

¹ А.Я. Ларионова, ² А.К. Экарт

¹ Институт леса им. В.Н. Сукачева
СО РАН, Красноярск;

² Государственный аграрный
университет, Красноярск

✿ На основании анализа 19 генов, кодирующих аллозимное разнообразие 11 ферментов (IDH, NDH, MDH, SKDH, FE, GDH, PGM, SOD, GOT, LAP, PGI) получены данные о генетическом разнообразии, структуре и степени дифференциации разновысотных популяций (400 м, 1000 м и 1500 м над уровнем моря) пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в Западном Саяне. Установлено, что наиболее значительные различия в генетической структуре наблюдаются между удаленными друг от друга по градиенту высоты низкогорной и высокогорной популяциями.

✿ **Ключевые слова:** пихта сибирская; разновысотные популяции; аллель; локус; генетическая структура; дифференциация; Западный Саян

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАЗНОВЫСОТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ЗАПАДНОМ САЯНЕ

ВВЕДЕНИЕ

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) произрастает на огромной территории, охватывающей почти всю центральную часть северной Евразии. Ее ареал простирается с запада на восток более чем на 5000 км: от бассейна Северной Двины и Средней Мезени до верховьев Алдана. Широтное протяжение ареала составляет в максимуме 2000 км. Северная граница в бассейне Печоры и к северу от Нижней Тунгуски достигает полярного круга. Южная граница от левых притоков Волги идет по югу лесной зоны на восток до гор, обрамляющих Южную Сибирь, где на крайнем юге достигает Джунгарского Алатау [2, 8]. Являясь одним из важнейших лесообразующих видов темнохвойного пояса тайги, пихта сибирская редко образует чистые древостои. Обычно вместе с ней произрастают ель сибирская, кедр сибирский, а также береза и осина [6, 18]. Основные площади пихтовых насаждений сосредоточены в Западной Сибири. За Енисеем, особенно к востоку от Байкала, пихта сибирская становится более редкой.

В значительной части своего ареала пихта сибирская растет на равнине (южнее распространения вечной мерзлоты), но встречается также в горах, поднимаясь там до верхней границы леса [9]. Наиболее крупные массивы горных пихтарников связаны с Саяно-Алтайской горной страной. Здесь в восточном и рудном Алтае и в центральном Саяне на значительных участках в темнохвойных лесах пихта сибирская преобладает, образуя так называемую черную тайгу [2]. Площади, занимаемые пихтовыми насаждениями в горах Южной Сибири, составляют около 27% покрытой лесом территории [16].

Горные популяции являются идеальным объектом для изучения влияния экологических условий местообитания популяций растений на уровень их генетического разнообразия, структуру и степень дифференциации. В горах формируется высокая контрастность экологических условий, обусловленная высотной поясностью, которая не может не отразиться на особенностях популяционной структуры видов, произрастающих в горных условиях. Гетерогенность условий среды вызывает генетическую гетерогенность популяций [27]. Исследования, проведенные в разновысотных горных популяциях различных видов хвойных [10, 13–15, 17, 19–22, 29, 30, 32] подтверждают эту взаимосвязь. Расположенные на разных высотных уровнях, отличающихся резко выраженными градиентами и гетерогенностью всех факторов среды, горные популяции обнаруживают значительные различия в генетической структуре, нередко превышающие различия, выявляемые при анализе популяций из географически удаленных частей ареала [19, 21, 22, 26, 32 и др.]. Это свидетельствует о том, что высотная гетерогенность условий произрастания вносит существенный вклад в генетическую дифференциацию популяций, сопоставимую с географической изоляцией. Анализ наблюдаемых различий показал, что степень генетической дифференциации разновысотных популяций зависит от характера распространения вида в исследуемом горном массиве, высот местоположения популяций, их фенологической изоляции [17, 22, 24, 32, 35 и др.].

У пихты сибирской, одного из наиболее распространенных видов рода *Abies*, исследования особенностей формирования генетической структуры и дифференциации горных популяций в зависимости от высотного местоположения не проводились. Имеющиеся по этому виду данные касаются в основном таксономических и филогенетических взаимоотношений с другими видами пихт, распространенных на территории СНГ [4].

Целью настоящей работы явилось изучение генетической структуры, подразделенности и степени дифференциации разновысотных популяций пихты сибирской в Западном Саяне.

ОБЪЕКТЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В горах Западного Саяна пихта сибирская распространена в основном во влажных районах низкогорных и среднегорных высотных поясов с их сравнительно теплым смягченным климатом и продолжительным вегетационным периодом. Но нередко она может подниматься на наветренных северных и северо-западных склонах, где вы-

падает самое большое количество осадков, до верхнего предела леса на высоту 1300–1500 м, однако в высокогорье в связи с увеличением континентальности климата доля участия пихты в составе древостоя резко снижается [11].

В качестве объектов нашего исследования выбраны три ценопопуляции (насаждения) пихты сибирской, расположенные на различных высотах над уровнем моря на северном макросклоне Западного Саяна. Первая популяция расположена в окрестностях поселка Танзыбей на высоте 400 м над уровнем моря. В этой популяции пихта произрастает совместно с осинкой (*Populus tremula* L.) и березой (*Betula pendula* Both.), состав древостоя 5ПЗОс2Б, тип леса: крупнотравный папоротниковый низкогорный. Средний возраст деревьев 100 лет, высота 20 м, диаметр 24 см. Вторая популяция расположена в среднегорье (бассейн реки Кебеж) на высоте 1000 м над уровнем моря и представлена крупнотравным пихтарником с примесью кедра сибирского (*Pinus sibirica* Ledeb.), состав древостоя: 8П2К. Средний возраст деревьев в популяции 130 лет, высота 23 м, диаметр ствола 26 см. Третья популяция (высокогорная) находится в районе Ойского озера на высоте 1500 м над уровнем моря. Тип леса:

Таблица 1

Частоты аллелей 9 полиморфных локусов в популяциях пихты сибирской, расположенных на разных высотных уровнях в горах Западного Саяна

Локус	Аллель	Популяции		
		Высокогорная (1500 м)	Среднегорная (1000 м)	Низкогорная (400 м)
Gdh	1,05	0,103	0,161	—
	1,00	0,776	0,839	1,000
	0,95	0,121	—	—
Got-2	1,00	0,879	0,982	0,963
	N	0,121	0,018	0,037
	1,02	—	0,054	—
Lap-2	1,00	0,638	0,821	0,907
	N	0,362	0,125	0,093
	1,31	—	0,036	0,019
Mdh-3	1,00	0,914	0,875	0,944
	0,78	0,086	0,089	0,037
	1,03	—	0,054	0,167
Pgi-2	1,00	1,000	0,946	0,833
	1,14	0,239	0,286	0,185
Pgm-2	1,00	0,543	0,375	0,519
	0,95	0,196	0,339	0,278
	0,84	0,022	—	0,019
	1,02	0,114	—	—
Skdh-1	1,00	0,727	0,839	0,926
	0,94	0,159	0,161	0,074
	1,33	—	—	0,056
Sod-1	1,00	1,000	1,000	0,944
	1,00	1,000	0,982	1,000
Sod-2	0,82	—	0,018	—

Таблица 2

Параметры генетической изменчивости разновысотных популяций пихты сибирской из Западного Саяна

Популяции	N	P ₉₉ , %	A	Гетерозиготность		n _e
				H _o	H _e *	
Высокогорная (1500 м)	29	31,58	1,53 (0,905)	0,086 (0,180)	0,121 (0,203)	1,223 (0,425)
Среднегорная (1000 м)	28	42,11	1,58 (0,769)	0,085 (0,159)	0,102 (0,178)	1,191 (0,456)
Низкогорная (400 м)	27	36,84	1,53 (0,841)	0,090 (0,182)	0,080 (0,155)	1,141 (0,374)
Среднее в целом для вида	84	47,37	1,79 (0,976)	0,087 (0,166)**	0,104 (0,171)	1,186 (0,419)

Примечание: N — число проанализированных деревьев; * — несмещенная оценка ожидаемой гетерозиготности [31]; ** — среднее стандартное отклонение.

крупнотравный субальпийский, состав древостоя: 8К2П, средний возраст деревьев 130 лет, высота 19 м, диаметр ствола 22 см.

Материалом для исследования послужили вегетативные почки, собранные в трех популяциях с 84 деревьев; 5–10 почек с каждого дерева растирали в 50 мкл экстрагирующего буфера 0,05 М трис-НСI pH 7.7, в который были добавлены меркаптоэтанол до концентрации 0,05% и поливинилпироллидон до концентрации 3%. Полученные экстракты фракционировали методом горизонтального электрофореза в 13%-м крахмальном геле. В анализ включено 11 ферментов. Для изучения изоцитратдегидрогеназы (IDH, КФ 1.1.1.42), малатдегидрогеназы (MDH, КФ 1.1.1.37), шикиматдегидрогеназы (SKDH, КФ 1.1.1.25) и NADH-дегидрогеназы (NDH, КФ 1.6.99.3) использовали морфолин-цитратный буфер, pH 7,0 [28]. Флуоресцентную эстеразу (FE, КФ 3.1.1.2), глутаматдегидрогеназу (GDH, КФ 1.4.2.3), фосфоглюкомутазу (PGM, КФ 2.7.5.1), супероксиддисмутазу (SOD, КФ 1.15.1.1) анализировали после разделения экстрактов в трис-ЭДТА-боратном буфере pH 8,6 [7], а лейцинаминопептидазу (LAP, КФ 3.4.11.1), глутаматоксалоацетаттрансаминазу (GOT, КФ 2.6.1.1) и фосфоглюкоизомеразу (PGI, КФ 5.3.1.9) в трис-цитратной pH 8,5 / гидроокись лития-боратной pH 8,1 буферной системе [34]. Гистохимическое выявление ферментов после электрофореза осуществляли по стандартным прописям [3, 7, 23, 28] с некоторыми модификациями.

Обозначение локусов и аллелей производили по их относительной подвижности [33]. Наиболее часто встречающийся аллозим и соответствующий ему аллель локуса обозначали цифровым символом 1,00. Остальные аллозимы этого локуса нумеровали в соответствии с их электрофоретической подвижностью относительно аллозима 1,00. Нуль-аллели обозначали буквой n.

Для определения основных параметров генетического полиморфизма и дифференциации популяций использовали 19 локусов, кодирующих аллозимное разнообразие

включенных в анализ ферментов. В каждой популяции рассматривали следующие показатели: P₉₉ — процент полиморфных локусов при 99%-м критерии полиморфности (локус считался полиморфным, если частота наиболее распространенного аллеля не превышала значения 0,99), A — среднее число аллелей на локус, H_o — среднее значение наблюдаемой гетерозиготности, H_e — среднее значение теоретически ожидаемой гетерозиготности, n_e — эффективное число аллелей (n_e = 1/(1/H_e)) [1]. Соответствие наблюдаемых и ожидаемых частот генотипов по каждому локусу проверяли по критерию хи-квадрат (χ²). Популяционную структуру и степень генетической подразделенности популяций исследовали с помощью F-статистик Райта [25]. Количественную оценку степени генетических различий между популяциями, проводили по методу, предложенному М. Неи [31]. Для вычисления показателей использовали пакет компьютерных программ POPGEN 1.32 [37] и BIOSYS [36].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из 19 проанализированных локусов полностью мonomорфными оказались 10 локусов (Fe-3, Got-1, Idh-2, Lap-1, Ndh, Mdh-1, Mdh-2, Mdh-4, Pgm-1, Sod-3), остальные локусы были полиморфными хотя бы в одной из изученных популяций пихты сибирской. Среди них 4 локуса (Pgm-2, Lap-2, Gdh и Skdh-1) относятся к высоко полиморфным, 3 локуса (Got2, Mdh3, Pgi2) имеют средний уровень полиморфизма, а 2 локуса (Sod-1, Sod-2) слабополиморфны. Наиболее распространенные аллели полиморфных локусов являются общими для всех популяций. Различия между популяциями наблюдаются в основном по составу менее распространенных и редких аллелей. В каждой из включенных в исследование разновысотных популяций пихты сибирской обнаружены аллели, которые в других популяциях не встречаются. В высокогорной популяции (1500 м) к такой категории относятся аллели Gdh^{0.95} и Skdh1^{1.02}, в среднегорной (1000 м) — Sod2^{0.82} и Lap2^{1.02}, в низкогорной (400 м) —

Таблица 3

Значение индексов фиксации F_{is} для полиморфных локусов в трех разновысотных популяциях пихты сибирской

Локус	F_{is}	F_{it}	F_{st}
Gdh	0,5688	0,5997	0,0718
Got-2	0,3308	0,3550	0,0362
Lap-2	0,2396	0,3016	0,0815
Mdh-3	-0,0911	-0,0805	0,0097
Pgi-2	-0,1617	-0,0792	0,0710
Pgm-2	-0,1039	-0,0853	0,0168
Skdh-1	0,3635	0,3878	0,0382
Sod-1	-0,0588	-0,0189	0,0377
Sod-2	-0,0182	-0,0060	0,0120
Среднее	0,1231	0,1602	0,0423

Sod1^{1...33}. Частоты выявленных аллелей варьируют в разных популяциях (табл. 1). У некоторых аллелей изменения частот имеют направленный характер. Так, с увеличением высоты местоположения популяций над уровнем моря наблюдается постепенное снижение частот аллелей Gdh^{1.00}, Lap2^{1.00}, Skdh1^{1.00}, Pgi2^{1.03} и повышение частот аллелей Pgi2^{1.00} и Lap2ⁿ.

Значения основных показателей генетической изменчивости, рассчитанные по частотам аллелей 19 локусов, представлены в табл. 2. Как видно из таблицы, горные популяции пихты сибирской в Западном Саяне имеют сходные уровни изменчивости. Доля полиморфных локусов (P_{99}) варьирует в изученных популяциях от 31,58% до 42,11%, среднее число аллелей на локус (A) от 1,53 до 1,58, средняя наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготности от 0,085 до 0,090 и от 0,080 до 0,121 соответственно, эффективное число аллелей (n_e) от 1,14 до 1,22. Популяция, расположенная в высокогорье, имеет самые высокие значения ожидаемой гетерозиготности и эффективного числа аллелей при более низкой, чем в других популяциях, доле полиморфных локусов. С уменьшением высоты местоположения популяций значения этих показателей снижаются. В целом в изученных популяциях пихты сибирской из Западного Саяна в полиморфном состоянии находится 47,37% проанализированных локусов, а каждое дерево гетерозиготно по 8,7% генов. Уровень ожидаемой гетерозиготности несколько выше — 10,4%. Полученные значения свидетельствуют о невысоком уровне изменчивости этого вида на исследованной территории. Они существенно ниже средних показателей изменчивости ($P_{99} = 57,1$; $A = 1,86$; $H_o = 0,131$; $H_e = 0,145$), установленных Г.Г. Гончаренко с соавт. [5] при анализе четырех популяций пихты сибирской из географически удаленных частей ее ареала.

Во всех изученных в Западном Саяне популяциях пихты сибирской наблюдаемая гетерозиготность отличает-

ся от ожидаемой в соответствии с законом Харди–Вайнберга. В низкогорной популяции она несколько выше ожидаемой, в двух других популяциях значительно ниже. Расчет индекса фиксации Райта F_{is} , отражающего инбридинг особи относительно популяции, показал, что среднегорная и высокогорная популяции испытывают недостаток гетерозиготных генотипов. Наиболее значительный дефицит гетерозигот (28,7%) установлен в высокогорной популяции (табл. 3). Достоверные отклонения от ожидаемого при случайном скрещивании распределения генотипов выявлены у четырех (Gdh, Got-2, Lap-2, Skdh-1) из шести полиморфных в этой популяции локусов, то есть у 66,7% локусов. В среднегорной популяции статистически достоверное отклонение наблюдаемых и ожидаемых распределений генотипов обнаружено только у одного (Gdh) из полиморфных локусов. У остальных локусов различия между наблюдаемыми и ожидаемыми частотами генотипов носят случайный характер. Дефицит гетерозигот в среднегорной популяции (17,1%) почти на 12% меньше, чем в высокогорной. Низкогорная популяция находится практически в равновесном состоянии по Харди–Вайнбергу. Достоверных отклонений в генотипических пропорциях не выявлено ни у одного из полиморфных локусов. В среднем каждая особь в горных популяциях пихты сибирской из Западного Саяна обнаруживает 12,31%-й ($F_{is} = 0,1231$) дефицит гетерозиготных генотипов относительно популяции и 16,02%-й ($F_{it} = 0,1602$) — относительно вида в целом (табл. 4).

Среднее значение показателя подразделенности F_{st} , отражающего инбридинг популяции относительно вида, равно 0,0423. Это означает, что только 4,23% всей изменчивости распределяется между популяциями. Остальная изменчивость (95,77%) реализуется внутри популяций. Наиболее весомый вклад в межпопуляционную составляющую изменчивости вносят локусы Lap-2, Gdh, Pgi-2 (8,15%, 7,18%, 7,10% соответственно),

Таблица 4

Значения показателей F-статистики Райта: F_{is} , F_{it} , F_{st}

Локус	F_{is}	F_{it}	F_{st}
Gdh	0,5688	0,5997	0,0718
Got-2	0,3308	0,3550	0,0362
Lap-2	0,2396	0,3016	0,0815
Mdh-3	-0,0911	-0,0805	0,0097
Pgi-2	-0,1617	-0,0792	0,0710
Pgm-2	-0,1039	-0,0853	0,0168
Skdh-1	0,3635	0,3878	0,0382
Sod-1	-0,0588	-0,0189	0,0377
Sod-2	-0,0182	-0,0060	0,0120
Среднее	0,1231	0,1602	0,0423

наименьший — локусы Mdh-3 (0,09%) и Sod-2 (1,2%). Полученное значение F_{st} указывает на значительную для разновысотных популяций хвойных подразделенность пихты сибирской в Западном Саяне. Больше чем в нашем исследовании значение этого показателя ($F_{st} = 7,2\%$) установлено при изучении горных изолятов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Карпатах [14]. В других горных регионах, в частности на Южном и Северном Урале [19], на Кавказе [14], показатель подразделенности разновысотных популяций этого вида в пределах одного склона не превышал 2,5%. Близкий к этому уровень подразделенности (2,3%, 2,8%) установлен для расположенных по градиенту высоты над уровнем моря популяций сосны остистой (*Pinus aristata* Engelm.) [26] и лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) [12]. У субальпийской пихты (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) подразделенность разновысотных популяций в пределах одного склона была еще ниже (0,8%, 1,66%). Значительный уровень межпопуляционной подразделенности (4,77%), сопоставимый с полученным нами при изучении популяций пихты сибирской, наблюдался лишь между высокогорными популяциями, расположенными на разных горных хребтах [24].

Количественная оценка степени генетической дифференциации разновысотных популяций пихты сибирской в Западном Саяне с помощью генетической дистанции М. Неи [31], показала, что наиболее значительные различия в генетической структуре наблюдаются между высокогорной и низкогорной популяциями. Генетическая дистанция между ними ($D = 0,008$) в два раза больше генетических дистанций между среднегорной и высокогорной ($D = 0,004$), низкогорной и среднегорной ($D = 0,003$) популяциями. Аналогичные результаты получены при исследовании разновысотных популяций субальпийской пихты в пределах одного горного склона [24]. В данной работе, как и в нашем исследовании, более диф-

ференцированными оказались высокогорные и низкогорные популяции. У сосны обыкновенной на Южном и Северном Урале [17, 19] самые большие различия в генетической структуре обнаруживают популяции, расположенные в верхней и средней частях склона.

На наш взгляд, к значительной дифференциации высокогорной и низкогорной популяций пихты сибирской в Западном Саяне могли привести существенные различия в условиях местообитания этих популяций, а также их фенологическая изоляция при разнице высот в 1100 м. В популяциях менее удаленных друг от друга по градиенту высоты (среднегорная и низкогорная, среднегорная и высокогорная) вследствие меньшей фенологической изоляции различия в генетической структуре оказались более слабыми. Направленный характер изменчивости частот ряда аллелей вдоль высотного градиента указывает на то, что дифференциация популяций в пределах одного горного склона может быть связана с действием локального дифференцирующего отбора.

Полученные данные свидетельствуют о том, что степень генетической дифференциации популяций пихты сибирской в горах Западного Саяна зависит от разности высот местоположения популяций. Самые большие различия в генетической структуре обнаруживают популяции, наиболее удаленные друг от друга по градиенту высоты.

Выражаем свою глубокую признательность сотрудникам лаборатории популяционной генетики Института общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН Д.В. Политову, М.М. Белоконов и Ю.С. Белоконов за ценные советы и помощь в проведении экспериментов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 030449719), СО РАН (интеграционный проект № 145), Программы Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека».

Литература

1. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. Т. 3. — М.: Мир, 1988.
2. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. — Л.: Наука, 1978.
3. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Руководство по исследованию древесных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. — Гомель: БелНИИЛХ, 1988.
4. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Генетическая структура, таксономические и филогенетические взаимоотношения у пихт СНГ // Доклады РАН. — 1995. — Т. 342, № 1. — С. 122–126.
5. Гончаренко Г.Г., Силин А.Е., Падутов А.Е. и др. Генетические ресурсы сосен, елей и пихт бывшего Советского Союза: анализ состояния генофонда, филогенетических взаимоотношений и организации генома // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в Новых Независимых Государствах бывшего СССР: Мат. совещания, Беловежа, Беларусь, 1996 / Под ред. Г.Г. Гончаренко, Й. Турок, Т. Гасс и Л. Пауле. — Зволен—Рим: Arbor Publishers и IPGRI, 1998. — С. 89–106.
6. Каннер О.Г. Хвойные породы. — М.—Л.: Гослесбуиздат, 1986.
7. Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И. и др. Генетика изоферментов. — М.: Наука, 1977.
8. Крылов Г.В., Марадудин И.И., Михеев Н.И. и др. Пихта. — М.: Агропромиздат, 1986.
9. Маценко А.Е. Пихты восточного полушария // Флора и систематика высших растений / Тр. Ботанического института им. В.Л. Комарова. Сер. 1, Вып. 13. — М.: Наука, 1964. — С. 3–103.
10. Петрова И.В., Санников С.Н., Филиппова Т.В. Градентный анализ хорогенетической структуры равнинных и горных популяций сосны обыкновенной // Экология. — 2000. — № 4. — С. 281–286.
11. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. — Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1986.
12. Потенко В.В., Разумов П.Н. Генетическая изменчивость и популяционная структура лиственницы даурской на территории Хабаровского края // Лесоведение. — 1996. — № 5. — С. 11–18.
13. Санников С.Н. Изоляция и типы границ популяций у сосны обыкновенной // Экология. — 1993. — № 1. — С. 4–11.
14. Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. — Екатеринбург: УрО РАН, 2003.
15. Санников С.Н., Семериков В.Л., Петрова И.В. и др. Генетическая дифференциация популяций сосны обыкновенной в Карпатах и на русской равнине // Экология. — 1997. — № 3. — С. 163–167.
16. Средняя Сибирь. — М.: Наука, 1964.
17. Стрельцова С.Г., Санников С.Н., Петрова И.В. и др. О фенологической и генетической дифференциации разновысотных популяций сосны обыкновенной на Южном Урале. — М., 1991. — Деп. в ВИНИТИ № 4775В91.
18. Фалалеев Э.Н. Пихта. — М.: Лесная промышленность, 1982.
19. Филиппова Т.В. Изоляция и генетическая дифференциация разновысотных популяций сосны обыкновенной на Урале // Лесоведение. — 2002. — № 4. — С. 37–43.
20. Шурхал А.В., Подогаз А.В., Животовский Л.А. и др. Изучение генетической изменчивости крымской сосны (*Pinus pallasiana* Asch., Graebn.) // Генетика. — 1988. — Т. 24, № 2. — С. 311–315.
21. Ямбаев Ю.А., Шигапов З.Х., Путенихин В.П. и др. Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Южном Урале // Генетика. — 1997. — Т. 33, № 9. — С. 1244–1249.
22. Alden J., Loopstra C. Genetic diversity and population structure of *Picea glauca* on an altitudinal gradient in interior Alaska // Can. J. For. Res. — 1987. — Vol. 17. — P. 1519–1526.
23. Brewer G.J. Introduction to isozyme techniques. — N.Y.—L.: Academ. Press, 1970.
24. Ettl G. and Peterson D.L. Genetic Variation of Subalpine fir (*Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt.) in the Olympic Mountains, WA, USA. // Silvae Genetica. — 2001. — Vol. 50, N 3–4. — P. 145–153.
25. Guries R.P., Ledig F.T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evolution. — 1982. — Vol. 36. — P. 387–402.
26. Hiebert R.D., Hamrick J.L. Patterns and levels of genetic variation in Great Basin bristlecone pine // Evolution. — 1983. — Vol. 37. — P. 302–310.
27. Linhart Y.B., Grant M.C. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants // Annu. Rev. Ecol. Syst. — 1996. — N 27. — P. 237–277.
28. Manchenko G.P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. — CRC Press, Ins., 1994.
29. Mitton J.B., Sturgeon K.B., Davis M.L. Genetic differentiation in ponderosa pine along a steep elevational transect // Silvae Genetica. — 1980. — Vol. 29. — P. 100–103.
30. Neale D.B., Adams W.T. Allozyme and mating system variation in balsam fir (*Abies balsamea*) across a continuous elevational transect // Genetics. — 1985. — Vol. 63. — P. 2448–2453.
31. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. — 1978. — Vol. 89. — P. 583–590.
32. OrReilly G.J., Parker W.M., Cheliak W.M. Isozyme differentiation of upland and lowland *Picea mariana* stands in Northern Ontario // Silvae Genetica. — 1985. — Vol. 34. — P. 214–221.
33. Prakash S., Lewontin R.C., Hubby J.L. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal, and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. — 1969. — Vol. 61. — P. 841–858.
34. Ridgway G.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. Polymorphisms in the esterases of Atlantic herring // Trans. Amer. Fish. Soc. — 1970. — Vol. 99. — P. 147–151.
35. Shuster W. S., Alles D.L., Mitton J.B. Gene flow in limber pine: evidence from pollination phenology and genetic differentiation along an elevational transect // Amer. J. Bot. — 1989. — Vol. 76, N 9. — P. 1395–1403.
36. Swofford D.L., Selander R.B. BIOSYS1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. of Heredity. — 1981 — Vol. 72. — P. 281–283.
37. Yeh F.C., Yang R., Boyle T. POPGENE Version 1.32: Microsoft Windows based Freeware for Population // Genetic Analysis, 1999.

Genetic structure and differentiation of Siberian fir populations located at varied elevations in Western Sayan

¹Larionova A.Ya., ²Ekat A.K.

¹V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk;

²Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk

✿ SUMMARY: On the basis of analysis for 19 genes coding allozyme diversity of 11 enzymes (IDH, NDH, MDH, SKDH, FE, GDH, PGM, SOD, GOT, LAP, PGI) the data about genetic diversity, structure and degree of differentiation of Siberian fir populations (*Abies sibirica* Ledeb) located at varied elevations in Western Sayan (400 m, 1000 m and 1500 m) were obtained. It was established that the most significant differences at genetic structure are observed between distant from each other along an elevation gradient low mountain and high mountain populations.

✿ KEY WORDS: Siberian fir; populations located at varied elevations; allele; locus; genetic structure; differentiation; Western Sayan