Вавиловский журнал генетики и селекции
Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2026;30(7):1006-1013

doi 10.18699/vjgb-26-102

Морфогенетический анализ редкого вида *Dentaria sibirica* (Brassicaceae) в Южной Сибири

Е.В. Жмудь [1] ✉, И.Н. Кубан [1], А.А. Ачимова [2], Д.А. Кривенко [3], А.В. Кабанов [4], О.В. Дорогина [1]

[1] Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия
[2] Алтайский филиал Центрального сибирского ботанического сада Сибирского отделения Российской академии наук «Горно-Алтайский ботанический сад», с. Камлак, Республика Алтай, Россия
[3] Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия
[4] Главный ботанический сад Российской академии наук, Москва, Россия
✉ elenazhmu@gmail.com

Аннотация. Впервые исследована изменчивость морфогенетических показателей в ценопопуляциях (ЦП) у краснокнижного вида *Dentaria sibirica*, относящегося к корневищным поликарпикам с моноциклическими монокарпическими побегами. Исследование, проведенное в 2024 г. в выборках у цветущих особей из трех ЦП в Республике Алтай, показало наличие пластичности по важному параметру размера фотосинтетической поверхности – длине листочка сложного листа. Она достоверно ниже в ЦП2, произраставшей в условиях более высокой освещенности. У зрелых генеративных особей *D. sibirica*, представляющих собой куртины овальной формы, в ненарушенных условиях на склоне северной экспозиции с высокой естественной увлажненностью почвенного покрова в ЦП3 сформировано достоверно большее число генеративных побегов в куртине, чем в более сухом опушечном местообитании ЦП1 при наличии антропогенного воздействия, связанного с нарушением почвенного покрова. Генетическая дифференциация исследована в выборках у этих же особей из трех ЦП в Республике Алтай и одной ЦП в Республике Хакасия с использованием девяти ISSR-маркеров. В результате генетического анализа в выборках у 39 образцов растений *D. sibirica* обнаружено 17 вариантов генотипов, 9 из которых содержали уникальные фрагменты. В каждой из выборок ЦП2–ЦП4 обнаружено по 2–4 уникальных варианта генотипов, которые могут стать основой при адаптации особей этого вида в случае стрессовой ситуации, например при изменении условий среды. По данным кластерного анализа выявлено распределение особей из исследованных ЦП по четырем группам, которые сформировали отдельную кладу. Другую кладу составила группа особей, произраставших во всех четырех местонахождениях. В выборках у особей из ЦП1 уникальных фрагментов генотипов не выявлено, а особи из ЦП4 характеризовались наиболее высоким числом вариантов генотипов, содержавших уникальные фрагменты. Обнаруженная в выборках из ЦП более высокая внутрипопуляционная генетическая изменчивость, по сравнению с межпопуляционной, свидетельствует об устойчивости растений и наличии у *D. sibirica* адаптивного потенциала для дальнейшего существования этого редкого вида.

Ключевые слова: зубянка сибирская; уязвимый вид; ценопопуляции; изменчивость морфометрических признаков; генетический полиморфизм

Для цитирования: Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Ачимова А.А., Кривенко Д.А., Кабанов А.В., Дорогина О.В. Морфогенетический анализ редкого вида *Dentaria sibirica* (Brassicaceae) в Южной Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(7):1006-1013. doi 10.18699/vjgb-26-102

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (№ 126021617423-1) и Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (№ 125020905982-9).

Morphogenetic analysis of the rare species *Dentaria sibirica* (Brassicaceae) in Southern Siberia

E.V. Zhmud [1] ✉, I.N. Kuban [1], A.A. Achimova [2], D.A. Krivenko [3], A.V. Kabanov [4], O.V. Dorogina [1]

[1] Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
[2] Gorno-Altai Botanical Garden – Altai Branch of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Kamlak, Altai Republic, Russia
[3] Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia
[4] Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
✉ elenazhmu@gmail.com

Abstract. Variability of morphogenetic parameters in cenopopulations (CPs) of the Red Data Book species *Dentaria sibirica*, a rhizomatous polycarpic plant with monocyclic monocarpic shoots, was studied for the first time in 2024 in samples of flowering individuals from three CPs in the Altai Republic. Plasticity in leaflet length was demonstrated.

© Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Ачимова А.А., Кривенко Д.А., Кабанов А.В., Дорогина О.В., 2026
Контент доступен под лицензией Creative Commons Attribution 4.0

It was significantly lower in CP2 under higher illumination conditions. Mature generative individuals of *D. sibirica* developed a significantly higher number of generative shoots in clumps under undisturbed conditions on a northern-facing slope with high natural soil moisture in CP3 than in the dry forest-edge location of CP1 with anthropogenic impact (soil disturbance). Plasticity and genetic differentiation in samples of individuals from three CPs in the Altai Republic and one CP from the Republic of Khakassia were studied using nine ISSR markers. Genetic analysis of samples of 39 *D. sibirica* specimens revealed the presence of 17 genotype variants (nine with unique fragments). In samples from CPs 2–4, two to four unique genotype variants were detected. According to cluster analysis, the individuals from the studied CPs were distributed into four groups, which formed a separate clade. Another clade consisted of individuals that grew in all four studied localities. In the samples, no unique genotype fragments were detected in individuals from CP1, while individuals from CP4 were characterized by the highest number of genotype variants with unique fragments. The higher intra-population genetic variability found in the samples from all CPs, compared to the inter-population one, indicates the stability of plants and the presence of adaptive potential in *D. sibirica* for the further existence of this rare species.

Key words: *Dentaria sibirica*; vulnerable species; cenopopulations; morphometric trait variability; genetic polymorphism

For citation: Zhmud E.V., Kuban I.N., Achimova A.A., Krivenko D.A., Kabanov A.V., Dorogina O.V. Morphogenetic analysis of the rare species *Dentaria sibirica* (Brassicaceae) in Southern Siberia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektsii = Vavilov J Genet Breed*. 2026;30(7):1006-1013. doi 10.18699/vjgb-26-102

Введение

Зубянка сибирская – *Dentaria sibirica* (O.E. Schulz) N. Busch относится к сем. Brassicaceae, занесена в Красную книгу Российской Федерации (Дорофеев, 2024) как редкий (3) и уязвимый (У) вид. Имеет III приоритет природоохранных мер (в России по шкале МСОП – VU B2ab(ii)). Также вид занесен в Красные книги Алтайского края (Герман, 2016), Республики Хакасия (Кравцова, 2022) и Красноярского края (Степанов, Андреева, 2022) со статусом 3 (R) – реликтовый вид неморальной флоры, сокращающийся в численности. В Красной книге Республики Алтай его категория и статус – 2 (уязвимый вид, третичный реликт) (Казанцева, Ямтыров, 2017).

Местонахождение с участием *D. sibirica* включено в состав ключевых ботанических территорий Алтае-Саянского экорегиона КБТ «Абазинская» (Ключевые… территории…, 2009). Начата интродукция *D. sibirica* в СибБС ТГУ (Аильчиева и др., 2017) и в ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) (Ачимова, Елисафенко, 2024). В Алтайском крае *D. sibirica* охраняется на территориях природного парка «Ая» и памятника природы «Пещера Большая Тавдинская».

В природных условиях этот вид чаще всего произрастает на первой и второй надпойменных террасах горных рек на абсолютных высотах 330–450 м. Встречается в борах с участием березы, а также в осветленных (разреженных рубкой) темнохвойных таежных лесах (Дорофеев, 2024). Мезопетрофит. Эфемероид. Численность и состояние локальных популяций вида не изучены (Герман, 2016; Казанцева, Ямтыров, 2017; Кравцова, 2022). Сравнительный анализ внутри- и межпопуляционной изменчивости как по морфологическим, так и по генетическим признакам является одной из основных характеристик состояния редких, эндемичных и уязвимых видов.

Изменчивость морфометрических признаков и генетическую структуру в ценопопуляциях этого вида ранее не изучали. Цель данной работы – исследование морфометрической и молекулярно-генетической изменчивости для оценки состояния четырех ценопопуляций редкого вида *D. sibirica*, произрастающих в Республиках Алтай и Хакасия.

Материалы и методы

Нами изучены морфометрические характеристики особей в трех ценопопуляциях (ЦП) *D. sibirica* на абсолютных высотах 400–460 м в Республике Алтай (РА) в фазе цветения (29–30 апреля 2024 г.). Представители из ЦП1 – в верхней части (на плато) холма в пихтово-сосново-березовом редколесье в окрестностях между селами Аскат и Анос в Чемальском районе (51°31′24.2″ с. ш., 85°55′26.9″ в. д.). Особи из ЦП2 и ЦП3 исследованы в Шебалинском районе на территории Горно-Алтайского ботанического сада (ГАБС) (АЛТФ ЦСБС СО РАН; 51°37′26.4″ с. ш., 85°41′30″ в. д.), где они произрастали в естественных условиях. Представители из ЦП2 произрастали на склоне горы южной экспозиции, на опушке сосново-березового редколесья (Камлак-1), а особи из ЦП3 – в этой же географической локации, расположенной на расстоянии около 500 м от ЦП2 (Камлак-2) в смешанном сосново-березовом лесу на склоне северной экспозиции.

Dentaria sibirica – вегетативно-подвижное корневищное поликарпическое растение. Каждая особь этого вида представляет собой куртину овальной или почти округлой формы, в составе которой развиваются генеративные и вегетативные надземные монокарпические побеги. Нами исследована изменчивость морфометрических признаков в выборках только у зрелых генеративных особей, критерием которых служит развитие равных долей генеративных и вегетативных побегов в особи (Магомедмирзаев, 1990).

Изменчивость морфометрических признаков изучали в РА в каждой из трех ЦП в выборках из 10 особей (куртин), в каждой из которых измерены длина трех побегов (см), длина срединного листочка сложного листа (см), число сложных листьев и число цветков на побеге, а также изменчивость числа генеративных и вегетативных побегов, их соотношение и площадь куртин ($м^2$). Расстояние между отдельными куртинами составляло не меньше 3 м. Обсуждены только достоверные отличия средних значений морфометрических признаков (по непараметрическим критериям, $p < 0.05$).

Проведен сравнительный анализ генетической структуры в ЦП и изучена внутри- и межпопуляционная измен-

чивость с использованием ISSR-маркеров в выборках у 9–10 особей *D. sibirica* в каждой из этих трех ЦП в РА. Для молекулярно-генетических исследований были отобраны фрагменты листочков с одного побега от каждой особи в ЦП и высушены в лабораторных условиях.

Генетическая структура также исследована в выборке у особей из ЦП4 в Республике Хакасия (РХ), в окрестностях г. Абаза (53°38′12.7″ с. ш., 90°05′58.2″ в. д.) в смешанном березово-кедрово-пихтовом лесу, 22 июня 2024 г. (в фазе плодоношения).

ДНК выделена стандартными методами из воздушно-сухих листьев (Набиева и др., 2020). Для оценки генетической гетерогенности особей использовали праймеры HB10, HB12, HB14, UBS808, UBS811, UBS835, UBS857, UBS881, UBS887. Наиболее информативными оказались HB12 и UBS857, характеризовавшиеся наибольшим числом полиморфных локусов.

Анализ и визуализация морфометрических результатов проведены с помощью пакетов программ StatSoft EXCEL и STATISTICA 6.0. Генетическую изменчивость оценивали в приложении GenALEX 6.51b для StatSoft EXCEL.

Результаты

Морфометрический анализ

Сравнительный анализ изменчивости морфометрических признаков в выборках из ЦП1–ЦП3 показал, что на побегах в ЦП2 сформированы достоверно более мелкие по размеру листочки, по сравнению с ЦП1 и ЦП3 (5.1 ± 0.2, 4.2 ± 0.1, 4.8 ± 0.2 см в ЦП1–ЦП3 соответственно, $p < 0.05$) (рис. 1, *а*). Также в куртинах в ЦП1 насчитывалось достоверно более низкое число генеративных побегов, чем в куртинах особей в ЦП3 ($p < 0.05$) (см. рис. 1, *б*). Средние значения остальных признаков достоверно не различались.

Генетический анализ

В результате исследования генетической структуры выявлена внутри- и межпопуляционная изменчивость в выборках у особей *D. sibirica* из четырех ЦП по двум наиболее информативным праймерам: UBS857 (рис. 2, *а*) и HB12 (см. рис. 2, *б*).

По результатам построена дендрограмма, в верхней части которой сгруппированы 14 особей из Республики Алтай (по 7 особей из ЦП1 и ЦП2) и 5 особей из Республики Хакасия (ЦП4). В нижней части сгруппированы особи из всех изученных ЦП, в том числе 6 особей из ЦП3, сформировавшие обособленную кладу (рис. 3).

Согласно статистическому анализу AMOVA, проведенному с помощью программы GenALEX, внутрипопуляционная генетическая изменчивость в выборках из ЦП *D. sibirica* практически вдвое превышала межпопуляционную, что составило 66 и 34 % соответственно. Наиболее высока доля полиморфных локусов в ЦП2 и ЦП3 (с. Камлак) (табл. 1).

Таким образом, у особей в выборках из этих ЦП нами отмечены самые высокие показатели индекса Шеннона (I) и наибольшее число эффективных аллелей (Ne) (табл. 2).

Выявлена также изменчивость по разнообразию вариантов генотипов в ЦП у *D. sibirica*. Минимальным разнообразием характеризовались особи этого вида в выборке из ЦП1 (окрестности с. Аскат), а более высоким – особи из ЦП2 (РА, Камлак-1) (табл. 3).

В целом в выборках из ЦП *D. sibirica* нами выявлено 17 вариантов генотипов. Из них 8 повторяющихся (A–H). Девять вариантов генотипов (№ 22, 25, 28, 34, 36, 43, 45, 46, 48) содержали уникальные фрагменты (1–9) (см. табл. 3). Уникальные фрагменты обнаружены у особей из ЦП2–ЦП4, а отсутствовали они в выборке у особей из ЦП1.

Обсуждение

Среда влияет не только на видовое разнообразие растений, но и на внутривидовые индивидуальные характеристики, отражающие адаптацию вида к внешним условиям (Yan et al., 2024). Внутривидовая изменчивость свидетельствует о гетерогенности вида и считается фундаментальным фактором процесса эволюции (Akhter at al., 2025). Проведенное нами изучение морфометрических характеристик побегов у *D. sibirica* показало наличие пластичности по важному параметру размера фотосинтетической поверхности – длине листочка сложного листа. Известно, что ее сокращение может происходить у растений в условиях

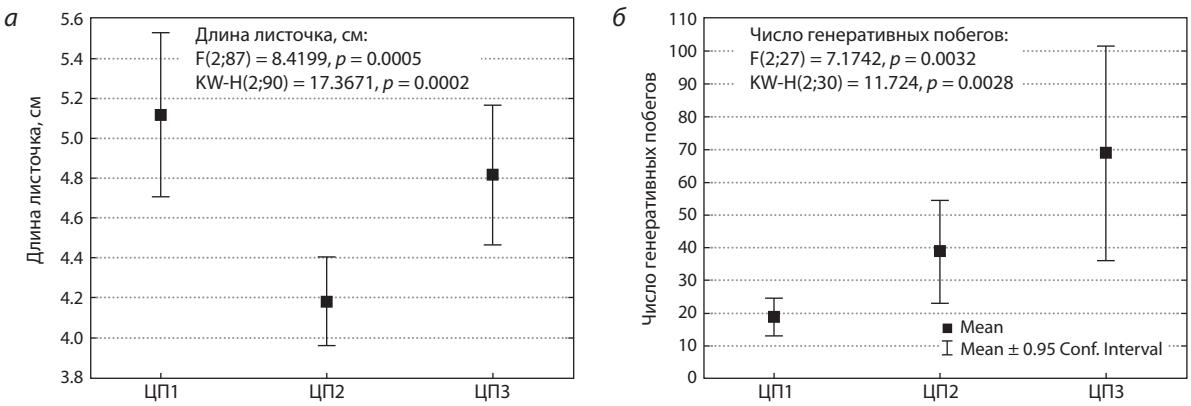


Рис. 1. Изменчивость длины листочков (*а*) и числа генеративных побегов (*б*) в выборках у особей *D. sibirica* в Республике Алтай в 2024 г.

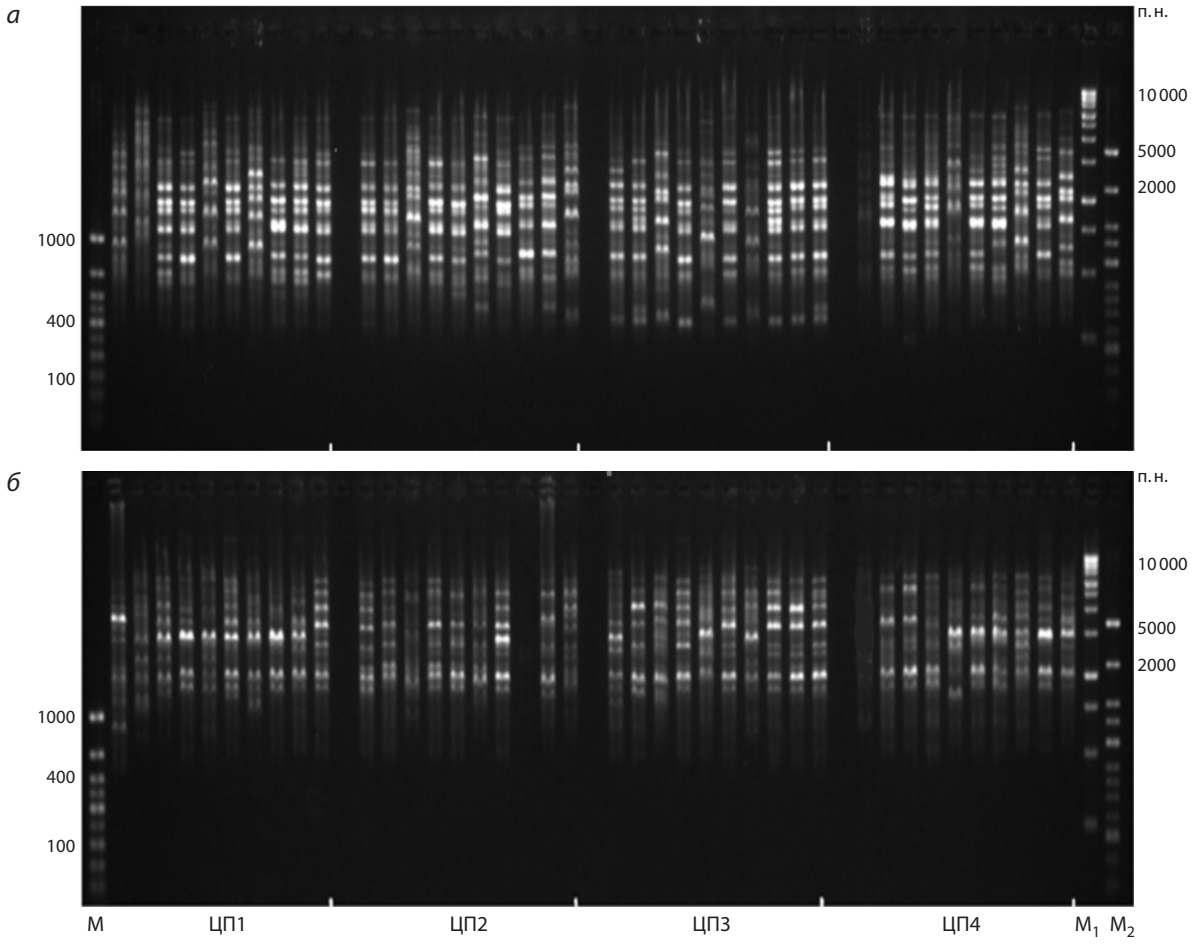


Рис. 2. Электрофореграммы продуктов амплификации фрагментов ДНК, полученные при использовании праймеров UBS857 (*а*) и HB12 (*б*), в ЦП *D. sibirica* в Республиках Алтай (ЦП1–ЦП3) и Хакасия (ЦП4).

ЦП1 – РА, Аскат; ЦП2 – РА, Камлак-1; ЦП3 – РА, Камлак-2; ЦП4 – Хакасия, окрестности г. Абаза; М–$М_2$ – маркеры.

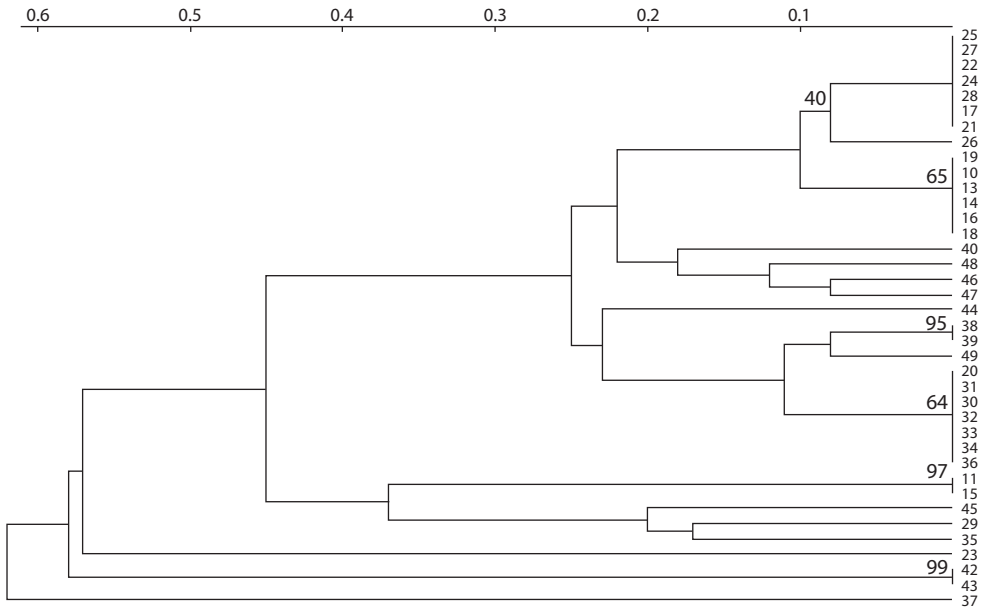


Рис. 3. Дендрограмма UPGMA распределения особей *D. sibirica* в группы по сходству генетической структуры на основе данных по ISSR-спектрам с праймерами UBS857 и HB12.

ЦП1 (особи № 10–19) – РА, Аскат; ЦП2 (особи № 20–29) – РА, Камлак-1; ЦП3 (особи № 30–39) – РА, Камлак-2; ЦП4 (особи № 40–49) – РХ. В узлах указана величина бутстреп-поддержки.

Таблица 1. Доля полиморфных локусов (P, %) в выборках из ЦП *D. sibirica* в Республиках Алтай и Хакасия

Ценопопуляция	P (%)
ЦП1	55.6
ЦП2	88.9
ЦП3	88.9
ЦП4	55.6
M ± m	72.2 ± 9.6

Примечание. M – среднее значение; m – ошибка среднего.

более высокой освещенности (Закурин и др., 2020). Формирование достоверно более коротких листочков у представителей из ЦП2, вероятно, обусловлено произрастанием в опушечной части леса на более освещенном склоне южной экспозиции, по сравнению с местонахождениями особей из ЦП1 и ЦП3.

Достоверно меньшее число генеративных побегов у особей в ЦП1, по сравнению с ЦП3, может объясняться нарушением почвенного покрова и формирования корневищ в связи с недавней прокладкой ЛЭП в этом местообитании. По литературным данным, нарушение почвенного покрова, происходившее даже в течение предыдущих 10–25 лет,

Таблица 2. Показатели генетического разнообразия в выборках из ЦП *D. sibirica* в Республиках Алтай и Хакасия

Ценопопуляция	Na	Ne	I	He	uHe
ЦП1	1.33 ± 0.29	1.37 ± 0.16	0.29 ± 0.11	0.20 ± 0.08	0.21 ± 0.08
ЦП2	1.89 ± 0.11	1.51 ± 0.11	0.46 ± 0.08	0.31 ± 0.06	0.32 ± 0.06
ЦП3	1.89 ± 0.11	1.52 ± 0.13	0.44 ± 0.09	0.30 ± 0.07	0.31 ± 0.07
ЦП4	1.33 ± 0.29	1.48 ± 0.16	0.36 ± 0.11	0.26 ± 0.08	0.27 ± 0.09

Примечание. Данные представлены как M ± m, где M – среднее значение; m – ошибка среднего. Na – число различных аллелей; Ne – число эффективных аллелей; I – индекс Шеннона; He – ожидаемая гетерозиготность; uHe – несмещенная ожидаемая гетерозиготность.

Таблица 3. Варианты генотипов в выборках из ЦП *D. sibirica* в Республиках Алтай и Хакасия

Номер образца	Ценопопуляция	Варианты генотипов (g)	Число вариантов генотипов	Обозначение вариантов генотипов
10, 14	ЦП1	010100010g	2	A
12, 13, 15, 17–19	ЦП1	010111100g	6	B
16 27	ЦП1 ЦП2	011101100g	2	C
29 30–33, 35, 37–39	ЦП2 ЦП3	011101101g	9	D
20, 21, 23, 24	ЦП2	011111100g	4	E
41, 42	ЦП4	101101100g	2	F
40, 47	ЦП4	111101100g	2	G
26 44	ЦП2 ЦП4	111111100g	2	H
36	ЦП3	000110001g	1	1*
25	ЦП2	011111110g	1	2
22	ЦП2	101000100g	1	3
48	ЦП4	111010100g	1	4
43	ЦП4	111100000g	1	5
28	ЦП2	111101010g	1	6
34	ЦП3	111110010g	1	7
45	ЦП4	111110100g	1	8
46	ЦП4	111111000g	1	9

* 1–9 – варианты генотипов, содержащих уникальные фрагменты.

отрицательно влияет на все показатели подроста, в частности, у ряда древесных пород (Tavankar et al., 2024).

В комплексе исследований устойчивости редких видов растений более широкие возможности появляются при использовании консервативных ДНК-маркеров полиморфизма для определения их молекулярно-генетической структуры.

Согласно данным C. Schmidt с коллегами (2023), генетическое разнообразие (GD, genetic diversity) представляет собой необходимое условие эволюционных изменений у всех видов организмов. Популяции, лишенные генетической изменчивости, не способны эволюционировать в ответ на новые условия окружающей среды (например, при изменении климата) и, следовательно, могут столкнуться с повышенным риском вымирания. Существует необходимость в разработке критериев, предназначенных для оценки GD с целью обоснования политики охраны природы. Результаты, основанные на исследованиях GD, предоставляют полезную информацию о внутривидовой изменчивости с использованием стандартных методов, для того чтобы охарактеризовать и сохранить эндемичные и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений (Schmidt et al., 2023).

Ценность исследований GD для выживания видов в природных популяциях заключается в том, что нейтральная вариация гена может впоследствии, при изменении условий среды, стать адаптивной (de Lafontaine et al., 2018). Согласно работе M. Chung с коллегами (2023), виды с более высоким риском исчезновения, как правило, характеризуются более низкими показателями GD по всем типам маркеров. Поэтому, по мнению авторов, в качестве основного критерия при последующей разработке актуальных стратегий в области охраны природы для редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений следует изучать, прежде всего, нейтральную генетическую изменчивость. При изменении условий окружающей среды популяция с более высокими параметрами GD с большей вероятностью адаптируется к новой среде. Таким образом, сохранение GD может существенно повысить шансы на выживание вида в течение более продолжительного времени (Chung et al., 2023).

Так, например, у *Prunus armeniaca* var. *ansu* Maxim., не являющегося редким видом, согласно анализу молекулярной дисперсии (AMOVA), отмечен высокий уровень GD внутри популяции (83 %) и низкий – между популяциями (17 %). Высоким оказалось и среднее значение индекса Шеннона (1.670) (Chen et al., 2022). Исследование GD с использованием ISSR-маркеров в популяциях у *Dioscorea alata* L., не относящегося к редким видам, с помощью индекса Шеннона (0.264) показало, что внутригрупповая вариабельность значительно превышала межгрупповую (86 и 14 % соответственно). В связи с этим уровень GD у *D. alata* авторами оценен как высокий (Castañeda-Cardona et al., 2020). Подобные исследования, проведенные для *Polygonatum verticillatum* All., тоже показали высокий уровень GD, так как, согласно AMOVA, 78 % разнообразия распределяется внутри популяций и лишь 22 % – между популяциями (Suyal et al., 2021).

В результате изучения четырех популяций *Salix taishanensis* C. Wang & C.F. Fang, редкого древесного китайского эндемика, обнаружен низкий уровень GD, на что, по мнению авторов (Liu et al., 2020), указывают невысокие индексы Нея (H = 0.2227) и Шеннона (I = 0.3505), а также то, что 79.7 % изменчивости распределено между популяциями и только 20.3 % приходится на генетическую изменчивость внутри популяций *S. taishanensis*. Выявленное низкое генетическое разнообразие для лекарственного растения *Saussurea obvallata* Kitam. послужило основой для определения необходимости разработки стратегии сохранения этого вида (Zhang et al., 2025).

Ранее проведенные нами исследования генетической изменчивости в ЦП редкого для Республики Алтай вида *Adonis villosa* Ledeb. показали наличие всего четырех вариантов генотипов в выборках у 40 особей из шести ЦП, а также высокое сходство по распределению ISSR-маркеров между ЦП (97 %) и низкое – внутри популяций (3 %), обусловленное изолированностью изученных ЦП от основного ареала вида, что подтвердило уязвимость особей из данных ЦП (Zhmud et al., 2024).

Согласно ранее полученным нами данным, при исследовании генетического полиморфизма у особей из семи ЦП *Rhodiola rosea* L. в Республике Алтай наибольшим генетическим разнообразием (0.53 и 0.56 соответственно) отличались представители из двух ЦП, произраставших в ненарушенных условиях в Катунском заповеднике и у подножия горы Красная. Они характеризовались также высокими показателями числа эффективных аллелей, индекса Шеннона, доли и числа полиморфных локусов. Анализ AMOVA показал, что внутрипопуляционная изменчивость в выборках у *R. rosea* несколько превышала межпопуляционную (52 и 48 % соответственно) (Кубан и др., 2023), что ниже, чем полученные нами результаты данного анализа для *D. sibirica*.

Таким образом, особи *D. sibirica* в выборках из исследованных ЦП характеризуются определенной морфологической и генетической изменчивостью. У представителей из ЦП1 обнаружены только три повторяющихся варианта генотипов, не выявлено уникальных вариантов генотипов, отмечен низкий уровень генетического разнообразия и развивалось достоверно более низкое число побегов у особей, что может свидетельствовать о ее уязвимом статусе в настоящее время. В каждой из выборок из ЦП2–ЦП4 выявлено по два-четыре уникальных варианта генотипов, которые могут стать основой, например, при стрессовой адаптации особей *D. sibirica* в случае изменения условий. На основании проведенного нами анализа можно заключить, что вдвое более высокая внутрипопуляционная изменчивость особей *D. sibirica*, по сравнению с межпопуляционной, указывает на их генетическую гетерогенность и устойчивость в данных ценопопуляциях.

Заключение

В результате исследования неморального реликта, Алтае-Западно-Саянского эндемика *D. sibirica*, выявлено наличие высокой вариабельности морфометрических признаков и генетической изменчивости в выборках у особей из ЦП

в Республиках Алтай и Хакасия в 2024 г. Обнаружено наличие пластичности по одному из важных параметров размера фотосинтетической поверхности – длине листочка сложного листа. В условиях более высокой освещенности она достоверно ниже. При более высокой естественной увлажненности и отсутствии антропогенных нарушений почвенного покрова на склоне северной экспозиции у *D. sibirica* сформировано большее число генеративных побегов, чем в местообитании с антропогенным воздействием. По размеру и плотности куртин достоверных отличий у представителей *D. sibirica* не установлено.

На основании проведенного нами генетического анализа показано сравнительно высокое число вариантов генотипов у растений этого вида. Отмечено их распределение по двум группам алтайского происхождения и группе особей из Хакасии с наиболее высоким числом уникальных вариантов генотипов. Обнаруженная более высокая внутрипопуляционная изменчивость, по сравнению с межпопуляционной, свидетельствует об устойчивости растений в исследованных ЦП *D. sibirica* и наличии адаптивного потенциала для дальнейшего существования этого редкого вида.

Список литературы / References

Аильчиева А.О., Ачимова А.А., Катаева Т.Н., Овчинников Ю.Н. *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch – Зубянка сибирская. В: Интродукция растений природной флоры Сибири. Новосибирск, 2017;136. Доступно: http://www.kuzbs.ru/images/stories/pdf/izdania/introdukciya_rasteniy.pdf
[Ail'chieva A.O., Achimova A.A., Kataeva T.N., Ovchinnikov Yu.N. *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch – Siberian toothwort. In: Plant Introduction of Siberian Native Flora. Novosibirsk, 2017; 136. Available at: http://www.kuzbs.ru/images/stories/pdf/izdania/introdukciya_rasteniy.pdf (in Russian)]

Ачимова А.А., Елисафенко Т.В. *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch – Зубянка сибирская. В: Интродукция редких и исчезающих видов растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: СО РАН, 2024;261-262. Доступно: https://biosoil.ru/publications/22399
[Achimova A.A., Elisafenko T.V. *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch – Siberian toothwort. In: Introduction of Rare and Endangered Plant Species of Siberia and the Far East. Available at: https://biosoil.ru/publications/22399 (in Russian)]

Герман Д.А. *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch – Зубянка сибирская. В: Красная книга Алтайского края. Т. 1. Барнаул, 2016;84-85. Доступно: https://altairegion22.ru/territory/o-krae/info/redbook/redbook-t-1-2016.pdf
[German D.A. *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch. In: Red Data Book of Altai Krai. Vol. 1. Barnaul, 2016;84-85. Available at: https://altairegion22.ru/territory/o-krae/info/redbook/redbook-t-1-2016.pdf (in Russian)]

Дорофеев В.И. Зубянка сибирская *Dentaria sibirica* (O.E. Schulz) N. Busch. В: Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. М., 2024;171. Доступно: https://mnr.gov.ru/upload/medialibrary/e89/2dqcv60rh57pfbu14zf2qw32kgn8eq7u/KK_RF_2024_flora.pdf
[Dorofeev V.I. *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch – Siberian toothwort. In: Red Data Book of the Russian Federation. Plants and Fungi. Moscow, 2024;171. Available at: https://mnr.gov.ru/upload/medialibrary/e89/2dqcv60rh57pfbu14zf2qw32kgn8eq7u/KK_RF_2024_flora.pdf (in Russian)]

Закурин А.О., Щенникова А.В., Камионская А.М. Светокультура растениеводства защищенного грунта: фотосинтез, фотоморфогенез и перспективы применения светодиодов. *Физиология растений*. 2020;67(3):246-258. doi 10.31857/S0015330320030227
[Zakurin A.O., Shchennikova A.V., Kamionskaya A.M. Artificial-light culture in protected ground plant growing: photosynthesis, photomorphogenesis, and prospects of LED application. *Russ J Plant Physiol.* 2020;67(3):413-424. doi 10.1134/S102144372003022X]

Казанцева Л.М., Ямтыров М.Б. Зубянка сибирская – *Dentaria sibirica* (O.E. Schulz) N. Busch (*Cardamine glanduligera* O. Schwarz). В: Красная книга Республики Алтай (растения). Горно-Алтайск, 2017;79-80
[Kazantseva L.M., Yamtyrov M.B. *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch – Siberian toothwort. In: Red Data Book of the Altai Republic (Plants). Gorno-Altaisk, 2017;79-80 (in Russian)]

Ключевые ботанические территории Алтае-Саянского экорегиона: опыт выделения. Новосибирск, 2009
[Key Botanical Areas of the Altai-Sayan Ecoregion: Experience of Identification. Novosibirsk, 2009 (in Russian)]

Кравцова Л.П. Зубянка сибирская – *Dentaria sibirica* (O.E. Schulz) N. Busch. В: Красная книга Республики Хакасия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. М., 2022;101
[Kravtsova L.P. Siberian toothwort – *Dentaria sibirica* (O.E. Schulz) N. Busch. In: Red Data Book of the Republic of Khakassia: The Rare and Endangered Species of Plants and Fungi. Moscow, 2022; 101 (in Russian)]

Кубан И.Н., Жмудь Е.В., Ачимова А.А., Дорогина О.В. Генетическая дифференциация *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) в Республике Алтай по ISSR-маркерам. *Экологические системы и приборы*. 2023;4:3-10. doi 10.25791/esip.4.2023.1361
[Kuban I.N., Zhmud E.V., Achimova A.A., Dorogina O.V. Genetic differentiation of *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) by ISSR markers in the Altai Republic. *Ecol Syst Devices.* 2023;4:3-10. doi 10.25791/esip.4.2023.1361 (in Russian)]

Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М., 1990
[Magomedmirzaev M.M. Introduction to Quantitative Morphogenetics. Moscow, 1990 (in Russian)]

Набиева А.Ю., Жмудь Е.В., Кубан И.Н., Дорогина О.В. Морфометрический и молекулярный анализ популяции *Cypripedium* × *ventricosum* (Orchidaceae) в Новосибирской области. *Ботанический журнал*. 2020;105(6):597-603. doi 10.31857/S0006813620060058
[Nabieva A.Yu., Zhmud E.V., Kuban I.N., Dorogina O.V. Morphometric and molecular analysis of *Cypripedium* × *ventricosum* (Orchidaceae) population in the Novosibirsk Region. *Botanicheskii Zhurnal.* 2020;105(6):597-603. doi 10.31857/S0006813620060058 (in Russian)]

Степанов Н.В., Андреева Е.Б. Зубянка сибирская *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch (1939). В: Красная книга Красноярского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Красноярск, 2022;135. Доступно: http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/2022/Krasnaya%20kniga%20Krasnoyarskogo%20kraya%20Rasteniya%20(1).pdf
[Stepanov N.V., Andreeva E.B. Siberian toothwort – *Dentaria sibirica* (O.E. Schultz) N. Busch. (1939). In: Red Data Book of the Krasnoyarsk Krai. Vol. 2. The Rare and Endangered Species of Plants and Fungi. Krasnoyarsk, 2022;135. Available at: http://mpr.krskstate.ru/dat/File/3/2022/Krasnaya%20kniga%20Krasnoyarskogo%20kraya%20Rasteniya%20(1).pdf (in Russian)]

Akhter A., Khan M.R., Wani A.B., Saggoo M.I.S., Nawchoo I.A. Morphological and genetic diversity of endangered *Lavatera cachemiriana* Cambess populations along an altitudinal gradient of Kashmir Himalayas. *Discov Plants*. 2025;2:62. doi 10.1007/s44372-025-00148-w

Castañeda-Cardona C.C., Morillo-Coronado Y., Morillo A.C. Assessing the genetic diversity of *Dioscorea alata* and related species from Colombia through inter-simple sequence repeat (ISSR) markers. *Chil J Agric Res.* 2020;80(4):608-616. doi 10.4067/S0718-58392020000400608

Chen J., Liu Q., Lu C., Liu Q., Pan J., Zhang J., Dong S. Genetic diversity of *Prunus armeniaca* L. var. *ansu* Maxim. germplasm revealed by simple sequence repeat (SSR) markers. *PLoS One*. 2022;17(6): e0269424. doi 10.1371/journal.pone.0269424

Chung M.Y., Meril J., Li J., Mao K., López-Pujo J., Tsumura Y., Chung M.G. Neutral and adaptive genetic diversity in plants: an overview. *Front Ecol Evol.* 2023;11:1116814. doi 10.3389/fevo.2023.1116814

de Lafontaine G., Napier J.D., Petit R.J., Hu F.S. Invoking adaptation to decipher the genetic legacy of past climate change. *Ecology*. 2018;99(7):1530-1546. doi 10.1002/ecy.2382

Liu H., Zang F., Wu Q., Ma Y., Zheng Y., Zang D. Genetic diversity and population structure of the endangered plant *Salix taishanensis* based on CDDP markers. *Glob Ecol Conserv.* 2020;24:e01242. doi 10.1016/j.gecco.2020.e01242

Schmidt C., Hoban S., Hunter M., Paz-Vinas I., Garroway C.J. Genetic diversity and IUCN Red List status. *Conserv Biol.* 2023;37(4): e14064. doi 10.1111/cobi.14064

Suyal R., Jugran A.K., Rawal R.S., Bhatt I.D. Morphological, phytochemical and genetic diversity of threatened *Polygonatum verticillatum* (L.) All. populations of different altitudes and habitat types in Himalayan region. *Physiol Mol Biol Plants*. 2021;27(8):1795-1809. doi 10.1007/s12298-021-01044-9

Tavankar F., Venanzi R., Nikooy M., Lo Monaco A., Picchio R., Naghdi R. The influence of logging-related soil disturbance on pioneer tree regeneration in mixed temperate forests. *Plants*. 2024;13(15): 2149. doi 10.3390/plants13152149

Yan J., He Y., Jiao M., Guo Y., Xie P., Chen D., Liu Q., Liu Y., Wu P. Leaf trait network variations with woody species diversity and habitat heterogeneity in degraded karst forests. *Ecol Indic.* 2024;160: 111896. doi 10.1016/j.ecolind.2024.111896

Zhang S., Wang S., Wang S., Su H., De J. Genetic diversity and metabolic profile of Tibetan medicinal plant *Saussurea obvallata. Genes.* 2025;16(5):593. doi 10.3390/genes16050593

Zhmud E.V., Kuban I.N., Achimova A.A., Papina O.N., Dorogina O.V. Variability of morphometric parameters in *Adonis villosa* Ledeb. (Ranunculaceae) and its genetic differentiation based on ISSR markers in the Altai Republic. *Contemp Probl Ecol*. 2024;17(4):557-565. doi 10.1134/S1995425524700355

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 17.11.2025. После доработки 14.07.2026. Принята к публикации 15.07.2026.