосомные перестройки и рекомбинации (Camacho et al., 2000; Jones et al., 2008; и др.). Обособление *A. sericeocanus* шло по симпатрическому пути за счет структурных преобразований генома и, как следствие, благодаря возникновению репродуктивного барьера. Подобная картина наблюдается у близкородственных эндемичных кавказских представителей секции *Onobrychium* Bunge рода *Astragalus*: *A. captiosus* Boriss., *A. circassicus* Grossh., *A. lasioglottis* M. Bieb. и *A. shagalensis* Grossh., обособившихся в пространственно разобщенных популяциях, благодаря лабильности генома, о чем свидетельствует также наличие добавочных хромосом (Сытин, 1992).

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

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

Как уже отмечалось ранее, род *Astragalus* является самым крупным среди покрытосеменных растений, по последним оценкам насчитывает около 2900 видов, и примерно 200 секций (Zarre, Azani, 2013). Представители рода характеризуются значительным морфологическим и экологическим полиморфизмом, вследствие чего возникают трудности при определении таксономических границ для секций, подсекций и видов. Последние молекулярно-генетические исследования показали, что для рода характерна гомоплазия и выявлена высокая скорость эволюционного развития (Lavin et al., 2005; Zarre, Azani, 2013). Систематике рода посвящено много работ, в том числе и с привлечением молекулярно-генетических данных (Wojciechowski et al., 1999, 2005; Osaloo et al., 2003; Knaus et al., 2005; Riahi et al., 2011; Ghorbani et al., 2012; и др.). При сопоставлении размера рода и числа проведенных исследований отмечен их недостаток для полной систематической ревизии рода *Astragalus* (Bartha et al., 2012, Zarre, Azani, 2013). Кроме того, абсолютное большинство видов рода, произрастающих в Сибири, осталось не затронуто в этих работах. Вовлечение этих видов в анализ является актуальной задачей.

Для оценки филогенетических взаимоотношений между тремя близкородственными видами секции *Hemiphaca*, произрастающими в Прибайкалье: *A. bifidus* (байкало-монгольский вид), *A. olchonensis* (эндемик острова Ольхон на оз. Байкал) и *A. versicolor* (южно-сибирский вид), выбран молекулярный маркер ITS (Кривенко и др., 2010). Он включает внутренние транскрибируемые межгенные спейсеры ITS1 и ITS2 ген 5.8S рРНК (ITS1 – 5.8S – ITS2).

Дополнительно, чтобы охватить большее число подродов и секций рода *Astragalus*, представители которых обитают в Сибири, мы включили в исследование последовательности ITS ряда видов, полученные нами: *A.*

schelichovii, *A. tolmaczevii*, *A. tugarinovii*, несколько видов из базы данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>), а также несколько видов ближайшего рода *Oxytropis*.

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

Филогенетическое дерево представлено на рисунке 15. На дереве базовые клады получили низкую бутстреп-поддержку. Подтверждается монофилетичность рода *Oxytropis*, продемонстрированная ранее (Wojciehowski et al., 1999). Ветви филогенетического дерева плохо согласуются с разделением рода *Astragalus* на подроды, отраженным в традиционной систематике (Гончаров и др., 1946). Не монофилетичны на нашем дереве оказываются подроды и *Phaca* (L.) Bunge, и *Cercidotrix* Bunge, и *Calycocystis* Bunge. Причём представитель подрода *Calycocystis* *A. cysticalyx* оказался на конце отдельной ветви. Виды из ряда секций объединяются с бутстреп-поддержкой более 70, но в большинстве случаев это очень близкие виды, исключение – остролодочки *O. mertensiana* и *O. nigrescens*.

Ранее была продемонстрирована полифилетичность секции *Hemiphaca* (Wojciehowski et al., 1999), однако исследуемые нами её представители весьма близки и формируют кладу с бутстреп-поддержкой 95. *A. olchonensis* симпатричен *A. bifidus* в Ольхонском районе Иркутской области, но по морфологическим признакам эти виды различаются. Поэтому первый может рассматриваться в качестве разновидности *A. bifidus*. Молекулярные исследования показали близость всех трёх видов. *A. bifidus* объединяется с *A. versicolor* с бутстреп-поддержкой 79. Нуклеотидное расстояние между *A. olchonensis* и субкладой *A. bifidus* – *A. versicolor*

составляет всего 0.2 %, обусловленное одной заменой в ITS1, где у *A. bifidus* и *A. versicolor* располагается остаток тимидиновой кислоты, а у *A. olchonensis* и остальных исследованных нами видов родов *Astragalus* и *Oxytropis* – адениловой. Видимо, эти виды недавно дивергировали и не смогли накопить достаточно замен. В то же время две непарсимоничные замены наблюдаются у *A. bifidus*, по которым он отличается и от *A. olchonensis*, и от *A. versicolor*. Для уточнения отношения этих таксонов желательно привлечение других молекулярных маркеров, чувствительных к изменениям на более низких таксономических уровнях, например полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (AFLP), а также необходимо увеличить число исследованных образцов каждого вида.

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

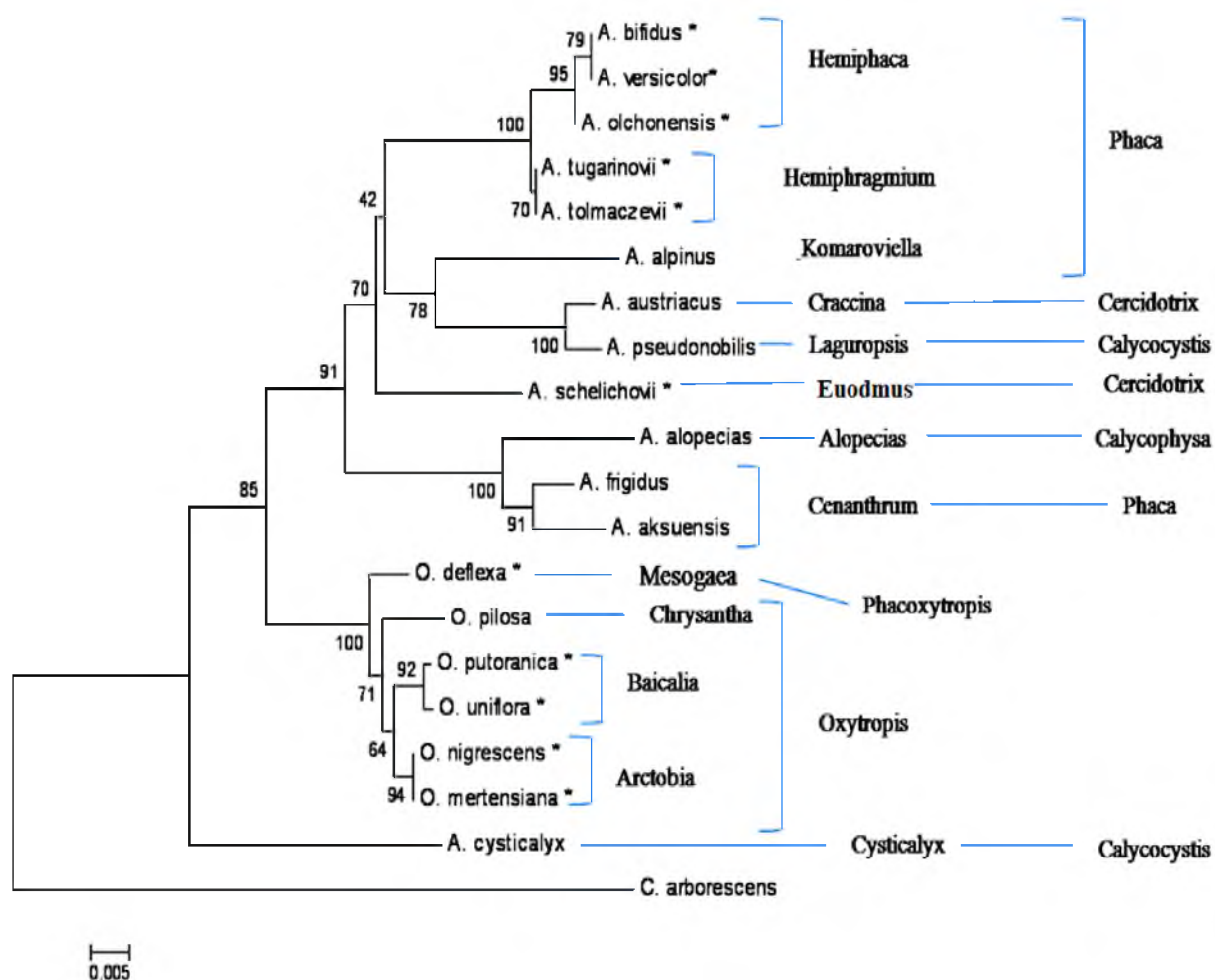


Рис. 15. Филогенетическое древо исследованных представителей рода *Astragalus* и *Oxytropis*. Справа обозначена секционная и подродовая принадлежность рассмотренных видов. Виды, последовательности ITS которых были получены нами, помечены звёздочками

Внутригеномный полиморфизм, наблюдаемый у трёх видов секции *Hemiphaca*, не позволяет достоверно установить взаимоотношения между ними, однако можно предполагать, что *A. olchonensis* эволюционно ближе к *A. bifidus*, чем к *A. versicolor*, на это указывает сходство морфологических признаков и данные кариологического анализа (п. 5.1., на с. 77).

Низкий уровень дивергенции последовательностей ITS, отмеченный для видов рода *Astragalus*, хотя и затрудняет их использование при

реконструкции филогении рода на низком таксономическом уровне, но является интересным примером эволюции последовательностей ITS.

Исследование молекулярной филогении видов рода *Astragalus* может внести новую интересную информацию и прояснить вопросы их систематики и таксономии. Картина, полученная нами (Кривенко и др., 2010; Krivenko et al., 2011), совместно с рядом работ по молекулярной систематике этого рода подчеркивает сложность его эволюции, в ходе которой могли происходить гибридизационные события и полиплоидия. Необходимо проводить дальнейшие исследования, увеличив число видов, и, обязательно, с вовлечением нескольких генных локусов.

5.3. Анализ аллозимного полиморфизма популяций

Astragalus sericeocanus и родственных ему видов секции *Cenantrum*

Евразийская секция *Cenantrum* насчитывает 41 вид и является одной из сложных в роде *Astragalus* (Podlech, Zarre, 2013). Представители секции характеризуются высоким морфологическим полиморфизмом, вследствие чего мнения об объеме и самостоятельности микровидов, входящих в комплексы «супер-видов» *A. frigidus* s.l. (= *A. secundus* DC.) и *A. mongholicus* Bunge s.l. (= *A. membranaceus* Bunge, = *A. propinguus* Schischk.) неоднозначны (Гончаров и др., 1946; Выдрина, 1992; Yakovlev et al., 1996; Zhu, 2005; Podlech, Zarre 2013; и др.). Эти данные основаны на традиционных методах систематики. Также привлекался биохимический метод (Сиднева, 2005; Коцупий, 2006). Несмотря на это, многие таксономические вопросы до сих пор остаются спорными и противоречивыми. А широко применяемые в настоящее время молекулярные исследования проводили только для вида *A. membranaceus* Bunge (= *A. mongholicus* Bunge) из Китая (Dong et al., 2003; Yip, Kwan, 2006). Сибирский и уральский материал в такие работы не вовлекался. Актуален вопрос о происхождении молодого эндемичного вида северо-восточного побережья оз. Байкал *A. sericeocanus* Gontsch. (Малышев,

Пешкова, 1984) и его филогенетических отношениях с другими представителями секции *Cenantrum*.

В настоящее исследование включены три вида рода *Astragalus* секции *Cenantrum*: *A. frigidus*, *A. mongholicus*, *A. sericeocanus* в понимании таксономических границ Д. Подлеха и Ш. Зарре (Podlech, Zarre, 2013). *A. frigidus* – лесной полиморфный евразийский вид, произрастает в лесах и различных поясах гор, на северном пределе распространения доходит до гипоарктических широт. *A. mongholicus* лесостепной полиморфный вид, основная часть его ареала приурочена к степным межгорным котловинам Южной Сибири и прилегающих территорий Казахстана, Монголии и отчасти Китая, отмечен также на Дальнем Востоке и в Якутии (Podlech, Zarre, 2013). Недавно обнаружено его единственное местонахождение в Свердловской области (Князев, 2006). *A. sericeocanus* – эндем северо-восточной части побережья оз. Байкал, псаммофит (Малышев, Пешкова, 1984).

В шести ферментных системах проанализировано 10 генных локусов с 47 аллельными вариантами (табл. 13). Всего исследовано 190 особей.

По всем 10 локусам исследуемые популяции оказались полиморфными, за исключением *A. mongholicus*-Голендухино, в дальнейшем анализе эта выборка рассматривается отдельно. Один аллель – *Pgi-B-2* – является общим для всех исследованных популяций, остальные встречаются лишь в нескольких или в какой-либо одной популяции. В популяциях *A. frigidus*, *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* только три основных аллеля (*Pgi-B-2*, *Adh-4*, *NadHd-B-1*) являются общими. В двух популяциях *A. frigidus* выявлено 27 аллелей, 59.3 % из них являются общими. Специфичными для этого вида являются пять аллелей: *Adh-5*, *6-Pgd-B-4*, *Got-B-3*, *Got-C-4* и *NadHd-A-3*. Для трех популяций *A. mongholicus* выявлено 38 аллелей, 44.7% из них общие. Обнаружено два специфичных аллеля *Got-C-5* (Горячинск) и *6-Pgd-B-5* (Николаевское). У *A. sericeocanus* выявлено 26 аллелей, из них три – *Adh-7*, *6-Pgd-A-4*, *6-Pgd-A-5* – характерны только для этого вида. В мономорфной популяции *A. mongholicus*-Голендухино в большинстве локусов фиксированы

наиболее часто встречающиеся аллели. В то же время все исследованные особи данной популяции гомозиготны по аллелю *Adh-1*, частота которого в других популяциях не превышает 10 %, по редкому аллелю *Nadh-B-2*, обнаруженному еще только у *A. sericeocanus*, а также по специфичному аллелю *6-Pgd-A-6*.

Таблица 13

Частоты аллелей полиморфных локусов в популяциях видов
секции *Cenantrum* рода *Astragalus*

Локус / аллель	Популяции						
	И.*	М.	Гор.	Н.	Гол.	Я.	Т.
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Pgi-A</i>							
<i>N</i>	30	29	20	17	18	34	33
1	—	0.017	0.625	0.882	1.000	0.824	0.894
2	0.967	0.966	0.150	0.118	—	0.118	—
3	—	0.017	0.125	—	—	0.059	0.076
4	0.033	—	0.025	—	—	—	—
5	—	—	0.075	—	—	—	0.030
Тест на гетерогенность $\chi^2 = 36.93$; <i>d.f.</i> = 12; <i>p</i> < 0.05							
<i>Pgi-B</i>							
<i>N</i>	30	30	20	17	18	36	35
1	—	—	0.075	0.059	—	0.125	0.029
2	0.783	0.867	0.725	0.941	1.000	0.861	0.871
3	0.033	0.133	0.075	—	—	—	0.100
4	0.183	—	0.125	—	—	0.014	—
Тест на гетерогенность $\chi^2 = 7.11$; <i>d.f.</i> = 12; <i>p</i> = 0.85							
<i>Adh</i>							
<i>N</i>	30	30	20	17	18	35	36
1	—	—	0.250	0.088	1.000	0.014	0.014
2	—	—	0.200	0.235	—	0.243	0.028
3	—	—	—	0.147	—	0.043	—
4	0.600	0.900	0.475	0.529	—	0.614	0.583

Продолжение таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7	8
5	0.383	0.050	—	—	—	—	—
6	0.017	0.050	0.075	—	—	0.086	0.361
7	—	—	—	—	—	—	0.014
Тест на гетерогенность $\chi^2 = 10^6$; $d.f. = 12$; $p < 0.01$							
<i>6-Pgd-A</i>							
<i>N</i>	30	30	20	17	18	30	26
1	—	0.067	0.100	0.118	—	0.133	0.558
2	0.733	0.933	0.775	0.882	—	0.850	0.308
3	0.267	—	0.125	—	—	0.017	0.038
4	—	—	—	—	—	—	0.077
5	—	—	—	—	—	—	0.019
6	—	—	—	—	1.000	—	—
Тест на гетерогенность $\chi^2 = 15.41$; $d.f. = 12$; $p = 0.22$							
<i>6-Pgd-B</i>							
<i>N</i>	30	30	20	17	18	31	25
1	—	—	0.900	0.588	1.000	0.581	0.960
2	1.000	0.900	—	—	—	0.032	0.040
3	—	—	0.100	0.382	—	0.387	—
4	—	0.100	—	—	—	—	—
5	—	—	—	0.029	—	—	—
Тест на гетерогенность $\chi^2 = 16.48$; $d.f. = 10$; $p = 0.09$							
<i>Lap-B</i>							
<i>N</i>	30	22	20	17	18	31	32
1	0.950	1.000	—	0.029	—	—	—
2	0.050	—	0.100	0.059	—	0.323	—
3	—	—	0.875	0.765	1.000	0.548	1.000
4	—	—	0.025	0.147	—	0.129	—
Тест на гетерогенность $\chi^2 = 10^6$; $d.f. = 8$; $p < 0.05$							
<i>Got-B</i>							
<i>N</i>	30	28	20	17	18	34	33
1	0.017	0.143	—	0.118	—	—	0.364
2	0.017	—	0.950	0.765	1.000	0.985	0.636
3	0.967	0.714	—	—	—	—	—
4	—	0.143	0.050	0.118	—	0.015	—
Тест на гетерогенность $\chi^2 = 17.39$; $d.f. = 10$; $p = 0.07$							
<i>Got-C</i>							

Окончание таблицы 13

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>N</i>	30	29	20	17	18	35	33
1	–	–	0.700	0.735	1.000	0.971	1.000
2	0.567	0.603	0.275	0.147	–	0.014	–
3	0.017	–	–	0.118	–	0.014	–
4	0.417	0.397	–	–	–	–	–
5	–	–	0.025	–	–	–	–
Тест на гетерогенность $\chi^2 = 13.31$; <i>d.f.</i> = 10; <i>p</i> = 0.21							
<i>NadHd-A</i>							
<i>N</i>	30	29	20	16	18	30	27
1	0.900	0.966	–	–	–	–	–
2	–	–	0.025	–	–	0.117	0.296
3	0.100	0.034	–	–	–	–	–
4	–	–	0.925	1.000	1.000	0.883	0.685
5	–	–	0.050	–	–	–	0.019
Тест на гетерогенность $\chi^2 = 9.70$; <i>d.f.</i> = 10; <i>p</i> < 0.05							
<i>NadHd-B</i>							
<i>N</i>	30	29	20	17	18	34	31
1	1.000	1.000	1.000	1.000	–	1.000	0.903
2	–	–	–	–	1.000	–	0.097
Тест на гетерогенность – не определено							
Тест на гетерогенность для популяций							
χ^2	29.21	25.15	10 ⁶	26.61	–	10 ⁶	10 ⁶
<i>d.f.</i>	16.0	16.0	18.0	16.0	–	16.0	16.0
	<i>p</i> < 0.05	<i>p</i> = 0.07	<i>p</i> < 0.05	<i>p</i> < 0.05	–	<i>p</i> < 0.05	<i>p</i> < 0.05

Общее для всех
популяций

Тест на гетерогенность $\chi^2 = 10^6$; *d.f.* = 90; *p* < 0.05

Примечание: *N* – число растений в выборке. М. – Мойготы, И. – Игирма, Гор. – Горячинск, Н. – Николаевское, Я. – Ялга, Гол. – Голендухино, Т. – Турка.

* – обозначения популяций приведены в табл. 4, на с. 28.

Значения основных показателей генетического полиморфизма в исследованных популяциях приведены в таблице 14. Среднее число аллелей на локус (*A*) варьирует от 2.1 до 3.0, эффективное число аллелей (*N_e*) от 1.22 до 1.47. Доля полиморфных локусов (*P₉₉*) во всех популяциях высокая – от 80

до 90 %. Средняя наблюдаемая гетерозиготность (H_o) составляет от 0.166 до 0.247 и почти у всех популяций ниже, чем значения ожидаемой гетерозиготности (H_e), варьирующей от 0.181 до 0.321. Отличие значений H_o и H_e значимое ($p < 0.05$), за исключением популяции *A. frigidus*-Мойготы ($p = 0.07$).

Таблица 14

Значения основных показателей генетического полиморфизма для видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus*

Вид, популяция	N_i	N_1	A	N_e	$P_{99}, \%$	H_o	H_e
<i>A. frigidus</i>							
Мойготы	30	28.6 ± 0.8	2.1 ± 0.2	1.22	80.0	0.182 ± 0.068	0.181 ± 0.054
Игирма	30	30.0 ± 0.0	2.2 ± 0.2	1.28	80.0	0.190 ± 0.065	0.218 ± 0.065
<i>A. mongholicus</i>							
Горячинск	20	20.0 ± 0.0	3.0 ± 0.4	1.47	90.0	0.210 ± 0.036	0.321 ± 0.071
Николаевский	17	16.9 ± 0.1	2.5 ± 0.3	1.42	80.0	0.247 ± 0.067	0.296 ± 0.070
Ялга	38	33.0 ± 0.7	2.8 ± 0.3	1.38	90.0	0.166 ± 0.069	0.274 ± 0.071
Голендухино	18	18.0 ± 0.0	1.0 ± 0.0	1.00	0.0	0.000 ± 0.000	0.000 ± 0.000
<i>A. sericeocanus</i>							
Турка	37	31.1 ± 1.2	2.7 ± 0.4	1.38	80.0	0.213 ± 0.069	0.274 ± 0.071

Примечание. N_i – число исследованных растений; N_1 – средний размер выборки на локус; A – среднее число аллелей на локус; N_e – эффективное число аллелей; $P_{99}, \%$ – полиморфность с учетом 99%-ного критерия; H_o – средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_e – средняя ожидаемая гетерозиготность.

Полученные значения основных показателей генетического полиморфизма в популяциях видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus* выше (за исключением *A. mongholicus* Голендухино) по сравнению с другими его представителями. Так, например, для *A. bibullatus* Barneby et Bridges $P = 25.6 \%$, $A = 1.4$, $H_o = 0.064$, $H_e = 0.063$ (Baskauf, Snapp, 1998); *A. tennesseensis* A. Gray $P = 43.1 \%$, $A = 1.71$, $H_e = 0.148$ (Edwards et al., 2004); *A. humillimus* Freyn

(= *A. prosgatus* Barneby) $P = 33.3 \%$, $A = 1.39$, $H_o = 0.104$, $H_e = 0.139$; *A. troglodytes* Wats $P = 44.4 \%$, $A = 1.67$, $H_o = 0.149$, $H_e = 0.204$ (Allphin et al., 2005) и др. Более того, полученные показатели выше, чем для травянистых представителей семейства Fabaceae $P = 53.0 \%$, $H_e = 0.160$ (Hamrick, Godt, 1996). Вероятно, это связано с тем, что исследуемые в данной работе популяции находятся вблизи центра ареала исследуемых видов, а высокий уровень полиморфизма указывает на большой адаптивный потенциал популяций.

Значения генетического полиморфизма популяции эндемичного вида *A. sericeocanus* также выше, чем значения, полученные для других эндемичных видов рода *Astragalus*, несмотря на то, что эффективная плотность исследуемой популяции в разные годы колеблется от 1.5 до 2.5 раз меньше экологической (Жмудь и др., 2012; Санданов и др., 2014). Так, например, для *A. oniciformis* Barneby – H_o от 0.140 до 0.180 (Alexander, 2004); для уральского эндемика *A. clerceanus* Iljin et Krasch. – $P = 44.5 \%$, $A = 1.67$, $H_o = 0.144$, $H_e = 0.163$ (Кутлунина и др., 2009); и для эндемичных видов в целом ($A = 1.8$, $H_o = 0.096$ – Hamrick, Godt, 1996). Вероятно, такой уровень полиморфизма *A. sericeocanus* поддерживается особенностями системы размножения (энтомофилия) и большой продолжительностью жизни особей, которая приводит к наличию перекрывающихся поколений и увеличивает эффективную численность популяции.

Результаты анализа генетической структуры популяций *A. mongholicus* с помощью индексов фиксации Райта представлены в таблице 15. Каждая особь обнаруживает 31.2 % дефицит гетерозигот относительно популяции и 35.1 % относительно группы в целом. Среднее значение показателя коэффициента инбридинга популяции относительно всего вида (F_{st}) составляет 0.057. Следовательно, на межпопуляционную изменчивость *A. mongholicus* приходится 5.7 % от выявленной генетической изменчивости. В целом, каждая отдельная популяция поддерживает 94.3 % генетической изменчивости вида.

Значения индексов фиксации Райта для популяций *Astragalus mongholicus*
(Горячинск, Николаевский и Ялга)

Локус	F_{is}	F_{it}	F_{st}	p
<i>Pgi-A</i>	0.444	0.465	0.037	0.035
<i>Pgi-B</i>	0.080	0.116	0.039	0.006
<i>Adh</i>	0.518	0.531	0.029	0.001
<i>6-Pgd-A</i>	0.095	0.110	0.017	0.115
<i>6-Pgd-B</i>	0.074	0.153	0.085	0.002
<i>Lap-B</i>	0.656	0.684	0.082	0.001
<i>Got-B</i>	0.050	0.130	0.084	0.001
<i>Got-C</i>	0.047	0.153	0.111	0.000
<i>NadH-A</i>	0.334	0.359	0.038	0.027
Среднее	0.312	0.351	0.057	<0.00001

Примечание: F_{is} – коэффициент инбридинга особей относительно популяции (субпопуляции), к которой она принадлежит, F_{it} – индекс подразделенности популяций (коэффициент инбридинга субпопуляции относительно целой популяции), F_{st} – коэффициент инбридинга особей выборки относительно целой популяции (вида в целом), p – уровень значимости.

Выявлена большая генетическая дистанция ($D_N = 1.24$) между выборками *A. frigidus* и выборками *A. mongholicus* – *A. sericeocanus* (рис. 16, табл. 16). Внутри популяций *A. frigidus* и популяций *A. mongholicus* (за исключением Голендухино), D_N варьирует от 0.02 до 0.03. Дистанция между *A. mongholicus* (Горячинск, Николаевское, Ялга) и эндемичным видом *A. sericeocanus* выше ($D_N = 0.10$), еще больше дистанция между ними и выборкой *A. mongholicus* Голендухино ($D_N = 0.36$).

Между кладами *A. frigidus* и *A. mongholicus*–*A. sericeocanus* по аллозимным маркерам выявлены резкие генетические различия. Они обусловлены наличием видоспецифичных аллелей, а так же частотами общих аллелей. У *A. frigidus* отсутствует дублирующий локус *Got-D*, который

наблюдается у *A. mongholicus* – *A. sericeocanus*. Выявленная большая генетическая дистанция, что, согласно шкале генетических расстояний, разработанной для растений А.В. Шурхал с соавт. (1993), соответствует видам разных подсекций (0.12–1.2). Кроме того, по ранее полученным данным об изменчивости хлДНК, для группы *A. frigidus* характерны хлоротипы *C* и *D*, для *A. mongholicus* – *A. sericeocanus* – *A* и *B* (Кривенко и др., 2013; Дымшакова, Кривенко, 2014б, в). Все эти данные указывают на высокую эволюционную обособленность этих групп рода *Astragalus*, что отражает степень их родства и представление о естественном делении секции *Cenantrum* на подсекции по морфологическим признакам. Так, *A. frigidus* относится к подсекции *Elliptica* – длиннокорневищные растения с эллиптическими бобами и с 3–8 парами листочками. *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* – представители подсекции *Semilunaria* – каудексные стержнекорневые растения, с сильно неравнобокими, почти округлыми бобами, листочками в числе 10–18 пар (Гончаров и др., 1946; Безделев, Безделева, 2006).

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

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

Вероятно, в ходе эволюционной дивергенции *A. sericeocanus* обособился в условиях специфической среды песчаных арен Прибайкалья.

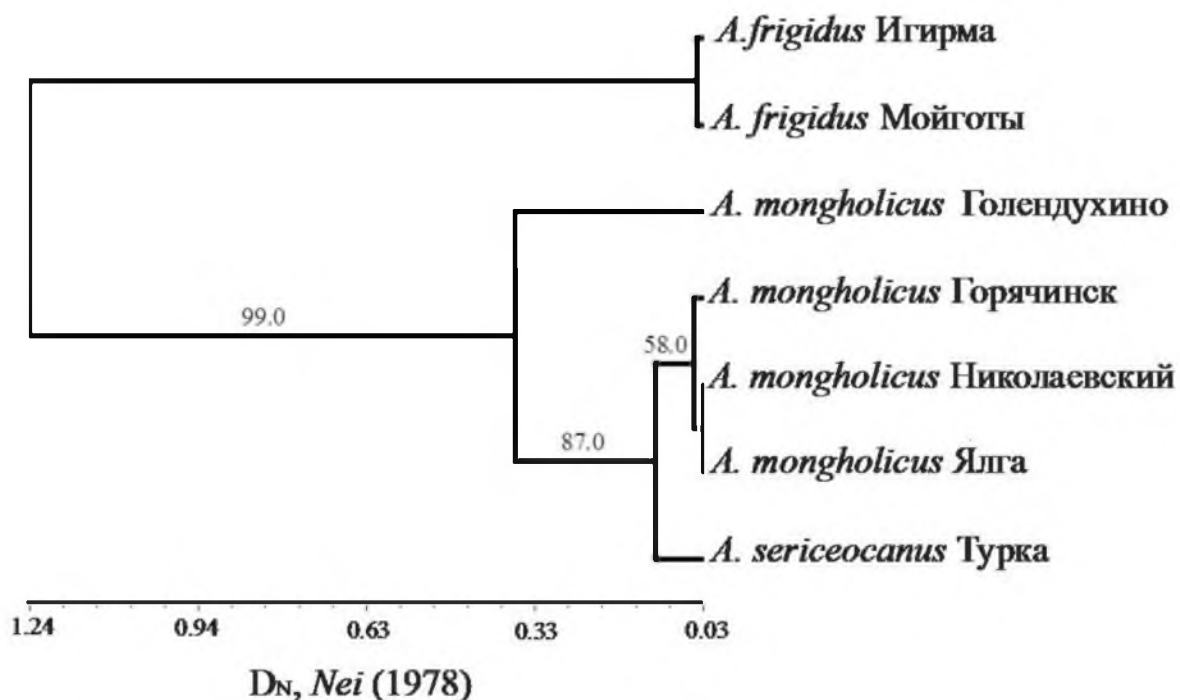


Рис. 16. Дендрограмма сходства популяций видов рода *Astragalus* секции *Cenanthrum*, построена на основе генетических дистанций D_N . Значения бутстрепа приведены при соответствующих узлах ветвления

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

получены в ходе флорогенетического анализа лесного комплекса видов флоры Байкальской Сибири (Малышев, Пешкова, 1984).

Таблица 16

Генетические расстояния D_N между популяциями видов
секции *Cenantrum* рода *Astragalus*

Популяции	М.*	И.	Гор.	Н.	Я.	Гол.	Т.
М.	—	0.028	0.868	0.802	0.853	2.326	1.070
И.	—	—	0.955	0.924	0.965	2.403	1.214
Гор.	—	—	—	0.027	0.041	0.326	0.091
Н.	—	—	—	—	0.016	0.376	0.103
Я.	—	—	—	—	—	0.405	0.111
Гол.	—	—	—	—	—	—	0.325
Т.	—	—	—	—	—	—	—

Примечание: М. – Мойготы, И. – Игирма, Гор. – Горячинск, Н. – Николаевское, Я. – Ялга, Гол. – Голендухино, Т. – Турка. * – обозначения популяций приведены в табл. 4, на с. 28.

Отдельное рассмотрение необходимо для популяции *A. mongholicus*-Голендухино, которая на дендрограмме сходства популяций образует отдельную ветвь от клады *A. mongholicus*–*A. sericeocanus* (рис. 16). Полученная генетическая дистанция $D_N = 0.36$ выше уровня различий между популяциями или расами внутри видов и соответствует статусу близкородственных видов, относящихся к одной подсекции (Шухрал и др., 1993). Такое положение популяции, вероятно, связано с ее мономорфностью, которая не позволяет корректно оценивать генетические связи. Популяцию *A. mongholicus*-Голендухино следует относить к периферическим, которые обычно характеризуются низкой изменчивостью (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Vucetich, Waite, 2003). Вероятно, она реликтовая и является фрагментом ранее существовавшей обширной предковой популяции. Ее мономорфность может объясняться многократным прохождением через

«бутылочное горлышко». Более того, в отличие от популяций *A. mongholicus* из центра ареала, для нее характерен гаплотип *B* (Кривенко и др., 2013; Дымшакова, Кривенко, 2014б, в), что также указывает на обособленное положение этой популяции, подтверждая длительную ее изоляцию от основной части ареала.

Таким образом, все исследованные популяции (за исключением *A. mongholicus* Голендухино) являются полиморфными, с высоким уровнем гетерозиготности, которая предоставляет возможность для адаптаций и микроэволюционных преобразований. Подтверждается деление секции *Cenantrum* на подсекции по морфологическим признакам. Так, выявлены высокие значения генетической дифференциации между популяциями *A. frigidus* и группой популяций *A. mongholicus*–*A. sericeocanus*, относящихся к подсекциям *Elliptica* и *Semilunaria* соответственно. Выявленные генетические отличия и сходства между *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* указывают на их видовую самостоятельность, с одной стороны и близкородственность с другой. Периферическая популяция *A. mongholicus*-Голендухино отличается от популяций центральной части ареала вида, является мономорфной. Это, вероятно, определяется длительной изоляцией популяции и дрейфом генов (Дымшакова, Кривенко, 2014а; Дымшакова и др., 2015).

ГЛАВА 6. ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ОХРАНЫ ЭНДЕМИКОВ ПРИБАЙКАЛЬЯ *ASTRAGALUS OLCHONENSIS* И *ASTRAGALUS SERICEOCANUS*

Astragalus olchonensis – редкий вид, эндемик о. Ольхон на оз. Байкал (Ольхонский район Иркутской области). Подлежит государственной охране, включен в Красные книги Российской Федерации (2008) и Иркутской области (2010) с присвоением 1 (EN) категории редкости – вид, находящийся под угрозой исчезновения, численность которого сократилась до критического уровня таким образом, что в ближайшее время он может исчезнуть.

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

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

Опыт реинтродукции. С 2010 г. усилиями двух подразделений СИФИБР СО РАН, группой Гербарий и лабораторией физиологической генетики, под руководством д.б.н., профессора К.З. Гамбурга ведутся работы по восстановлению природных популяций (реинтродукция) редких видов растений Прибайкалья: *A. olchonensis*, *Hedysarum zundukii* Peschkova, *Megadenia bardunovii* Popov, *Oxytropis popoviana* Peschkova, *O. triphylla* Pers. (Гамбург и др., 2012). Известно также, что реинтродукционные работы проводились Ботаническим садом ИГУ для *Allium altaicum* Pall. в 2001–2003 гг., *Craniospermum subvillosum* Lehm. и *Viola irtutiana* Turcz. в 1995–1998 гг. (Горбунов и др., 2008), однако в литературе отсутствуют сведения об успешности этих работ.

Опыты по созданию искусственных популяций *A. olchonensis* проводились в течение 2010–2012 гг. с последующим мониторингом в течение 2010–2014 гг. Растения высаживались в грунт рассадным способом. Семена для рассады были взяты из природной популяции вблизи с. Песчанка на о. Ольхон в 2009 и 2010 гг.

В 2010 г. 23 июня перед входом в Сарминское ущелье заложены три реинтродукционные площадки. Площадка 1 располагалась на каменистом степном склоне (53°07'33" N, 106°50'12" E, выс. 603 м над ур. моря). Высажено 7 особей. Площадка 2 – крутой степной склон (53°07'31" N, 106°50'14" E, выс. 598 м над ур. моря). Здесь высажено 26 особей. Площадка 3 представляла собой каменистое степное плато (53°07'29" N, 106°50'17" E, выс. 600 м над ур. моря). На этой площадке высажено 52 особи. При повторном посещении 30 июля того же года, на площадке 1 обнаружены 4 выжившие особи, на 2 площадке – 2 особи и на 3 площадке – 13 особей. При последующих посещениях в разные сезоны последующих лет ни на одной площадке не было обнаружено ни одной особи. Был сделан вывод, что каменистая степь не пригодна для реинтродукции *A. olchonensis*. Тогда как высаженный одновременно с ним в это же самое время и в те же условия *O. popoviana* возобновил вегетацию в следующем году на одной из трех

реинтродукционных площадок. Две другие были уничтожены туристами (Гамбург и др., 2012). В последующие годы на этой же площадке мы наблюдали до 5 выживших особей.

В 2011 г. 28 июня в окрестностях с. Ялга на о. Ольхон на берегу оз. Байкал в редкотравной песчаной степи ($53^{\circ}08'56''$ N, $107^{\circ}10'50''$ E, выс. 473 м над ур. моря), была осуществлена повторная попытка реинтродукции *A. olchonensis*, высажено 94 особи. При проверке 8 августа того же года установлено, что растения хорошо прижились и активно вегетировали. Но ограждение реинтродукционного участка было уничтожено, почти на самом участке горел костер, повсюду имелись следы автотранспорта, а неподалеку разбит палаточный лагерь (рис. 17). В результате выжило только 22 особи. В последующие годы здесь не было обнаружено ни одной выжившей особи.



Рис. 17. Место реинтродукционной площадки *Astragalus olchonensis*,
о. Ольхон, окрестности с. Ялга, 08.08.2011 г.

В 2012 г. 27 июня также на о. Ольхон в окрестностях с. Хужир заложены две реинтродукционных площадки. Первая располагалась на территории турбазы «Шаманка» (53°11'59" N, 107°21'10" E, выс. 503 м над ур. моря), вторая – на выровненных песчаных дюнах Сарайского залива у развесистой сосны (*Pinus sylvestris*) (53°12'01" N, 107°21'39" E, выс. 504 м над ур. моря). На обеих площадках высажено по 30 особей.

После года реинтродукции на первой площадке не обнаружено ни одной особи, тогда как на второй, выживание составило более 50 %, несмотря на высокий уровень рекреационной нагрузки. В 2014 г. отмечено 9 выживших растений (рис. 18).



Рис. 18. Растение *Astragalus olchonensis* на реинтродукционной площадке, о. Ольхон, Сарайский залив, близ с. Хужир, 15.08.2014 г.

Таким образом, следует вывод, что песчаные дюны Сарайского залива наиболее всего соответствуют естественным условиям обитания вида. Здесь, после трех лет, в искусственно созданной популяции, выжили 30 % особей.

Рекомендации по сохранению вида. Необходимы мониторинг состояния природных популяций, интродукция и реинтродукция в естественные условия произрастания, в том числе с помощью размножения в условиях *in vitro*. Также строгое соблюдение режима заповедной зоны национального парка на переваемых песках о. Ольхон вблизи с. Песчанка.

A. sericeocanus – редкий вид, эндемик северной части побережья оз. Байкал (Северо-Байкальский и Прибайкальский районы Республики Бурятия). Подлежит региональной охране, включен в Красную книгу Республики Бурятия (2013) с присвоением 3 (NT) категории редкости – редкий вид, которому в настоящее время еще не грозит исчезновение, но численность его мала и он встречается на таких ограниченных территориях, что может исчезнуть при неблагоприятном изменении среды обитания, под воздействием природных или антропогенных факторов.

Лимитирующие факторы. В окрестностях с. Турка часть популяции вида уничтожена во время подготовительных работ для строительства объектов особой экономической зоны туристско-рекреационного типа «Байкальская гавань». По-видимому, дальнейшее освоение территории приведет к полному исчезновению этого местонахождения (Жмудь и др., 2012). Угрозу популяциям создают экзогенные природные процессы на подвижных береговых песках в совокупности с высокой рекреационной нагрузкой. Местообитания вида на севере Байкала (острова Ярки и Миллионный) подвержены риску исчезновения из-за возможного изменения уровня воды в озере. В 1957 г. в связи со строительством Иркутской ГЭС произошло повышение уровня вод Байкала более чем на один метр, что нанесло наибольший ущерб экосистеме острова Ярки (Тулохонов, 2009). Проведенные недавно исследования по пространственно-временной динамике группы о-в Ярки на базе анализа разновременных космоснимков

показали уменьшение островной гряды в 2009 г. на 0.7 км², по сравнению с данными 1994 г. В целом за период 2009–2011 гг. ширина косы о. Ярки уменьшилась на 85 м (Государственный..., 2012).

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

Рекомендации по сохранению вида. Необходимы мониторинг известных популяций и ограничение рекреационной нагрузки в местах обитания. Популяции вида в урч. Пески на территории особой экономической зоны туристско-рекреационного типа «Байкальская гавань» необходимо обеспечить строгие условия охраны. Необходимо расширить интродукционную географию вида в ботанические сады.

ВЫВОДЫ

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

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

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

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

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

6. Лимитирующими факторами, ограничивающими развитие и существование популяций видов *A. olchonensis* и *A. sericeocanus*, с одной стороны является антропогенное воздействие, а с другой стороны, произрастание на перевеваемых песках вносит определенные трудности в процессы закрепления растений и осуществления их жизнедеятельности.

Местообитания *A. sericeocanus* на севере Байкала подвержены риску исчезновения из-за возможного повышения уровня воды в озере.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Л.И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зерен культурных растений. Методические указания. Л.: ВНИИР им. Н.И. Вавилова. 1988. 64 с.

Агапова Н.Д., Архарова К.Б., Вахтина Л.И., Земскова Е.А., Тарвис Л.В. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Asceraceae*–*Menyanthaceae*. Л.: Наука. 1990. 509 с.

Агафонов Б.П. Ветровой литопоток из озера Байкал // ДАН. 2002. Т. 382. № 5. С. 688–691.

Агафонов Б.П. Малые литодинамические круговороты на границе водоем – суша // Геодинамическая эволюция литосферы Центрально-Азиатского подвижного пояса (от океана к континенту): Мат. науч. совещ. Иркутск: Изд-во Института географии СО РАН. 2003. С. 14–17.

Агафонов Б.П. Распространение и прогноз физико-географических процессов в Байкальской впадине // Динамика Байкальской впадины. Новосибирск: Наука. 1975. С. 59–138.

Агафонов Б.П. Экзолитодинамика Байкальской рифтовой зоны. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. 1990. 176 с.

Азовский М.Г. Флора приольхонских степей // Касьянова Л.Н. Экология растений степей Приольхонья. Новосибирск: Наука. 1993. С. 28–50.

Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М.: Мир. 1984. 230 с.

Алексеев Е.Б., Губанов И.А. Тихомиров В.Н. Ботаническая номенклатура. М.: Изд-во МГУ. 168 с.

Алексеева Е.Б. Эколого-биологические особенности *Astragalus propinquus* Schischk. в Западном Забайкалье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 2000. 16 с.

Амелющенко Л.В., Верхозина А.В., Гамбург К.З., Казановский С.Г. Изучение семян редких, находящихся под угрозой исчезновения растений Прибайкалья // Ботанические сады – центры изучения и сохранения биоразнообразия. Якутск: ПК PRODESIGN. 2010. 16–26.

Аненхонов О.А., Пыхалова Т.Д. Конспект флоры сосудистых растений Забайкальского национального парка. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 2010. 228 с.

Аненхонов О.А. Результаты и перспективы инвентаризации флоры Забайкальского национального парка // Разнообразие растительного покрова Байкальского региона: Мат. Междунар. конф. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 1999. С. 5–7.

Арктическая флора СССР. Семейство Leguminosae. Л.: Наука. 1986. Вып. 9. Ч. 2. 188 с.

Арнагельдыев А., Аллаков Р. Развитие эолового рельефа песков на правобережье Амударьи и вопросы их закрепления // Геоморфология. 1986. № 4. С. 31–36.

Атлас Байкала. М.: Федеральная служба геодезии и картографии России. 1993. 160 с.

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятова А.Г. Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ. 2004. 312 с.

Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука. 2006. 296 с.

Болховских З.В., Гриф В.Г., Захарьева О.И., Матвеева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука. 1969. 926 с.

Бунге А.А. Ботанические исследования. Астрагаловые (Astragaleae) / Путешествие в Туркестан А.П. Федченко // Изв. об-ва любит., естеств. и этногр. 1880. Т. 26. Вып. 2. С. 161–318.

Бухаров А.А. Байкал в цифрах (Краткий справочник). Иркутск: АО Радиан. 2001. 72 с.

Быченко Т.М. Методы популяционного мониторинга редких и исчезающих видов Прибайкалья. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. пед. ун-та. 2008. 164 с.

Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9. Вып. 2. С. 287–296.

Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. №6. С. 826–831.

Верхозина А.В., Кривенко Д.А. Астрагал ольхонский – *Astragalus olchonensis* Gontsch. // Красная книга Иркутской области. Иркутск: ООО Изд-во Время странствий. 2010. С. 236.

Верхозина А.В., Маркарян М.А., Кривенко Д.А. Остролодочник трехлисточковый – *Oxytropis triphylla* (Pall.) Pers. // Красная книга Иркутской области. Иркутск: ООО Изд-во Время странствий. 2010. С. 256.

Вика С. Намзалов Б.-Ц.Б., Овчинников Г.И., Снытко В.А., Щипек Т. Пространственная структура эоловых урочищ восточного побережья озера Байкал. Иркутск: ИГ СО РАН, ИЗК СО РАН. 2003. 76 с.

Вика С., Овчинников Г.И., Снытко В.А., Щипек Т. Эоловые фации восточного побережья Байкала. Иркутск: ИГ СО РАН, ИЗК СО РАН. 2002. 56 с.

Вика С., Снытко В.А., Щипек Т. Ландшафты подвижных песков острова Ольхон на Байкале. Иркутск: Институт географии СО РАН. 1997. 63 с.

Выдрина С.Н. Астрагалы секции *Cenantrum* Koch в Сибири // Сист. заметки по мат. гербария им. П.Н. Крылова Том. гос. ун-та. 1992. Вып. 89. С. 1–3.

Выдрина С.Н. *Astragalus* L. – Астрагал // Флора Сибири. Fabaceae (Leguminosae). Новосибирск: Сибирская издательская фирма ВО Наука. 1994. Т.9. С. 20–74.

Гамбург К.З., Казановский С.Г., Верхозина А.В., Кривенко Д.А. Реинтродукция как способ сохранения редких и исчезающих растений Прибайкалья // Экологический риск и экологическая безопасность: Мат. III Всерос. науч. конф. с междунар. участием: В 2-х томах. Иркутск: Изд-во Института географии им В.Б. Сочавы СО РАН. 2012. Т. 2. С. 235–237.

Глотов Н.В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций растений в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл. 1998. Ч. 1. С.146–149.

Гончаров Н.Ф. Астрагалы СССР (Опыт систематического и флористического анализа одной из наиболее полиморфных растительных групп) // Советская ботаника. 1944. № 6. С. 56–62.

Гончаров Н.Ф. Новые виды рода *Astragalus* L. // Бот. мат. гербария Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. 1947. Т. 10. С. 30–42.

Гончаров Н.Ф., Попов М.Г., Борисова А.Г., Васильченко И.Т., Горшкова С.Г., Гроссгейм А.А. Род *Astragalus* L. – Астрагал // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1946. Т. 12. 915 с.

Государственный доклад «О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2011 году». Иркутск: Сибирский филиал ФГУНПП Росгеолфонд. 2012. 417 с.

Губанов И.А., Работнов Т.А., Тихомиров В.Н. Примерный план описания отдельных родов и видов растений в «Биологической флоре Московской области» // Биологическая флора Московской области. Приложение 1. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1974. Вып. 1. С. 205–208.

Гуреева И.И., Балашова В.Ф. Типы образцы Fabaceae в гербарии им. П.Н. Крылова (ТК) // Сист. заметки по мат. гербария им. П.Н. Крылова Том. гос. ун-та. 2011. Вып. 103. С. 3–41.

Гурзенков Н.Н. Кариологическая характеристика некоторых эндемов флоры Приморья и Приамурья // Комаровские чтения. Владивосток. 1969. Вып. 15–17. С. 73–85.

Гурзенков Н.Н. Эндеми флоры Приморья и Приамурья: Автореф. дис... канд. биол наук. Владивосток. 1967. 22 с.

Денисова Л.В., Заугольнова Л.Б., Никитина С.В. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М.: Госагропром СССР. 1986. 34 с.

Дымшакова О.С., Кривенко Д.А. Генетическая структура и дифференциация популяций видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus* (Fabaceae) // Экология: популяция, вид, среда: Мат. Всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гошицкий. 2014а. С. 49–58.

Дымшакова О.С., Кривенко Д.А. Изменчивость хлоропластной ДНК у видов рода *Astragalus* L. секции *Cenantrum* (Fabaceae) // Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: Сб. статей Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. лесотех. ун-та. 2014б. С. 17–19.

Дымшакова О.С., Кривенко Д.А. Применение молекулярно-генетических маркеров для решения вопросов систематики секции *Cenantrum* рода *Astragalus* (Fabaceae) // Геномика и системная биология: Тез. VI Междунар. школы молодых ученых по молекулярной генетике. М.: ИМГ РАН. 2014в. С. 20.

Дымшакова О.С., Кривенко Д.А., Беляев А.Ю., Верховзина А.В. Генетическая дифференциация трех видов рода *Astaragalus* L. секции *Cenantrum* Bunge (Fabaceae) Байкальской Сибири // Генетика. 2015. Т. 51. (в печати)

Елисафенко Т.В., Жмудь Е.В., Кривенко Д.А. Эндемик Прибайкалья *Craniospermum subvillosum* (Boraginaceae): состояние популяций и перспективы охраны // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 1. С. 69–83.

Животовский А.А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

Жмудь Е.В., Елисафенко Т.В., Верховина А.В., Кривенко Д.А., Звягина Н.С., Дорогина О.В. Состояние популяции эндемичного вида *Astragalus olchonensis* (Fabaceae) на острове Ольхон (Байкал) // Бот. жур. 2011. Т. 96. № 2. С. 245–255.

Жмудь Е.В., Елисафенко Т.В., Кривенко Д.А., Верховина А.В., Звягина Н.С., Дорогина О.В. Состояние ценопопуляций *Astragalus sericeocanus* (Fabaceae) – эндемика восточного побережья озера Байкал // Бот. жур. 2012. Т. 97. № 10. С. 1310–1320.

Жукова Л.А. Динамика ценопопуляций луговых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 1987. 32 с.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК ЛАНАР. 1995. 224 с.

Зайцев Г.Н. Математический анализ биологических данных. М.: Наука. 1991. 183 с.

Заугольнова Л.Б. Методика изучения ценопопуляций редких видов растений с целью оценки их состояния // Охрана растительных сообществ редких и находящихся под угрозой исчезновения экосистем: Мат. I Всесоюзн. конф. по охране растительных сообществ. М.: ВНИИ природы МСХ СССР. 1982. С. 74–76.

Иванова М.М. Растительность Ушканьих островов // Природа Ушканьих островов на Байкале. М.: Наука. 1969. С. 82–172.

Иванова М.М., Семенова Г.П. Астрагал ольхонский – эндем острова Ольхон // Бюл. ГБС АН СССР. 1989. Вып. 151. С. 44–47.

Казановский С.Г., Верховина А.В., Кривенко Д.А., Преловская Е.С., Гаченко А.С., Ружников Г.М., Федоров Р.К. База данных Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (IRK) // Проблемы

ботаники Южной Сибири и Монголии: Сб. науч. статей по мат. XI Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: АРТИКА. 2012. С. 100–102.

Камелин Р.В. Лекции по систематике растений. Главы по теоретической систематике растений. Барнаул: Изд-во АзБука. 2004. 226 с.

Карташова Н.Н., Малахова Л.А. Значение полиплоидии в процессе видообразования бобовых юго-восточного Алтая, произрастающих в различных экологических условиях // Экология. 1973. № 1. С. 66–68.

Кацура И.К., Федоровский В.С. Главная сдвиговая зона коллизионной системы каледонит Ольхонского района (Западное Прибайкалье) // ДАН. 1996. Т. 351. № 5. С. 661–666.

Князев М.С. К проектам Красных книг Пермского края и Свердловской области // Проблемы красных книг регионов России: Мат. межрегион. науч.-практ. конф. Пермь: Перм. ун-т. 2006. С. 154–157.

Князев М.С., Куликов П.В. Новый вид рода *Astragalus* (*Fabaceae*) с Южного Урала // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 136–140.

Ковтонюк Н.К., Новиков Т.И., Черных Е.В. Эндемичный вид *Primula pinnata*: проблемы систематики и сохранения *inter situ* // Turczaninowia. 2004. Т. 7. Вып. 2. С. 19–29.

Колокольцев Е.М. Морфометрические характеристики озера Байкал // Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука. 1968. С. 183–188.

Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2012. 640 с.

Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения). Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та. 2008. 327 с.

Конспект флоры сосудистых растений Прибайкальского национального парка. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та. 2005. 494 с.

Коцупий О.В. Биохимическая дифференциация видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus* по составу флавоноидов // Проблемы ботаники

Южной Сибири и Монголии: Мат. V Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: АРТИКА. 2006. С. 128–133.

Красная книга Иркутской области. Иркутск: ООО Изд-во Время странствий. 2010. 480 с.

Красная книга Иркутской области: Сосудистые растения. Иркутск: Изд-во Облмашинформ. 2001. 200 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 2013. 688 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 855 с.

Красников А.А. Методика приготовления давленных препаратов для подсчета хромосом растений // Проблемы кариологии, кариосистематики и молекулярной систематики растений. Новосибирск: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН. 2004. Вып. 3. 10 с.

Кривенко Д.А., Верховина А.В., Маркарян М.А. К вопросу о распространении *Astragalus olchonensis* Gontsch. (Fabaceae Lindl.) // Вклад молодых ученых в биологические исследования: Междунар. школа-семинар молодых ученых. Иркутск: Изд-во Репроцентр А1. 2010. С. 25–28.

Кривенко Д.А., Дымшакова О.С., Беляев А.Ю., Верховина А.В. Филогенетические связи видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus* L. (Fabaceae): молекулярно-генетический подход // Хромосомы и эволюция: Мат. VII конф. по кариологии, кариосистематике и молекулярной филогении и II Школы-Симпозиума молодых ученых памяти Г.А. Левитского. СПб: ООО Референт-бюро. 2013. С. 70–73.

Кривенко Д.А., Жмудь Е.В., Казановский С.Г. Онтогенез астрагала шелковистосевого (*Astragalus sericeocanus* Gontsch.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола: ООО СТРИНГ. 2013а. Т. 7. С. 155–160.

Кривенко Д.А., Казановский С.Г., Жмудь Е.В. Онтогенез астрагала ольхонского (*Astragalus olchonensis* Gontsch.) // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола: ООО СТРИНГ. 2013б. Т. 7. С. 151–154.

Кривенко Д.А., Казановский С.Г., Степанцова Н.В., Верхозина А.В., Алексеенко А.Л. Числа хромосом некоторых видов цветковых растений Байкальской Сибири // *Turczaninowia*. 2012. Т. 15. Вып. 1. С. 98–107.

Кривенко Д.А., Михайлова Ю.В., Кулакова Н.В., Верхозина А.В., Мачс Э.М., Коцеруба В.В. Исследование ITS некоторых представителей рода *Astragalus* L. // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Мат. Всерос. конф. с междунар. участием, посвященной памяти Л.В. Бардунова (1932–2008 гг.). Иркутск: Изд-во Института географии им В.Б. Сочавы СО РАН. 2010. С. 245–247.

Кривенко Д.А., Петрук А.А. Экологическое состояние местообитаний *Primula pinnata* M. Pop. et Fed. в окрестностях д. Сарма (Западное побережье оз. Байкал) // Алтай: экология и природопользование: Тр. VII рос.-монг. науч. конф. молодых ученых и студентов: В 2-х частях. Бийск: БПГУ им В.М. Шукшина. 2008. Ч. 1. С. 39–42.

Крогулевич Р.Е. Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна // Флора Прибайкалья. Новосибирск: Наука. 1978. С. 19–48.

Крогулевич Р.Е., Ростовцева Т.С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. 1984. 287 с.

Кузеванов В.Я., Сизых С.В. Ресурсы Ботанического сада Иркутского государственного университета: научные, образовательные и социально-экологические аспекты. Справочно-методическое пособие. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та. 2005. 243 с.

Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Максимова М.С. Генетическая изменчивость *Astragalus clerceanus* Iljin et Krasch. в связи со структурой системы размножения и размером популяций // Ботанические исследования

на Урале: Мат. регион. конф. с междунар. участием, посвященной памяти П.Л. Горчаковского. Пермь: Перм. ун-т. 2009. С. 216–219.

Ламакин В.В. Неотектоника Байкальской впадины. М.: Наука. 1968. 248 с.

Липин А.С. Введение в культуру *in vitro* редких видов рода *Astragalus* (Fabaceae) // Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира: Мат. III Всерос. науч.-практ. конф. Волгоград: AVATARS. 2010. С. 207.

Липин А.С. Введение в культуру *in vitro* редкого вида *Astragalus olchonensis* (Fabaceae) // Проблемы и стратегии сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии: Мат. Всерос. конф. Новосибирск: Изд-во Офсет. 2009. С. 152–153.

Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука. 1984. 265 с.

Матвеева Т.В., Павлова О.А., Богомаз Д.И. Демкович А.Е., Лутова Л.А. Молекулярные маркеры для видоидентификации филогенетики растений // Экол. генетика. 2011. Т. 9. № 1. С. 32–43.

Мац В.Д., Уфимцев Г.Ф., Мандельбаум М.М. Кайнозой Байкальской впадины. Новосибирск: Наука. 2001. 249 с.

Никифорова О.Д. Семейство Fabaceae // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука. 2012. С. 229–261.

Никифорова О.Д. Семейство Fabaceae // Конспект флоры Сибири: Сосудистые растения. Новосибирск: Наука. 2005. С. 135–156.

Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука. 1985. 348 с.

Одум Ю. Экология: В 2-х томах. М.: Мир. 1986. Т. 2. 376 с.

Петрова О.А. Хромосомное число вида в связи с условиями произрастания – на материале некоторых злаков Флоры УССР: Автореф. дис. ... канд. биол наук. Киев. 1968. 34 с.

Пешкова Г.А. Новые и редкие виды из Восточной Сибири // Новости систематики высших растений. М.; Л.: Наука. 1969. Т. 6. С. 284–293.

Пешкова Г.А. Семейство Fabaceae, или Leguminosae – Бобовые // Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука. 1979. Т. 2. С. 585–639.

Пешкова Г.А. Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука. 1972. 207 с.

Пленник Р.Я., Ростовцева Т.С. К изучению чисел хромосом у бобовых Южной Сибири // Растительные ресурсы Южной Сибири и пути их освоения. Новосибирск: Наука 1977. С. 80–84.

Плешанов А.С., Морозова Т.И. Микромицеты пихты сибирской и атмосферное загрязнение лесов. Новосибирск: Академическое изд-во Гео. 2009. 115 с.

Подогас А.В., Шурхал А.В., Семериков В.Л., Ракицкая Т.А. Генетическая изменчивость ферментов хвои сосны кедровой сибирской // Генетика. 1991. Т. 27. № 4. С. 695–703.

Положий А.В. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Oxytropis* (Fabaceae) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 55–59.

Положий А.В. К познанию истории развития современных флор в Приенисейской Сибири // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука. 1972. С. 136–144.

Положий А.В., Балашова В.Ф. Типы таксонов в гербарии им. П.Н. Крылова. Томск: Изд-во Том. ун-та. 1989. 48 с.

Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. САГУ. 1927. № 15. С. 239–292.

Попов М.Г. Флора Средней Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1957. Т. 1. 556 с.

Попов М.Г. Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение // Академику В. Н. Сукачёву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1956. С. 442–463.

Попов М.Г., Бусик В.В. Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л.: Наука. 1966. 216 с.

Попцов А.В. Твердые семена. М.: Наука. 1976. 156 с.

Пробатова Н. С., Гнутиков А. А., Рудыка Э. Г., Чепинога В. В. Числа хромосом видов растений из Байкальской Сибири // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 1. С. 162–181.

Пробатова Н.С. Хромосомные числа сосудистых растений Приморского края (Дальний Восток России). Владивосток: Дальнаука. 2014. 343 с.

Пробатова Н.С. Числа хромосом растений как источник информации при изучении флоры Дальнего Востока России // Вестник ДВО РАН. 2003. № 3. С. 54–67.

Пробатова Н.С., Баркалов В.Ю., Рудыка Э.Г. Кариология флоры Сахалина и Курильских островов. Числа хромосом, таксономические и фитогеографические комментарии. Владивосток: Дальнаука. 2007. 392 с.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М.; Л.; Изд-во АН СССР. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука. 1980. 224 с.

Родионов А.В. Григорий Андреевич Левитский (1878–1942) // Генетика. 2009. Т. 45. № 11. С. 1429–1435.

Родионов А.В., Ким Е.С., Носов Н.Н., Райко М.П., Мачс Э.М., Пунина Е.О. Молекулярно-генетическое исследование видов рода *Colpodium sensu lato* (*Poeae*, *Poaceae*) // Экол. генетика. 2008. Т. 4. № 4. С. 34–46.

Родионов А.В., Тюпа Н.Б., Ким Е.С., Мачс Э.М., Лоскутов И.Г. Геномная конституция автотетраплоидного овса *Avena macrostachya*, выявленная путем сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2:

к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсюгов на ранних этапах дивергенции видов рода *Avena* // Генетика. 2005. Т. 41. №. 5. С. 646–656.

Санданов Д.В. Селютина И.Ю., Дулепова Н.А. Структура сообществ и ценопопуляций *Astragalus sericeocanus* Gontsch. на побережье Байкала // Сиб. экол. журн. 2014. № 2. С. 295–305.

Санданов Д.В., Кривенко Д.А. Астрагал шелковистоседой – *Astragalus sericeocanus* Gontsch. // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 2013. С. 518–519.

Санданов Д.В., Кривенко Д.А., Будаева С.Б. Черепоплодник почтишерстистый – *Craniospermum subvillosum* Lehm. // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 2013. С. 486–487.

Семенова Г. П. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск: Академическое изд-во Гео. 2007. 408 с.

Семенова Г.П. Интродукция редких и исчезающих растений Сибири: Новосибирск: Наука. 2001. 142 с.

Семериков В.Л., Беляев А.Ю. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Генетика. 1995. Т. 31. № 6. С. 815–819.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1964. Т. 3. С. 146–205.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Серебрякова Т.И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНТИ. 1972. Т. 1. С. 84–169.

Сиднева О.В. Биохимическая специфичность сибирских видов секции *Cenantrum* Koch рода *Astragalus* L. (Fabaceae) // *Turczaninowia*. 2005. Т. 8. Вып. 4. С. 73–82.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф // *Ценопопуляция растений (основные понятия и структура)*. М.: Наука. 1976. С. 14–44.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука. 1989. Т. 4. 380 с.

Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Температура воздуха. Л.: Гидрометеиздат. 1970. Вып. 22. Ч. 4.1. 422 с.

Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Ветер. Л.: Гидрометеиздат. 1971. Вып. 22. Ч. 4. 932 с.

Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Атмосферные осадки. Иркутск: Изд-во ФОЛ ИУГМС. 1975. Вып. 22. Ч. 2. 333 с.

Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Атмосферные явления. Иркутск: Изд-во ФОЛ ИУГМС. 1976а. Вып. 22. Ч. 7. 168 с.

Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Влажность воздуха. Иркутск: Изд-во ФОЛ ИУГМС. 1976б. Вып. 22. Ч. 5. 380 с.

Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Метеорологические данные за отдельные годы.

Температура почвы. Иркутск: Изд-во ФОЛ ИУГМС. 1976в. Вып. 22. Ч. 8. 456 с.

Справочник по климату СССР. Иркутская область и западная часть Бурятской АССР. Метеорологические данные за отдельные годы. Облачность. Иркутск: Изд-во ФОЛ ИУГМС. 1977. Вып. 22. Ч. 6. 502 с.

Степанов Н.В. Числа хромосом некоторых таксонов высших растений флоры Красноярского края // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 135–139.

Степанцова Н.В., Кривенко Д.А. Новый вид *Astragalus* (Fabaceae) с Северо-западного побережья Байкала (Иркутская область) // Turczaninowia. 2015. Т. 19. (в печати)

Сукачев В.Н., Поплавская Г.И. Ботаническое исследование северного побережья Байкала в 1914 г. // Известия Имп. Академии наук. Сер. VI. 1914. Т. 8. № 17. С. 1309–1328.

Сытин А.К. Астрагалы (*Astragalus* L., Fabaceae) Восточной Европы и Кавказа: систематика, география, эволюция: Автореф. дис... д-ра биол. наук. Санкт-Петербург. 2009а. 48 с.

Сытин А.К. О категории рода в ботанике XVIII века: Линней и его оппоненты // Труды ЗИН РАН. Приложение № 1. 2009б. С. 79–86.

Сытин А.К. О полиморфизме, дискретности и критериях вида у астрагалов (*Astragalus*, Fabaceae) // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Мат. конф. БИН РАН и ЗИН РАН. СПб. 1992. С. 123–132.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М: Наука. 1973. 277с.

Тихомиров Н.К. Очерк растительности острова Ольхона на озере Байкале // Труды комиссии по изучению озера Байкала. 1927. Т. 2. С. 1–54.

Тихомиров Н.К. Флора острова Ольхона на Байкале // Труды комиссии по изучению озера Байкала. 1930. Т. 3. С. 1–48.

Тулохонов А. К. Системный подход к природопользованию в Байкальском регионе // География и прир. ресурсы. 2009. № 3. С. 17–22.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций (вместо предисловия) // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука. 1967. С. 3–8.

Федорончук Н.М., Шевера М. В., Крицкая Л. И. Коллекция типов видов семейства Fabaceae s. l. в Гербарии Института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины (KW) // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 12. С. 93–108.

Флора Европейской части СССР. Л.: Наука. 1987. Т. 6. 254 с.

Флора Забайкальского природного национального парка. Улан-Удэ: БНЦ СО АН СССР. 1991. 136 с.

Флора Сибири. Fabaceae (Leguminosae). Новосибирск: Сибирская издательская фирма ВО Наука. 1994. Т. 9. 280 с.

Флора Сибири. Новосибирск: Наука. 1987–1997. Т. 1–13.

Чепинога В.В. Хромосомные числа растений флоры Байкальской Сибири. Новосибирск: Наука. 2014. 419 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95. 1995. 990 с.

Черкасова Е.С. Структура ценопопуляций и внутривидовая дифференциация редкого вида *Hedysarum zundukii* Peschкова: Автореф. дис... канд. биол. наук. Новосибирск. 2008. 16 с.

Шнеер В.С. ДНК-штрихкодирование – новое направление в сравнительной геномике растений // Генетика. 2009. Т. 45. № 11. С. 1436–1448.

Шнеер В.С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. Часть I.

Выделение и секвенирование ДНК; выравнивание последовательностей // Бот. журн. 2005а. Т. 90. № 1. С. 3–18.

Шнеер В.С. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. Часть II. Методы построения деревьев и оценки их достоверности; о выборе таксонов и последовательностей ДНК для анализа // Бот. журн. 2005б. Т. 90. № 3. С. 304–331.

Шнеер В.С. О видоспецифичности ДНК: 50 лет спустя // Биохимия. 2007. Т. 72. Вып. 12. С. 1690–1699.

Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А. Уровни генетической дифференциации жестких сосен род *Pinus*, подрод *Pinus*, по данным аллозимной изменчивости // Генетика. 1993. Т. 29. № 1. С. 77–90.

Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир. 1969. 564 с.

Яковлев Т.П. Бобовые земного шара. Л.: Наука. 1991. 144 с.

Alexander J.A., Liston A., Popovich S.J. Genetic diversity of the narrow endemic *Astragalus oniciformis* (Fabaceae) // Am. J. Bot. 2004. Vol. 91. № 12. P. 2004–2012.

Allphin L., Brian N., Matheson T. Reproductive success and genetic divergence among varieties of the rare and endangered *Astragalus cremnophylax* (Fabaceae) from Arizona, USA // Conserv. Genetics. 2005. Vol. 6. № 5. P. 803–821.

Bartha L., Sramko G., Dagos N. New PCR primers for partial *Ycf1* amplification in *Astragalus* (Fabaceae): promising source for genus-wide phylogenies // Studia UBB biologia. 2012. Vol. 57. № 1. P. 33–45.

Baskauf C., Snapp S. Population genetics of the cedar glad endemic *Astragalus bibullatus* (Fabaceae) using isozymes // Ann. Missouri Bot. Gard. 1998. Vol. 85. № 1. P. 90–96.

Besser W.S.J.G. Ueber die Flora des Baikals // Biebb. Z. allgem. Not Ztg. Regensb. 1834. Vol. 17. № 1. P. 1–30.

Borowka K.R. Wspolczesne procesy transport i sedimentacji piaskow eolicznych oraz ich uwarunkowania I skutki na obszarze wydm nadmorskich. Poznan: PTPN, Prace Kom. Georg.-Geol. 1980. T. 20. 126 c.

Bunge A.A. Generis *Astragali* species gerontogae. Pars 1. Claves diagnosticae // Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.). Ser. 7. 1868. T. 11. № 16. 140 p.

Bunge A.A. Generis *Astragali* species gerontogae. Pars 2. Specierum enumeratio // Mem. Acad. Sci. Petersb. (Sci. Phys. Math.). Ser. 7. 1869. T. 15. № 1. 242 p.

Camacho J.P.M. Sharbel T.F., Beukeboom L.W. B-chromosome evolution // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 2000. Vol. 355. № 1394. P 163–178.

Chepinoga V.V., Gnutikov A.A., Enushchenko I.V., Rosbakh S.A. IAPT/IOPB chromosome data 8 // Taxon. 2009. Vol. 58. № 4. P. 1281–1282. E1–E3.

Chepinoga V.V., Gnutikov A.A., Lubogoschinsky P.I., Isaikina M.M., Konovalov A.S. IAPT/IOPB chromosome data 13 // Taxon. 2012. Vol. 61. № 4. P. 891–892. E10–E12.

Decandolle A.-P. Astragalogia nempe Astragali, Biserrulatae et Oxytropis, nec non Phacae, Colutae et Lessertiae, historia iconibus illustrata. Parisiis. 1802. 270 p.

Decandolle A.-P. Prodromus systematicis naturalis regni vegetabilis // Pars 2. *Astragalus* L. 1825. P. 281–307.

Dong T.T.X., Ma X.Q., Clarke C., Song Z.H., Ji Z. N, Lo C.K., Tsim K.W.K. Phylogeny of *Astragalus* in China: Molecular Evidence from the DNA Sequences of 5S rRNA Spacer, ITS, and 18S rRNA // J. Agric. Food Chem. 2003. Vol. 51. № 23. P. 6709–6714.

Doyle J.J., Doyle J.L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochem. Bull. 1987. Vol. 19. P. 11–15.

Edwards A.L., Wiltshire B., Nickrent D.L. Genetic diversity in *Astragalus tennesseensis* and the federal endangered *Dalea foliosa* (Fabaceae) // J. Torrey Bot. Soc. 2004. Vol. 131. № 3. P. 279–291.

Ekici M., Ekim T. Revision of the Section *Hololeuce* Bunge of the Genus *Astragalus* L. (*Leguminosae*) in Turkey // Turk. J. Bot. 2004. Vol. 28. № 4. P. 307–347.

Favarger C. Cytotaxonomie et endemisme // Cytotaxinomie et endemisme. C. r. Soc. Biogeogr. 1964. Vol. 11. № 357. P. 23–44.

Favarger C., Contandriopoulos J. Essai sur l'endémisme // Bull. Soc. bot. Suisse. 1961. Vol. 71. P. 384–408.

Felsenstein J. 2013 PHYLIP (phylogeny inference package). Version 3.695. <http://evolution.gs.washington.edu/phylip/bugs> (дата обращения – май 2014 г.).

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. № 4. P. 783–791.

Frodin D.G. History and concepts of big plant genera // Taxon. 2004. Vol. 53. № 3. P. 753–776.

Ghorbani M.N., Saidi A., Maassoumi A.A., Osaloo S.K. Phylogeny of Iranian *Astragalus* sect. *Onobrychoidei* DC (Fabaceae) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequences and morphological data // Iran J. Bot. 2012. Vol. 18. № 2. P. 239–248.

Hamrick J.L., Godt M.J.W. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1996. Vol. 351. № 1345. P. 1291–1298.

Index to plant chromosome numbers 1975–1978 / ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1981. Vol. 5. 553 p.

Index to plant chromosome numbers 1979–1981 / ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1984. Vol. 8. 427 p.

Index to plant chromosome numbers 1982–1983 / ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1985. Vol. 13. 224 p.

Index to plant chromosome numbers 1984–1985 / ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1988. Vol. 23. 264 p.

Index to plant chromosome numbers 1986–1987 / ed. by Goldblatt P. and Johnson D.E. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1990. Vol. 30. 243 p.

Index to plant chromosome numbers 1988–1989 / ed. by Goldblatt P. and Johnson D.E. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1991. Vol. 40. 238 p.

Index to plant chromosome numbers 1990–1991 / ed. by Goldblatt P. and Johnson D.E. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1994. Vol. 51. 267 p.

Index to plant chromosome numbers 1992–1993 / ed. by Goldblatt P. and Johnson D.E. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1996. Vol. 58. 276 p.

Index to plant chromosome numbers 1994–1995 / ed. by Goldblatt P. and Johnson D.E. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 1998. Vol. 69. 208 p.

Index to plant chromosome numbers 1996–1997 / ed. by Goldblatt P. and Johnson D.E. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 2000. Vol. 81. 188 p.

Index to plant chromosome numbers 1998–2000 / ed. by Goldblatt P. and Johnson D.E. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 2003. Vol. 94. 297 p.

Index to plant chromosome numbers 2001–2003 / ed. by Goldblatt P. and Johnson D.E. // Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 2006. Vol. 106. 242 p.

Index to plant chromosome numbers 2004–2006 / ed. by Goldblatt P. and Johnson D.E. // Regnum Vegetabile. 2010. Vol. 152. 246 p.

Jones R.N., Viegas W., Houben A. A Century of B Chromosomes in Plants: So What? // Ann. Bot. 2008. Vol. 101. № 6. P. 767–775.

Knaus B.J., Cronn R.C., Liston A. Gentic characterization of three varieties of *Astragalus lentiginosus* (Fabaceae) // Brittonia. 2005. Vol. 54. № 4. P. 334–344.

Konichenko E.S., Selyutina I.Yu., Dorogina O.V. IAPT/IOPB chromosome data 14 // Taxon. 2012. Vol. 61. № 6. P. 1338–1339. E12–E13.

Konichenko E.S., Selyutina I.Yu., Dorogina O.V., Sandanov D.V. Karyotype studies endemic plant species *Astragalus sericeocanus* Gontsch.

(Fabaceae) around Lake Baikal, Siberia // *Caryologia*. 2014. Vol. 67. № 2. P. 172–177.

Krivenko D.A., Kazanovsky S.G., Verkhozina A.V., Chernova O.D., Dymshakova O.S., Turskaya A.L. IAPT/IOPB chromosome data 15 // *Taxon*. 2013b. Vol. 62. № 5. P. 1077–1078. E. 15–18.

Krivenko D.A., Kotseruba V.V., Kazanovsky S.G., Verkhozina A.V., Chernova O.D. IAPT/IOPB chromosome data 16 // *Taxon*. 2013a. Vol. 62. № 6. P. 1356–1358. E. 4–8.

Krivenko D.A., Kotseruba V.V., Kazanovsky S.G., Verkhozina A.V., Stepanov A.V. IAPT/IOPB chromosome data 11 // *Taxon*. 2011. Vol. 60. № 4. P. 1222. E. 12–13.

Krivenko D.A., Kotseruba V.V., Kazanovsky S.G., Verkhozina A.V., Elisafenko T.V., Stepantsova N.V., Belyaev A.Yu. IAPT/IOPB chromosome data 19 // *Taxon*. 2015. Vol. 64. (в печати)

Krivenko D.A., Mikhaylova Y.V., Kulakova N.V., Verkhozina A.V., Machs E.M., Kotseruba V.V. ITS intragenomic polymorphism in *Astragalus* section *Hemiphaca* from Baikal Siberia // *Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution: Proceeding of the V International Young scientists conference, dedicated to 160 anniversary from the birth of professor Frants Kamenskiy*. Odessa: Pechatniy dom. 2011. P. 156.

Kumar S., Dudley J., Nei M., Tamura K. MEGA: A biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences // *Brief. Bioinf.* 2008. Vol. 9. № 4. P. 299 – 306.

Lavin M., Herendeen P.S., Wojciechowski M.F. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary // *Syst. Biol.* 2005. Vol. 54. № 4. P. 575–594.

Ledebour C.F. *Flora Rossica sive enumeratio plantarum in totis imperiikossici provinciis Europeis, Asiaticis et Americanis hucusque*

observatarum. Stuttgartiae: Sumtibus librariae E. Schweizerbart. 1742. Vol. 1. 812 p.

Linnaeus C. The Species of Plants. Laurentius Salvius. 1753. T. 1. 1200 p.

Marhold K., Martonfi P., Mered'a P. jun., Mraz P. Chromosome number survey of the ferns and flowering plants of Slovakia. Bratislava: Veda. 2007. 649 p.

Medicus F.K. Vorlesunger Churpfälzischen Physi-Öconomischen Gesellschaft. Mannheim. 1787. 200 p.

Murphy R.W., Sites J.W., Buth D.G., Haufler C.H. Proteins I: Isozyme Electrophoresis // Molecular Systematics. Massachusetts, USA: Sinauer Associates, Inc. Publ. 1990. P. 45–126.

Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89. № 3. P. 583–590.

Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. Vol. 106. № 949. P. 283–292.

Nei M. Molecular evolutionary genetics. New York: Columbia University Press. 1987. 512 p.

Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam: North-Holland Publ. Co. 1975. 288 p.

Nishikawa T. Chromosome atlas of flowering plants in Japan. Tokyo: National Science Museum. 2008. 706 p.

Osaloo S.K., Maassoumi A.A., Murakami N. Molecular systematics of the genus *Astragalus* L. (Fabaceae): Phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers and chloroplast gene *ndhF* sequences // Plant Syst. Evol. 2003. Vol. 242. № 1–4. P. 1–32.

Osaloo S.K., Maassoumi A.A., Murakami N. Molecular systematics of the Old World *Astragalus* (Fabaceae) as inferred from nr DNA ITS sequence data // Brittonia. 2005. Vol. 57. № 4. P. 367–381.

Pallas P.S. Species astragalorum descriptae et iconibus coloratis illustratae, cum appendice. Lipsiae: G. Martini. 1800. 124 p.

Podlech D. Beitrage zur Kenntnis der Gattung *Astragalus* L. (*Leguminosae*) III. Einige neue Arten aus dem Iran, aus Afganistan und Turkestan // Mitt. Bot. Staatsamml. 1988. Vol. 27. P. 51–64

Podlech D. Zur Taxanomic und Nomenklatur der Tragacanthoiden Astragali // Mitt. Bot. Staats. 1983. Vol. 19. P. 1–23.

Podlech D., Sytin A. Typification of Russian and some other species of *Astragalus* // Sendtnera. 1996. Vol. 3. P. 149–176.

Podlech D., Zarre Sh. A taxonomic revision of the genus *Astragalus* L. (*Leguminosae*) in the Old World. Vienna: Natural History Museum. 2013. Vol. 1–3. 2439 p.

Probatova N.S., Kazanovsky S.G., Shatohina A.V., Rudyka E.G., Verkhozina A.V., Krivenko D.A. IAPT/IOPB chromosome data 14 // Taxon. 2012. Vol. 61. № 6. P. 1342–1344. E. 23–28.

Probatova N.S., Verkhozina A.V., Rudyka E.G., Krivenko D.A. IAPT/IOPB chromosome data 16 // Taxon. 2013. Vol. 62. № 6. P. 1360–1361. E. 13–14.

Raunkiaer C. Plant life forms. Oxford: Clarendon Press. 1937. 104 p.

Riahi M., Zarre S., Maassoumi A.A., Osaloo S.K., Wojciechowski M.F. Towards a phylogeny for *Astragalus* section *Carpini* (Fabaceae) and its allies based on nuclear and plastid DNA sequences // Plant Syst. Evol. 2011. Vol. 293. № 1–4. P. 119–133.

Ridgway K.P., Duck J.M., Young P.W. Identification of roots from grass swards using PCR-RFLP and FFLP of the plastid trnL (UAA) intron // BMC Ecology. 2003. Vol. 3. № 8. P. 3–8.

Rolf F.J. NTSYSpc numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.0. User guide. Applied Biostatistics. Inc. Setauret. New York. 1998. 37 p.

Rousset F. Genepop'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux // *Mol. Ecol. Res.* 2008. Vol. 8. № 1. P. 103–106.

Saghai-Marooft M.A., Soliman K.M., Jorgensen R.A., Allard R.W. Ribosomal DNA spacer length polymorphism in barley: Mendelian inheritance, chromosomal location and population dynamics // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 1984. Vol. 81. № 24. P. 8014–8018.

Sanger F., Nicklen S., Coulson A.R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1977. Vol. 74. № 12. P. 5463–5467.

Sneath P.H., Sokal R.R. *Numerical Taxonomy*. San Francisco: W.H. Freeman and Company. 1973. 573 p.

Swofford D.L., Selander R.B. BIOSYS_1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // *J. Heredity*. 1981. Vol. 72. № 4. P. 281–283.

Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // *Mol. Biol. Evol.*, 2011. Vol. 28. № 10. P. 2731–2739.

Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // *NAR*. 1994. Vol. 22. № 22. P. 4673–4680.

Tournefort J.P. *Corollarium institutionum rei herbariae*. – Parisiis: Typographia Regia. 1703. 73 p.

Turczaninov N. Flora baicalensi-dahurica seu description plantarum in regionibus cis- et transbaicalensibus atque in Dahuria sponte nascentium // *Bull. Soc. Nat. Moscou*. 1842. Vol. 15. № 4. P. 711–796.

Turczaninov N.S. *Catalogus plantarum in regionibus baicalensibus et in Dahuria sponte crescentium* // *Bull. Soc. Nat. Moscou*. 1838. Vol. 11. № 1. P. 84–107.

Vucetich J.A., Waite T.A. Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: null hypotheses for landscape conservation genetics // *Conserv. Genetics*. 2003. Vol. 4. № 5. P. 639–645.

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // *PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications*. San Diego: Academic Press. 1990. P. 315–322.

Wojciechowski M.F. *Astragalus* (*Fabaceae*): A molecular phylogenetic perspective // *Brittonia*. 2005. Vol. 57. № 4. P. 382–396.

Wojciechowski M.F., Sanderson M.J., Hu J. Evidence on the monophyly of the *Astragalus* (*Fabaceae*) and its major subgroups based on nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA trnL intron data // *Sys. Bot.* 1999. Vol. 24. № 3. P. 409–437.

Yakovlev G.P., Sytin A.K., Roskov Yu.R. Legumes of Northern Eurasia: A checklist. Kew: Roy. bot. gardens Kew. 1996. 724 p.

Yip P.Y., Kwan H.S. Molecular identification of *Astragalus membranaceus* at the species and locality levels // *J. Ethnopharmacology*. 2006. Vol. 106. № 2. P. 222–229.

Zarre M.S., Podlech D. Problems in the Taxonomy of Tragacanthic *Astragalus* // *Sendtnera*. 1997. Vol. 4. P. 243–250.

Zarre S., Azani N. Perspectives in taxonomy and phylogeny of the genus *Astragalus* (*Fabaceae*): a review // *Prog. Biol. Sci.* 2013. Vol. 3. № 1. P. 1–5.

Zhu X.Y. Revision of the *Astragalus penduliflorus* complex (*Leguminosae* – *Papilionoidae*) // *Nord. J. Bot.* 2005. Vol. 23. № 3. P. 283–294.