© Е. А. Петрова[1],
С. Н. Велисевич[1],
М. М. Белоконь[2],
Ю. С. Белоконь[2], Д. В. Политов[2],
С. Н. Горошкевич[1]

УДК 575.174.5

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ КЕДРА СИБИРСКОГО НА ЮЖНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА В РАВНИННОЙ ЧАСТИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

[1] Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения РАН, Томск

[2] Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва

❀ **На основании анализа изменчивости 25 аллозимных локусов получены оценки генетической изменчивости и подразделенности популяций кедра сибирского, произрастающих на «замыкающей» границе ареала в переходной зоне между южной тайгой и лесостепью в Западной Сибири. На современном этапе климатические изменения и антропогенное воздействие не вызвали значительной редукции генетического разнообразия и увеличения дифференциации изолированных малочисленных насаждений на южной границе распространения в равнинной части ареала кедра сибирского.**

❀ **Ключевые слова:** кедр сибирский; Западная Сибирь; «замыкающая» граница ареала; аллозимная изменчивость; генетическая дифференциация.

Поступила в редакцию 28.10.2013
Принята к публикации 20.02.2014

ВВЕДЕНИЕ

Большинство лесных древесных растений характеризуются высоким уровнем внутривидовой генетической изменчивости, более 90 % которой сосредоточено в пределах популяций, а уровень их генетической дифференциации зависит от многих факторов, в том числе от положения популяции относительно границы ареала (Hamrick et al., 1992; Hamrick, Godt, 1996). Согласно гипотезе «центр—периферия», маргинальные популяции более подвержены вымиранию (деградации) и генетически обеднены, чем популяции из центральной части ареала, поскольку они произрастают в менее благоприятных условиях, и имеют низкую эффективную численность (Aitken, Libby, 1994; Ledig, 2000). Данную гипотезу подтверждают исследования хвойных растений, в частности *Pinus rigida* Mill (Guries, Ledig, 1982), *Pinus contorta* Douglas ex Loudon (Aitken, Libby, 1994), и *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Li, Adams, 1989). Однако в ряде случаев периферические популяции сохраняют уровень изменчивости, свойственный популяциям из центральной части ареала, что продемонстрировано на *Picea abies* (L.) Karst (Muona et al., 1990), *Alnus rubra* Bong (Hamann et al., 1998), *Pinus strobus* L. (Beaulieu, Simon, 1994) и *Picea mariana* Mill. (Gamache et al., 2003). Данный парадокс может объясняться достаточным притоком генетического материала в изоляты, их незначительным возрастом, особенностями репродуктивной системы видов и т. д. (Kramer et al., 2008), а также различным происхождением маргинальных насаждений. В настоящее время активно развивается относительно новое научное направление — филогеография, постулирующее преобладание влияния климатических изменений на формирование структуры генетического разнообразия над стохастическими демографическими процессами. Как следует из результатов филогеографических исследований, современная пространственная структура генофондов большинства видов Северной Америки и Евразии сформирована динамикой ареалов в четвертичный период, обусловленной климатическими колебаниями (Hewitt 2000, 2004). Предполагается, что у бореальных видов популяции «лидирующей границы» («leading edge»), расположенные на переднем фронте колонизации новых территорий, пригодных для произрастания и размножения, более адаптивны по сравнению с популяциями противоположной, «замыкающей границы» («trailing edge») ареала (Hampe, Petit, 2005). Последние находятся в менее благоприятных для роста и возобновления условиях, а поток генетического материала из центральных популяций к ним резко ограничен (Davis, Show, 2001). На территории Западной Сибири в четвертичном периоде происходили ритмические колебания климата с чередованием более холодных и более тёплых периодов, которые сопровождались заметным смещением ботанико-географических зон, границ ареалов растений, а также границ многолетней мерзлоты (Кац, 1969). На современном этапе глобальное потепление климата ведет к изменению структуры растительного покрова, в частности в Сибири — к перераспределению растительных зон и популяций лесообра-

зующих древесных видов (Чебакова и др., 2003). Изменение границ ареала лесообразующих видов на Западно-Сибирской равнине в голоцене установлено по данным спорово-пыльцевого анализа болотных и озёрных отложений (Бляхарчук, 2010). Одним из эдификаторов современного растительного покрова Западной Сибири, ареал которого претерпевал изменения после последнего оледенения, является кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour) — вид сосен секции *Quinquefolia* подрода *Strobus* (Gernandt et al., 2005). Благодаря высокой экологической пластичности, в настоящее время кедр сибирский имеет широкое географическое распространение — от полярного круга на севере до горных систем Южной Сибири, от границы вечной мерзлоты на востоке до Северо-Востока Европейской части России, где ареал кедра ограничен конкуренцией с елью европейской и антропогенным фактором (Семечкин и др., 1985). На Западно-Сибирской равнине кедр сибирский образует высокопродуктивные насаждения. Здесь южная граница его ареала в основном совпадает с южной границей таежной зоны. На крайнем юге ареал фрагментирован и представляет собой малочисленные «острова» среди сосновых и березово-осиновых лесов (Бех, 1974). В терминах филогеографии, переходная зона между южной тайгой и лесостепью представляет собой «замыкающую» границу ареала (Hampe, Petit, 2005), перемещение которой в северном направлении наблюдается в настоящее время (Чебакова и др., 2003). Ранее в данной переходной зоне проводились исследования радиального роста ствола (Бех, 1972), семенной продуктивности (Некрасова, Мишуков, 1974), генеративной сферы и структуры урожая кедра сибирского (Велисевич, Петрова, 2009; Velisevich et al., 2011; Велисевич, 2013).

Целью данной работы является исследование генетической изменчивости и подразделенности популяций кедра сибирского на южной границе равнинного распространения в Западной Сибири, а также анализ причин и генетических последствий фрагментации ареала вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования относится к южному Приобью, где проходит граница между южной подзоной тайги и лесостепью, которая в основном совпадает с границей ареала кедра. Здесь было заложено 5 пробных площадей по вектору, перпендикулярному этой границе (рис. 1). Результаты морфологического описания почв и лабораторный анализ почвенных образцов, проведенный по стандартным методикам (Аринушкина, 1970; Вадюнина, Корчагина, 1986), показали, что пробные площади различались по запасам почвенной влаги в верхнем 20-сантиметровом слое.

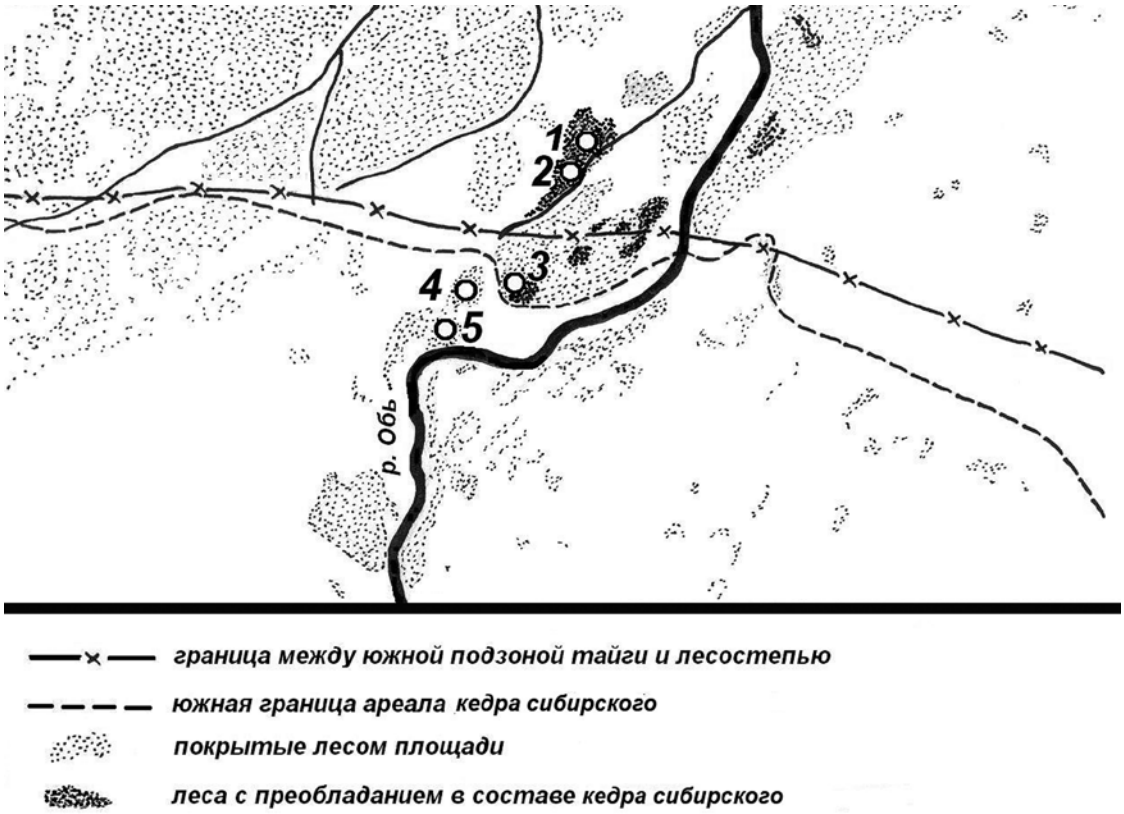

Рис. 1. Схема расположения пробных площадей и южной границы ареала кедра сибирского относительно границы между южной подзоной тайги и лесостепью.
1 — Базой, 2 — Кинда, 3 — Красный Яр, 4 — Вьюны, 5 — Юрт-Ора

1. «Базой». Самый южный крупный кедровый массив на юге подзоны южной тайги — урочище Базойское, Кожевниковское лесничество Томской области, квартал 119, выделы 6 и 17. Тип леса — кедровник осочково-разнотравный (8 К2 Е), класс бонитета — II. Почва дерново-глеевая, запас влаги — 43 мм (удовлетворительный), гумуса — 44 т/га (средний). В напочвенном покрове преобладает осочка большехвостая и разнотравье (общее проективное покрытие 60 %). Средняя высота деревьев кедра — 26 м, средний диаметр ствола — 65 см, возраст 160–210 лет (средний возраст 189 лет). Площадь данного кедрового насаждения около 25 км^2.
2. «Кинда» — урочище Базойское, Кожевниковское лесничество Томской области, долина р. Кинды, квартал 126, выделы 13 и 16. Пробная площадь расположена на расстоянии 2,5 км к юго-западу от «Базоя», крайний юг южной подзоны тайги. Это типичная кедровая согра кустарничково-осочково-моховая (6 К2 Е2 Б), класс бонитета — IV. Почва перегнойно-глеевая, запас влаги — 89 мм (хороший), гумуса — 17 т/га (высокий). В травяном покрове (55 %) преобладает осока дернистая, а в моховом покрове доминируют влаголюбивые виды зеленых мхов. Средняя высота деревьев кедра — 23 м, средний диаметр ствола — 41 см, возраст 160–330 лет (средний возраст 225 лет). Площадь насаждения около 1,5 км^2.
3. «Красный Яр» — урочище Орско-Симанское, Колыванское лесничество Новосибирской области, квартал 36, выдел 15. Это небольшое островное насаждение расположено на расстоянии 15 км к юго-западу от «Кинды», на крайнем севере зоны лесостепи. Это сосняк кустарничково-осочковый (9 С1 К+Б), класс бонитета (по кедру) — III. Почва — подзол иллювиально-железистый, запас влаги — 20 мм (неудовлетворительный), гумуса — 32 т/га (средний). Травяной ярус разрежен (35 % общее проективное покрытие), в нем преобладают кустарнички и осочка большехвостая. Высота кедра — 22 м, диаметр ствола — 45 см, возраст 120–140 лет (средний возраст 136 лет). Выдел с кедром располагается среди чистого сосняка, его площадь около 0,21 км^2.
4. «Вьюны» — изолированное насаждение на севере лесостепной зоны, расположено в урочище Вьюнском, Колыванское лесничество Новосибирской области, кварталы 12, 16, 17. Тип леса сосняк папоротниково-разнотравный (10 С+Б+К), класс бонитета (по кедру) — III. Почва — подзол иллювиально-железистый, запас влаги — 16 мм (неудовлетворительный), гумуса — 44 т/га (высокий). Травяной покров очень густой (90 %), в нем доминируют папоротник орляк, сныть и вейник тупоколосковый. Средняя высота кедра — 21 м, средний диаметр ствола — 44 см, возраст 120–140 лет (средний возраст 131 год). Деревья кедра распределены в сосняке тремя малочисленными группами на значительном расстоянии друг от друга (1–1,5 км). Расстояние до популяции «Красный Яр» — 8,5 км. Общая площадь выдела, на котором располагались эти группы — около 0,8 км^2.
5. «Юрт-Ора» — самый южный изолят кедра на максимальном удалении от границы между тайгой и лесостепью, расположен в урочище Орский борок, Колыванское лесничество Новосибирской области, квартал 40. Тип леса сосняк кустарничково-зеленомошный (10 С+К), класс бонитета (по кедру) — IV. Почва — подзол иллювиально-железистый, запас влаги — 11 мм (неудовлетворительный), гумуса — 27 т/га (средний). Травяной ярус сильно разрежен (5–7 %), в напочвенном покрове преобладают кустарнички — черника и брусника. Моховой покров состоит из лесных зеленых мхов. Средняя высота деревьев кедра — 18 м, средний диаметр ствола — 38 см, возраст 110–320 лет (средний возраст 154 года). Немногочисленные деревья кедра растут среди сосен разрозненно в радиусе 1 км. Расстояние до изолята «Красный Яр» — 14 км, до изолята «Вьюны» — 7 км. Площадь выдела с кедром — около 0,11 км^2.

Материал для генетического анализа (побеги) был собран с 25 деревьев в каждом из насаждений «Базой» и «Кинда», в остальных трех изолятах материал был собран со всех деревьев кедра сибирского, которые произрастали в данной местности.

Для аллозимного анализа использовали диплоидные ткани вегетативных почек. Ткани гомогенизировались механически в экстрагирующем буфере (0,05 М трис–HCl, pH 7,7 с добавлением растворимого поливинилпиролидона (3 %), β-меркаптоэтанола (0,05 %) и нерастворимого поливинилпиролидона в объеме, равном объему пробы). Электрофорез проводился в 13 %-м крахмальном геле. Электрофоретическое разделение каждого образца проводилось в двух буферных системах: А — морфолин-цитратной, pH 7,8 (Clayton, Tretiak, 1972); В — трис-ЭДТА-боратной, pH 8,6 (Markert, Faulhaber, 1965) (табл. 1). Множественные зоны активности и соответствующие генные локусы обозначались сокращенными названиями ферментов и нумеровались в порядке убывания электрофоретической подвижности от анода к катоду. Генный контроль изоферментных систем в целом не отличался от описанного ранее для кедра сибирского и близких видов сосен подрода *Strobus* (Крутовский и др., 1987; Политов, 1989; Politov et al., 1999; Белоконь и др., 2005). Гистохимическое окрашивание проводили согласно стандартным методикам с незначительными модификациями (Manchenko, 1994).

На основании полученных генотипов были определены частоты аллелей изученных изоферментных локусов, с помощью χ^2-теста проведено сравнение наблюдаемого распределения генотипов с ожидаемым в соответствии с равновесием Харди–Вайнберга, а также оцене-

Таблица 1

Изученные ферментные системы, число анализируемых локусов и буферные системы, использованные для электрофоретического разделения

Фермент	Аббревиатура	Номер по К.Ф.	Число анализируемых локусов	Буферная система[1]
Алкогольдегидрогеназа	ADH	1.1.1.1	1	B
Формиатдегидрогеназа	FDH	1.2.1.2	1	A
Флуоресцентная эстераза	FEST	3.1.1.2	1	B
Глутаматдегидрогеназа	GDH	1.4.1.2	1	B
Глутамат-оксалоацетаттрансаминаза	GOT	2.6.1.1	3	B
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	1	A
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	2	B
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37	2	A
Менадионредуктаза	MNR	1.6.99.2	1	A
6-фосфоглюконат-дегидрогеназа	6-PGD	1.1.1.44	3	A
Фосфоглюкоизомераза	PGI	5.3.1.9	2	B
Фосфоглюкомутаза	PGM	2.7.5.1	2	B
Фосфоенолпируват-карбоксилаза	PEPCA	4.1.1.31	1	A
Шикиматдегидрогеназа	SKDH	1.1.1.25	2	A
Супероксиддисмутаза	SOD	1.15.1.1	2	B

[1] — обозначения буферных систем см. в тексте

на межвыборочная гетерогенность аллельных частот. Были рассчитаны и основные параметры генетической изменчивости: доля полиморфных локусов по 99 % критерию (*P*), среднее число аллелей на локус (*A*), среднее число аллелей с частотой более 5 % на локус (A > 5 %) и среднее эффективное число аллелей на локус (A_E), ожидаемая гетерозиготность (H_E), наблюдаемая гетерозиготность (H_O), информационный индекс Шеннона (*I*). Подразделенность и дифференциацию популяций оценивали с помощью F-статистик (Wright, 1978) и стандартных генетических дистанций Нея D_N (Nei, 1972). Обработка генетических данных проведена в пакетах PopGene 32 (Yeh, Boyle, 1997) и GenAlEx V6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Были определены генотипы 104 деревьев кедра сибирского по 25 локусам, кодирующим 15 ферментов. Локусы *Gdh, Got-1, Got-3, Mdh-1, 6-Pgd-2, 6-Pgd-3, Pgi-1, Pgm-2, Idh, Lap-2, Mnr-1,* и *Sod-2* оказались мономорфными во всех изученных выборках. По 13 локусам обнаружена генетическая изменчивость (табл. 2).

Генетическая структура

По всем полиморфным локусам наиболее частые аллели оказались общими для изученных насаждений. В то же время следует отметить некоторые особенности аллельного состава исследуемых насаждений по отдельным локусам. Так, только в выборке «Базой» встречается редкий у кедра сибирского аллель $Adh\text{-}1^{84}$. В насаждении «Кинда», расположенном в долине одноименной реки, частота редкого аллеля Fdh^{20} более чем в два раза выше, чем в других выборках, хотя остается на уровне менее 10 %. Два гетерозиготных по локусу *Got-2* дерева обнаружены в изолированной выборке «Красный Яр», в остальных выборках полиморфизма по этому локусу не выявлено. По локусу *Mdh-2* три аллеля обнаружены лишь в выборке «Кинда», в изолятах «Вьюны» и «Юрт-Ора» — по два аллеля, в остальных выборках этот локус был мономорфен. Редкий аллель $Skdh\text{-}2^{110}$ встречался в выборках из подзоны южной тайги («Базой», «Кинда») и отсутствовал во всех трех южных изолятах. Полиморфизм по локусу *Pepca* обнаружен в популяции «Кинда», в очередной раз подтверждающей статус наиболее генетически разнообразной. χ^2-тест на гетерогенность частот аллелей не выявил значимых различий между насаждениями. Распределение численностей генотипов в исследованных насаждениях в основном соответствует состоянию равновесия Харди-Вайнберга, отдельные случаи достоверных отклонений ($p \leq 0{,}05$) связаны с недостатком гетерозиготных генотипов. Максимально данная тенденция выражена в насаждении «Красный Яр», где отклонения от равновесия Харди-Вайнберга выявлены по четырем локусам. В каждой из выборок из южной подзоны тайги, отклонения выявлены по двум локусам, в насаждении «Юрт-Ора» отклонение выявлено только по локусу *Skdh-1*, а в насаждении «Вьюны» численности генотипов по всем локусам соответствовали равновесию Харди-Вайнберга (табл. 2).

Таблица 2

Частоты аллелей полиморфных локусов в насаждениях кедра сибирского на южной границе распространения в равнинной части Западной Сибири

Локус	Аллель	Базой	Кинда	Красный Яр	Вьюны	Юрт-Ора
Adh-1	*100*	0,720	0,700	0,796	0,786	0,731
	93	0,260	0,300	0,204	0,214	0,269
	84	0,020	0,000	0,000	0,000	0,000
Fdh	*100*	0,960*	0,920	0,981	0,964	0,962
	20	0,040	0,080	0,019	0,036	0,038
Fest-2	*127*	0,440	0,440	0,444	0,429	0,346
	100	0,560	0,560	0,556	0,571	0,654
Got-2	*100*	1,000	1,000	0,963	1,000	1,000
	75	0,000	0,000	0,037	0,000	0,000
Lap-3	*100*	0,880	0,900	0,907*	0,857	0,962
	87	0,120	0,100	0,093	0,143	0,038
Mdh-2	*100*	1,000	0,920	1,000	0,964	0,962
	95	0,000	0,020	0,000	0,000	0,038
	88	0,000	0,060	0,000	0,036	0,000
Mdh-3	*106*	0,240	0,160	0,204	0,357	0,385
	100	0,760*	0,840*	0,796*	0,643	0,615
Pepca	*100*	1,000	0,980	1,000	1,000	1,000
	75	0,000	0,020	0,000	0,000	0,000
Pgi-2	*115*	0,140	0,100	0,037	0,115	0,192
	100	0,860	0,900	0,963	0,885	0,808
Pgm-1	*100*	0,760	0,860	0,870*	0,750	0,923
	96	0,240	0,140	0,130	0,250	0,077
Skdh-1	*114*	0,040	0,040	0,000	0,000	0,038
	104	0,360	0,300	0,333	0,308	0,231
	100	0,440	0,560	0,556*	0,577	0,538*
	95	0,160	0,100	0,111	0,115	0,192
Skdh-2	*110*	0,080	0,060	0,000	0,000	0,000
	100	0,920	0,940*	1,000	1,000	1,000
Sod-3	*100*	0,920	0,940	0,981	0,893	0,962
	60	0,080	0,060	0,019	0,107	0,038

* — частые аллели по локусам, по которым наблюдается отклонение состава генотипов от равновесия Харди-Вайнберга.

Генетическое разнообразие

По нашим данным, доля полиморфных локусов имеет повышенное относительно остальных выборок значение в выборке «Кинда» (табл. 3).

Среднее число аллелей на локус, а также среднее число аллелей с частотой более 5 %, в выборках из южной подзоны тайги (Базой, Кинда) оказались выше по сравнению с аналогичными показателями, полученными для южных лесостепных изолятов. Наиболее гетерозиготными оказались деревья из изолята «Вьюны» ($H_O = 0,117$). Ожидаемая гетерозиготность и информационный индекс Шеннона были выше в южно-таежных выборках по сравнению с южными изолятами, однако различия средних значений параметров генетического разнообразия не являются статистически достоверными.

Генетическая подразделенность и дифференциация

Значения коэффициентов инбридинга особи относительно популяции F_{IS}, инбридинга особи относительно вида F_{IT} и инбридинга популяции относительно вида F_{ST}, рассчитанных для полиморфных локусов кедра сибирского и в среднем для вида, представлены в таблице 4.

Оценка показателя F_{ST}, отражающего степень подразделенности популяций, показала, что около 98 % выявленной у кедра сибирского генетической изменчивости реализуется в пределах популяций и только 2 % ($F_{ST} = 0,021$) обусловлено различиями между выборками. Полученное среднее значение F_{ST} указывает на низкую генетическую подразделенность изученных выборок кедра. Наибольший вклад в межпопуляционную составляющую изменчивости вносят локусы *Skdh-2*

Таблица 3

Генетическое разнообразие насаждений кедра сибирского на южной границе распространения в равнинной части Западной Сибири

Популяция	N	P, %	A	$A>5\%$	A_E	H_O	H_E	I
Базой	25	40	1,520 (±0,154)	1,400 (±0,115)	1,228 (±0,086)	0,107 (±0,035)	0,124 (±0,038)	0,204 (±0,062)
Кинда	25	48	1,600 (±0,153)	1,480 (±0,117)	1,195 (±0,070)	0,102 (±0,030)	0,117 (±0,034)	0,200 (±0,055)
Красный Яр	27	40	1,440 (±0,117)	1,280 (±0,108)	1,159 (±0,066)	0,062 (±0,022)	0,093 (±0,033)	0,153 (±0,051)
Вьюны	14	40	1,440 (±0,117)	1,360 (±0,114)	1,203 (±0,070)	0,117 (±0,038)	0,120 (±0,037)	0,190 (±0,056)
Юрт-Ора	13	40	1,480 (±0,143)	1,280 (±0,108)	1,197 (±0,080)	0,102 (±0,035)	0,108 (±0,037)	0,177 (±0,059)
Среднее		41,6 (±1,6)	1,496 (±0,029)	1,360 (±0,038)	1,196 (±0,011)	0,099 (±0,010)	0,112 (±0,006)	0,185 (±0,009)

N — численность выборки, P — доля полиморфных локусов по 99 % критерию, A — среднее число аллелей на локус, $A>5\%$ — среднее число аллелей с частотой более 5 %, A_E — среднее эффективное число аллелей на локус, H_E — средняя ожидаемая гетерозиготность, H_O — средняя наблюдаемая гетерозиготность, I — информационный индекс Шеннона, в скобках даны стандартные ошибки средних

Таблица 4

Показатели генетической подразделенности (*F*-статистики) насаждений кедра сибирского на южной границе распространения

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
Adh-1	−0,019	−0,011	0,007
Fdh	0,143	0,152	0,010
Fest-2	−0,071	−0,065	0,006
Got-2	−0,038	−0,007	0,030
Lap-3	0,304	0,314	0,014
Mdh-2	−0,054	−0,024	0,029
Mdh-3	0,377	0,401	0,039
Pepca	−0,020	−0,004	0,016
Pgi-2	−0,009	0,017	0,025
Pgm-1	0,212	0,238	0,032
Skdh-1	0,229	0,237	0,010
Skdh-2	0,231	0,265	0,045
Sod-3	−0,083	−0,065	0,017
В среднем	0,092 ± 0,032	0,111 ± 0,032	0,021 ± 0,003

($F_{ST}=0{,}045$), *Mdh-3* (0,039), *Pgm-1* (0,032), наименьший — локусы *Fest-2* (0,006) и *Adh-1* (0,007).

По нашим данным, генетическая дифференциация изучаемых насаждений кедра сибирского выражена крайне слабо, генетическая дистанция D_N варьирует от 0,001 до 0,004. Дендрограмма изученных выборок, построенная на основании кластерного анализа значений D_N, дает возможность оценить генетическую близость отдельных насаждений кедра сибирского (рис. 2).

Минимально генетически дифференцированы выборки «Кинда» и «Красный Яр» ($D_N=0{,}001$), а также «Базой» и «Вьюны» ($D_N=0{,}001$). На диаграмме эти пары выборок

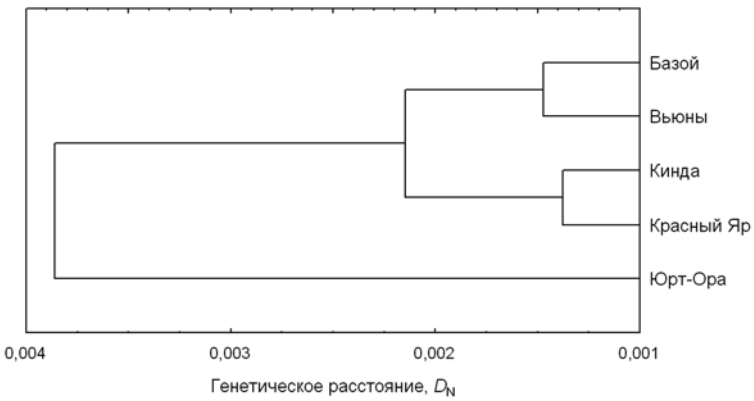

Рис. 2. Кластеризация насаждений кедра сибирского на основании генетических расстояний D_N

образуют отдельные кластеры. Наиболее дифференцирован от других выборок и выделен в отдельную ветвь дендрограммы самый южный форпост кедра сибирского — «Юрт-Ора».

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ распределения генетической изменчивости среди изученных насаждений кедра сибирского показал, что насаждения южной подзоны тайги («Базой», «Кинда») характеризуются наличием редких аллелей некоторых локусов и более высокими значениями большинства параметров генетической изменчивости по сравнению с южными изолятами. Особенно следует отметить разнообразие генотипов деревьев кедра сибирского в насаждении «Кинда», для которого характерны высокая доля полиморфных локусов, максимальное количество аллелей локуса *Mdh-3*, присутствие редкого для вида аллеля локуса $Skdh\text{-}2^{110}$. Интересной особенностью генотипического состава насаждения «Кинда», расположенного в долине одноименной реки, является повышение частоты редкого аллеля локуса Fdh^{127} более чем в два раза по сравнению с его частотой в других выборках. Ранее отмечалось аналогичное увеличение частоты данного аллеля в популяциях кедра, произрастающих в долинах рек в Западной Сибири, по сравнению с близлежащими насаждениями, расположенными на террасах (Велисевич, Петрова, 2009). Из всех изученных насаждений именно «Кинда» является естественным разновозрастным кедровником, в отличие от остальных, вероятно, не прошедшим стадию послепожарного восстановления. Можно предположить, что в различные периоды формирования насаждения естественное возобновление шло семенами, которые поступали из разных кедровников, удаленных друг от друга, что повлекло увеличение аллельного и генотипического разнообразия насаждения «Кинда».

Ожидаемая гетерозиготность и информационный индекс Шеннона имеют несколько более высокие средние значения в выборках из подзоны южной тайги по сравнению с лесостепными изолятами, хотя различия эти статистически не достоверны.

Достаточно высокие значения H_O, H_E и I в изоляте «Вьюны» можно объяснить тем, что он состоит из трех пространственно разобщенных групп, которые, во-первых, могли оказаться потомством деревьев из разных изолятов, во-вторых, произрастают в различных микроэкологических условиях, что не исключает возможности разнонаправленного действия естественного отбора в этих группах. Минимальными значениями параметров генетической изменчивости (H_O, H_E, I, A_E) среди всех изученных насаждений выделяется «Красный Яр», который, по сути, демонстрирует признаки классического «изолята». В этом месте деревья одного класса возраста произрастают компактно, на небольшой площади, и вполне могут являться потомством не сохранившихся, ранее обособленных от основного ареала и произраставших здесь в небольшом количестве деревьев кедра сибирского. Особенно вероятны наблюдаемые эффекты при условии некоторой степени родства гипотетических родительских деревьев и возрастания доли самоопыления в их структуре скрещивания. Таким образом, нами отмечены различные генетические эффекты фрагментации насаждений кедра сибирского на «замыкающей» границе ареала вида, которые связаны с историей формирования и особенностями экологии произрастания изолятов.

Высокое внутрипопуляционное и низкое межпопуляционное аллозимное разнообразие характерно для древесных, в частности для хвойных растений, и является следствием высокой эффективной численности их популяций, анемохорности и преимущественного перекрестного опыления (Hamrick et al., 1992). Около 2 % общей генетической изменчивости материковых популяций и изолятов на южной границе распространения кедра сибирского обусловлено различиями между этими популяциями. Оценки подразделенности, ранее полученные для различных популяций кедра сибирского по различным наборам локусов варьируют от 1,6 % до 8 % (Крутовский и др., 1989; Политов и др., 1992; Krutovskii et al., 1995; Гончаренко, Силин, 1997; Политов, 2007; Петрова и др., 2014). Доля генетической изменчивости между выборками лесоболотного профиля кедра сибирского (общая протяженность около 2 км) из подзоны южной тайги Западной Сибири составила 2,1 % (Petrova et al., 2009), т. е. совпадает с полученным нами в данном исследовании результатом. Следовательно, генетическая подразделенность насаждений кедра сибирского на границе южной подзоны тайги и лесостепи не высока, и сравнима с подразделенностью совокупностей деревьев, произрастающих в различных микроэкологических условиях в южной подзоне тайги.

Генетическая дифференциация насаждений кедра сибирского, произрастающих в переходной зоне между южной тайгой и лесостепью в Западной Сибири, незначительна ($D_N \leq 0{,}004$). Согласно классификации, предложенной К. В. Крутовским с соавторами, пары выборок для которых $D_N < 0{,}007$ являются выборками из одной популяции (Крутовский и др., 1989). Образование на дендрограмме пар «Кинда»–«Красный Яр» и «Базой»–«Вьюны» ($D_N = 0{,}001$) может объясняться особенностями зоохорного переноса семян (при обследовании объектов была отмечена возможность происхождения деревьев кедра сибирского в насаждении «Красный Яр» из семян, занесенных из «Кинды»), а также различиями характера напочвенного покрова. Насаждения «Вьюны» и «Базой» относятся к разнотравной группе типов леса, для которых характерна задернованность почвы и мощный травяной ярус. Насаждения «Кинда» и «Красный Яр» характеризуются хорошо выраженным моховым покровом и незначительным травяным ярусом. В мшистых ти-

пах леса конкуренция всходов кедра с видами растительного покрова практически не выражена. В разнотравных типах леса, вероятно, конкуренция всходов кедра сибирского с растительными видами, образующими напочвенный покров, была более напряженной, т.к. в этих местообитаниях при послепожарном возобновлении гарь начала заселяться не только кедром, но также березой и высокими травами. В данных условиях также весьма вероятно обострение внутривидовой конкуренции в пределах групповых всходов, которые образуются вследствие зоохорного переноса семян кедра сибирского. С другой стороны, напочвенный покров — это индикатор лесорастительных условий: почвенных и световых. Следовательно, различия в генотипическом составе фрагментов популяции из различных типов леса — это, скорее всего, влияние всего комплекса факторов естественного отбора на всех этапах восстановительно-возрастной динамики. Ранее установлено, что на выровненном экологическом фоне в условиях лесокультурного выращивания высота и возраст вступления в плодоношение деревьев кедра сибирского, а, следовательно, и успех во внутривидовой конкуренции, связаны с аллозимной гетерозиготностью генотипа (Петрова и др., 2004). Таким образом, под влиянием естественного отбора, который в данном случае сочетает особенности почв, внутри- и межвидовую конкуренцию, генотипическая структура насаждений кедра со сходным напочвенным покровом приобретает общие черты, что способствует минимизации их генетической дифференциации.

В целом слабая генетическая подразделенность и дифференциация изученных популяций кедра сибирского свидетельствует о том, что, несмотря на фрагментацию ареала, фактически они являются частями единой популяции. Это вполне согласуется с концепцией движущейся, «замыкающей» границы ареала.

В то же время следует отметить, что представление о климатогенной динамике ареалов и употребляемая нами классификация границ по определению относятся к видам, распространение которых приурочено к определенной климатической зоне, т.е. к так называемым зональным видам. Причины образования популяционных фрагментов у видов растений с зональным и интразональным ареалом принципиально различны: в первом случае фрагменты образуются при постепенном ухудшении условий с приближением к границе ареала, во втором — изоляты расположены мозаично и их существование обусловлено в основном эдафическими факторами.

Среди лесообразующих древесных растений Евроазиатского континента ярким представителем интразональных видов является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*). Этот вид распространен на бедных (песчаных и каменистых) почвах в широком диапазоне климатических условий от 37° до 70° северной широты и от атлантического побережья до 120° восточной долготы (Правдин, 1964). В результате сравнительного анализа аллозимной изменчивости 26 маргинальных островных и 20 популяций *Pinus sylvestris* L. в центральной части ареала на уровне вида подтверждены «островная модель» генетико-автоматических процессов Райта—Дубинина и гипотеза Майра о гомозиготизации мелких изолированных популяций на границах ареалов (Санников и др., 2011). Установлено, что значительное уменьшение полиморфизма изолятов этого вида наблюдается при сокращении их площади менее критической величины (15—20 км^2), в иных случаях маргинальные популяции демонстрируют уровень изменчивости, сравнимый с популяциями из центральной части ареала; выявлена достоверная положительная связь среднего числа аллелей на локус и средней наблюдаемой гетерозиготности от площади маргинальных изолированных популяций (Санников и др., 2011). Таким образом, закономерности распределения генетической изменчивости в природных изолятах, по сути, совпадают с классическими представлениям популяционной генетики, согласно которым для малочисленных, в определенной мере изолированных совокупностей особей вида характерно снижение либо прекращение обмена генетическим материалом с основной частью ареала, вследствие чего происходит уменьшение их эффективной численности, фиксация аллелей и утеря генного разнообразия.

В ряду феноменов, сопутствующих фрагментации маргинальной части ареала на малые популяции, можно отметить и дефицит гетерозигот, отмеченный нами в ряде выборок. Во многих публикациях отмечено, что подобный дефицит является нормальной составляющей генетической структуры популяций хвойных, и вызван он инбридингом вследствие частичного самоопыления и близкородственных скрещиваний при наличии семейной пространственной структуры насаждений. Обычно последствия инбридинга наиболее выражены на ранних онтогенетических стадиях (зародыши семян и проростки), однако в ряде популяций отбор против инбредного потомства не полностью элиминирует недостаток гетерозигот во взрослой части насаждения (Guries, Ledig, 1978; Hamrick et al., 1992; Политов, 1989). Подобные отклонения в нашем случае не носили выраженного систематического характера, что свидетельствует об элиминации большей части инбредного потомства отбором у кедра сибирского.

На наш взгляд, у зональных видов образование естественных изолятов возможно только в рамках так называемой «стабильной» границы («stable edge») (Hampe, Petit, 2005), преимущественно в горных условиях, когда реликтовые популяции в течение исторически длительного периода времени не имеют связи с основным ареалом вида. Примером такого изолята у кедра сибирского может служить популяция, произрастающая в Южном Забайкалье на г. Алханай, в одной из самых юго-восточных точек ареала вида. При анализе генетической структуры этой популяции выявлена низкая, по сравнению с другими по-

пуляциями из восточной части ареала, доля полиморфных локусов, что, вероятно, связано с длительной изоляцией и ограничением численности деревьев, участвующих в репродуктивном процессе (Петрова и др., 2012).

При анализе причин фрагментации лесных насаждений обычно указывают на антропогенное воздействие (рубки, перевод лесных земель в иные категории пользования) и климатические изменения, которые ведут к изменению границ либо сокращению площадей пригодных для естественных процессов репродукции и восстановления вида (Davis, Show, 2001). При рассмотрении южной границы распространения кедра сибирского на Западно-Сибирской равнине, однозначно можно утверждать, что на структуру насаждений оказали воздействие оба упомянутых фактора. Освоение Западной Сибири происходило в суровых природных условиях Малого ледникового периода (МЛП), временные рамки которого в регионе ограничивались 1550–1850 гг. (Жилина, 2010). В МЛП усиливается ледовитость морей, изменяется ледовый режим рек, прогрессирует развитие вечной мерзлоты. Выделяются три фазы МЛП, различающиеся по тепло- и влагообеспеченности и особенностям сезонов: 1-я — нисходящая ветвь (от тепла к холоду) — 1550–1600 гг., 2-я — ядро — 1600–1800 гг., 3-я — восходящая ветвь (от холода к теплу) — 1800–1850 гг. (Малолетко, 2003). Кедр сибирский хорошо адаптирован к суровым условиям бореальной зоны, прекрасно переносит морозную зиму и при этом регулярно плодоносит, поэтому вторая фаза МЛП была оптимальна для этого вида. С климатическими изменениями третьей фазы МЛП связано движение границы распространения кедра сибирского в северном направлении, и в этот период возникают исследуемые нами насаждения. После МЛП леса в изученном районе полтора века развивались в условиях дальнейшего потепления климата, сначала медленного, а в последние 50 лет — быстрого. Это не могло не способствовать дальнейшей фрагментации занятых кедром площадей.

Современная граница между южной тайгой и лесостепью уже долгое время является доступной для людей, хорошо освоенной территорией. Как свидетельствуют исторические сводки (Матвеева, Гусаченко, 1996), ближайшее поселение — Колывань — было основано в 1713 году. Для местного населения земледелие было традиционным укладом жизни, причем, в XVIII веке была распространена «переложная» система земледелия, предполагавшая регулярное вовлечение в пользование новых земель. Активизация антропогенной нагрузки происходила в конце XVIII века с возникновением Сибирского тракта, затем при строительстве Транссибирской железнодорожной магистрали с 1891 по 1916 годы, а в начале XX века — при строительстве моста через Обь. Все это, вероятно, привело к расширению области освоения лесных ресурсов и, в частности, к увеличению нагрузки на ближайшие леса. Таким образом, как климатические изменения, так и антропогенная трансформация способствовали уменьшению площади и фрагментации лесов, в том числе кедровых, на изучаемой нами территории.

Перспективы существования и возобновления, сохранения генофонда островных кедровых насаждений на «замыкающей» границе распространения напрямую связаны с состоянием репродуктивной системы. Ранее установлено, что кедр сибирский в переходной зоне между южной тайгой и лесостепью характеризуется довольно высокой семенной продуктивностью, однако урожаи в этой местности не стабильны (Некрасова, Мишуков, 1974). При исследовании структуры урожая в кедровых насаждениях на южной границе ареала в Западной Сибири, генетическая структура которых описана в данном сообщении, С.Н. Велисевич (2013) установлено, что по направлению к границе с зоной лесостепи наблюдается снижение показателей заложения и созревания шишек и увеличение доли недоразвитых семян. В изолированных островных популяциях отмечается высокая гибель шишек в период весеннего начала роста озими после выхода из зимнего покоя, повышенное число стерильных чешуй в медиальной и дистальной зонах, а также высокая доля семяпочек, погибающих на самых ранних этапах развития. Последнее особенно выражено в двух самых южных изолятах, и предположительно связано с низкой вероятностью опыления шишек этих деревьев пыльцой, принесенной с севера из крупных кедровых массивов, а также низкими летными качествами собственной пыльцы этих деревьев (Velisevich et al., 2011). Однако в целом, несмотря на существенные ограничения женского генеративного морфогенеза в популяциях на южной границе ареала, плодоносящие деревья следует рассматривать как реальных участников репродуктивного процесса на семенном уровне, поскольку их воспроизводство обеспечено собственными семенами (Велисевич, 2013).

За последние 100 лет «замыкающая» граница ареала продвинулась на север на 50 км (Бех, 1974). В долгосрочной перспективе, если граница между лесостепью и тайгой продвинется далее на север и дистанцируется от изолятов, а температурный режим станет более неблагоприятным для развития органов мужской и женской генеративной сферы, следует ожидать значительного изменения генетической структуры, редукции генетического разнообразия и роста дифференциации, а впоследствии — исчезновения изолятов кедра сибирского на границе южной тайги и лесостепи.

Работа выполнена на средства СО РАН (проект № VI.44.2.6. «Структура биологического разнообразия в экосистемах бореальных лесов: динамические и эволюционные аспекты» и ИП № 140) при поддержке гранта РФФИ № 13-04-01649 и подпрограммы «Динамика и сохранение генофондов» программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

ЛИТЕРАТУРА

1. Аринушкина Е. В. (1970) **Руководство по химическому анализу почв.** Изд. 2-е, перераб. и доп. М.: МГУ. 488 с.
2. Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. (2005) **Аллозимный полиморфизм европейской кедровой сосны (*Pinus cembra* L.) в горных популяциях Альп и Восточных Карпат**. *Генетика*. Т. 41 (11): С. 1538–1551.
3. Бех И. А. (1972) **О южной границе распространения кедра в Приобье**. *Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук*. Вып. 2. С. 20–27.
4. Бех И. А. (1974) **Кедровники Южного Приобья**. Новосибирск: Наука. 212 с.
5. Бляхарчук Т. А. (2010) **Послеледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области**: Дис... доктора биол. наук. Томск: ТГУ. 519 с.
6. Вадюнина А. Ф., Корчагина З. А. (1986) **Методы исследования физических свойств почв**. Изд. 3-е, перераб. и доп. М.: Агропромиздат. 416 с.
7. Велисевич С. Н. (2013) **Структура урожая кедра сибирского на южной границе ареала в Западной Сибири.** *Лесоведение*. № 2: С. 45–52.
8. Велисевич С. Н., Петрова Е. А. (2009) **Рост и плодоношение молодых генеративных деревьев кедра сибирского в зависимости от типов лесорастительных условий на юге таежной зоны**. *Лесное хозяйство*. № 3: С. 13–16.
9. Гончаренко Г. Г., Силин А. Е. (1997) **Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири**. Минск: Тэхналогія. 191 с.
10. Жилина Т. Н. (2010) **Малый ледниковый период как одно из колебаний климата в голоцене и его последствия в Западной Сибири**. *Вестник ТГУ*. № 340: С. 206–211.
11. Кац С. В. (1969) **История растительности в Западной Сибири с миоцена до современного периода (по данным торфяников)**. *Проблемы ботаники*. Т. 2: С. 12–18.
12. Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. (1987) **Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение I. Механизмы генного контроля изоферментных систем**. *Генетика*. Т. 23 (12): С. 2216–2228.
13. Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. (1989) **Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями**. *Генетика*. Т. 25 (11): С. 2009–2032.
14. Малолетко А. М. (2003) **Сибирь в Малую ледниковую эпоху (1550–1850 гг.).** *География и природопользование Сибири*. Вып. 6. Барнаул. С. 8–25.
15. Матвеева Л. Л., Гусаченко В. Л. (1996) **Колывань историческая**. Новосибирск: Наука. Сиб. изд. фирма РАН. 118 с.
16. Некрасова Т. П., Мишуков Н. П. (1974) **Области семенной продуктивности кедра сибирского на Западно-Сибирской равнине**. *Биология семенного размножения хвойных Западной Сибири*. Новосибирск: Наука. С. 3–15.
17. Петрова Е. А., Велисевич С. Н., Белоконь М. М. (2004) **Вступление в половую репродукцию и гетерозиготность сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) при различных способах формирования искусственных популяций**. *Структурно-функциональная организация и динамика лесов*: Материалы Всероссийской конференции. Красноярск: Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН. С. 455–457.
18. Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Белоконь М. М. и др. (2012) **Естественная гибридизация кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) в южном Забайкалье**. *Хвойные бореальной зоны*. Т. XXX (1–2): С. 152–156.
19. Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Белоконь М. М. и др. (2014) **Распределение генетического разнообразия кедра сибирского, *Pinus sibirica* Du Tour, вдоль широтного и долготного профилей**. *Генетика*. Т. 50 (5): (в печати).
20. Политов Д. В. (1989) **Аллозимный полиморфизм, генетическая дифференциация и система скрещивания сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour**. Дисс... канд. биол. наук. Москва, Ин-т общей генетики им. Н. И. Вавилова АН СССР. 190 с.
21. Политов Д. В. (2007) **Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии**. Дисс... докт. биол. наук. Москва: Ин-т общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН. 432 с.
22. Политов Д. В., Крутовский К. В., Алтухов Ю. П. (1992) **Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов**. *Генетика*. Т. 28 (1): С. 93–114.
23. Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С. и др. (2011) **Инсуляризация и полиморфизм островных маргинальных популяций *Pinus sylvestris* L.** *Экология*. № 3: С. 170–175.
24. Семечкин И. В., Поликарпов Н. П., Ирошников А. И. (1985). **Кедровые леса Сибири.** Новосибирск. 257 с.
25. Чебакова Н. М., Рейфельдт Д., Парфенова Е. И. (2003) **Перераспределение растительных зон и популяций лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в Средней Сибири при потеплении климата.** *Сибирский экологический журнал*. Т. 6: С. 677–686.

26. Aitken S. N., Libby W. J. (1994) **Evolution of the pygmy-forest edaphic subspecies of *Pinus contorta* across an ecological staircase**. *Evolution*. V. 48 (4): P. 1009–1019.
27. Beaulieu J., Simon J. P. (1994) **Genetic structure and variability in *Pinus strobus* in Quebec**. *Canadian Journal of Forest Research*. V. 24 (8): P. 1726–1733.
28. Clayton J. W., Tretiak D. N. (1972) **Amino-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis.** *Journal of Fisheries Research Board Canada*. V. 29: P. 1169–1172.
29. Davis M. B., Shaw R. G. (2001) **Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change.** *Science*. V. 292 (5517): P. 673–679.
30. Gamache I., Jaramillo-Correa J. P., Payette S., Bousquet J. (2003) **Diverging patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in subarctic black spruce: imprint of a founder effect associated with post-glacial colonization**. *Molecular Ecology*. V. 12 (4): P. 891–901.
31. Gernandt D. S., Lopez G. G., Garcia S. O., Liston A. (2005) **Phylogeny and classification of *Pinus***. *Taxon*. V. 54 (1): P. 29–42.
32. Guries R. P., Ledig F. T. (1982) **Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.)**. *Evolution*. V. 36 (2): P. 387–402.
33. Hamann A., El-Kassaby Y. A., Koshy M. P., Namkoong G. (1998) **Multivariate analysis of allozymic and quantitative trait variation in *Alnus rubra*: geographic patterns and evolutionary implications**. *Canadian Journal of Forest Research*. V. 28 (10): P. 1557–1565.
34. Hampe A., Petit R. J. (2005) **Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters.** *Ecology Letters*. N 8: P. 461–467.
35. Hamrick J. L., Godt M. J., Sherman-Broyles S. L. (1992). **Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species**. *New Forests*. V. 6 (1–4): P. 95–124.
36. Hamrick J. L., Godt M. J. W. (1996) **Conservation genetics of endemic plant species // Conservation Genetics: Case Histories from Nature**. Eds. J. Avise, J. Hamrick. New York, Chapman & Hall. P. 281–304.
37. Hewitt G. M. (2000) **The genetic legacy of the Quaternary ice ages**. *Nature*. V. 405: P. 907–913.
38. Hewitt G. M. (2004) **Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary**. *Phil. Trans. R. Soc. Lond*. V. 359: P. 183–195.
39. Kramer A. T., Ison J. L., Ashley M. V., Howe H. F. (2008) **The paradox of forest fragmentation genetics**. *Conservation Biology*. V. 22 (4): P. 878–885.
40. Krutovskii K. V., Politov D. V., Altukhov Y. P. (1995). **Isozyme study of population genetic structure, mating system and phylogenetic relationships of the five stone pine species (subsection *Cembrae*, section *Strobi*, subgenus *Strobus*)**. *Population Genetics and Genetic Conservation of Forest Trees*. Eds. P. Baradat, W. Adams, G. Mueller-Starck, Amsterdam, the Netherlands, SPB Academic Publishing. P. 279–304.
41. Ledig F. T. (2000) **Founder effects and the genetic structure of Coulter pine**. *Journal of Heredity*. V. 91 (4): P. 307–315.
42. Li P., Adams W. T. (1989) **Range-wide patterns of allozyme variation in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*)**. *Canadian Journal of Forest Research*. V. 19. P. 149–161.
43. Manchenko G. P. (1994) **Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels**. USA, CRC Press Inc. 574 p.
44. Markert C. L., Faulhaber I. (1965) **Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish**. *J. Exp. Zool*. V. 159 (2): P. 319–332.
45. Muona O., Paule L., Szmidt A. E., Karkkainen K. (1990). **Mating system analysis in a Central and Northern European population of *Picea abies***. *Scandinavian Journal of Forest Research*. V. 5: P. 97–102.
46. Nei M. (1972) **Genetic distance between populations**. *The American Naturalist*. V. 106: P. 283–292.
47. Peakall R., Smouse P. E. (2006) **GenAlEx V6: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research.** *Molecular Ecology Notes*. V. 6 (1): P. 288–295.
48. Peakall R., Smouse P. E. (2012) **GenAlEx V6.5: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research-an update.** *Bioinformatics*. V. 28 (19): P. 2537–2539.
49. Petrova E. A., Velisevich S. N., Politov D. V. et al. (2008) **Genotypic and phenotypic diversity in Siberian stone pine: associations with soil traits and altitude**. *Proceedings of the Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines Conference*, 22–26 September 2008, Yangyang, Korea. P. 73–76.
50. Politov D. V., Belokon M. M., Maluchenko O. P. et al. (1999) **Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian pine, *P. pumila* (Pall.) Regel**. *Forest Genetics*. V. 6 (1): P. 41–48.
51. Velisevich S. N., Bender O. G., Chitorkina O. Y. et al. (2011) **Reproductive differentiation of Siberian stone pine (*Pinus sibirica*, Pinaceae) populations in south taiga of Western Siberia**. *4th IUFRO Conference on the Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines, 9–11 August 2011, Tomsk, Russia*, Publishing House of Tomsk State University of Control Systems and Radioelectronics. P. 46–47.
52. Wright S. (1978) **Evolution and the genetics of population. variability within and among natural populations**. V. 4. Chicago, Illinois, University of Chicago Press. 580 p.

53. Yeh F.C., Boyle T.J.B. (1997) **Population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits**. *Belgian Journal of Botany*. V. 129: P. 157.

GENETIC DIVERSITY AND DIFFERENTIATION OF SIBERIAN STONE PINE POPULATIONS AT THE SOUTHERN EDGE IN LOWLAND PART OF WEST SIBERIA

Petrova Ye. A., Velisevich S. N., Belokon M. M., Belokon Yu. S., Politov D. V., Goroshkevich S. N.

❀ **SUMMARY:** *Background*. Siberian Stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) is one of the major forest-forming species at West Siberia. Climate change and anthropogenic impact lead to reduction of Siberian stone pine forests at the southern limit of distribution in lowland part of the species range. *Materials and methods*. Five Siberian Stone pine stands from the trailing edge in transit zone between southern taiga and forest-steppe in West Siberia were studied. Genotypes of 104 trees on 25 allozyme loci coding for 15 enzymes were determined using starch gel electrophoresis. *Results*. We evaluated genetic diversity, differentiation and population subdivision of Siberian Stone pine from the trailing edge in West Siberia. About 2 % of total genetic diversity was related with differences between populations (FST = 0,021). *Conclusions*. In our study at the southern limit of distribution in lowland part of Siberian Stone pine range there is no indication of genetic depauperation and increased differentiation in small isolated stands due to recent climate change and anthropogenic impact.

❀ **KEY WORDS:** Siberian Stone pine; West Siberia; trailing edge; allozyme diversity; genetic differentiation.

❀ **REFERENCES (TRANSLITERATED)**

1. Aitken S.N., Libby W.J. (1994) *Evolution*. V. 48 (4). P. 1009–1019.
2. Arinushkina E.V. (1970) **Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv. [Chemical analysis of soils. The manual]**. M.: MGU. 488 p.
3. Beaulieu J., Simon J.P. (1994) *Canadian Journal of Forest Research*. V. 24 (8): P. 1726–1733.
4. Belokon' M.M., Belokon' Yu.S., Politov D.V., Altuhov Yu.P. (2005) **Allozimnyj polimorfizm evropejskoj kedrovoj sosny (*Pinus cembra* L.) v gornyh populjacijah Al'p i Vostochnyh Karpat [Allozyme polymorphisms of European stone pine (*Pinus cembra* L.) in mountains population of Alps and Estern Carpatians]**. *Genetika*. T. 41 (11): P. 1538–1551.
5. Beh I.A. (1972) **O juzhnoj granice rasprostranenija kedra v Priob'e [About Southern limits of Siberian stone pine distribution in Priob'e]**. *Izv. SO AN SSSR. Ser. biol. nauk*. Issue. 2: P. 20–27.
6. Beh I.A. (1974) **Kedrovniki Juzhnogo Priob'ja [Siberian stone pine forests in Southern Priob'e]**. Novosibirsk: Nauka. 212 p.
7. Bljaharchuk T.A. (2010) **Poslelednikovaja dinamika rastitel'nogo pokrova Zapadno-Sibirskoj ravniny i Altae-Sajanskoj gornoj oblasti**: Dis... doktora biol. nauk. **[Post-glacial dynamics of plant cover in Western Siberian Plane and Altaj–Sayan mountain country]** Tomsk: TGU. 519 p.
8. Chebakova N.M., Rejfel'dt D., Parfenova E.I. (2003) **Pereraspredelenie rastitel'nyh zon i populjacij listvennicy sibirskoj i sosny obyknovennoj v Srednej Sibiri pri poteplenii klimata [Siberian larch and Scots pine populations and vegetation zones repartition in the Middle Siberia at climate warming]**. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*. V. 6: P. 677–686.
9. Clayton J.W., Tretiak D.N. (1972) *Journal of Fisheries Research Board Canada*. V. 29: P. 1169–1172.
10. Davis M.B., Shaw R.G. (2001) *Science*. V. 292 (5517): P. 673–679.
11. Gamache I., Jaramillo-Correa J.P., Payette S., Bousquet J. (2003) *Molecular Ecology*. V. 12 (4): P. 891–901.
12. Gernandt D.S., Lopez G.G., Garcia S.O., Liston A. (2005) *Taxon*. V. 54 (1): P. 29–42.
13. Goncharenko G.G., Silin A.E. (1997) **Populjacionnaja i evoljucionnaja genetika sosen Vostochnoj Evropy i Sibiri [Population and evolution genetics of Estern European and Siberian pines]**. Minsk: Tjehnalogija. 191 p.
14. Guries R.P., Ledig F.T. (1982) *Evolution*. V. 36 (2): P. 387–402.
15. Hamann A., El-Kassaby Y.A., Koshy M.P., Namkoong G. (1998) *Canadian Journal of Forest Research*. V. 28 (10): P. 1557–1565.
16. Hampe A., Petit R.J. (2005) *Ecology Letters*. N 8: P. 461–467.
17. Hamrick J.L., Godt M.J., Sherman-Broyles S.L. (1992) *New Forests*. V. 6 (1–4): P. 95–124.
18. Hamrick J.L., Godt M.J.W. (1996) **Conservation genetics of endemic plant species//Conservation Genetics: Case Histories from Nature**. Eds. J. Avise, J. Hamrick. New York, Chapman & Hall. P. 281–304.
19. Hewitt G.M. (2000) *Nature*. V. 405: P. 907–913.
20. Hewitt G.M. (2004) *Phil. Trans. R. Soc. Lond*. V. 359: P. 183–195.
21. Kac S.V. (1969) **Istorija rastitel'nosti v Zapadnoj Sibiri s miocena do sovremennogo perioda (po dannym torfjanikov) [West Siberian vegetation history from Miocene till now (according peatbogs data)]**. *Problemy botaniki*. V. 2: P. 12–18.
22. Kramer A.T., Ison J.L., Ashley M.V., Howe H.F. (2008). *Conservation Biology*. V. 22 (4). P. 878–885.
23. Krutovskij K.V., Politov D.V., Altuhov Yu.P. (1987). **Geneticheskaja izmenchivost' sibirskoj kedrovoj sosny *Pinus sibirica* Du Tour. Soobshhenie I. Mehanizmy gennogo kontrolja izofermentnyh sistem [Genetic variability in Siberian stone pine *Pinus sibirica* Du Tour. I. Genetic control of isozyme system]**. *Genetika*. V. 23 (12): P. 2216–2228.

24. Krutovskij K.V., Politov D.V., Altuhov Yu.P. (1989) **Geneticheskaja izmenchivost' sibirskoj kedrovoj sosny *Pinus sibirica* Du Tour. Soobshhenie IV. Geneticheskoe raznoobrazie i stepen' geneticheskoj differenciacii mezhdu populjacijami [Genetic variability in Siberian stone pine *Pinus sibirica* Du Tour. IV. Genetic diversity and amount of genetic differentiation between natural populations]**. *Genetika*. V. 25 (11): P. 2009–2032.
25. Krutovskii K.V., Politov D.V., Altukhov Y.P. (1995) **Isozyme study of population genetic structure, mating system and phylogenetic relationships of the five stone pine species (subsection *Cembrae*, section *Strobi*, subgenus *Strobus*)**. *Population Genetics and Genetic Conservation of Forest Trees*. Eds. P. Baradat, W. Adams, G. Mueller-Starck, Amsterdam, the Netherlands, SPB Academic Publishing. P. 279–304.
26. Ledig F.T. (2000) *Journal of Heredity*. V. 91 (4): P. 307–315.
27. Li P., Adams W.T. (1989) *Canadian Journal of Forest Research*. V. 19: P. 149–161.
28. Maloletko A.M. (2003) **Sibir' v Maluju lednikovuju jepohu (1550–1850 gg.) [Siberia in Lesser Ice Age (1550–1850)]**. *Geografija i prirodopol'zovanie Sibiri*. Issue. 6. Barnaul. P. 8–25.
29. Manchenko G.P. (1994) **Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels**. USA, CRC Press Inc. 574 p.
30. Markert C.L., Faulhaber I. (1965) *J. Exp. Zool*. V. 159 (2): P. 319–332.
31. Matveeva L.L., Gusachenko V.L. (1996) **Kolyvan' istoricheskaja [The historical Kolyvan']**. Novosibirsk: Nauka. Sib. izd. firma RAN. 118 p.
32. Muona O., Paule L., Szmidt A.E., Karkkainen K. (1990) *Scandinavian Journal of Forest Research*. V. 5: P. 97–102.
33. Nei M. (1972) *The American Naturalist*. V. 106: P. 283–292.
34. Nekrasova T.P., Mishukov N.P. (1974) **Oblasti semennoj produktivnosti kedra sibirskogo na Zapadno-Sibirskoj ravnine [The regions of Siberian stone pine seed productivity at Western Siberian Plane]**. *Biologija semennogo razmnozhenija hvojnyh Zapadnoj Sibiri*. Novosibirsk: Nauka. P. 3–15.
35. Peakall R., Smouse P.E. (2006) *Molecular Ecology Notes*. V. 6 (1): P. 288–295.
36. Peakall R., Smouse P.E. (2012) *Bioinformatics*. V. 28 (19): P. 2537–2539.
37. Petrova E.A., Velisevich S.N., Belokon' M.M. (2004) **Vstuplenie v polovuju reprodukciju i geterozigotnost' sosny kedrovoj sibirskoj (*Pinus sibirica* Du Tour) pri razlichnyh sposobah formirovanija iskusstvennyh populjacij [Starting sexual reproduction and heterozygosity of Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) at different ways of artificial populations forming]**. *Strukturno-funkcional'naja organizacija i dinamika lesov: Materialy Vserossijskoj konferencii*. Krasnojarsk: Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN. P. 455–457.
38. Petrova E.A., Velisevich S.N., Politov D.V. et al. (2008) **Genotypic and phenotypic diversity in Siberian stone pine: associations with soil traits and altitude**. *Proceedings of the Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines Conference*, 22–26 September 2008, Yangyang, Korea. P. 73–76.
39. Petrova E.A., Goroshkevich S.N., Belokon' M.M. et al. (2012) **Estestvennaja gibridizacija kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* Du Tour) i kedrovogo stlanika (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) v juzhnom Zabajkal'e [Natural hybridization between Siberian stone pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and dwarf Siberian pine (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) in Southern Transbaikalia]**. *Hvojnye boreal'noj zony*. V. XXX (1–2): P. 152–156.
40. Petrova E.A., Goroshkevich S.N., Belokon' M.M. et al. (2014) **Raspredelenie geneticheskogo raznoobrazija kedra sibirskogo, *Pinus sibirica* Du Tour, vdol' shirotnogo i dolgotnogo profilej [Distribution of Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, genetic diversity along latitude and longitude profiles]**. *Genetika*. V. 50 (5): (in press).
41. Politov D.V. (1989) **Allozimnyj polimorfizm, geneticheskaja differenciacija i sistema skreshhivanija sibirskoj kedrovoj sosny *Pinus sibirica* Du Tour. Diss... kand. biol. nauk. [Allozyme polymorphism, genetic differentiation and mating system in Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour. Ph.D. Thesis]** Moskva: Institut obshhej genetiki im. N.I. Vavilova AN SSSR. 190 p.
42. Politov D.V. (2007) **Genetika populjacij i jevoljucionnye vzaimootnoshenija vidov sosnovyh (sem. Pinaceae) Severnoj Evrazii. Diss... dokt. biol. nauk. [Population genetic and evolutionary relations of Pinaceae species from Nothern Eurasia]** Moskva: In-t obshhej genetiki im. N.I. Vavilova RAN. 432 p.
43. Politov D.V., Krutovskij K.V., Altuhov Yu.P. (1992) **Harakteristika genofondov populjacij kedrovyh sosen po sovokupnosti izofermentnyh lokusov [Characterization of gene pools of Cembrae pines on the set of isozyme loci].** *Genetika*. V. 28 (1): P. 93–114.
44. Politov D.V., Belokon M.M., Maluchenko O.P. et al. (1999) **Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian pine, *P. pumila* (Pall.) Regel**. *Forest Genetics*. V. 6 (1): P. 41–48.
45. Sannikov S.N., Petrova I.V., Sannikova N.S. et al. (2011) **Insuljarizacija i polimorfizm ostrovnyh marginal'nyh populjacij *Pinus sylvestris* L. [Insularization and polymorphism of island marginal *Pinus sylvestris* L. populations]**. *Ekologija*. N 3: P. 170–175.

46. Semechkin I.V., Polikarpov N.P., Iroshnikov A.I. (1985) **Kedrovye lesa Sibiri [Siberian stone pine forests]**. Novosibirsk. 257 p.
47. Vadjunina A.F., Korchagina Z.A. (1986) **Metody issledovanija fizicheskih svojstv pochv. Izd. 3-e, pererab. i dop. [Methods of studying fisical characteristics of soils]**. M.: Agropromizdat. 416 p.
48. Velisevich S.N. (2013) **Struktura urozhaja kedra sibirskogo na juzhnoj granice areala v Zapadnoj Sibiri [Siberian stone pine crop structure at Southern limit of range in West Siberia]**. *Lesovedenie*. N 2: P. 45–52.
49. Velisevich S.N., Petrova E.A. (2009) **Rost i plodonoshenie molodyh generativnyh derev'ev kedra sibirskogo v zavisimosti ot tipov lesorastitel'nyh uslovij na juge taezhnoj zony [Growing and fruiting of young Siberian stone pine trees in dependencies of forest vegetation conditions in South taiga zone]**. *Lesnoe hozjajstvo*. N 3: P. 13–16.
50. Velisevich S.N., Bender O.G., Chitorkina O.Y. et al. (2011) **Reproductive differentiation of Siberian stone pine (*Pinus sibirica*, Pinaceae) populations in south taiga of Western Siberia**. *4th IUFRO Conference on the Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines, 9–11 August 2011, Tomsk, Russia*, Publishing House of Tomsk State University of Control Systems and Radioelectronics. P. 46–47.
51. Wright S. (1978) **Evolution and the genetics of population. variability within and among natural populations**. V. 4. Chicago, Illinois, University of Chicago Press. 580 p.
52. Yeh F.C., Boyle T.J.B. (1997) *Belgian Journal of Botany*. V. 129: 157.
53. Zhilina T.N. (2010) **Malyj lednikovyj period kak odno iz kolebanij klimata v golocene i ego posledstvija v Zapadnoj Sibiri [Lesser Ice Age — the case of climate fluctuations in Holocene and its consequences in West Siberia]**. *Vestnik TGU*. N 340: P. 206–211.

❀ Информация об авторах

Петрова Елена Александровна — к. б. н., с. н. с. Отделение экологических исследований, лаборатория дендроэкологии. Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. 634055, Томск, Академический проспект, д. 10/3. E-mail: e_a_petrova@mail.ru.

Велисевич Светлана Николаевна — к. б. н., с. н. с. Отделение экологических исследований, лаборатория дендроэкологии. Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. 634055, Томск, Академический проспект, д. 10/3. E-mail: velisevich@imces.ru.

Белоконь Марьяна Михайловна — к. б. н., с. н. с. Лаборатория популяционной генетики. Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН. 119991, Москва, Ул. Губкина, д. 3. E-mail: belokon@vigg.ru.

Белоконь Юрий Сергеевич — н. с. Лаборатория популяционной генетики. Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН. 119991, Москва, Ул. Губкина, д. 3. E-mail: yuri_b@vigg.ru.

Политов Дмитрий Владиславович — д. б. н., зав. лаб. Лаборатория популяционной генетики. Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН. 119991, Москва, Ул. Губкина, д. 3. E-mail: dmitri_p@inbox.ru.

Горошкевич Сергей Николаевич — д. б. н., зав. лаб. Отделение экологических исследований, лаборатория дендроэкологии. Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН. 634055, Томск, Академический проспект, д. 10/3. E-mail: gorosh@imces.ru.

Petrova Yelena Aleksandrovna — Scientist, PhD. Department of Ecological investigations, Laboratory of Dendroecology. Institute of monitoring of climatic and ecological systems of Siberian branch of Russian academy of sciences. 634055, Tomsk, Academicheskiy prospect, 10/3, Russia. E-mail: e_a_petrova@mail.ru.

Velisevich Svetlana Nikolayevna — Scientist, PhD. Department of Ecological investigations, Laboratory of Dendroecology. Institute of monitoring of climatic and ecological systems of Siberian branch of Russian academy of sciences. 634055, Tomsk, Academicheskiy prospect, 10/3, Russia. E-mail: velisevich@imces.ru.

Belokon Maryana Mikhaylovna — Scientist, PhD. Laboratory of population genetics. Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences . 119991, Moscow, Gubkina St., 3, Russia. E-mail: belokon@vigg.ru.

Belokon Yuriy Sergeevich — PhD. Laboratory of population genetics. Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences . 119991, Moscow, Gubkina St., 3, Russia. E-mail: yuri_b@vigg.ru.

Politov Dmitriy Vladislavovich — Head of Lab., PhD. Laboratory of population genetics. Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences . 119991, Moscow, Gubkina St., 3, Russia. E-mail: dmitri_p@inbox.ru.

Goroshkevich Sergey Nikolayevich — Head of Lab., PhD. Department of Ecological investigations, Laboratory of Dendroecology. Institute of monitoring of climatic and ecological systems of Siberian branch of Russian academy of sciences. 634055, Tomsk, Academicheskiy prospect, 10/3, Russia. E-mail: gorosh@imces.ru.