

Генетическая структура “техногенных” лесов в зоне деятельности нефтекомплекса Западной Сибири: постановка проблемы

В. В. ТАРАКАНОВ¹, К. Г. ХОМУТОВА¹

¹Западно-Сибирское отделение Института леса им. В. Н. Сукачева
Сибирского отделения Российской академии наук – филиал Федерального государственного
бюджетного научного учреждения “Федеральный исследовательский центр
“Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук”
630082, Новосибирск, а. я. 45, ул. Жуковского, 100/1
E-mail: kseniya-zacerpina@yandex.ru

²Новосибирский государственный аграрный университет
630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160
E-mail: tarh012@mail.ru

Статья поступила 30.03.2023

После доработки 12.04.2023

Принята к печати 15.05.2023

АННОТАЦИЯ

С применением шести полиморфных микросателлитных маркеров ядерной ДНК в зоне деятельности нефтекомплекса Западной Сибири проведено пилотное обследование трех близко расположенных популяций сосны *Pinus sylvestris* L. – суходольной, болотной и “техногенной” (возникшей на песчаном основании кустовой площадки бурения). Показано, что исследуемые популяции довольно близки по основным параметрам генетической изменчивости, оцениваемой по шести полиморфным локусам. При этом обнаружены небольшие, но статистически значимые различия между суходольной и болотной популяциями, в том числе по F_{IS} . “Техногенная” популяция занимает промежуточное положение между изученными естественными популяциями и не обнаруживает статистически значимых отличий от них. Высказаны предположения о том, что наиболее вероятной причиной последнего является формирование “техногенных” молодняков сосны из смеси генотипов суходольной и болотной популяций, а также о том, что появление уникальных (приватных) аллелей в “техногенной” и смежной с ней болотной популяциях может быть индуцировано химическим загрязнением.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., техногенные леса, микросателлитные локусы ядерной ДНК (SSR).

ВВЕДЕНИЕ

В связи с действием нефтекомплекса на заболоченных таежных территориях Западной Сибири появилось большое количество искусственных “суходолов” из песчаных

и торфопесчаных грунтов, используемых для создания оснований кустовых площадок бурения и дорог. В настоящее время на неэксплуатируемых площадях, в том числе под влиянием лесной рекультивации, они порос-

ли молодняками сосны с примесью березы и других пород, которые образовали своеобразные “техногенные леса” [Седых, 2016]. Вопрос о генетической структуре “техногенных” сосновых популяций, естественным образом возникших в окружении низкопродуктивных заболоченных сосняков, совершенно не изучен. При этом источниками семян для заселения песчаных неоландшафтов могли быть как болотные, так и более удаленные, но отличающиеся большей семенной продуктивностью суходольные массивы сосны.

Известно, что болотные формы сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. отличаются от типичных по морфометрическим и габитуальным признакам [Сукачев, 1905; Аболин, 1915], по частотам фенов окраски семян и шишек, а также по изоферментным [Петрова, Санников, 1996; Видякин, 2001; Ларионова, Экарт, 2010; Петрова и др., 2013], SSR- и ISSR-маркерам [Шейкина и др., 2017; Гладков, Шейкина, 2019]. Также по SSR-маркерам обнаружены различия между болотными и суходольными популяциями у сосны кедровой сибирской *Pinus sibirica* Du Tour [Орешкова и др., 2014]. Кроме этого высказано предположение, что степень генетической дивергенции между этими видами популяций сосны обыкновенной максимальна в южной части ареала, где болота сформировались в начале голоцена, и минимальна в северной части ареала сосны, где болота образовались позже [Махатков и др., 2007; Петрова и др., 2013]. Не исключено также, что химическое загрязнение на неоландшафтах и примыкающих к ним болотных территориях может повысить интенсивность мутационного процесса, что может сопровождаться увеличением частоты редких аллелей.

Данные о химическом загрязнении на площадках бурения многочисленны [Солнцева, 1998; Чижов, 1998; Капелькина и др., 2003; Чижов, Черкашина, 2009; Соромотин, 2010], но информация о их возможных мутагенных эффектах по отношению к лесообразующим видам древесных растений Сибири отсутствует. С учетом высокой скорости мутирования микросателлитных локусов ядерной ДНК [Животовский, 2006] использование этого вида маркеров с последующим сравнением частот редких аллелей в “техногенных” и “фоновых” насаждениях может дать определенную информацию по этой проблеме.

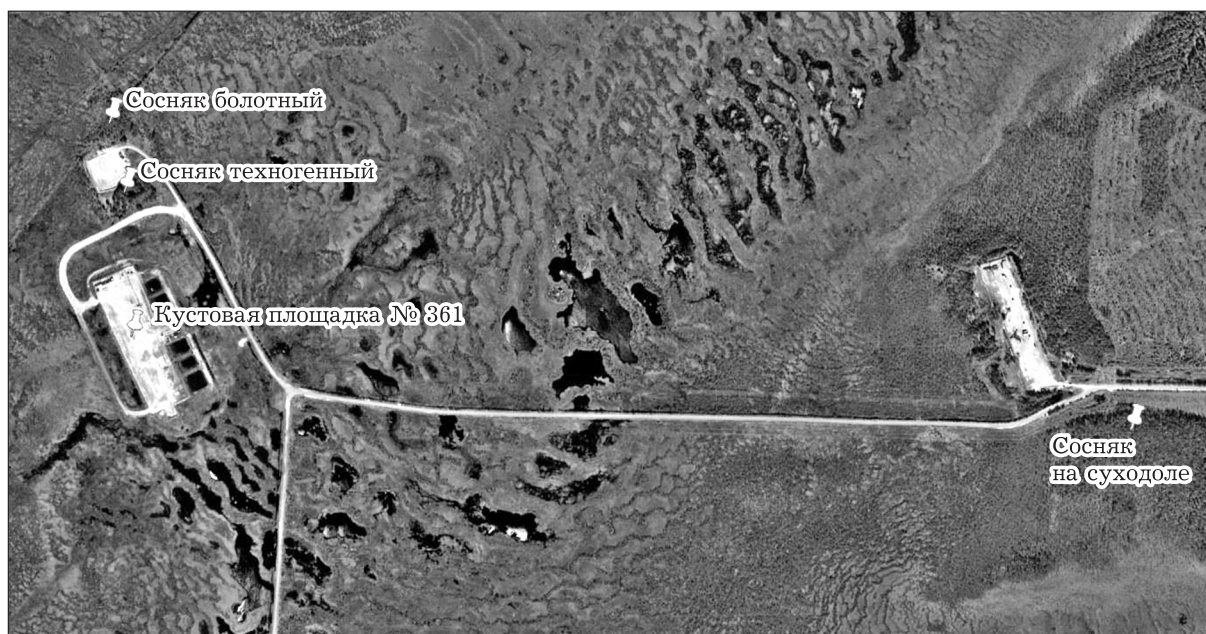
Таким образом, представляет значительный научный интерес сравнение по особенностям генетической структуры как собственно болотных и суходольных популяций, так и, в особенности, техногенных сосняков на искусственных суходолах, особенно в средней тайге, где сосредоточена значительная часть кустовых площадок бурения. На первом этапе исследований наиболее предпочтительными для решения этой задачи являются микросателлитные локусы ядерной ДНК – SSR-маркеры, отличающиеся хорошей воспроизводимостью результатов, высокой полиморфностью и высокими темпами мутирования, которые используются для изучения структуры популяций, выявления источника происхождения, оценки генетических эффектов радиационного загрязнения территорий и других целей [Омашева и др., 2013; Галинская и др., 2019; Сиволапов и др., 2022].

В связи с этим цель настоящего “пилотного” исследования заключалась в оценке по микросателлитным маркерам ядерной ДНК степени генетической дивергенции суходольной, болотной и техногенной популяций, расположенных в зоне средней тайги Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в правобережной части Сургутского Полесья (средняя тайга). Подобран типичный участок, включающий кустовую площадку бурения № 361 Восточно-Сургутского месторождения нефти ПАО “Сургут нефтегаз”, которую окружают рямовые (“карликовые”) сосняки, сформировавшиеся на обширном участке верхового болота, и суходольные насаждения с доминированием в составе сосны, удаленные от кустовой площадки на расстояние около 1,5 км (рисунок).

Естественный спелый сосняк на суходоле IV класса бонитета примыкает к болоту, в напочвенном покрове доминирует багульник болотный (табл. 1). В подросте имеется только кедр (сосна сибирская кедровая), поэтому образцы хвои сосны обыкновенной для анализа взяты со взрослых деревьев. Образцы хвои с болотной низкопродуктивной разновозрастной популяции (ценопопуляции) сосны (густота 4–5 тыс.шт./га, высота ствола около 1,7 м, диаметр на уровне груди около 2 см) взяты на



Расположение исследованных популяционных выборок сосны обыкновенной на космоснимке “Тугл-Земля”

расстоянии около 100–200 м от кустовой площадки бурения. “Техногенный” сосняк II–III класса бонитета возник на плоской песчаной отсыпке, расположенной за производственной частью кустовой площадки и возвышающейся над уровнем болота на 1,5–2 м. Возраст сосны около 25 лет, средняя высота 10 м, диаметр на уровне 1,3 м около 14 см, относительная полнота 0,6. В напочвенном покрове доминируют вейники с проективным покрытием около 5 %. В каждой из трех популяций взяты образцы хвои с 50 случайных деревьев.

Таким образом, материалом для исследования послужили три популяционные выборки сосны обыкновенной – болотная, суходольная и “техногенная” (далее по тексту – “популяции”). Для анализа ДНК использовали высушенную в силикагеле хвою. Выделение сум-

марной ДНК проводили по стандартному протоколу для растительных тканей с применением СТАВ-метода [Devey et al., 1996]. Выделенную ДНК использовали для проведения ПЦР с шестью парами праймеров для стабильно амплифицируемых микросателлитных последовательностей (табл. 2). Эти последовательности апробированы различными исследователями для анализа генетической структуры популяций сосны обыкновенной [Ильинов, Раевский, 2016; Калько, 2017; Камалов и др., 2022; Sheller et al., 2023; и др.].

Для ПЦР-амплификации использовали наборы реагентов без праймеров производства ООО “Научно-производственная фирма “Генлаб””. Набор представляет собой реакционную смесь и Taq ДНК-полимеразу с функцией “горячий старт”. Амплификацию проводили при

Т а б л и ц а 1
Краткая характеристика популяций сосны, отобранных для анализа

Условное название популяции	Географические координаты, град.		Доминанты напочвенного покрова	Породный состав	Возраст сосны, лет	Класс бонитета
	с. ш.	в. д.				
Суходольная	61°22'27,3"	73°38' 55,5"	Багульник болотный <i>Lédum palustre</i> L.	7СЗК	100	IV
Болотная	61°22'44,6"	73°36' 46,1"	Сфагновые мхи <i>Sphagnopsida</i>	10С	80–100	<V6
Техногенная	61°22'40,0"	73°36'47,7"	Вейники <i>Calamagrostis</i> sp.	10С	25	II–III

Характеристика микросателлитных локусов, использованных в работе

Локус	Последовательность праймера	Мотив микросателлита	Литературный источник, номер GenBank
Psy157	F: CCCCACATCTCTACAGTCCAA R: TGCTCTTGGATTGTGCTG	(ACC)7	[Sebastiani et al., 2012], HQ11394
PtTx2146	F: CCTGGGGATTGTTGGATTGGGTATTG R: ATATTTTCTTGCCCTTCCAGACA	(GAG)5... (CAG)8CGG(CAG)7CGG(CAG)4	[Elsik et al., 2000], AF143963
lw_isotig 04195	F: GAGATCACCGAAACAAAA R: TACAAGTCCCAGCAAAACAAT	(GAG)5	[Fang et al., 2014], KF501204
lw_isotig 04306	F: GCCATTTTTTTCTTCTCTCTCT R: GGTCTGGTTTCTGAATTTCTAA	(TCC)7	[Fang et al., 2014], KF501205
lw_isotig 10603	F: CAAAATCGTCTACTTCTCCCCC R: CAAAGCAAAAGAACTCCAACGA	(CAG)7	[Fang et al., 2014], KF101191
lw_isotig 21953	F: ATGGTGTTGTTGAAGCGGAA R: ATTGCAGCCACTGGTGTCTT	(ATGGG)7	[Fang et al., 2014], KF501193

следующем режиме: предварительная денатурация ДНК при 95 °C – 5 мин; далее 30 циклов, включающих денатурацию – 30 с при 94 °C; отжиг праймеров – 40 с при 60 °C и элонгацию – 40 с при 72 °C. Завершающий цикл элонгации проходил при 72 °C в течение 5 мин.

Электрофоретическое разделение амплифицированных фрагментов ДНК проводили в 6%-м полиакриламидном геле с использованием Трис-ЭДТА-боратной буферной системы, pH 8,3 при напряжении 15 В/1 см геля в течение 2–3 ч с последующей окраской нитратом серебра. Длину фрагментов определяли путем сопоставления со стандартным маркером pBR322/BsuR I (HaeIII) (ООО “СибЭнзим”, Россия). Варианты размера фрагмента рассматривали в качестве аллелей данного локуса.

Популяционно-генетический анализ проводили на основании общепринятых в популяционной генетике статистических параметров, описывающих уровень изменчивости и дифференциации популяций. Параметры рассчитывали в GenAlEx 6.502 [Peakall, Smouse, 2006]. Для каждой популяции вычисляли следующие показатели изменчивости: процент полиморфных локусов (P), среднее число аллелей на локус (N_a), эффективное число аллелей (N_e), наблюдаемая гетерозиготность (H_o), ожидаемая гетерозиготность (H_e), индекс фиксации (F). Популяционную структуру и степень генетической подразделенности попу-

ляций исследовали с помощью F -статистик Райта [Nei, 1977; Nei, Chesser, 1983]: F_{IS} (уровень инбридинга особи относительно популяции), F_{IT} (уровень инбридинга относительно вида), F_{ST} (показатель подразделенности популяций). Степень генетической близости между популяциями определяли с помощью генетического расстояния, предложенного М. Неи [Nei, 1972]. С помощью программы GenAlEx 6.502 проведен анализ AMOVA – иерархическое распределение генетической изменчивости внутри популяций, между популяциями. Наличие “нуль-аллелей” проверяли с помощью программного обеспечения MICRO-CHECKER 2.2.0.3. [van Oosterhout et al., 2004]. Анализ данных показал отсутствие “нуль-аллелей”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные исследования показали, что все включенные в анализ микросателлитные локусы оказались изменчивыми, $P = 100\%$ для всех локусов. Наиболее полиморфными из них являются локусы lw_isotig21953 и PtTx2146, в которых выявлено 20 и 12 аллельных вариантов соответственно. Семь аллелей обнаружено в локусе lw_isotig10603, шесть – в локусе psy157, пять – в локусе lw_isotig04306, четыре – в локусе lw_isotig04195. Всего при анализе шести микросателлитных локусов у 150 индивидов сосны выявлено 54 аллельных варианта, 13 (24 %) из кото-

Т а б л и ц а 3
Соотношение уникальных и прочих аллелей
в популяциях

Аллели	Популяция		
	Суходольная	Болотная	“Техногенная”
Уникальные	2	4	7
Прочие	52	50	47
Итого	54	54	54
$\chi^2_{\text{эмп}}$		3,178	
Ч. ст. св.		2	
$\chi^2_{\text{крит. } \alpha = 0,05}$		5,990	
P		>0,05	

рых оказались уникальными, т. е. встречались только в какой-либо одной из популяций. При этом в суходольной, болотной и “техногенной” популяциях обнаружено 2, 4 и 7 уникальных аллелей соответственно (табл. 3). Причем почти половина таких вариантов (6 из 13 уникальных аллелей) приходится на локус PtTx2146. В этом локусе аналогичное распределение уникальных аллелей по популяциям составляет 1, 1 и 4 соответственно. Различия между популяциями в соотношении уникаль-

ных и прочих аллелей при данном объеме выборки не достигает достоверного уровня.

Что касается основных показателей генетического разнообразия, то в основном они довольно близки в разных популяциях (табл. 4). Среднее число аллелей на локус (N_a) варьируется в популяциях от 7,0 до 7,50, эффективное число аллелей (N_e) – от 3,57 до 3,90, значения наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности – от 0,580 до 0,613 и от 0,566 до 0,611 соответственно. Средние значения этих показателей составляют: $N_a = 7,17$, $N_e = 3,70$, $H_o = 0,596$, $H_e = 0,595$. Максимальное значение гетерозиготности найдено в “техногенной” выборке ($H_o = 0,613$), минимальное – в суходольной ($H_o = 0,580$).

Один из важных результатов заключается в том, что при сопоставлении суходольной и болотной выборок обнаружено достоверное различие по показателю F_{IS} – коэффициенту инбридинга популяции, отражающему избыток/дефицит гетерозигот относительно теоретически ожидаемого (см. табл. 4, 5). В суходольной популяции имеется статистически значимый дефицит гетерозигот, в то время как в болотной наблюдается их некоторый избыток. Причем наиболее контрастные разли-

Т а б л и ц а 4
Основные показатели генетического разнообразия исследуемых популяций

Популяция	n	Число локусов	N_a	N_e	H_o	H_e	F_{IS}
Суходольная	50	6	$7,00 \pm 1,86$	$3,57 \pm 1,22$	$0,580 \pm 0,075$	$0,607 \pm 0,076$	$0,048 \pm 0,015^*$
Болотная	50	6	$7,00 \pm 2,03$	$3,90 \pm 1,66$	$0,595 \pm 0,094$	$0,566 \pm 0,097$	$-0,061 \pm 0,037^*$
“Техногенная”	50	6	$7,50 \pm 1,57$	$3,63 \pm 1,19$	$0,613 \pm 0,069$	$0,611 \pm 0,077$	$-0,010 \pm 0,033$

* Звездочкой выделены значения, статистически значимо различающиеся на уровне $P = 0,020$ ($t = 2,754$, d. f. = 10); во всех остальных случаях различия между популяциями не достоверны ($P > 0,10$).

Т а б л и ц а 5
Полокусные значения F_{IS} в изученных популяциях

Локус	Суходольная	Болотная	“Техногенная”
lw_isotig10603	0,038	-0,230	-0,150
lw_isotig04195	0,089	-0,067	0,030
lw_isotig04306	0,043	-0,037	0,003
lw_isotig21953	0,066	0,040	0,059
psy157	0,070	-0,047	-0,056
PtTx2146	-0,016	-0,027	0,051
Среднее	$0,048 \pm 0,015$	$-0,061 \pm 0,037$	$-0,010 \pm 0,033$

Матрица межпопуляционных генетических дистанций $Nei (D_N)$

Популяция	Суходольная	Болотная	“Техногенная”
Суходольная	0,000		
Болотная	0,026	0,000	
“Техногенная”	0,014	0,016	0,000

чия между суходольной и болотной популяциями создаются за счет избытка гетерозигот по локусу *lw_isotig10603* в последней из них ($F_{IS} = -0,230$). “Техногенная” популяция по этому локусу ближе к “болотной”, но в целом занимает промежуточное значение, не обнаруживая при этом объеме выборки достоверных отличий от естественных популяций.

Что касается дифференциации выборок по частотам всех локусов, то генетическое расстояние между популяциями D [Nei, 1972] варьируется от 0,014 до 0,026. При этом максимальные различия наблюдаются между суходольной и болотной выборками ($D = 0,026$), а различия между суходольной – техногенной и болотной – техногенной составляют 0,014 и 0,016 соответственно (табл. 6).

Изученные локусы вносят неравномерный вклад в межпопуляционную дифференциацию – F_{ST} между локусами варьируется от 0,001 (*lw_isotig04195*) до 0,023 (*psy157*) (табл. 7). В целом при использовании данного вида маркеров большая часть выявленной изменчивости сосредоточена внутри популяций, но доля межпопуляционной изменчивости зависит от способа оценки. По данным AMOVA

на изменчивость между популяциями приходится 0,3 % от общей дисперсии ($P = 0,114$). Однако если исходить из полокусных оценок F_{ST} , то по осредненным данным он равен $0,009 \pm 0,003$ и достоверно отличается от нуля на уровне $P < 0,05$ (см. табл. 7). Этот результат близок по величине к оценкам генетической дистанции по Nei (см. табл. 6).

Средние значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности практически совпадают (см. табл. 7). Но при анализе по отдельным локусам выделяется локус *lw_isotig10603*, по которому имеет место избыток гетерозигот. Он достигает достоверного уровня для популяции “техногенная”: $\chi^2 = 38,834$; $d. f. = 21$; $P = 0,010$. Также в популяции “болотная” по локусам *lw_isotig21953* и *PtTx2146* имеет место отклонение частот генотипов от теоретически ожидаемого на уровне $P < 0,05$. Во всех остальных случаях Hardy-Weinberg test показывает хорошее соответствие распределений теоретически ожидаемым.

Обобщая рассмотрение результатов, можно заключить, что между исследованными популяциями наблюдаются небольшие, но достоверные различия, на долю которых прихо-

Значения основных показателей изменчивости для локусов

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	N_a	H_o	H_e
<i>lw_isotig10603</i>	-0,113	-0,111	0,002	6,00	0,657	0,590
<i>lw_isotig04195</i>	0,016	0,017	0,001	4,00	0,349	0,355
<i>lw_isotig04306</i>	0,006	0,015	0,009	4,33	0,564	0,567
<i>lw_isotig21953</i>	0,055	0,062	0,008	15,67	0,852	0,902
<i>psy157</i>	-0,003	0,020	0,023	5,33	0,427	0,425
<i>PtTx2146</i>	0,003	0,013	0,010	7,67	0,728	0,731
Среднее	$-0,006 \pm 0,023$	$0,003 \pm 0,024$	$0,009 \pm 0,003$	$7,167 \pm 1,783$	$0,596 \pm 0,077$	$0,595 \pm 0,082$
t	-0,264	0,120	2,792			
P	>0,10	>0,10	<0,05			

дится около 1 %. В основном они обусловлены различиями между суходольной и болотной популяциями, генетическая дистанция между которыми составляет 0,026 (см. табл. 6). При этом все популяции различаются также по наборам уникальных аллелей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Дифференциация суходольной и болотной популяций сосны обыкновенной, несмотря на относительную историческую “молодость” болот средней тайги, является ожидаемой [Петрова и др., 2013; Шейкина и др., 2017; Гладков, Шейкина, 2019]. Этот вывод подтверждается различиями популяций по F_{IS} . При этом генетическая дистанция D_N , выявленная нами по SSR-маркерам, существенно ниже аналогичного показателя, выявленного при сравнении суходольных и болотных популяций сосны в лесостепной зоне по ISSR-маркерам [Шейкина и др., 2017] – 0,026 и около 0,080 соответственно. Этой же группой авторов при аналогичных исследованиях, но с использованием SSR-маркеров обнаружена дифференциация изученных популяций на уровне 1,2 % ($F_{ST} = 0,012$). Это лишь немногим больше аналогичного показателя дифференциации в наших исследованиях ($F_{ST} = 0,009$). Возможно, что большое аллельное разнообразие SSR-локусов отчасти “затушевывает” межпопуляционные различия.

Определенное влияние на результаты межпопуляционной дифференциации мог оказать также недоучет особенностей пространственной структуры суходольной популяции. Прилет семян из смежной болотной популяции в граничащую с ней часть суходольной популяции, из которой частично были взяты образцы для анализа, мог сгладить различия между ними.

Отсутствие различий между “техногенной” и естественными популяциями может быть обусловлено приблизительно равным вкладом семян из болотных и суходольных массивов сосны в формирование молодняков на песчаных неоландшафтах. Равновеликий уровень ее дифференциации от обеих природных популяций сосны не противоречат этому предположению. Также отметим, что хорошее соответствие HWE в “техногенной” популяции может быть результатом смешения генотипов из су-

ходольной популяции, в которой наблюдается достоверный дефицит гетерозигот, и болотной популяции, в которой имеет место некоторый (хотя и недостоверный) избыток гетерозигот.

Еще одной гипотетической причиной генетических различий между исследуемыми популяциями могут быть отличия в их возрасте. В литературе высказывалось предположение, что уровень гетерозиготности у сосны обыкновенной может испытывать закономерные изменения по ходу онтогенеза сосновых насаждений в виде эксцесса гетерозиготности с увеличением возраста [Животовский, 1984]. Это предположение относится к селективно нагруженным маркерам (изоферментам). Однако у *P. cembra* L. сходная тенденция обнаружена также и по SSR-маркерам [Мудрик и др., 2010]. Тем не менее в подавляющем большинстве исследований с применением SSR-маркеров авторы полагают их нейтральными и не обращают внимание на возрастные особенности популяций. К тому же в нашем исследовании достоверно отличающиеся по F_{IS} популяции имеют примерно одинаковый возраст. Поэтому маловероятно, что этот фактор имел в данном случае существенное значение.

На наш взгляд, интересны, но недостаточны подкреплены числом повторностей (популяционных выборок) данные по возрастанию числа уникальных аллелей в направлении суходольная – болотная – “техногенная” популяции. Если химическое загрязнение приводит к индукции мутаций, то одним из очевидных следствий этого может быть увеличение числа уникальных аллелей по мере приближения территорий к источнику загрязнения, что мы и наблюдаем в действительности.

В заключение отметим, что с учетом генетической дивергенции суходольных и болотных популяций сосны совместное произрастание представителей этих популяций на техногенных суходолах может привести к генетическому смешению их генофондов (гибридизации), поскольку фенологический барьер между представителями этих популяций в данном случае будет отсутствовать. Представленные нами данные, несмотря на небольшое число популяций и локусов, склоняют к более основательной проверке этого предположения, важного с природоохранной точки зрения.

На следующем этапе исследований целесообразно увеличить число исследуемых по-

пуляций и изучить изменчивость анализируемых популяций по маркерам, имеющим адаптивное значение, а также по митохондриальным маркерам, которые наследуются по материнской линии и позволяют количественно оценить вклад суходольных и болотных популяций в обсеменение “техногенных” суходолов, созданных среди болот.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пилотное обследование в зоне деятельности нефтекомплекса Западной Сибири трех близко расположенных популяций сосны *Pinus sylvestris* L. – суходольной, болотной и “техногенной” (возникшей на песчаном основании кустовой площадки бурения), показало, что они довольно близки по основным параметрам генетической изменчивости, оцениваемой по шести полиморфным локусам ядерной микросателлитной ДНК. При этом обнаружены небольшие, но статистически значимые различия между суходольной и болотной популяциями, в том числе по F_{IS} – коэффициенту инбридинга популяции, отражающему избыток/дефицит гетерозигот относительно теоретически ожидаемого. Также выявлена тенденция к возрастанию числа уникальных аллелей в направлении суходольная – болотная – “техногенная” популяции.

По значениям генетической дистанции Nei и F_{IS} “техногенная” популяция занимает промежуточное положение между изученными естественными популяциями и не обнаруживает статистически значимых отличий от них.

Высказаны предположения о том, что наиболее вероятной причиной последнего является формирование “техногенных” молодняков сосны из смеси генотипов суходольной и болотной популяций, а также о том, что появление уникальных (приватных) аллелей может быть связано с химическим загрязнением “техногенных” и прилегающих к ним территорий.

Для проверки этих предположений необходимы более глубокие исследования с привлечением большего числа смежных популяций и маркеров, имеющих адаптивное значение, а также локусов митохондриальной ДНК, наследующихся по материнской линии.

Работа выполнена по базовому проекту (государственному заданию) ФИЦ КНЦ СО РАН,

№ НИОКТР 121031500336-9 “Функционально-динамическая индикация биоразнообразия лесов Сибири”.

Авторы признательны рецензентам за конструктивные замечания, которые привели к частичной переработке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Аболин Р. И. Болотные формы *Pinus sylvestris* L. // Тр. Бот. музея АН. 1915. Вып. 14. С. 62–84.
- Видякин А. И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197–202.
- Галинская Т. В., Щепетов Д. М., Лысенков С. Н. Предубеждения о микросателлитных исследованиях и как им противостоять // Генетика. 2019. Т. 55, № 6. С. 617–632.
- Гладков Ю. Ф., Шейкина О. В. Генетический полиморфизм деревьев сосны обыкновенной из смежных болотной и суходольной ценопопуляций по ядерным микросателлитным локусам // Вестн. ПГТУ. 2019. № 4 (44). С. 70–79.
- Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 183 с.
- Животовский Л. А. Микросателлитная изменчивость в популяциях человека и методы ее изучения // Вестн. ВОГиС. 2006. Т. 10, № 1. С. 74–96.
- Ильинов А. А., Раевский Б. В. Состояние генофонда сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в Карелии // Сиб. лесн. журн. 2016. № 5. С. 45–54.
- Калько Г. В. Тестирование ядерных микросателлитных маркеров сосны обыкновенной // Тр. СПб. НИИ лес. х-ва. 2017. № 1. С. 23–34.
- Камалов Р. М., Петюренко М. Ю., Дегтярева А. П. Тестирование микросателлитных маркеров для оценки уровня генетического разнообразия *Pinus sylvestris* L. // Тр. СПб. НИИ лес. х-ва. 2022. № 4. С. 18–30.
- Капелькина Л. П., Малышкина Л. А., Чугунова М. В. Рекультивация нефтезагрязненных болотных почв // Биологическая рекультивация нарушенных земель. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. С. 150–160.
- Ларионова А. Я., Экарт А. К. Генетическое разнообразие и дифференциация болотных популяций сосны // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. 27, № 1–2. С. 120–126.
- Махатков И. Д., Тараканов В. В., Тюпина В. М. Фенетическая структура популяций сосны на суходолах и болотах Западной Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2–3. С. 248–250.
- Мудрик Е. А., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С. и др. Оценка системы скрещивания в популяциях *Pinus cembra* L. (Pinaceae) с помощью изоферментных и микросателлитных маркеров // Бюл. Гос. Никитск. ботан. сада. 2010. № 101. С. 89–92.
- Омашева М. Е., Аубакирова К. П., Рябушкина Н. А. Молекулярные маркеры. Причины и последствия ошибок генотипирования // Биотехнология. Теория и практика. 2013. № 4. С. 20–28.
- Орешкова Н. В., Седелникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П. Генетическая структура и дифференциация болотных и суходольных популяций сосны

- кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) по ядерным микросателлитным локусам // Генетика. 2014. Т. 50, № 9. С. 1059–1059.
- Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1996. 180 с.
- Петрова И. В., Санников С. Н., Черепанова О. Е. и др. Генетическая дифференциация болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на Русской равнине // Изв. вузов. Лес. журн. 2013. № 6 (336). С. 29–37.
- Седых В. Н. Техногенные леса на нарушенных землях Западной Сибири // Сиб. лес. журн. 2016. № 2. С. 43–50.
- Сиволапов В. А., Логинова Л. А., Воробьева Е. А., Вепринцев В. Н., Щетинкин С. В. Оценка изменений генетической структуры субпопуляций дуба черешчатого и сосны обыкновенной в условиях длительного воздействия малых доз радиации // Лесн. вестн. 2022. Т. 26, № 3. С. 14–20.
- Солнцева Н. П. Добыча нефти и геохимия природных ландшафтов. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998. 376 с.
- Соромотин А. В. Воздействие добычи нефти на таежные экосистемы Западной Сибири. Тюмень: Изд-во Тюм. гос. ун-та, 2010. 320 с.
- Сукачев В. Н. О болотной сосне // Лесн. журн. 1905. Т. 35, вып. 3. С. 354–372.
- Чижов Б. Е. Лес и нефть Ханты-Мансийского автономного округа. Тюмень: Изд-во Ю. Мандрики, 1998. 144 с.
- Чижов Б. Е., Черкашина М. В. Рекультивация земель, нарушаемых при разведке, обустройстве и эксплуатации нефтегазовых месторождений // Проблемы топливно-энергетического комплекса Западной Сибири: сб. науч. тр. Тюм. отд-ния РАН, 2009. С. 382–391.
- Шейкина О. В., Гладков Ю. Ф., Демаков Ю. П. Генетическая структура суходольных и болотных ценопопуляций сосны обыкновенной в Республике Марий Эл // Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всерос. популяц. семинара памяти Н. В. Глотова (1939–2016) / ФГБОУ ВО “Марийский государственный университет”. Йошкар-Ола: ООО ИПФ “СТРИНГ”, 2017. С. 262–265.
- Devey M. E., Bell J. C., Smith D. N. et al. A genetic linkage map for *Pinus radiata* based on RFLP, RAPD and microsatellite markers // Theor. Appl. Genet. 1996. Vol. 92. P. 673–679.
- Elsik C. G., Minihan V. T., Hall S. E. et al. Low-copy microsatellite markers for *Pinus taeda* L. // Genome. 2000. Vol. 43. P. 550–555.
- Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. Vol. 106. P. 283–292.
- Nei M. F-statistics and the analysis of gene diversity in subdivided populations // Ann. Hum. Genet. 1977. Vol. 41. P. 225–233.
- Nei M., Chesser R. K. Estimation of fixation indices and gene diversities // Ann. Hum. Genet. 1983. Vol. 47. P. 253–259.
- Pan F., Shihui N., Huwei Y. et al. Development and characterization of 25 EST-SSR markers in *Pinus sylvestris* var. *Mongolica* (Pinaceae) // Applicat. Plant Sci. 2014. Vol. 2 (1). P. 1–4.
- Peakall R., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Not. 2006. N 6. P. 288–295.
- Sebastiani F., Pinzauti F., Kujala S. T. et al. Novel polymorphic nuclear microsatellite markers for *Pinus sylvestris* L. // Conservat. Genet. Res. 2011. Vol. 4. P. 231–234.
- Sheller M., Toth E. G., Ciocirlan E., Mikhaylov P., Kulakov S., Kulakova N., Melnichenko N., Ibe A., Sukhikh T., Curtu A. L. Genetic Diversity and Population Structure of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in Middle Siberia // Forests. 2023. Vol. 14. P. 119.
- van Oosterhout C., Hutchinson W., Wills D., Shipley P. Microchecker: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Res. 2004. N. 4 P. 535–538.

Genetic structure of technogenic forests in the zone of activity of Western Siberia's oil complex: problem statement

V. V. TARAKANOV^{1, 2}, K. G. KHOMUTOVA¹

¹*West Siberian Branch of the Sukachev Institute of Forest SB RAS –
Branch of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center”
630082, Novosibirsk, A.Ya. 45, Zhukovskiy str., 100/1
E-mail: kseniya-zacepina@yandex.ru*

²*Novosibirsk State Agricultural University
630039, Novosibirsk, Dobrolyubova str., 160,
E-mail: tarh012@mail.ru*

With the use of six polymorphic microsatellite markers of nuclear DNA in the territory of oil complex of Western Siberia's activity, a pilot study of three closely spaced populations of *Pinus sylvestris* L. – bog land, dry land, and “technogenic” (originated on the sandy base of the drilling pad) was carried out. It showed that the studied populations are quite close in terms of the main parameters of genetic variability, assessed by six polymorphic loci. At the same time, small but statistically significant differences were found between the dry land and bog land populations, including one's in *FIS*. The “technogenic” population has an intermediate position between the studied natural populations and does not show statistically significant differences from them. It has been suggested that the most likely cause of the latter is the formation of “technogenic” young pine stands from a mixture of genotypes of the dry land and bog land populations, as well as that the appearance of unique (private) alleles in the “technogenic” population and adjacent bog land population can be induced by chemical pollution.

Key words: *Pinus sylvestris* L., technogenic forests, nuclear DNA microsatellite loci.