

Генетическое разнообразие и дифференциация популяций сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии

А. К. ЭКАРТ¹, А. Я. ЛАРИОНОВА¹, К. Г. ЗАЦЕПИНА², А. Н. КРАВЧЕНКО¹,
С. ЖАМЪЯНСУРЭН³, И. В. ТИХОНОВА¹, В. В. ТАРАКАНОВ²

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28
E-mail: ekart@pochta.ru

² Западно-Сибирский филиал Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
630082, Новосибирск, ул. Жуковского, 100/1
E-mail: tarh012@mail.ru

³ Институт ботаники АНМ
210523, Монголия, Улан-Батор
E-mail: jonon111@yahoo.com

Статья поступила 03.04.2013

АННОТАЦИЯ

В статье представлены результаты исследования генетического разнообразия, структуры и степени дифференциации островных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей на территории Южной Сибири (юг Красноярского края, республики Хакасия, Тыва, Бурятия) и в северо-восточной части Монголии, полученные на основании анализа 20 изоэнзимных локусов.

Ключевые слова: сосна, Южная Сибирь, Монголия, генетическое разнообразие, дифференциация, изоэнзимные локусы.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одним из наиболее распространенных лесобразующих видов хвойных в Евразии [Бобров, 1978]. Ее ареал простирается от 37 до 70° с. ш. и от атлантического побережья до 120° в. д. [Правдин, 1964]. В пределах своего ареала сосна обыкновенная произрастает в различных почвенно-климатических условиях и существенно различается по морфологическим, эколого-физиологическим и лесоводственным характеристикам. Она образует свыше 20 географических рас и около 100 форм и разновидностей [Козубов, Мура-

това, 1986]. Наиболее полная информация об изменчивости и внутривидовой дифференциации сосны обыкновенной содержится в монографии Л. Ф. Правдина [1964].

Сосну, произрастающую в южной части ареала вида (южнее 52° с. ш.) в основном в виде изолированных островных массивов, Л. Ф. Правдин [1964] выделил в качестве подвида – сосны степной или кулундинской (*P. s. ssp. kulundensis* Sukachew). Однако имеющиеся в литературе данные об изменчивости и дифференциации популяций, расположенных в степной и лесостепной зонах в пре-

делах обозначенного ареала кулундинской сосны [Мамаев, 1972; Санникова, 1975; Ирошников, 1977; Бобров, 1978; Чудный, 1978; Сосна обыкновенная..., 1988; Семериков и др., 1993; Шигапов и др., 1995; Дворецкий, 1997; Петрова и др., 2000; Петрова, Санников, 2001; Ларионова, 2002; Санников, Петрова, 2003; Тихонова, 2003; Филиппова и др., 2006; Немченко, 2007; Экарт, Ларионова, 2010; Милютин и др., 2010 и др.] противоречивы и не позволяют дать однозначный ответ на вопрос о правомерности их выделения в ранге подвида. Вероятно, это связано с фрагментарностью полученных данных, небольшой выборкой изученных популяций, неоднородностью популяций в различных географических районах ареала подвида, условностью намеченной по координатам северной широты границы ареала кулундинского подвида, слабой изученностью степени обособленности этого подвида от других выделенных подвигов сосны, в частности сибирского подвида – *P. s. ssp. sibirica* Ldb. Для подтверждения особого внутривидового статуса сосны обыкновенной из южной части ее ареала необходимо провести более масштабные исследования генетической структуры популяций из этих районов. Цель данной работы – изучение генетического разнообразия, структуры и степени генетической дифференциации

популяций сосны обыкновенной, произрастающей в разных географических районах на территории Южной Сибири и Монголии, на основе анализа изоэнзимных локусов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в южной части ареала сосны обыкновенной от 47°49' до 54°24' с. ш. и от 89°59' до 112°63' в. д. (южные районы Красноярского края, республики Тыва, Хакасия, Бурятия и северо-восток Монголии). Всего на этой территории проанализировано 18 популяций (ценопопуляций) сосны (рис. 1). Большая часть включенных в исследование популяций расположена в лесостепной и степной зонах у южных границ распространения вида. Название популяционных выборок, их краткое обозначение и географическое положение приведены в табл. 1.

Материалом для настоящей работы послужили вегетативные почки, собранные отдельно с каждого из 579 деревьев, проанализированных в вышеперечисленных популяциях. Гомогенизацию вегетативных почек осуществляли в 1–2 каплях экстрагирующего буфера 0,05М *трис*-HCl pH 7,7, содержащего дитиотрейтол (0,06 %), трилон Б (0,02 %) и β-меркаптоэтанол (0,05 %). Разделение экстрактов



Рис. 1. Схема географического расположения изученных популяций

Название, краткое обозначение и географическое положение 18 изученных популяций сосны обыкновенной

Популяции и их обозначения	Местоположение	Высота, м над ур. м.	Географические координаты	
			с. ш.	в. д.
Монголия				
Богдо-Уул (БГУ)	Центральный аймак, заповедник Богдо-Уул	1740	47°49′	106°52′
Баян-Адарга (БАД)	Хэнтийский аймак, сомон Баян-Адарга	1027	48°32′	111°03′
Биндэр (БИН)	Хэнтийский аймак, сомон Биндэр	1059	48°39′	110°26′
Хилент-Уул (ХЛУ)	Хэнтийский аймак, сомон Батноров	985	48°45′	111°36′
Баян-Уул (БЯЛ)	Восточный аймак, сомон Баян-Уул	971	49°06′	112°58′
Ульхан -1 (УЛ-1)	Восточный аймак	1039	49°14′	112°36′
Ульхан -2 (УЛ-2)	Восточный аймак	1012	49°13′	112°37′
Ульхан -3 (УЛ-3)	Восточный аймак, граница с РФ	829	49°30′	112°63′
Южные районы Сибири				
Чикой (ЧИК)	Бурятия, Кяхтинский район	595	50°17′	106°51′
Джида (ДЖД)	Бурятия, Джидинский район	870	50°50′	105°37′
Новоселенгинск (НОВ)	Бурятия, Селенгинский район	640	50°58′	106°36′
Балгазын (БАЛ)	Тыва, Тандинский район	850	51°02′	95°03′
Шагонар (ШАГ)	Тыва, Улуг-Хемский район	700	51°31′	93°14′
Иволгинск (ИВО)	Бурятия, Иволгинский район	600	51°48′	107°16′
Куртушибинский перевал (КУР)	Граница Красноярского края и Тывы	1300	52°18′	93°37′
Танзыбей (ТАН)	Красноярский край, Ермаковский район	500	53°04′	92°34′
Минусинск (МИН)	Красноярский край, Минусинский район	280	53°37′	91°38′
Шира (ШИР)	Хакасия, Ширинский район	350	54°24′	89°59′

проводили методом горизонтального электрофореза в 13%-м крахмальном геле. Каждый экстракт исследовали в трех буферных системах: морфолин-цитратной, pH 7,0 [Clayton, Tretiak, 1972], *трис*-цитратной, pH 8,5/гидроокись лития-боратной, pH 8,1 [Ridgway, Sherburne, Lewis, 1970], *трис*-ЭДТА-боратной, pH 8,6 [Markert, Faulhaber, 1965]. Гистохимическое окрашивание ферментов после электрофореза осуществляли по стандартным методикам [Vallejos, 1983; Manchenko, 1994 и др.], адаптированным к объекту изучения. Исследовали изменчивость 11 ферментных систем: малатдегидрогеназы (MDH, EC 1.1.1.37), глутаматоксалоацетаттрансаминазы (GOT, EC 2.6.1.1), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (6-PGD, EC 1.1.1.44), шикиматдегидрогеназы (SKDH, EC 1.1.1.25), изоцитратдегидрогеназы (IDH, EC 1.1.1.42), лейцинаминопептидазы (LAP, EC 3.4.11.1), формиатдегидрогеназы (FDH, EC 1.2.1.2), фосфоглюкомутаза (PGM,

EC 2.7.5.1), глутаматдегидрогеназы (GDH, EC 1.4.2.3), алкогольдегидрогеназы (ADH, EC 1.1.1.1) и флуоресцентной эстеразы (FE, EC 3.1.1.2). Выявленные зоны активности ферментов, как и кодирующие их локусы, нумеровали в порядке убывания их электрофоретической подвижности. Аллели обозначали в соответствии с подвижностью кодируемых ими аллозимов относительно наиболее распространенного аллозима, подвижность которого принимали за 100. Параметры генетического разнообразия – процент полиморфных локусов (P), среднее число аллелей на локус (N_a), эффективное число аллелей (N_e), средняя наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготности – определяли по 20 идентифицированным локусам. Для анализа популяционной структуры использовали показатели F -статистик Райта [Guries, Ledig, 1982]. Количественную оценку степени генетических различий между популяциями проводили по

методу, предложенному М. Неи [Nei, 1972]. Соответствие наблюдаемых и ожидаемых согласно закону Харди – Вайнберга частот генотипов оценивали при помощи стандартного критерия χ^2 . Этот же критерий применяли и для оценки статистической достоверности различий между популяциями по частотам аллелей. Для вычисления показателей использовали программу GenAlex 6 [Peakall, Smouse, 2006]. Для наглядного изображения различий между популяциями использовали метод многомерного шкалирования матрицы генетических расстояний М. Нея [Nei, 1972].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из 20 генных локусов, кодирующих аллозимную изменчивость проанализированных ферментов, полностью мономорфными в исследованных популяциях сосны обыкновенной оказались лишь локусы *Mdh-1*, *Lap-1*, *Idh* и *Pgm-2*. Остальные локусы, хотя и в разной степени, обнаруживают изменчивость. Самое большое число аллельных вариантов ферментов (9 аллелей) имеет локус *Skdh-1*. В остальных локусах число аллелей варьирует от 2 до 5. Всего в 20 локусах выявлено 64 аллеля, половина из которых (32 аллеля) – общие для изученных популяций. Во всех популяциях наиболее распространенными являются одни и те же аллели. Шестнадцать аллелей относятся к категории редких. Частота их встречаемости в популяциях не превышает 5 %. Общее число выявленных в популяциях Южной Сибири аллелей варьирует от 40 до 51. Наибольшее аллельное разнообразие наблюдается в популяции ЧИК из Кяхтинского района Бурятии, наименьшее – в популяции КУР, расположенной на Куртушибинском перевале по которому проходит граница Красноярского края и Тывы. В монгольских популяциях число выявленных аллелей колеблется в более узких пределах от 41 до 45.

Сравнительная оценка соответствия наблюдаемого в популяциях распределения генотипов с теоретически ожидаемым по закону Харди – Вайнберга показала, что все исследованные популяции сосны находятся в состоянии, близком к равновесному. В десяти популяциях (УЛ-1, УЛ-2, УЛ-3, БГУ,

БЯЛ, ИВО, ТАН, КУР, БАД, ХЛУ) достоверных отклонений в генотипических пропорциях не выявлено ни по одному из полиморфных локусов. В остальных популяциях (ЧИК, НОВ, ДЖД, МИН, ШИР, ШАГ, БАЛ, БИН) в некоторых локусах, число которых варьировало в отдельных популяциях от 1 до 2, наблюдались статистически значимые отклонения (по критерию χ^2) наблюдаемых частот генотипов от теоретически ожидаемых. Однако по совокупности проанализированных локусов в каждой из этих популяций соотношение генотипов соответствовало ожидаемому.

Анализ основных параметров генетической изменчивости (табл. 2) показал, что произрастающая в Монголии и южных районах Сибири сосна обыкновенная характеризуется достаточно высоким в среднем уровнем генетического разнообразия ($P = 73,06$; $N_a = 2,23$; $N_e = 1,41$; $H_o = 0,233$; $H_e = 0,230$). Среди популяций, изученных в Сибири, максимальные значения гетерозиготности и эффективного числа аллелей ($H_o = 0,280$; $H_e = 0,257$; $N_e = 1,48$) наблюдаются в степной популяции сосны МИН из Минусинской котловины, минимальные значения ($H_o = 0,180$; $H_e = 0,183$; $N_e = 1,32$) – в горно-таежной популяции КУР, расположенной на Куртушибинском перевале. Существенно варьируют показатели изменчивости и среди включенных в анализ монгольских популяций сосны. Наибольшие значения этих показателей имеет популяция УЛ-3 ($H_o = 0,252$; $H_e = 0,243$; $N_e = 1,44$), расположенная в северной части Монголии на границе с РФ, наименьшие – самая южная из изученных монгольских популяций БГУ из заповедника Богдо-Уул ($H_o = 0,199$; $H_e = 0,217$; $N_e = 1,37$). Однако несмотря на значительное варьирование показателей генетической изменчивости в исследованных популяциях Южной Сибири и Монголии уровень генетического разнообразия сосны в указанных регионах различается слабо. Средние значения параметров равны соответственно: $H_o = 0,237$; $H_e = 0,233$; $N_e = 1,42$ и $H_o = 0,228$; $H_e = 0,226$; $N_e = 1,40$.

При исследовании популяционной структуры вида с помощью индексов фиксации Райта *Fis*, *Fit* и *Fst* (табл. 3) установлено, что произрастающая в исследованной части арее-

Т а б л и ц а 2

Генетическое разнообразие сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии

Популяция	<i>N</i>	<i>P</i> , %	<i>N_a</i>	<i>N_e</i>	<i>H_o</i>	<i>H_e</i>	<i>F</i>
Монголия							
Богдо-Уул	38	75	2,20	1,37	0,199	0,217	0,051
Баян-Адарга	45	70	2,05	1,38	0,224	0,219	-0,025
Биндэр	30	75	2,25	1,44	0,248	0,240	-0,035
Хилент-Уул	30	70	2,10	1,37	0,202	0,207	-0,006
Баян-Уул	30	70	2,25	1,39	0,233	0,220	-0,061
Ульхан-2	30	70	2,25	1,46	0,237	0,248	0,022
Ульхан-1	30	75	2,15	1,35	0,227	0,217	-0,041
Ульхан-3	30	75	2,25	1,44	0,252	0,243	-0,043
Южные районы Сибири							
Чикой	30	75	2,55	1,42	0,233	0,231	-0,017
Джида	30	70	2,35	1,41	0,220	0,232	0,015
Новоселенгинск	30	70	2,25	1,41	0,235	0,228	-0,040
Балгазын	40	75	2,20	1,47	0,255	0,259	0,026
Шагонар	30	75	2,35	1,42	0,240	0,239	-0,022
Иволгинск	30	75	2,35	1,46	0,257	0,244	-0,049
Куртушибинский перевал	30	70	2,00	1,32	0,180	0,183	-0,006
Танзыбей	30	75	2,30	1,40	0,252	0,235	-0,065
Минусинск	27	70	2,30	1,48	0,280	0,257	-0,079
Шира	40	80	2,20	1,37	0,217	0,224	0,008
Среднее		73,06 ± 0,72	2,23 ± 0,060	1,41 ± 0,022	0,233 ± 0,011	0,230 ± 0,011	-0,020 ± 0,007

П р и м е ч а н и е. *N* – число проанализированных в популяции деревьев, *P* – процент полиморфных локусов, *N_a* – число аллелей на локус, *N_e* – эффективное число аллелей, *H_o* – наблюдаемая гетерозиготность, *H_e* – ожидаемая гетерозиготность, *F* – индекс фиксации Райта.

Т а б л и ц а 3

Значения индексов фиксации Райта *Fis*, *Fit* и *Fst*

Локус	<i>Fis</i>	<i>Fit</i>	<i>Fst</i>
<i>Mdh-2</i>	-0,046	-0,025	0,020
<i>Mdh-3</i>	0,032	0,072	0,041
<i>Mdh-4</i>	0,017	0,078	0,062
<i>Got-1</i>	-0,027	-0,006	0,020
<i>Got-2</i>	-0,043	-0,020	0,022
<i>Got-3</i>	0,037	0,062	0,026
<i>Skdh-1</i>	0,037	0,062	0,025
<i>Skdh-2</i>	-0,124	0,054	0,158
<i>Lap-2</i>	-0,037	-0,017	0,019
<i>6-Pgd-2</i>	0,044	0,076	0,034
<i>Fdh</i>	-0,037	-0,001	0,035
<i>Pgm-1</i>	-0,050	0,025	0,071
<i>Gdh</i>	-0,026	0,021	0,046
<i>Adh-1</i>	-0,078	-0,040	0,036
<i>Adh-2</i>	0,014	0,084	0,071
<i>Fe-2</i>	0,009	0,036	0,027
Среднее	-0,017 ± 0,011	0,029 ± 0,009	0,045 ± 0,008

Генетические расстояния D М. Неи между популяциями сосны обыкновенной из Южной Сибири и Монголии

	БГУ	БАД	БИН	ХЛУ	БЯЛ	УЛ-2	УЛ-1	УЛ-3	ЧИК	ДЖД	НОВ	БАЛ	ШАГ	ИВО	КУР	ТАН	МИН
БАД	0,007	0,000															
БИН	0,006	0,012	0,000														
ХЛУ	0,016	0,013	0,017	0,000													
БЯЛ	0,005	0,006	0,008	0,014	0,000												
УЛ-2	0,008	0,011	0,011	0,020	0,005	0,000											
УЛ-1	0,010	0,020	0,011	0,023	0,017	0,021	0,000										
УЛ-3	0,005	0,008	0,006	0,016	0,005	0,006	0,014	0,000									
ЧИК	0,011	0,019	0,015	0,025	0,012	0,016	0,013	0,009	0,000								
ДЖД	0,005	0,015	0,009	0,021	0,010	0,011	0,011	0,009	0,005	0,000							
НОВ	0,018	0,024	0,023	0,032	0,019	0,018	0,018	0,019	0,010	0,010	0,000						
БАЛ	0,021	0,033	0,019	0,036	0,019	0,017	0,020	0,018	0,015	0,016	0,017	0,000					
ШАГ	0,016	0,026	0,015	0,023	0,013	0,014	0,020	0,012	0,018	0,018	0,025	0,007	0,000				
ИВО	0,016	0,022	0,018	0,027	0,016	0,015	0,012	0,014	0,008	0,009	0,005	0,014	0,020	0,000			
КУР	0,009	0,017	0,014	0,011	0,015	0,016	0,012	0,015	0,024	0,015	0,030	0,026	0,019	0,021	0,000		
ТАН	0,019	0,026	0,017	0,020	0,016	0,017	0,014	0,016	0,020	0,019	0,028	0,014	0,009	0,020	0,013	0,000	
МИН	0,016	0,020	0,014	0,028	0,013	0,010	0,017	0,012	0,011	0,011	0,009	0,011	0,017	0,007	0,024	0,018	0,000
ШИР	0,008	0,018	0,009	0,020	0,014	0,011	0,012	0,011	0,018	0,010	0,025	0,017	0,016	0,019	0,008	0,010	0,017

Примечание. Недостоверные различия между популяциями по частотам аллелей (по критерию χ^2) выделены курсивом.

ла сосна обыкновенная находится в состоянии, близком к равновесному. Средние значения F_{is} и F_{it} , отражающие инбридинг особи относительно популяции и инбридинг особи относительно вида в целом, невелики: $-0,017$ и $0,029$ соответственно. Значение индекса F_{st} , указывающего на инбридинг популяции относительно вида, варьировало у изученных полиморфных локусов от $0,019$ до $0,158$. В среднем значение F_{st} равно $0,045$. Наиболее весомый вклад в дифференциацию популяций вносят локусы $Skdh-2$ ($15,8\%$), $Pgm-1$ ($7,1\%$) и $Adh-2$ ($7,1\%$).

Несмотря на низкую в целом подразделенность изученных популяций сосны (на межпопуляционную дифференциацию приходится лишь $4,5\%$ от общей изменчивости) между большинством из них наблюдаются существенные различия в частотах аллелей. Генетическое расстояние между популяциями варьирует от $0,005$ до $0,036$, составляя в среднем $0,015$ (табл. 4). Лишь у 18 из 153 сравниваемых пар популяций выявленные различия в частотах аллелей были статистически недостоверными. Анализ генетических расстояний D_M Неи [1972] показал, что популяции из южных районов Сибири обнаруживают более высокий в среднем уровень генетической дифференциации ($D = 0,016$) по сравнению с популяциями из Монголии ($D = 0,012$). Наиболее значительные различия в генетической структуре наблюдаются между популяциями сосны, расположенными на юге Красноярского края, в Тыве и Хакасии, а также между популяциями из этой части ареала и популяциями из Бурятии. Включенные в исследование бурятские популяции практически не отличаются друг от друга по генетической структуре ($D = 0,008$). Самой близкой к ним среди популяций с юга Средней Сибири оказалась популяция МИН из Минусинского района Красноярского края.

Популяции из горно-степной зоны северо-востока Монголии, как уже указывалось выше, менее дифференцированы, чем южно-сибирские. У 8 из 28 сравниваемых пар популяций выявленные различия по частотам аллелей являются статистически недостоверными (см. табл. 4). Существенно отличаются от остальных лишь популяции БАД и ХЛУ.

Максимальный уровень дифференциации среди исследованных в Монголии популяций сосны обнаруживают популяция ХЛУ и популяция УЛ-1 ($D = 0,023$). В несколько меньшей степени, но также значительно, популяция УЛ-1 отличается от популяции УЛ-2 ($D = 0,021$).

Сравнение монгольских популяций сосны обыкновенной с популяциями Южной Сибири показало, что уровень генетических различий между ними в среднем ($D = 0,017$) сопоставим с уровнем различий между популяциями, расположенными в пределах исследованной части южно-сибирского ареала этого вида ($D = 0,016$). Наиболее значительные отличия от южно-сибирских популяций обнаруживают монгольские популяции ХЛУ и БАД. Среднее генетическое расстояние между ними и популяциями из Южной Сибири равно $0,024$ и $0,022$ соответственно. Самые большие различия в генетической структуре наблюдаются между популяцией ХЛУ и популяцией БАЛ из Балгазынского бора, расположенного в степной зоне Тывы ($D = 0,036$). Остальные монгольские популяции дифференцированы от южно-сибирских в меньшей степени. В целом, как показал анализ попарных сравнений монгольских популяций с каждой из южно-сибирских популяций, наиболее близкими по генетической структуре к монгольским популяциям оказались степные популяции сосны из Джидинского (ДЖД) района Бурятии и Ширинского района Хакасии (ШИР) ($D = 0,012$). Среди включенных в исследование монгольских и южно-сибирских популяций наибольшее сходство по генетической структуре имеют популяции сосны, произрастающей в Монголии вблизи границы с РФ (УЛ-3) и в заповеднике Богдо-Уул (БГУ), и популяции ДЖД и ЧИК из Бурятии. Очень слабые, хотя и достоверные, различия в генетической структуре наблюдаются также между монгольскими популяциями ХЛУ и БГУ с одной стороны и южно-сибирской популяцией КУР с другой.

Наглядно иллюстрирует установленный нами уровень межпопуляционной дифференциации сосны обыкновенной на исследованной части ареала взаиморасположение популяций на плоскости двух координат, полу-

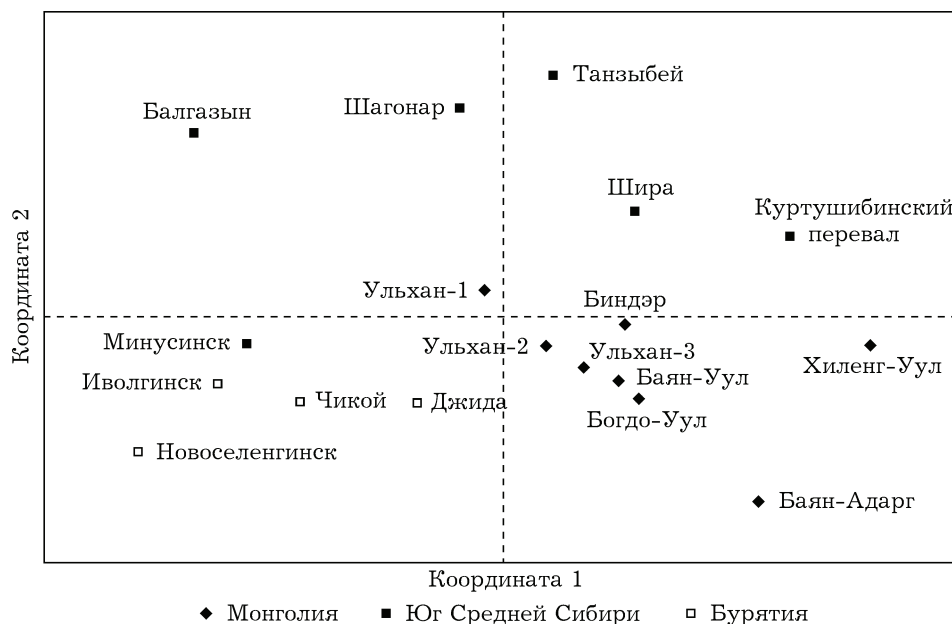


Рис. 2. Проекция изученных популяций сосны обыкновенной на плоскости двух координат по данным РСА-анализа матрицы генетических расстояний М. Неи

ченное при многомерном шкалировании матрицы генетических расстояний М. Неи [Nei, 1972]. На рис. 2 видно, что популяции из разных частей ареала (южные районы Средней Сибири (юг Красноярского края, Хакасия и Тыва), Бурятия и Монголия) несколько отделены друг от друга пространственно, однако не формируют четко обособленных групп. Наиболее близко друг к другу расположены пять из восьми исследованных в Монголии популяций сосны: БЯЛ, БГУ, БИН, УЛ-2, УЛ-3. Остальные три популяции (ХЛУ, БАД, УЛ-1), существенно отличающиеся от этих популяций по генетической структуре, находятся от них на значительном расстоянии. Дальше всех от основной группы расположены популяции ХЛУ и БАД.

На некотором отдалении от изученных в Монголии популяций сосны находятся слабо различающиеся между собой популяции из Бурятии (ИВО, ЧИК, НОВ, ДЖД) и прикнувшая к ним популяция МИН с юга Красноярского края. Ближе всех к монгольским популяциям расположена популяция ДЖД, обнаруживающая значительное сходство по генетической структуре с популяциями БЯЛ, БГУ, БИН, УЛ-1, УЛ-2, УЛ-3. Самой удаленной от группы монгольских популяций, особенно от популяций ХЛУ и БАД, оказа-

лась популяция НОВ из Селенгинского района Бурятии.

В большей степени по сравнению с популяциями из Монголии и Бурятии, разобщены пространственно популяции сосны из южных районов Средней Сибири (МИН, ТАН, ШИР, БАЛ, ШАГ, КУР). Значительно удалены друг от друга горно-таежная популяция КУР, расположенная на границе Красноярского края и Тывы, и популяции БАЛ (Тыва) и МИН (юг Красноярского края).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о генетической неоднородности сосны обыкновенной, произрастающей вблизи южных границ распространения вида в Сибири и Монголии. Существенные различия между популяциями сосны наблюдаются как по уровню генетического разнообразия, так и по генетической структуре. Установлено, что степень генетической дифференциации популяций в разных частях исследованного ареала несколько различается. Южно-сибирские популяции сосны обнаруживают более высокий в среднем уровень генетической дифференциации ($D = 0,016$) по сравнению с популяциями из Монголии ($D = 0,012$). Среди изучен-

ных в Сибири популяций значительно дифференцированы друг от друга популяции сосны, расположенные на юге Красноярского края, в Хакасии и Тыве. Уровень генетических различий между сибирскими и монгольскими популяциями в среднем ($D = 0,017$) близок к уровню различий между популяциями сосны в южно-сибирском регионе. Наиболее значительные отличия от южно-сибирских популяций обнаруживают монгольские популяции ХЛУ и БАД (обе популяции из Хэнтийского аймака). Среднее генетическое расстояние между ними и популяциями из Южной Сибири равно 0,024 и 0,022 соответственно. Максимальный уровень дифференциации наблюдается между популяцией ХЛУ, расположенной в горно-степной зоне у подножия горы Хухчулуут в Хэнтийском аймаке Монголии, и популяцией БАЛ из Балгазынского бора, расположенного в степной зоне Тывы ($D = 0,036$). Ближе всех по генетической структуре к монгольским популяциям оказались степные популяции сосны из Джидинского района Бурятии и Ширинского района Хакасии ($D = 0,012$).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 11-04-92226-Монг_а.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 189 с.
- Дворецкий Н. И. Изменчивость сосны обыкновенной в Восточном Забайкалье: автореф. дис. канд. биол. наук. Красноярск, 1997. 18 с.
- Ирошников А. И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ее ареала // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1978. С. 76–95.
- Козубов Г. М., Муратова Е. Н. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 192 с.
- Ларионова А. Я. Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Генетика. 2002. Т. 38, № 12. С. 1641–1647.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
- Милютин Л. И., Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А., Новикова Т. Н. Внутривидовая систематика сосны обыкновенной // Ботан. журн. 2010. Т. 95, № 12. С. 1755–1752.
- Немченко Е. Л. Генетическая структура и дифференциация некоторых популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири и Казахстане // Актуальные проблемы биологии и экологии: мат-лы докл. 1 (XIV) Всерос. молод. науч. конф. (Сыктывкар, 3–6 апреля 2007 г.). Сыктывкар, 2007. С. 163–165.
- Петрова И. В., Филиппова Т. В., Санников С. Н. Генетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири и на Северном Урале // Труды XI съезда Рус. геогр. об-ва. СПб. 2000. Т. 8. С. 251–253.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 190 с.
- Санникова Н. С. Влияние влажности субстрата на прорастание семян сосны различных географических групп популяций // Экология. 1975. № 4. С. 93–95.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
- Семериков В. Л., Подогас А. В., Шурхал А. В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 18–25.
- Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1988. 150 с.
- Тихонова И. В. Островная популяция *Pinus sylvestris* в Ширинской степи (Хакасия) // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 10. С. 60–67.
- Филиппова Т. В., Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С. Феногеогеография популяций сосны обыкновенной на Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 122 с.
- Чудный А. В. Характеристика насаждений сосны обыкновенной в СССР по составу терпентинных масел и смолопродуктивности // Растительные ресурсы. 1978. Т. 14, № 3. С. 313–332.
- Шигапов З. Х., Бахтиярова Р. М., Ямбаев Ю. А. Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Генетика. 1995. Т. 31, № 10. С. 1386–1393.
- Экарт А. К., Ларионова А. Я. Популяционно-генетическая структура сосны обыкновенной в Сибири // Наука о лесе XXI века: мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию Ин-та леса НАН Беларуси. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2010. С. 292–294.
- Clayton J. W., Tretiak D. N. J. Amino-citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis // Fisheries Research Board Canada. 1972. Vol. 29. P. 1169–1172.
- Guries R. P., Ledig F. T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evolution. 1982. Vol. 36. P. 387–402.
- Manchenko G. P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. G. P CRC Press, Inc., 1994. 574 p.
- Markert C. L., Faulhaber I. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish // J. Exp. Zool. 1965. Vol. 159, N 2. P. 319–332.
- Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. Vol. 106. P. 283–292.
- Peakall R., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molec. Ecol. Notes. 2006. N 6. P. 288–295.

Ridgway G. J., Sherburne S. W., Lewis R. D. Polymorphism in the esterases of atlantic herring // Trans. Am. Fish. Soc. 1970. Vol. 99. P. 147–151.

Vallejos C. E. Enzyme activity staining // Isozymes in plant genetics and breeding / ed. by S. D. Tanksley, T. J. Orton. Amsterdam: Elsevier Sci. Publ. 1983. P. 469–516.

Genetic Diversity and Differentiation of Scotch Pine Populations in South Siberia and Mongolia

A. K. EKART¹, A. Ya. LARIONOVA¹, K. G. ZATSEPINA², A. N. KRAVCHENKO¹, S. JAMIYANSUREN³, I. V. TIKHONOVA¹, V. V. TARAKANOV²

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest RAS
660036, Krasnoyarsk, Akademgorodok 50/28
E-mail: ekart@pochta.ru

² West-Siberian Branch of V. N. Sukachev Institute of Forest RAS
630082, Novosibirsk, Jukovskiy str. 100/1
E-mail: tarh012@mail.ru

³ Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences
210523, Ulaanbaatar, Mongolia,
E-mail: jonon111@yahoo.com

The article presents the results of investigation of genetic diversity, structure and the degree of differentiation of “island” Scotch pine populations (*Pinus sylvestris* L.), growing on the territory of South Siberia (south of Krasnoyarskiy krai, Khakasia, Tuva, Buryatia) and in the north-eastern part of Mongolia. Twenty isoenzyme loci had been analyzed to obtain the given results.

Key words: Scotch pine, South Siberia, Mongolia, genetic diversity, differentiation, isoenzyme loci.