

СОСТОЯНИЕ ГЕНОФОНДОВ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ВОДОСБОРА БЕЛОГО МОРЯ (НА ПРИМЕРЕ *PICEA* × *FENNICA* (REGEL) KOM. И *PINUS SYLVESTRIS* L.)

© А.А. Ильинов¹, Б.В. Раевский², О.В. Чирва²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Карельский научный центр Российской академии наук», Институт леса, Петрозаводск, Республика Карелия;

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», Петрозаводск, Республика Карелия

Для цитирования: Ильинов А.А., Раевский Б.В., Чирва О.В. Состояние генофондов основных лесобразующих видов водосбора Белого моря (на примере *Picea × fennica* (Regel) Kom. и *Pinus sylvestris* L.) // Экологическая генетика. — 2020. — Т. 18. — № 2. — С. 185–202. <https://doi.org/10.17816/ecogen19006>.

Поступила: 30.12.2019

Одобрена: 30.04.2020

Принята: 23.06.2020

✿ С использованием ядерных микросателлитных локусов дана оценка состояния генофондов ели финской и сосны обыкновенной в западной части водосбора Белого моря. Северотаежные популяции ели финской характеризовались средними ($H_o = 0,20$, $H_e = 0,27$), а периферические — максимальными значениями параметров генетического разнообразия ($H_o = 0,46$, $H_e = 0,47$), различия между этими двумя группами популяций были статистически достоверными. Анализ F -статистик выявил уникальность генетической структуры периферических популяций ели, с чем может быть связан высокий уровень их генетической обособленности ($F_{ST} = 0,33$). Все исследованные популяции сосны обыкновенной отличались более высоким по сравнению с елью финской уровнем генетического разнообразия ($H_o = 0,50$, $H_e = 0,63$), причем различия между периферическими и остальными популяциями были статистически недостоверными. Результаты анализа F -статистик популяций сосны свидетельствуют об однородности генофонда вида в регионе. Выявленный уровень генетического полиморфизма популяций сосны обыкновенной и ели финской в западной части водосбора Белого моря свидетельствует, что при принятии мер по сохранению и поддержанию генетических ресурсов этих видов (мониторинг состояния, содействие естественному возобновлению, создание лесных культур и т. п.) будут обеспечены необходимые условия для минимизации отрицательных последствий антропогенного воздействия и глобального изменения климата.

✿ **Ключевые слова:** *Pinus sylvestris* L.; *Picea × fennica* (Regel) Kom.; периферические популяции; микросателлитные локусы; генетическое разнообразие.

THE STATE OF GENE POOL OF THE BASIC FOREST-FORMING SPECIES OF THE WHITE SEA WATERSHED (ON THE EXAMPLE OF A *PICEA* × *FENNICA* (REGEL) KOM. AND *PINUS SYLVESTRIS* L.)

© A.A. Ilinov¹, B.V. Raevsky², O.V. Chirva²

¹ Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia;

² Karelian Research Centre of the Russian Academy of Science, Petrozavodsk, Russia

Cite this article as: Ilinov AA, Raevsky BV, Chirva OV. The state of gene pool of the basic forest-forming species of the White Sea watershed (on the example of a *Picea × fennica* (Regel) Kom. and *Pinus sylvestris* L.). *Ecological genetics*. 2020;18(2):185–202. <https://doi.org/10.17816/ecogen19006>.

Received: 30.12.2019

Revised: 30.04.2020

Accepted: 23.06.2020

✿ **Background.** The genetic diversity of forest tree species populations is a key factor contributing to their resistance against negative effects of human activity, and the global climate change. The aim of the present study was to evaluate the state of gene pools of the main forest-forming species in the White Sea watershed. **Materials and methods.** Five populations of Norway spruce and seven populations of Scotch pine have been selected within the Arctic zone of the European part of Russia (the western part of the White Sea watershed), along with two boundary ones located near the northern borders of the abovementioned species areas. The analysis of the spruce samples had been performed using five nuclear SSR loci, while for the pine samples it was four. DNA fragments were separated on a sequencer CEQ 8000. The main criteria of the genetic diversity ($A_{99\%}$, H_o , H_e) and F -statistics were calculated. **Results.** The marginal spruce populations were characterized by the largest magnitude of the genetic diversity ($H_o = 0.46$; $H_e = 0.47$) and isolation ($F_{ST} = 0.33$) compared to other populations of the same species. The differences were statistically significant. All pine populations studied demonstrated a higher level of genetic

diversity ($H_o = 0.50$, $H_e = 0.63$) compared to spruce populations. The differences between the boundary and in-area populations were not statistically reliable ($F_{ST} = 0.04$). **Conclusion.** Our investigation revealed a sufficiently high level of spruce and pine northern populations' genetic diversity making them able to withstand expected negative effects of anthropogenic activity and global climate change.

✿ **Keywords:** *Pinus sylvestris* L.; *Picea × fennica* (Regel) Kom.; marginal populations; microsatellite loci; genetic diversity.

ВВЕДЕНИЕ

Арктика, по определению Межправительственной группы экспертов, относится к регионам, наиболее уязвимым в плане глобального изменения климата [1]. Природные комплексы Арктики, характеризующиеся экстремальными климатическими и геофизическими условиями, являются особо уязвимыми, неустойчивыми к внешним воздействиям, обладают пониженной способностью к восстановлению и самоочищению [2]. Белое море, включая водосбор, имеет ключевое значение в рамках программы изучения и освоения ресурсов Арктики, поскольку оно представляет собой относительно небольшой, полузамкнутый водоем, для которого достаточно просто, по сравнению с другими морями Арктики, можно организовать проведение комплексных фундаментальных и прикладных исследований [3].

Водосбор Белого моря занимает большую часть арктической зоны Европейского Севера России, включая территории Мурманской и Архангельской областей, а также Республики Карелии. Они отнесены к первой группе территорий, непосредственно примыкающих к морю и оказывающих существенное воздействие на его экосистему [4]. Территории представлены двумя природными зонами — тундрой и тайгой, преимущественно лесами северотаежной подзоны. Актуальность сохранения биологического разнообразия наземных экосистем этого региона диктуется разнообразием и многочисленностью экосистемных услуг, которые человек получает от них. Особое место в этом аспекте принадлежит бореальным лесам, занимающим большую часть территории и выполняющим функции, критически важные на всех уровнях — местном, региональном и глобальном. Для местного населения очень важны такие экосистемные функции, предоставляемые лесом, как рыбная ловля, охота, досуг, духовная деятельность и экономические возможности. В глобальном масштабе бореальные леса — один из важнейших регуляторов

климата планеты посредством обмена энергией и водой. Они также хранят громадное количество биогенного углерода — по величине не меньше, чем тропические леса. Вклад лесов и лесонасаждений в решение насущных проблем современности, в частности таких, как снижение рисков от антропогенных воздействий и глобального изменения климата, в обеспечении устойчивого развития исследуемого региона, зависит в том числе и от наличия богатого межвидового и внутривидового разнообразия древесных пород. Лесные экосистемы остаются основным убежищем для сохранения биоразнообразия. Важной составляющей этого вклада является генетическое разнообразие — биоразнообразие на внутривидовом уровне основных лесообразующих видов, обеспечивающее выживание, адаптацию и развитие древесных лесных пород в меняющихся условиях окружающей среды. Оно также поддерживает жизнеспособность лесов и обеспечивает устойчивость к стрессам, таким как вредители и болезни [5]. Кроме того, поддержание высокого уровня генетического разнообразия необходимо для проведения селекционных программ с целью создания адаптированных сортов клонов или закрепления полезных признаков. Сохранение генетического потенциала лесных древесных видов, особенно в таком крайне уязвимом регионе, каким является Арктика, имеет жизненно важное значение, так как он представляет собой уникальный и невозполнимый ресурс для будущего.

Цель исследования — оценка современного состояния генофондов основных лесообразующих видов водосбора Белого моря и прогноз влияния на них антропогенных факторов, включая глобальное изменение климата.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования явились популяции ели финской и сосны обыкновенной, расположенные в подзоне северной тайги, а также по 2 периферические популяции сосны и ели, произраста-

ющие на северном пределе распространения этих видов в переходной лесотундровой зоне (рис. 1, табл. 1). При подборе объектов исследования на основании комплекса лесотаксационных показателей определялась категория лесного биогеоценоза (насаждения). Дендроценозы, возникшие в результате естественных процессов, после тех или иных природных катастрофических событий различной интенсивности и не испытавшие сильного антропогенного воздействия, относились к категории «коренные малонарушенные». Наличие следов

выборочных (приисковых) рубок слабой интенсивности в этом случае считалось допустимым. Насаждения, сформировавшиеся после тотального антропогенного нарушения (сплошной рубки) за счет предварительного и последующего естественного возобновления, характеризовались как «производные».

В естественных сосняках и ельниках в пределах западной части водосбора Белого моря (северная подзона тайги Карелии и Мурманской обл.) были заложены постоянные пробные площади (ППП,

Таблица 1

Характеристика исследованных популяций сосны и ели

Популяции	Расположение популяций	Географические координаты (град. с. ш./в. д.)	Категория насаждения	Возраст древостоя, лет
Ель финская				
Пасвик_Е 1	МО*, Печенгский район	69,27669/29,40130	Коренное малонарушенное	>180
Мурманск_Е 2	МО, Кольский район	68,87333/33,24000	Производное, естественное возобновление	>100
Паанаярви_Е 3	РК**, Лоухский район	66,30634/30,44258	Коренное малонарушенное	>200
Паанаярви_Е 4	То же	66,30093/30,45887	То же	>200
Кивакка_Е 5	>>	66,20677/30,53473	>>	>140
Кивакка_Е 6	>>	66,20574/30,53897	Не определено (горная тундра)	>100
Поньгома_Е 7	РК, Кемский район	65,33901/34,40335	Коренное малонарушенное	>120
Поньгома_Е 8	То же	65,35168/34,36869	То же	>140
Пожостров_Е 9	>>	65,33981/34,47903	>>	>160
Сосна обыкновенная				
Пасвик_С1	МО, Печенгский район	68,99571/28,98872	Коренное малонарушенное	>140
Мурманск_С2	МО, Кольский район	68,89139/33,33194	Производное, естественное возобновление	>80
Алакертти_С3	МО, Кандалакшский район	66,95278/29,61083	Коренное малонарушенное	>180
Гридино_С4	РК, Кемский район	65,96686/34,65734	То же	>180
Пяозеро_С5	РК, Лоухский район	65,94450/31,08857	>>	>140
Войница_С6	РК, Калевальский район	65,15505/30,19625	>>	>120
Маслозеро_С7	РК, Медвежьегорский район	63,52453/32,78677	>>	>240

Примечание. * МО — Мурманская область; ** РК — Республика Карелия

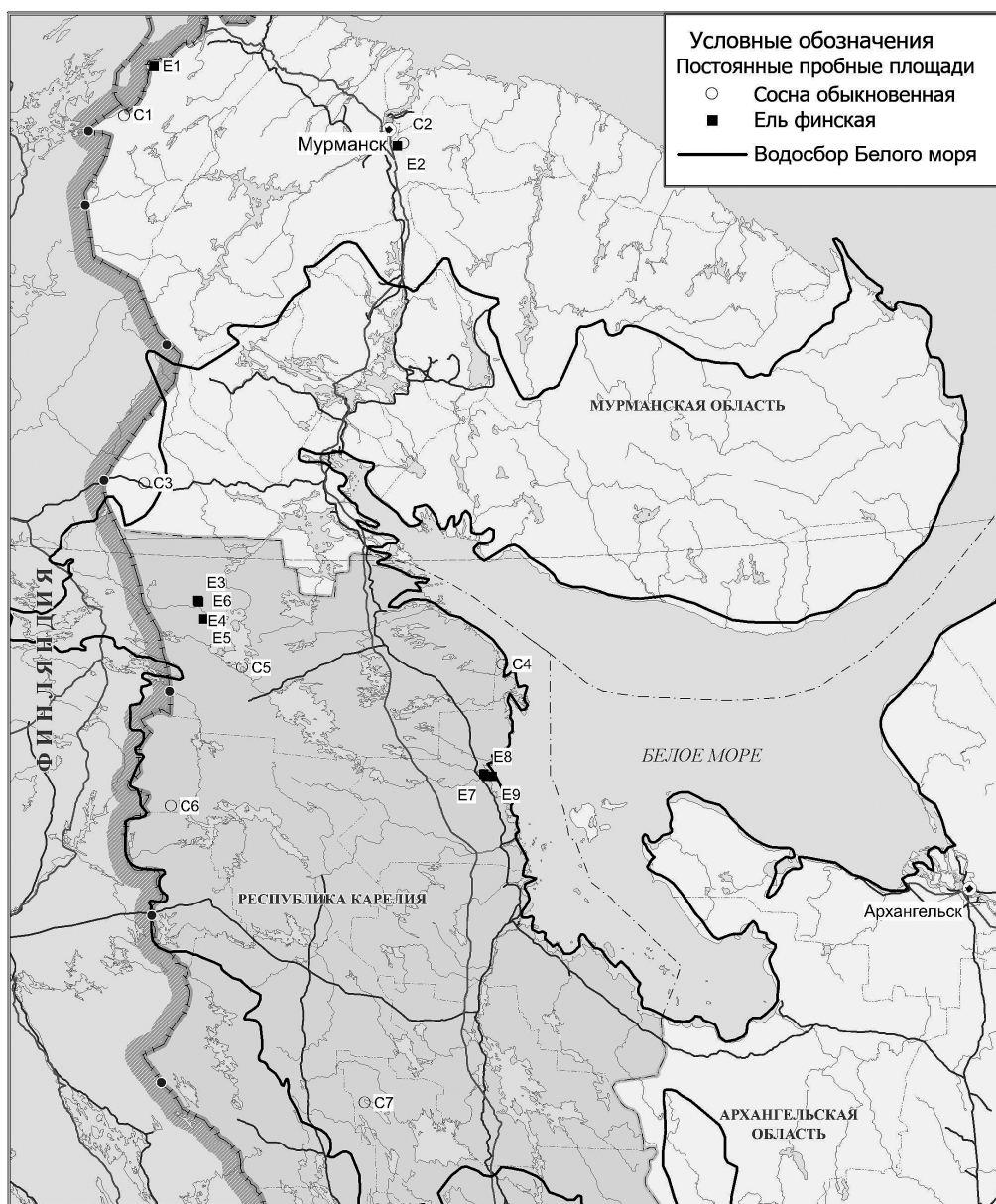


Рис. 1. Карта-схема расположения пунктов сбора материала по сосне обыкновенной и ели финской. Обозначения пунктов даны в соответствии с табл. 1

рис. 1). Характеристика популяций приведена в табл. 1.

Для анализа генетической структуры популяций отбирали образцы хвои или древесины (керны) с 30 модельных деревьев на каждой ППП. Выделение образцов геномной ДНК ели и сосны осуществляли с помощью стандартного набора (QIAGEN). Микросателлитный анализ ели финской проводили по 5 ядерным локусам: UAPgTG25, UAPgAG105, UAPgAG150, EATC2C06, EATC2C10 [6, 7]. Для анализа популяций сосны обыкновенной было отобрано 4 локуса: PtTX2123, PtTX2146, SPAC11,8, SPAC12,5 [8, 9].

Характеристика микросателлитных праймеров, использованных для амплификации ДНК, дана в табл. 2. Для проведения полимеразной цепной реакции использовали 26 мкл реакционной смеси следующего состава: 50 нг ДНК исследуемых образцов, 100 пМ праймера, 5 мкл набора с Taq ДНК-полимеразой. Условия амплификации: денатурация — 30 с при 94 °С, отжиг — 30 с при 53–62 °С (в зависимости от используемого праймера), полимеризация — 40 с при 72 °С; количество циклов — 35; достраивание фрагментов — 6 мин при 72 °С. Амплификацию проводили на приборе MaxyGene Gradient (QIAGEN). Разделе-

Таблица 2

Характеристика микросателлитных праймеров, использованных для анализа популяций сосны обыкновенной и ели финской

Локус	Мотив	Температура отжига, t , °C	Количество аллелей	Размер фрагментов, п. н.*
Ель финская				
UAPgTG25	(TG) ₂₇	62	8	100–116
UAPgAG150	(AG) ₁₁	54	4	160–166
UAPgAG105	(AG) ₁₉	56	8	144–158
EATC2C06	(CAT) ₇	58	10	136–166
EATC1C10	(GA) ₈	53	4	150–159
Сосна обыкновенная				
Spac11,8	(TG) ₁₆	55	13	132–160
Spac12,5	(GT) ₂₀ (GA) ₁₀	54	29	129–199
PtTX2123	(AGC) ₈	57	3	192–201
PtTX2146	(GAG) ₅ ...(GAG) ₈ CGG(GAG) ₇ CGG(GAG) ₄	57	13	180–249

Примечание. * — пар нуклеотидных оснований.

ние и определение фрагментов ДНК осуществляли с помощью системы капиллярного электрофореза на приборе CEQ 8000 (Beckman Coulter).

Основные показатели генетической изменчивости (среднее число аллелей на локус $A_{99\%}$, среднее число аллелей с частотой $>5\%$, $A_{95\%}$, среднее эффективное число аллелей n_e , индекс фиксации Райта F , наблюдаемая H_o и ожидаемая H_e гетерозиготность), а также показатели F -статистик Райта и генетические дистанции по Нею [10] определяли с помощью программы GenAlEx 6.5 [11]. Построение дендрограмм сходства популяций сосны и ели производили с использованием программы POPTREE [12].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ель финская. Анализ генетической структуры популяций ели финской показал, что все использованные микросателлитные локусы оказались полиморфными. Всего было выявлено 34 аллеля (табл. 3).

Северотаежные популяции Поньгома_Е7, Поньгома_Е8 и островная Пижостров_Е9 оказались мономорфными по локусу UAPsTG25, популяция Поньгома_Е8 — также по локусу EATC2C06, а Кивакка_Е6 — по локусу UAPgAG105. Практически все популяции ели западного водосбора Белого моря характеризовались одинаковым общим количеством аллелей — 16, за исключением

ели, произрастающей на вершине горы, в условиях горной тундры (Кивакка_Е6) и отличающейся минимальным их количеством (12). В то же время, периферические популяции Пасвик_Е1 и Мурманск_Е2, находящиеся на северном пределе ареала вида, характеризовались максимальным количеством обнаруженных аллелей (18 и 17 соответственно). Таким образом, исследованные популяции ели различались как по аллельному составу, так и по соотношению аллелей, причем у краевых популяций выявлено максимальное их количество.

Результаты анализа генетического, в том числе аллельного, разнообразия популяций ели финской представлены в табл. 4. По параметрам аллельного разнообразия периферические популяции в целом превосходили северотаежные ($A_{99\%} = 3,500$ и $3,029$, $A_{95\%} = 2,835$ и $2,336$, $n_e = 1,995$ и $1,619$ соответственно). Показатель наблюдаемой гетерозиготности H_o варьировал у северотаежных популяций ели от $0,127$ (Поньгома_Е8) до $0,300$ (Панаярви_Е3 и Кивакка_Е6), составив в среднем $0,204$. По уровню ожидаемой гетерозиготности H_e минимальное значение было обнаружено для Поньгома_Е7 ($0,221$), максимальное — для Поньгома_Е8 ($0,310$), в среднем $0,266$. Мурманские популяции Пасвик_Е1 и Мурманск_Е2 и здесь характеризовались максимальными значениями параметров генетической изменчивости, причем

Таблица 3

Генетическая структура популяций ели финской, выраженная в частотах встречаемости аллелей

Локус	Аллель	Популяции								
		E1*	E2	E3	E4	E5	E6	E7	E8	E9
Размер выборки		19	20	30	31	29	10	30	30	30
UAPgTG25	100	0,000	0,000	0,050	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	102	0,000	0,050	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	104	0,026	0,000	0,950	0,952	0,845	0,900	1,000	1,000	1,000
	106	0,605	0,875	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	110	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050	0,000	0,000	0,000
	112	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,000
	114	0,079	0,000	0,000	0,016	0,138	0,050	0,000	0,000	0,000
	116	0,289	0,075	0,000	0,016	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
UAPgAG105	160	0,711	0,525	0,867	0,984	0,983	1,000	0,983	0,967	0,917
	162	0,000	0,050	0,067	0,016	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000
	164	0,289	0,325	0,067	0,000	0,017	0,000	0,000	0,033	0,083
	166	0,000	0,100	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
UAPgAG150	144	0,000	0,000	0,733	0,581	0,552	0,850	0,800	0,300	0,317
	146	0,868	0,650	0,067	0,048	0,034	0,050	0,017	0,017	0,083
	148	0,053	0,350	0,033	0,226	0,241	0,000	0,033	0,000	0,217
	150	0,026	0,000	0,000	0,000	0,103	0,000	0,000	0,083	0,033
	152	0,000	0,000	0,083	0,000	0,000	0,000	0,000	0,350	0,117
	154	0,026	0,000	0,083	0,000	0,000	0,000	0,000	0,150	0,000
	156	0,026	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	158	0,000	0,000	0,000	0,145	0,069	0,100	0,150	0,100	0,233
EATC2C06	136	0,000	0,000	0,133	0,065	0,138	0,000	0,100	0,000	0,017
	139	0,079	0,325	0,733	0,839	0,724	0,950	0,800	1,000	0,933
	142	0,684	0,450	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	145	0,158	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	148	0,000	0,100	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	151	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017
	154	0,053	0,000	0,000	0,000	0,034	0,050	0,017	0,000	0,033
	157	0,000	0,050	0,133	0,081	0,103	0,000	0,067	0,000	0,000
	160	0,026	0,050	0,000	0,016	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000
	166	0,000	0,025	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
EATC1C10	150	0,500	0,500	0,833	0,903	0,983	0,450	0,767	0,200	0,783
	153	0,500	0,500	0,133	0,097	0,017	0,000	0,050	0,300	0,150
	156	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000	0,150	0,050	0,200	0,067
	159	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,400	0,133	0,300	0,000

Примечание. *Обозначение популяций в соответствии с рис. 1.

Таблица 4

Уровень генетического разнообразия в популяциях ели финской

Популяция	n	$A_{99} \%$	$A_{95} \%$	n_e	H_o	H_e	F
Периферические популяции (на границе леса и тундры)							
Пасвик_Е1	19	$3,600 \pm 0,678$	$2,600 \pm 0,400$	$1,839 \pm 0,152$	$0,495 \pm 0,134$	$0,439 \pm 0,054$	$-0,126 \pm 0,237$
Мурманск_Е2	20	$3,400 \pm 0,748$	$3,200 \pm 0,583$	$2,151 \pm 0,307$	$0,420 \pm 0,169$	$0,493 \pm 0,077$	$0,109 \pm 0,337$
В среднем		$3,500 \pm 0,477$	$2,835 \pm 0,367$	$1,995 \pm 0,170$	$0,457 \pm 0,102^*$	$0,466 \pm 0,045^{**}$	$-0,008 \pm 0,198$
Северотаежные популяции							
Паанаярви_Е3	30	$3,200 \pm 0,490$	$2,800 \pm 0,374$	$1,472 \pm 0,131$	$0,300 \pm 0,072$	$0,298 \pm 0,064$	$0,004 \pm 0,081$
Паанаярви_Е4	31	$3,200 \pm 0,490$	$2,000 \pm 0,447$	$1,436 \pm 0,256$	$0,200 \pm 0,067$	$0,235 \pm 0,098$	$0,045 \pm 0,069$
Кивакка_Е5	29	$3,200 \pm 0,583$	$2,200 \pm 0,583$	$1,574 \pm 0,300$	$0,152 \pm 0,053$	$0,280 \pm 0,115$	$0,258 \pm 0,128^*$
Кивакка_Е6	10	$2,400 \pm 0,400$	$2,400 \pm 0,400$	$1,458 \pm 0,291$	$0,300 \pm 0,158$	$0,232 \pm 0,105$	$-0,182 \pm 0,085$
Поньгома_Е7	30	$3,200 \pm 0,735$	$2,200 \pm 0,583$	$1,341 \pm 0,134$	$0,187 \pm 0,076$	$0,221 \pm 0,084$	$0,102 \pm 0,129$
Поньгома_Е8	30	$2,800 \pm 0,970$	$2,400 \pm 0,872$	$2,176 \pm 0,706$	$0,127 \pm 0,095$	$0,310 \pm 0,177$	$0,402 \pm 0,213^{***}$
Пежостров_Е9	30	$3,200 \pm 0,860$	$2,400 \pm 0,748$	$1,873 \pm 0,658$	$0,160 \pm 0,096$	$0,283 \pm 0,136$	$0,379 \pm 0,176^{***}$
В среднем		$3,029 \pm 0,237$	$2,336 \pm 0,254$	$1,619 \pm 0,150$	$0,204 \pm 0,034$	$0,266 \pm 0,040$	$0,131 \pm 0,053$
Все популяции							
В среднем		$3,133 \pm 0,212$	$2,433 \pm 0,216$	$1,702 \pm 0,124$	$0,260 \pm 0,038$	$0,310 \pm 0,035$	$0,096 \pm 0,061$

Примечание. n — размер выборки; A — среднее число аллелей на локус; n_e — среднее эффективное число аллелей на локус; H_o и H_e — наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность соответственно (*, ** — различия между периферическими и остальными популяциями ели достоверны при $p < 0,05$; $p < 0,01$); F — индекс фиксации Райта (*, *** — разница между наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностью достоверна при $p < 0,05$; $p < 0,001$).

разница между ними и северотаежными популяциями ели как по ожидаемой, так и наблюдаемой гетерозиготности оказалась статистически достоверной (табл. 4). Необходимо отметить, что для всех популяций ели, за исключением Пасвик_Е1 и Кивакка_Е6, выявлены положительные значения индекса фиксации Райта, причем для популяций Кивакка_Е5, Поньгома_Е8 и Пежостров_Е9 они оказались статистически достоверны [13], что свидетельствует о дефиците гетерозигот в этих популяциях.

В целом, исследованные популяции ели финской характеризовались невысоким уровнем генетического разнообразия по микросателлитным локусам, хотя и превышающим таковой по аллозимным локусам [14].

Анализ с помощью F -статистик Райта (табл. 5), рассчитанных для характеристики подразделенности и оценки уровня дифференциации между исследованными популяциями внутри групп, выявил невысокие значения F_{ST} (0,051 и 0,102 для периферических и северотаежных популяций соответственно). Среднее значение показателя F_{ST} для всех популяций составило 0,33. Найденное

соотношение свидетельствует о крайне высоком уровне генетической дифференциации между периферическими и остальными популяциями.

Более наглядно результаты анализа межпопуляционной дифференциации ели финской в западной части водосбора Белого моря можно представить в виде дендрограммы сходства, построенной с помощью метода UPGMA на основе матрицы генетических дистанций по Неи (рис. 2). Все популяции разделены на две группы — северотаежные карельские и периферические мурманские. Внутри этих групп уровень дифференциации оказался относительно небольшим ($D_N = 0,11$ и $0,09$ для карельских и мурманских популяций соответственно). В то же время уровень дифференциации между северотаежными и периферическими популяциями ели оказался практически на порядок выше ($D_N = 0,99$). Статистическая достоверность объединения в отдельные группы маргинальных и северотаежных популяций подтверждается высокими значениями бутстреп-вероятности ($BP = 100 \%$) [15], свидетельствуя о генетической обособленности краевых (периферических) популяций ели.

Таблица 5

Значения *F*-статистики Райта для карельских популяций ели финской

Локусы	<i>F</i> -статистики		
	<i>F_{IS}</i>	<i>F_{IT}</i>	<i>F_{ST}</i>
Периферические популяции			
UAPgTG25	0,264	0,321	0,077
UAPgAG105	0,097	0,118	0,023
UAPgAG150	0,622	0,656	0,090
EATC2C06	0,296	0,340	0,063
EATC1C10	−1,000	−1,000	0,000
В среднем	0,056 ± 0,277	0,087 ± 0,285	0,051 ± 0,017
Северотаежные популяции			
UAPgTG25	0,111	0,166	0,061
UAPgAG105	0,220	0,253	0,042
UAPgAG150	0,261	0,353	0,125
EATC2C06	0,090	0,147	0,062
EATC1C10	0,322	0,471	0,219
В среднем	0,201 ± 0,044	0,278 ± 0,060	0,102 ± 0,032
Все популяции			
В среднем	0,156 ± 0,058	0,432 ± 0,088	0,334 ± 0,078

Примечание. *F_{IS}* — коэффициент инбридинга особи относительно популяции; *F_{IT}* — коэффициент инбридинга особи относительно всего вида; *F_{ST}* — коэффициент инбридинга популяции относительно всего вида (показатель подразделенности популяций).

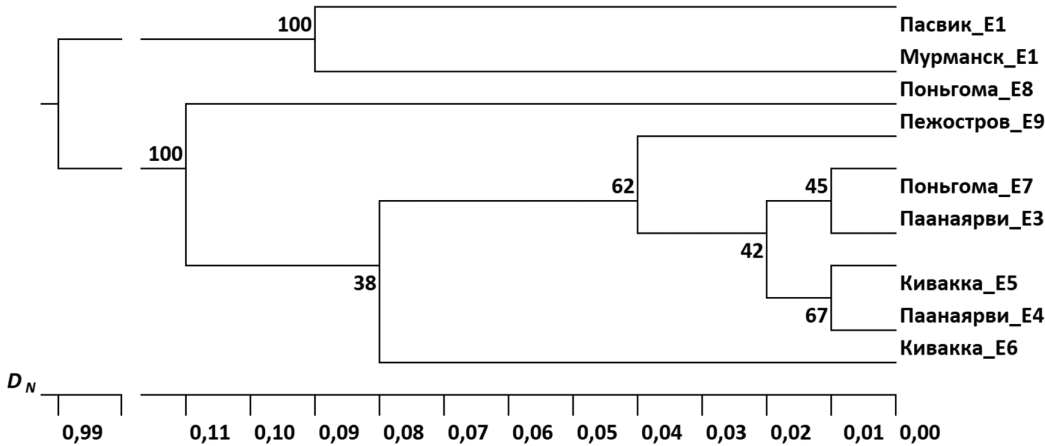


Рис. 2. Дендрограмма сходства карельских популяций ели финской по генетическому расстоянию Неи (*D_N*); в узлах дендрограммы указана бутстреп-оценка вероятности *BP* в %

Сосна обыкновенная. Амплификация 4 микросателлитных локусов сосны из 7 естественных популяций позволила выявить 60 аллелей (табл. 6). Минимальное количество выявленных аллелей оказалось в популяциях из Мурманской области: Пасвик_С1 (периферическая) и Алакуртти_С3 (северотаежная) (по 30 аллелей в каждой), мак-

симальное (40) — в северотаежной Маслозеро_С7. Анализ основных параметров генетического, в том числе аллельного, разнообразия (табл. 7) показал, что все популяции сосны обыкновенной отличаются высокими их значениями. Большим уровнем генетического разнообразия, за исключением наблюдаемой гетерозиготности *H_e*, характеризовались

Таблица 6

Генетическая структура популяций сосны обыкновенной, выраженная в частотах встречаемости аллелей

Локус	Аллель	Популяции						
		C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
Размер выборки		20	21	13	30	30	29	29
PtTX2123	192	0,125	0,048	0,077	0,217	0,250	0,069	0,155
	195	0,875	0,952	0,885	0,783	0,750	0,931	0,845
	201	0,000	0,000	0,038	0,000	0,000	0,000	0,000
PtTX2146	180	0,000	0,024	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000
	183	0,175	0,143	0,231	0,200	0,233	0,224	0,190
	186	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000
	195	0,125	0,167	0,231	0,133	0,183	0,121	0,172
	201	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000
	204	0,025	0,024	0,077	0,100	0,017	0,034	0,000
	213	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017
	219	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017
	222	0,425	0,452	0,269	0,383	0,500	0,500	0,500
	228	0,150	0,048	0,115	0,067	0,017	0,086	0,052
	237	0,025	0,095	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000
	243	0,075	0,048	0,038	0,000	0,000	0,017	0,017
	249	0,000	0,000	0,038	0,067	0,050	0,000	0,034
Spac11.8	132	0,000	0,024	0,000	0,067	0,000	0,103	0,017
	134	0,150	0,024	0,077	0,133	0,133	0,017	0,155
	136	0,500	0,452	0,346	0,433	0,450	0,362	0,655
	138	0,225	0,333	0,423	0,267	0,283	0,207	0,121
	140	0,000	0,000	0,038	0,000	0,017	0,052	0,000
	142	0,025	0,071	0,000	0,017	0,033	0,000	0,017
	144	0,000	0,048	0,038	0,000	0,017	0,121	0,017
	146	0,050	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000	0,000
	148	0,000	0,000	0,000	0,017	0,033	0,103	0,000
	150	0,000	0,000	0,000	0,033	0,033	0,034	0,000
	154	0,000	0,000	0,077	0,000	0,000	0,000	0,017
	158	0,050	0,024	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
	160	0,000	0,024	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000

Продолжение табл. 6

Локус	Аллель	Популяции						
		C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
Spac12.5	129	0,000	0,000	0,000	0,000	0,033	0,000	0,017
	131	0,000	0,000	0,000	0,000	0,033	0,000	0,034
	133	0,000	0,000	0,000	0,000	0,033	0,034	0,103
	135	0,000	0,000	0,000	0,050	0,017	0,000	0,017
	137	0,000	0,000	0,000	0,000	0,033	0,000	0,000
	141	0,000	0,000	0,038	0,000	0,017	0,000	0,000
	143	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000
	145	0,000	0,024	0,038	0,000	0,000	0,000	0,000
	147	0,300	0,119	0,038	0,117	0,050	0,034	0,000
	149	0,200	0,024	0,192	0,083	0,100	0,034	0,069
	151	0,075	0,190	0,000	0,083	0,017	0,052	0,034
	153	0,025	0,095	0,000	0,050	0,000	0,069	0,034
	155	0,000	0,048	0,000	0,067	0,183	0,121	0,086
	157	0,025	0,024	0,038	0,033	0,050	0,086	0,069
	159	0,050	0,095	0,192	0,117	0,017	0,155	0,017
	161	0,025	0,048	0,038	0,117	0,167	0,017	0,052
	163	0,050	0,071	0,000	0,033	0,033	0,052	0,086
	165	0,100	0,095	0,115	0,033	0,000	0,052	0,069
	167	0,000	0,024	0,000	0,033	0,000	0,017	0,052
	169	0,025	0,024	0,115	0,000	0,033	0,052	0,052
	171	0,050	0,000	0,038	0,083	0,017	0,069	0,052
	173	0,000	0,000	0,038	0,000	0,033	0,000	0,017
	175	0,050	0,000	0,000	0,000	0,000	0,034	0,000
	177	0,000	0,095	0,115	0,067	0,050	0,034	0,052
	179	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,052	0,034
	181	0,000	0,000	0,000	0,033	0,033	0,017	0,000
	183	0,025	0,024	0,000	0,000	0,033	0,017	0,000
	189	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,034
	199	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,017

северотаежные популяции. Однако, несмотря на это, не выявлено статистически значимых различий в уровне генетической изменчивости у периферических и северотаежных популяций сосны обыкновенной, что свидетельствует о высокой степени однородности генофонда вида в западной части водосбора Белого моря и достаточной его представленности у краевых популяций сосны обыкновенной.

Как и в случае с елью финской, для популяций сосны обыкновенной выявлен более высокий уро-

вень ожидаемой гетерозиготности H_e по сравнению с наблюдаемой H_o . Однако разница оказалась статистически значимой только у Пяозеро_C5, указывая на дефицит гетерозигот в этой популяции. В целом, исследованные популяции *Pinus sylvestris* характеризуются большим уровнем генетического разнообразия, выявленного с помощью микросателлитного анализа, по сравнению с данными, полученными ранее с помощью анализа изоферментов, для популяций из этой части ареала сосны обыкновенной [16].

Таблица 7

Уровень генетического разнообразия в популяциях *P. sylvestris*

Популяция	<i>n</i>	$A_{99} \%$	$A_{95} \%$	N_e	H_o	H_e	F
Периферические популяции							
Пасвик_С1	21	$7,000 \pm 2,273$	$3,500 \pm 0,645$	$3,654 \pm 1,077$	$0,512 \pm 0,46$	$0,616 \pm 0,140$	$0,110 \pm 0,107$
Мурманск_С2	20	$8,000 \pm 2,449$	$5,000 \pm 1,472$	$4,367 \pm 1,807$	$0,513 \pm 0,164$	$0,600 \pm 0,175$	$0,126 \pm 0,162$
Среднее		$7,500 \pm 1,558$	$4,230 \pm 0,833$	$4,010 \pm 0,983$	$0,512 \pm 0,102$	$0,608 \pm 0,104$	$0,118 \pm 0,090$
Северотаежные популяции							
Алакютти_С3	13	$7,000 \pm 1,871$	$4,000 \pm 0,707$	$4,368 \pm 1,441$	$0,558 \pm 0,167$	$0,643 \pm 0,149$	$0,107 \pm 0,151$
Гридино_С4	30	$8,500 \pm 2,661$	$5,500 \pm 1,708$	$5,455 \pm 2,372$	$0,542 \pm 0,132$	$0,688 \pm 0,124$	$0,179 \pm 0,162$
Пяозеро_С5	30	$9,250 \pm 4,110$	$3,750 \pm 0,854$	$4,715 \pm 2,140$	$0,417 \pm 0,135$	$0,660 \pm 0,110$	$0,333 \pm 0,207^*$
Войница_С6	29	$9,000 \pm 3,582$	$5,500 \pm 1,708$	$5,512 \pm 2,643$	$0,474 \pm 0,158$	$0,629 \pm 0,174$	$0,164 \pm 0,186$
Маслозеро_С7	29	$9,500 \pm 4,052$	$5,000 \pm 2,041$	$5,774 \pm 3,590$	$0,491 \pm 0,114$	$0,603 \pm 0,142$	$0,156 \pm 0,110$
Среднее		$8,650 \pm 1,354$	$4,840 \pm 0,756$	$5,165 \pm 1,015$	$0,496 \pm 0,058$	$0,644 \pm 0,057$	$0,188 \pm 0,068$
Все популяции							
В среднем		$8,321 \pm 1,054$	$4,695 \pm 0,602$	$4,835 \pm 0,774$	$0,501 \pm 0,049$	$0,634 \pm 0,049$	$0,168 \pm 0,055$

Примечание. *Разница между наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготностью достоверна при $p < 0,05$.

Таблица 8

Значения F -статистики Райта для популяций *P. sylvestris*

Локусы	F -статистики		
	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
PtTX2123	0,003	0,044	0,041
PtTX2146	-0,091	-0,070	0,019
Spac11.8	0,570	0,586	0,037
Spac12.5	0,233	0,264	0,041
В среднем	$0,179 \pm 0,147$	$0,206 \pm 0,144$	$0,035 \pm 0,005$

Примечание. F_{IS} — коэффициент инбридинга особи относительно популяции; F_{IT} — коэффициент инбридинга особи относительно всего вида; F_{ST} — коэффициент инбридинга популяции относительно всего вида (показатель подразделенности популяций).

Результаты анализа подразделенности и межпопуляционной дифференциации с помощью F -статистик Райта представлены в табл. 8. Локусы PtTX2123 и PtTX2146, в отличие от Spac11.8 и Spac12.5, характеризовались минимальными значениями показателей F_{IS} и F_{IT} .

Коэффициент F_{ST} , показатель подразделенности популяций, варьировал от 0,019 для PtTX2146 до 0,041 для Spac12.5 и PtTX2123, составляя в среднем 0,035. Таким образом, большая часть общей генетической дисперсии (96,5 %), обнаруженной на основе исследования микросателлитных локусов, приходится на изменчивость внутри популяций сосны. Результаты анализа свидетельствуют о низком уровне межпопуляционной дифференци-

ации сосны обыкновенной в изученной части ареала и об однородности генофонда вида в западной части водосбора Белого моря.

Это подтверждается дендрограммой сходства, построенной с помощью метода UPGMA на основе матрицы генетических дистанций по Неи (рис. 3). В основную группу (D_N от 0,04 до 0,07) вошли с достоверной вероятностью ($BP = 100 \%$) все популяции сосны обыкновенной — и периферические, и северотаежные, за исключением Алакютти_С3, генетическое расстояние с которой у остальных популяций оказалось максимальным ($D_N = 0,09$). Одной из причин относительно высокой генетической обособленности этой популяции может быть небольшой размер выборки ($n = 13$).

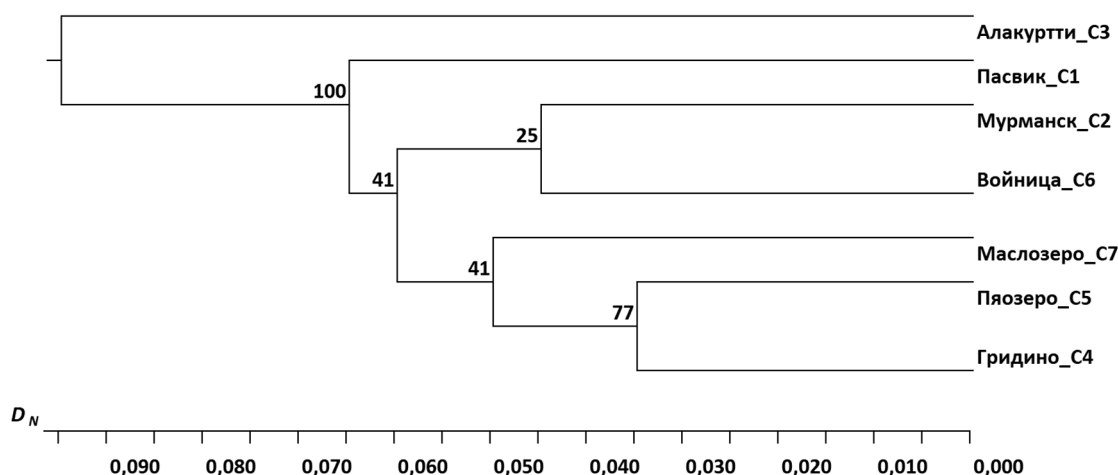


Рис. 3. Дендрограмма сходства карельских популяций сосны обыкновенной по генетическому расстоянию Ней (D_N); в узлах дендрограммы указана бустреп-оценка BP в %

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, полученные данные относительно состояния генофонда основных лесобразующих видов — сосны обыкновенной и ели финской в западной части водораздела Белого моря — свидетельствуют о более высоком уровне генетического, в том числе аллельного, разнообразия у изученных популяций сосны и ели по микросателлитным локусам по сравнению с аналогичными результатами, полученными для этих и других хвойных видов с помощью изоферментов [14, 16–19]. В то же время данные относительно генетического разнообразия различных видов сосен и елей, полученные с помощью микросателлитных маркеров, свидетельствуют о более высоких значениях параметров их генетической изменчивости по сравнению с популяциями сосны обыкновенной и ели финской западной части водосбора Белого моря [20–23]. Причина такого уровня генетической изменчивости популяций в исследованной части ареала сосны и ели по ядерным микросателлитным локусам может быть связана с несколькими причинами. Одной из них является сравнительно недавнее (менее 10 000 лет назад) расселение в послеледниковый период рассматриваемых видов в Арктической зоне европейской части России. Другой причиной могут быть особенности распределения генетического разнообразия выбранных нами локусов среди изученных популяций этих видов.

В исследованной части ареала в некоторых популяциях как *Pinus sylvestris*, так и *Picea × fennica* (Regel) Ком. выявлен дефицит гетерозигот.

Подобное явление не редкость для популяций хвойных видов [19, 24]. Во многих публикациях отмечено, что подобный дефицит является нормальной составляющей генетической структуры популяций хвойных и может быть вызван инбридингом вследствие частичного самоопыления, эффектом Валунда — близкородственным скрещиванием при наличии семейной пространственной структуры насаждений, наличием нуль-аллелей и другими причинами [25–29].

Периферические популяции как сосны (Пасвик_С1, Мурманск_С2), так и ели (Пасвик_Е1, Мурманск_Е2), произрастающие на северной границе ареалов, не обнаружили снижения генетического разнообразия по сравнению с северотаежными популяциями этих видов. Напротив, периферические популяции ели характеризовались более высокими значениями основных параметров генетического, в том числе аллельного, разнообразия по сравнению с северотаежными. До сих пор нет единой точки зрения относительно того, какой уровень генетического полиморфизма должен быть в периферических (маргинальных, краевых) популяциях, находящихся на границе ареала. Существует мнение, подтвержденное исследованиями [30, 31], что уровень генетической изменчивости максимален в зоне оптимума и снижается по направлению к периферии ареала распространения вида. Однако результаты некоторых исследований [32, 33] фиксируют уровень генетического разнообразия у маргинальных популяций, сходный с центральными.

В последние годы появилась новая гипотеза, согласно которой пространственное распределение генетического разнообразия популяций большинства видов бореальной зоны, в том числе и хвойных древесных, обусловлено, главным образом, климатическими изменениями, происходившими в четвертичный период [34]. Существует мнение, что периферические популяции, находящиеся на северной границе ареала, вследствие глобального потепления осваивающие новые территории, пригодные для произрастания и размножения, оказываются более приспособленными к меняющимся условиям по сравнению с популяциями противоположной, южной границы ареала [35].

В нашем случае, с учетом данных относительно повышения среднегодовой температуры, происходящего особенно быстро в Арктической зоне [36], высокий уровень генетической изменчивости в периферических популяциях может быть обусловлен как продвижением границы ареалов сосны обыкновенной и ели финской дальше на север, благодаря складывающимся на этой территории более благоприятным условиям, так и упомянутой выше историей послеледникового расселения этих видов.

Особый интерес к проблеме состояния и сохранения генетических ресурсов бореальных древесных видов диктуется фиксируемым в настоящее время и прогнозируемым в будущем влиянием на их генетическое разнообразие глобального изменения климата [37]. По данным исследований, посвященных этому вопросу, в последнее десятилетие выявлено рекордно быстрое за последние 100 лет повышение среднегодовой температуры [38].

Ю.Н. Кондрашева и др. [39] считают, что глобальное увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере Земли создаст более благоприятные условия для роста, развития и процесса фотосинтеза высших растений. Это, в конечном счете, приведет к приросту биомассы в лесах. Однако повышение приземной температуры воздуха может сопровождаться увеличением частоты засух и жарких периодов, сокращением количества осадков, нарушением почвенно-гидрологического режима, увеличением частоты лесных пожаров и другими неблагоприятными для растений явлениями [40].

Некоторые ученые считают, что прогнозируемые изменения температуры могут привести к смещению границ климатических зон к северу [39, 41]. Даже незначительные колебания температуры в текущем столетии вызвали изменения ареалов распространения отдельных видов [42]. Однако эти изменения происходят медленно. Для древесных видов средняя скорость смещения ареала составляет несколько десятков километров в столетие [41]. Таким образом, сдвиг растительных зон будет отставать от климатических изменений. Отмечается также запаздывание ответной реакции лесных экосистем на климатические изменения, которое может составлять от десятков до сотен лет [41].

Необходимо отметить, что климатические изменения сильнее отражаются на видах, адаптированных к определенным местообитаниям. Часто такие виды характеризуются более низким уровнем генетического разнообразия, чем виды, занимающие ареал с широким спектром экологических условий [43]. В то же время лесные экосистемы, включающие такие широко распространенные виды, как сосна обыкновенная и ель европейская (включая ель сибирскую и гибридную), имеют большие диапазоны толерантности, позволяющие им достаточно легко переносить неблагоприятные воздействия внешней среды. Кроме того, вышеописанные отрицательные последствия глобального изменения климата касаются, главным образом, южных границ ареалов бореальных видов, на северном же пределе распространения потепление, напротив, способствует улучшению условий произрастания, увеличению семенной продуктивности, повышению эффективной численности периферических популяций и, как следствие, повышению уровня их генетического разнообразия.

Тем не менее для минимизации возможных отрицательных последствий глобального изменения климата (нарушение гидрологического режима, вредители, и болезни и т. п.) на лесные экосистемы, в том числе на состояние генетических ресурсов основных лесообразующих видов, необходимо организовать мониторинг ответных реакций экосистем на наблюдаемые изменения климата. Это прежде всего касается таких уязвимых природных систем, как северотаежные леса

Арктической зоны, включая сосновые и еловые леса водосбора Белого моря.

Выше отмечалась большая уязвимость популяций видов, характеризующихся низким уровнем генетического разнообразия и резким сокращением эффективной численности, что может привести к инбридингу (то есть к скрещиванию между близкородственными деревьями, и к уменьшению жизнеспособности потомства) и, в результате, к местному вымиранию насаждений. Следовательно, одной из главных мер по минимизации отрицательных последствий как антропогенного воздействия, так и изменения климата на лесные экосистемы должно стать поддержание на необходимом уровне генетического потенциала видов-эдикторов, эффективной численности их популяций путем содействия естественному возобновлению и созданию, где это необходимо, лесных культур. В большей степени это касается изученных популяций ели финской, характеризующихся большей уязвимостью вследствие среднего уровня их генетического разнообразия и высокой степенью межпопуляционной дифференциации.

Авторы выражают благодарность д-ру биол. наук директору Института леса КарНЦ РАН А.М. Крышено и канд. с.-х. наук заместителю директора по научной работе С.А. Мошникову за предоставленный экспериментальный материал по периферическим популяциям сосны и ели (заповедник «Пасвик»).

Исследование выполнено в рамках государственного задания КарНЦ РАН и при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-05-60296.

ЛИТЕРАТУРА

1. Pachauri RK, Reisinger A. Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva (CH): IPCC. Intergovernmental Panel on Climate Change; 2008. 104 p.
2. Чуприян А.П., Веселов И.А., Сорокина И.В., Наумова Т.Е. Мероприятия, проводимые МЧС России по предупреждению и ликвидации чрезвычайных ситуаций в Арктике // Арктика: экология и экономика. — 2013. — № 1. — С. 70–77. [Chupriyan AP, Veselov IA, Sorokina IV, Naumova TE. Meropriyatiya, provodimye MChS Rossii po preduprezhdeniyu i likvidatsii chrezvychaynykh situatsii v Arktike. *Arktika: ekologiya i ekonomika*. 2013;(1):70-77. (In Russ.)]
3. Лисицын А.П., Немировская И.А. Система Белого моря. Рассеянный осадочный материал гидросферы, микробные процессы и загрязнения. — М.: Научный мир, 2013. — 668 с. [Lisitsyn AP, Nemirovskaya IA. Sistema Belogo morya. Rasseyannyi osadochnyi material gidrosfery, mikrobnnye protsessy i zagryazneniya. Moscow: Nauchnyi mir; 2013. 668 p. (In Russ.)]
4. Филатов Н.Н., Тержевик А.Ю. Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. — Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. — 349 с. [Filatov NN, Terzhevik AYU. Beloe more i ego vodosbor pod vliyaniem klimaticheskikh i antropogennykh faktorov. Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN; 2007. 349 p. (In Russ.)]
5. Global plan of action for the conservation, sustainable use and development of forest genetic resources. Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy; 2014. 32 p.
6. Hodgetts RB, Aleksyuk MA, Brown A, et al. Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species. *Theor Appl Genet*. 2001;102(8):1252-1258. <https://doi.org/10.1007/s00122-001-0546-0>.
7. Scotti I, Magni F, Paglia G, Morgante M. Trinucleotide microsatellites in Norway spruce (*Picea abies*): their features and the development of molecular markers. *Theor Appl Genet*. 2002;106(1):40-50. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-0986-1>.
8. Elsie CG, Minihan VT, Hall SE, et al. Low-copy microsatellite markers for *Pinus taeda* L. *Genome*. 2000;43(3):550-555. <https://doi.org/10.1139/gen-43-3-550>.
9. Soranzo N, Provan J, Powell W. Characterization of microsatellite loci in *Pinus sylvestris* L. *Mol Ecol*. 1998;7(9):1260-1261.
10. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. 1978;89(3):583-590.

11. Peakall R, Smouse PE. GenALEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*. 2006;6(1):288-295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>.
12. Takezaki N, Nei M, Tamura K. POPTREEW: Web Version of POPTREE for constructing population trees from allele frequency data and computing some other quantities. *Mol Biol Evol*. 2014;31(6):1622-1624. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu093>.
13. Ли Ч.Ч. Введение в популяционную генетику / пер. с англ. Е.А. Салменковой, Е.Я. Тетушкина, под ред. Ю.П. Алтухова, Л.А. Животовского. — М.: Мир, 1978. — 555 с. [Li ChCh. First course in population genetics. Transl. from English E.A. Salmenkova; ed. by E.Ya. Tetushkin, Yu.P. Altukhov, L.A. Zhivotovskiy. Moscow: Mir; 1978. 555 p. (In Russ.)]
14. Потенко В.В., Ильинов А.А., Гончаренко Г.Г. Изучение генетической дифференциации популяций ели в Карелии с использованием метода изоферментного анализа // Селекция и семеноводство в Карелии. — Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. — С. 66–76. [Potenko VV, Il'inov AA, Goncharenko GG. Izuchenie geneticheskoi differentsiatsii populyatsii eli v Karelii s ispol'zovaniem metoda izofermentnogo analiza. In: Selektsiya i semenovodstvo v Karelii. Petrozavodsk: KarNTs RAN; 1993. P. 66-76. (In Russ.)]
15. Шитиков В.К., Розенберг Г.С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. — Тольятти: Кассандра, 2013. — 314 с. [Shitikov VK, Rozenberg GS. Randomizatsiya i butstrep: statisticheskii analiz v biologii i ekologii s ispol'zovaniem R. Tol'yatti: Kassandra; 2013. 314 p. (In Russ.)]
16. Янбаев Ю.А., Тренин В.В., Шигапов З.Х., и др. Генетическая изменчивость и дифференциация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) на территории Карелии // Сб. стат. «Научные основы селекции древесных растений Севера». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1998. — С. 25–32. [Yanbaev YuA, Trenin VV, Shigapov ZKh, Chistyakov BA, Bakhtiyarova RM. Geneticheskaya izmenchivost' i differentsiatsiya sosny obyknovnoy (*Pinus sylvestris*) na territorii Karelii. In: Collected papers: "Nauchnye osnovy selektzii drevesnykh rastenii Severa". Petrozavodsk: KarNTs RAN; 1998. P. 25-32. (In Russ.)]
17. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е., Силин А.Е. Генетическая структура, изменчивость и дифференциация в популяциях *Pinus sibirica* Du Tour // Генетика. — 1992. — № 28. — С. 114–128. [Goncharenko GG, Padutov VE, Silin AE. Geneticheskaya struktura, izmenchivost' i differentsiatsiya v populyatsiyakh *Pinus sibirica* Du Tour. *Genetika*. 1992;(28):114-128. (In Russ.)]
18. Кравченко А.Н., Экарт А.К., Ларионова А.Я. Аллозимное разнообразие и дифференциация популяций ели сибирской в западном Забайкалье и Монголии // Хвойные бореальной зоны. — 2012. — Т. 30. — № 1–2. — С. 97–101. [Kravchenko AN, Ekart AK, Larionova AY. Allozimnoe raznoobrazie i differentsiatsiya populyatsii eli sibirskoi v zapadnom Zabaikal'e i Mongolii. *Khvoynye boreal'noi zony*. 2012;30(1-2):97-101. (In Russ.)]
19. Сурсо М.В. Репродуктивная биология и полиморфизм хвойных видов (семейства *Pinaceae* Lindl., *Cupressaceae* Rich. ex Bartl.) Европейского Севера России (Архангельская обл.): Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. — Архангельск, 2013. — 43 с. [Surso MV. Reproduktivnaya biologiya i polimorfizm khvoynykh vidov (semeistva *Pinaceae* Lindl., *Cupressaceae* Rich. ex Bartl.) Evropeiskogo Severa Rossii (Arkhangel'skaya obl.) [dissertation abstract] Arkhangel'sk; 2013. 43 p. (In Russ.)]. Доступно по: <https://search.rsl.ru/ru/record/01005545202>. Ссылка активна на 15.03.2020.
20. Экарт А.К., Семерикова С.А., Семериков В.Л., и др. Применение различных типов генетических маркеров для оценки уровня внутривидовой дифференциации ели сибирской // Сибирский лесной журнал. — 2014. — № 4. — С. 84–91. [Ekart AK, Semerikova SA, Semerikov VL, et al. The use of genetic markers of various types for evaluation of intraspecific differentiation level of the siberian spruce. *Sibirskii lesnoi zhurnal*. 2014;(4):84-91. (In Russ.)]
21. Gutkowska J, Borys M, Tereba A, et al. Genetic variability and health of Norway spruce stands in the Regional Directorate of the State Forests in

- Krosno. *Forest Research Papers*. 2017;78(1):56-66. <https://doi.org/10.1515/frp-2017-0006>.
22. Stojnić S, Avramidou E, Fussi B, et al. Assessment of genetic diversity and population genetic structure of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) at Its southern lineage in Europe. Implications for conservation of forest genetic resources. *Forests*. 2019;10(3):258. <https://doi.org/10.3390/f10030258>.
 23. Tóth EG, Tremblay F, Housset JM, et al. Geographic isolation and climatic variability contribute to genetic differentiation in fragmented populations of the long-lived subalpine conifer *Pinus cembra* L. in the western Alps. *BMC Evol Biol*. 2019;19(1):190. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1510-4>.
 24. Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Белоконов М.М., и др. Генетическое разнообразие кедров сибирского *Pinus sibirica* Du Tour: распределение вдоль широтного и долготного профилей // Генетика. — 2014. — Т. 50. — № 5. — С. 538. [Petrova EA, Goroshkevich SN, Belokon' MM, et al. Distribution of the genetic diversity of the Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, along the latitudinal and longitudinal profiles. *Genetika*. 2014;50(5):538. (In Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/s0016675814050105>.
 25. Hamrick JL, Godt MJ, Sherman-Broyles SL. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests*. 1992;6(1-4):95-124. <https://doi.org/10.1007/bf00120641>.
 26. Политов Д.В. Аллозимный полиморфизм, генетическая дифференциация и система скрещивания сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1989. — 19 с. [Politov DV. Allozimnyi polimorfizm, geneticheskaya differentsiatsiya i sistema skreshchivaniya sibirskoi kedrovoy sosny *Pinus sibirica* Du Tour. [dissertation abstract] Moscow; 1989. 19 p. (In Russ.)]. Доступно по: <https://search.rsl.ru/ru/record/01000002947>. Ссылка активна на 15.03.2020.
 27. Politov D. Allozyme polymorphism, heterozygosity, and mating system of stone pines. Proceedings of the International Workshop on Subalpine Stone Pines and Their Environment, the Status of Our Knowledge. 1994:36-42.
 28. Lee S, Choi W, Norbu L, Pradhan R. Genetic diversity and structure of blue pine (*Pinus wallichiana* Jackson) in Bhutan. *Forest Ecol Management*. 1998;105(1-3):45-53. [https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(97\)00268-5](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(97)00268-5).
 29. Мудрик Е.А., Белоконов М.М., Белоконов Ю.С., Политов Д.В. Применение микросателлитных маркеров в геногеографических исследованиях хвойных // Мат. Всерос. конф. «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». — Вологда, 2008. — С. 78–81. [Mudrik EA, Belokon' MM, Belokon' YuS, Politov DV. Primenenie mikrosatelitnykh markerov v genogeograficheskikh issledovaniyakh khvoynykh. (Conference proceedings) Mat. Vseros. konf. "Vodnye i nazemnye ekosistemy: problemy i perspektivy issledovaniy". Vologda; 2008. P. 78-81. (In Russ.)]
 30. Aitken SN, Libby WJ. Evolution of the Pygmy-Forest Edaphic Subspecies of *Pinus contorta* A across an ecological staircase. *Evolution*. 1994;48(4):1009-1019. <http://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb05289.x>.
 31. Ledig FT. Founder effects and the genetic structure of Coulter pine. *J Hered*. 2000;91(4):307-315. <https://doi.org/10.1093/jhered/91.4.307>.
 32. Hamann A, El-Kassaby YA, Koshy MP, Namkoong G. Multivariate analysis of allozymic and quantitative trait variation in *Alnus rubra*: geographic patterns and evolutionary implications. *Canadian J Forest Research*. 1998;28(10):1557-1565. <https://doi.org/10.1139/x98-135>.
 33. Gamache I, Jaramillo-Correa JP, Payette S, Bousquet J. Diverging patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in subarctic black spruce: imprint of a founder effect associated with postglacial colonization. *Mol Ecol*. 2003;12(4):891-901. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.01800.x>.
 34. Hewitt GM. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2004;359(1442):183-195. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1388>.
 35. Hampe A, Petit RJ. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecol Lett*. 2005;8(5):461-467. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00739.x>

36. Шиятов С.Г., Мазепа В.С., Моисеев П.А., Братухина М.Ю. Изменения климата и их влияние на горные экосистемы национального парка «Таганай» за последние столетия // Влияние изменений климата на экологию охраняемых природных территорий России. Анализ многолетних наблюдений / под ред. А. Кокорина, А. Кожаринова, А. Минина. — М., 2001. — С. 16–31. [Shiyatov SG, Mazepa VS, Moiseyev PA, Bratukhina MYu. Izmeneniya klimata i ikh vliyanie na gornye ekosistemy natsional'nogo parka "Taganai" za poslednie stoletiya. In: Vliyanie izmenenii klimata na ekologiyu okhranyaemykh prirodnnykh territorii Rossii. Analiz mnogoletnikh nablyudenii. Ed. by A. Kokorin, A. Kozharinov, A. Minin. Moscow; 2001. P. 16-31. (In Russ.)]
37. Падутов В.Е., Хотылева Л.В., Баранов О.Ю., Ивановская С.И. Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экологическая генетика. — 2008. — Т. 6. — № 1. — С. 3–11. [Padutov VE, Khotyleva LV, Baranov OYu, Ivanovskaya SI. Genetic effects of transformation of forest ecosystems. *Ecological genetics*. 2008;6(1):3-11. (In Russ.)]
38. Houghton JT, Meira Filho LG, Callander BA, et al. Climate change 1995. The science of climate change. Contribution of Working Group I to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Xii. *Cambridge University Press (CUP)*. 1996;76(3):836-836. <https://doi.org/10.1017/s002531540003157x>.
39. Кондрашева Н.Ю., Кобак К.И., Турчинович И.Е. Возможные реакции наземной растительности на увеличение концентрации CO₂ в атмосфере и глобальное потепление // Лесоведение. — 1993. — № 4. — С. 71–76. [Kondrasheva NYu, Kobak KI, Turchinovich IE. Vozmozhnye reaktsii nazemnoi rastitel'nosti na uvelichenie kontsentratsii SO₂ v atmosfere i global'noe poteplenie. *Lesovedenie*. 1993;(4):71-76. (In Russ.)].
40. Гитарский М.Л., Карабань Р.Т. Реакция лесных экосистем Европейской части России на изменения климата (по данным многолетних наблюдений в заповедниках) // Влияние изменений климата на экологию охраняемых природных территорий России. Анализ многолетних наблюдений / под ред. А. Кокорина, А. Кожаринова, А. Минина. — М., 2001. — С. 24–27. [Gitarskii ML, Karaban' RT. Reaktsiya lesnykh ekosistem Evropeiskoi chasti Rossii na izmeneniya klimata (po dannym mnogoletnikh nablyudenii v zapovednikakh). In: Vliyanie izmenenii klimata na ekologiyu okhranyaemykh prirodnnykh territorii Rossii. Analiz mnogoletnikh nablyudenii. Ed. by A. Kokorin, A. Kozharinov, A. Minin. Moscow; 2001. P. 24-27. (In Russ.)]
41. Величко А.А. Зональные и макрорегиональные изменения ландшафтно-климатических условий, вызванных «парниковым эффектом» // Изв. РАН. Сер. геогр. — 1992. — № 2. — С. 89–102. [Velichko AA. Zonal'nye i makroregional'nye izmeneniya landshaftno-klimaticheskikh uslovii, vyzvannykh "parnikovym effektom". *Izv. RAN. Ser. geogr.* 1992;(2):89-102. (In Russ.)]
42. Шиятов С.Г. Климатогенная динамика лесотундровых редколесий и методические подходы к ее изучению // Мат. симпозиума «Северные леса: состояние, динамика, антропогенное воздействие», Архангельск, 16–26 июля 1990. — М., 1990. — С. 69–71. [Shiyatov SG. Klimatogennaya dinamika lesotundrovyykh redkolesii i metodicheskie podkhody k ee izucheniyu. (Conference proceedings) "Severnye lesa: sostoyanie, dinamika, antropogennoe vozdeistvie"; Arkhangelsk, July 16–26, 1990. Moscow; 1990. P. 69-71. (In Russ.)]
43. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. — Гомель: ИЛ НаНБ, 2001. — 206 с. [Goncharenko GG, Padutov VE. Populyatsionnaya i evolyutsionnaya genetika elei Palearktiki. Gomel': IL NaNB; 2001. 206 p. (In Russ.)]

✿ Информация об авторах

Алексей Алексеевич Ильинов — канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник, отдел комплексных научных исследований. ИЛ КарНЦ РАН, Петрозаводск. SPIN: 2850-3404. E-mail: ialexa33@yandex.ru.

✿ Authors and affiliations

Aleksey A. Ilinov — PhD, Senior Researcher. Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia. SPIN: 2850-3404. E-mail: ialexa33@yandex.ru.

✿ Информация об авторах

Борис Владимирович Раевский — д-р с.-х. наук, старший научный сотрудник, отдел комплексных научных исследований. ФГБУН ФИЦ КарНЦ РАН, Петрозаводск. SPIN: 2136-7785. E-mail: borisraevsky@gmail.com.

Ольга Владимировна Чирва — отдел комплексных научных исследований. ФГБУН ФИЦ КарНЦ РАН, Петрозаводск. SPIN: 4755-2713. E-mail: tchirva.olga@yandex.ru.

✿ Authors and affiliations

Boris V. Raevsky — Doctor of Science, Senior Researcher, Department of Multidisciplinary Scientific Research. Karelian Research Centre of the Russian Academy of Science, Petrozavodsk, Russia. SPIN: 2136-7785. E-mail: borisraevsky@gmail.com.

Olga V. Chirva — Junior Researcher, Department of Multidisciplinary Scientific Research. Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. Petrozavodsk, Russia. SPIN: 4755-2713. E-mail: tchirva.olga@yandex.ru.