

На правах рукописи



Абдуллина Динара Сиргажеевна

**ФЕНОГЕНОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ И
ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЯКУТИИ**

03.00.16 - экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2009

Работа выполнена в лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса Ботанического сада УрО РАН, г. Екатеринбург

Научный руководитель:

доктор биологических наук,
Петрова Ирина Владимировна

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,
доцент
Шигапов Зиннур Хайдарович

доктор биологических наук,
профессор
Саксонов Сергей Владимирович

Ведущая организация:

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Защита состоится 4 декабря 2009 в 14⁰⁰ часов на заседании Объединенного диссертационного совета ДМ 002.136.01 при Институте биологии Уфимского научного центра РАН по адресу: 450054 г. Уфа, Проспект Октября 69.

Тел. / факс (347) 235-53-62, e-mail: ib@anrb.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии УНЦ РАН и на сайте <http://www.anrb.ru/inbio/dissovet/index.htm>

Автореферат разослан «_____» _____ 2009 года

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент



Р.В. Уразгильдин

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Одним из основных направлений современной биологии является популяционно-биологическое – исследование закономерностей генетики, экологии и географии популяций (Санников, Петрова, 2003).

Изучение популяционно-генетической структуры в настоящее время весьма актуально, так как только на его основе возможны выявление степени генетического и фенотипического полиморфизма, выделение в ареале генетически различных популяций – их географических групп, рас и подвидов. Разработка популяционно-таксономической структуры видов является научной основой для методов сохранения биологического разнообразия генофонда и его рационального использования.

Морфофенотипическая структура популяций древесных растений Северной Евразии, в частности, сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в XX веке разносторонне изучена многими отечественными и зарубежными авторами. Между тем, генетическая структура, полиморфизм и эколого-географическая дифференциация древесных растений в Северной Евразии (особенно, в труднодоступных районах Сибири) исследованы недостаточно полно.

Цели и задачи исследования. В связи с этим, целью настоящей диссертационной работы является сопряженный аллозимно-генетический и фенотипический анализ внутрипопуляционного полиморфизма и географической дифференциации природных популяций сосны обыкновенной в Якутии.

В соответствии с целью были поставлены следующие задачи:

1. Анализ фенотипической дифференциации популяций Якутии по морфологическим признакам шишек и анатомическим признакам хвои.
2. Экспериментально-экологический фенотипический анализ потомств полусибов на стадии проростков (на выравненном и экстремальном фоне факторов среды).
3. Изучение параметров внутрипопуляционного аллозимного полиморфизма и межпопуляционной генетической дифференциации природных популяций.
4. Географический анализ генетических дистанций и их градиентов на сети субмеридиональных и широтных трансект, пересекающих ареал.
5. Эколого-географический анализ и оценка роли основных форм – дистанционной, фенологической, горно-механической – и интегральной репродуктивной изоляции в генетической дифференциации популяций.
6. Сравнительный географический анализ степени генетической дифференциации популяций *Pinus sylvestris* в Якутии и смежных физико-географических регионах – Средней Сибири, Забайкалье и Приамурье.

Научная новизна. Впервые изучены внутрипопуляционный полиморфизм, генетическая и фенотипическая дифференциация природных популяций сосны обыкновенной в мало доступных регионах Якутии.

Показана широкая географо-фенотипическая изменчивость популяций сосны обыкновенной в Якутии по морфологическим признакам шишек, анатомическим параметрам хвои, всхожести семян на выравненном и выживания проростков на дифференцированном экофоне.

Впервые на примере регионов Якутии показана и математически формализована ведущая роль фактора интегральной репродуктивной изоляции (в особенности – дистанционной) популяций *Pinus sylvestris* в их генетической дифференциации.

Установлено, что степень аллозимно-генетической дифференциации популяций в пределах Якутии достигает уровня «географических групп популяций» ($D_{N78} = 0,022$), отчетливо подразделяя популяции на две группы – западную и восточную, а также обособленную среднегорную популяцию Нерюнгри (Становой хребет).

Выявлена значительная генетическая дифференциация якутской группы популяций *Pinus sylvestris* от смежной среднесибирской ($D_{Ncp} = 0,018$ – на уровне географических групп популяций) и особенно от приамурской ($D_{Ncp} = 0,030$ – на уровне географической расы).

Теоретическое и практическое значение. Полученные результаты могут быть использованы для разработки мер по лесосеменному и селекционному районированию и по организации охраны генофонда природных популяций, а также для дальнейших популяционно-генетических исследований лесообразующих видов.

Положения, выдвигаемые на защиту:

1. Аллозимный геногеографический анализ показал относительно слабую общую генетическую дифференциацию популяций сосны обыкновенной в пределах территории Якутии с подразделением на две группы – западную (Мирный Витим, Вилюйск) и группу остальных (бассейны рек Лены и Алдана).

2. На основе собственных и литературных данных большая степень генетической дифференциации популяций *Pinus sylvestris* Якутии установлена с популяциями Средней Сибири (на уровне географических групп популяций), и особенно - с популяциями Приамурья (на уровне расы).

3. Ведущим фактором репродуктивной изоляции популяций *Pinus sylvestris* в пределах Якутии является дистанционная изоляция ($r = +0,60$).

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на I (IX) Международной конференции молодых ботаников (Санкт-Петербург, 2006), на Всероссийской конференции с международным участием «Биоразнообразие экосистем

Внутренней Азии» (Улан-Удэ, 2006), на IX Международной научно-практической экологической конференции «Современные проблемы популяционной экологии» (Белгород, 2006), на I (III) Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2007), на Всероссийской научной конференции с международным участием «Новые методы в дендрэкологии» (Иркутск, 2007), на IX Убсу-Нурском Международном Симпозиуме «Экосистемы Центральной Азии: исследования, проблемы охраны и природопользования» (Кызыл, 2008), на Конференции молодых ученых «Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее» (Екатеринбург, 2008), на Всероссийской конференции молодых ученых «Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее)» (Екатеринбург, 2009), на V Съезде Вавиловского общества генетиков и селекционеров (Москва, 2009).

Публикации. Основное содержание диссертации изложено в 16 печатных работах, три из них – в реферируемых научных журналах. Три работы находятся в печати.

Структура и объем диссертации. Диссертация содержит введение, 5 глав, выводы, список литературы и приложение. Библиографический список включает 262 наименования, в том числе 62 на иностранных языках. Текст иллюстрирован 23 рисунками и содержит 22 таблицы. Общий объем диссертации составляет 152 страницы.

Личный вклад автора. Представленные в диссертации результаты исследований получены непосредственно автором в лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса Ботанического сада УрО РАН.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю, доктору биологических наук И.В. Петровой и сотрудникам лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса – доктору биологических наук, профессору С.Н. Санникову – за методологические консультации, к.б.н. Т.В. Филипповой, к.б.н. Н.С. Санниковой, Е.В. Егорову, а также сотрудникам Института биологических проблем криолитозоны СО РАН – за содействие в сборе материала и его обработке.

ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

В данной главе анализируются работы отечественных и зарубежных авторов, посвященные изучению различных форм внутривидовой морфологической изменчивости вида *Pinus sylvestris* L. [Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Райт, 1978; Глотов, 1983; Yazdani, Nilsson, Ericsson, 1985; Муратова, 1989; Попов, 1991, 1992, 1999, 2003, 2006, 2007; Видякин, 1991, 1995, 2001, 2003; Петрова, 1994; Путенихин, 2000; Фарукшина, 2006 и др.]. Детально анализируются работы по внутривидовому полиморфизму и межпопуляционной

дифференциации *Pinus sylvestris* L., выполненные с помощью изоферментного анализа [Rudin et al., 1974; Yeh, Layton, 1979; Loveless, Hamrick, 1984; Yazdani et al., 1985; Boyle, Morgenstern, 1987; Духарев, Романовский, Рябоконт, 1987; Hamrick, Blanton, Hamrick, 1989; Шурхал, Подогас, Семериков, Животовский, 1989; Старова и др., 1990; Гончаренко, Потенко, 1991; Семериков, Шурхал, Подогас, Ракицкая, 1991; Политов, Крутовский, Алтухов, 1992; Гончаренко, Силин, Падутов, 1993; Шигапов, Бахтиярова, Янбаев, 1993; Latta, Mitton, 1999; Whitlock, McCauley, 1999; Ганиев, 2000; Петрова и др., 2000, 2003, 2006; Филиппова, 2000, 2001, 2002; Санников, Петрова; 2003; Санников и др., 2005 и др.]. На основании обобщения литературных данных определена актуальность проблемы исследования структуры и дифференциации популяций сосны обыкновенной в Якутии.

ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РЕГИОНА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В данной главе рассмотрена история формирования ареала *Pinus sylvestris* L. в Якутии в течение позднеледникового и голоцена (с 11500 лет назад до наших дней). Датировка периода проводилась на основе радиодатированных палинологических данных (Андреев, Климанов, 1999; Андреев и др., 2002).

Дж. Ланг (Lang, 1994) обосновал следующую методику определения появления вида в регионе: если доля пыльца данного вида превышает 10% от общего пыльцевого спектра древесных растений, то можно считать, что вид уже стабильно существовал на данном отрезке времени. Нами было проанализировано 9 пыльцевых спектров (Томская, 1989; Андреев и др., 1989; Андреев, Климанов, 1991; Андреев и др., 2002) по данной методике. Полученные результаты согласуются с выводами Кременецкого К.В (1998) об одновременном появлении сосны обыкновенной на территории всей Якутии в середине атлантического периода, то есть около 6000 лет назад.

В главе дано описание природно-климатических условий региона, приведены описания включенных в анализ выборок *Pinus sylvestris* L. (табл. 1). Объектом исследований является сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), произрастающая на территории Якутии, Средней Сибири, Забайкалья и Приамурья. Всего было проанализировано 19 выборок (из них – 7 выборок из базы данных лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса Ботанического сада УрО РАН).

Номенклатура, географическое положение и типы леса в выборках *Pinus sylvestris* L. Якутии, Средней Сибири, Забайкалья и Приамурья.

Название выборки	Шифр	Географические координаты		Ландшафтная подзона	Высота над ур. м., м	Годовое количество осадков, мм**
		Широта	Долгота			
Алдан	Алд	58 ⁰ 37'	125 ⁰ 21'	Горно-таежная светлохвойная	681	509
Амга	Амг	60 ⁰ 55'	131 ⁰ 55'	Среднетаежная светлохвойная	211	203
Вилуйск	Влк	63 ⁰ 45'	121 ⁰ 39'	Северотаежная светлохвойная	112	235
Витим	Втм	59 ⁰ 27'	112 ⁰ 33'	Среднетаежная светлохвойная	210	300
Мирный	Мрн	62 ⁰ 34'	113 ⁰ 58'	Северотаежная светлохвойная	392	200
Олекминск	Олк	60 ⁰ 22'	120 ⁰ 26'	Среднетаежная светлохвойная	214	242
Якутск	Якт	62 ⁰ 05'	129 ⁰ 38'	Среднетаежная светлохвойная	207	192
Нерюнгри	Нер	56 ⁰ 40'	124 ⁰ 39'	Горно-таежная светлохвойная	730	530
Хандыга	Хнд	62 ⁰ 39'	135 ⁰ 35'	Среднетаежная светлохвойная	132	205
Усть-Мая	УМ	60 ⁰ 25'	134 ⁰ 32'	Среднетаежная светлохвойная	172	207
Ванавара*	Внв	60 ⁰ 21'	102 ⁰ 16'	Среднетаежная светлохвойная	272	370
Цасучей*	Цсч	50 ⁰ 31'	115 ⁰ 07'	Горно- лесостепная	612	250
Тура*	Тур	64 ⁰ 16'	100 ⁰ 14'	Среднетаежная светлохвойная	264	325
Таксимо*	Ткс	56 ⁰ 20'	114 ⁰ 53'	Горно-таежная светлохвойная	546	322
Тында*	Тнд	55 ⁰ 27'	124 ⁰ 60'	Горно-таежная светлохвойная	750	450
Чумикан*	Чмк	54 ⁰ 64'	135 ⁰ 47'	Лиственнично- темнохвойная	100	550
Комсомольск- на-Амуре*	Кмс	50 ⁰ 79'	136 ⁰ 86'	Южнотаежная светлохвойная	100	500

Примечание: * - данные лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса (ЛПБДР и ДЛ) Ботанического сада УрО РАН, г. Екатеринбург; ** – по данным Климатического атласа (1960).

ГЛАВА 3. МЕТОДИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ

Фенотипический анализ природных популяций. В качестве фенотипических маркеров использовали наиболее стабильные качественные и количественные признаки генеративных органов, которые широко используются для изучения внутривидовой изменчивости хвойных видов (Дылис, 1948; Правдин, 1964; Милютин, 1982, 1988; Путенихин, 1993, 2000; Видякин, 2001). В каждой из 8 популяций было собрано, в среднем, по 20 шишек с каждого из 50 деревьев. Выполнен многомерный математико-статистический (дискриминантный) анализ межпопуляционных фенотипических различий выборок с вычислением фенотипических расстояний Махаланобиса (D_2) между всеми изучавшимися популяциями.

Срезы для изучения параметров хвои изготавливались с помощью замораживающего микротомы. С каждого из 50 деревьев в 9 популяциях срезы делались в 15-кратной повторности. Всего проанализировано около 6000 препаратов срезов хвои.

Фенотипический анализ потомств на выравненном экофоне. Для изучения различий 12 выборок сосны обыкновенной Якутии проводился сравнительный анализ потомств полусибов по энергии прорастания на выравненном фоне гидротермических факторов среды произрастания в климатической камере (при постоянной температуре 20°C и оптимальной влажности песчаного субстрата (20-25% по объему)). Снятие экологической вариации позволяло выявить различия в приспособленности разных популяций к экологическим условиям среды. Кроме того, в климатической камере велись наблюдения за толерантностью к экстремумам температуры (+55°C) проростков сосны из тех же популяций.

Анализ аллельного состава изоферментов. Каждая пробная площадь (популяционная выборка) была представлена 40-48 деревьями (30 – 50-летнего возраста). Электрофорез (в вертикальном блоке полиакриламидного геля), гистохимическое окрашивание и идентификацию ферментов проводили по общепринятым методикам (Корочкин и др., 1977; Полозова, Духарев, 1984; Подогаз и др., 1991; Семериков и др., 1991; Hertel, 1997). Степень генетической дифференциации определяли по величинам генетических дистанций. На базе пакета программ BIOSYS (Selander, 1981), были рассчитаны генетические дистанции М. Неи (Nei, 1972, 1978), Дж. Роджерса (Rogers, 1972; Wright, 1978), Л. Кавалли-Сфорца и А. Эдвардса (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967). На основе метода невзвешенных парно-групповых средних (Sneath, Sokal, 1973) (пакет программ NTSYS (Rohlf, 1988)) и метода дистанций Вагнера (Farris, 1972) с оптимизацией длины ветвей дерева по Д. Своффорду (Swofford, 1981) (пакет программ BIOSYS) проведен кластерный анализ.

Метод расчета индексов интегральной репродуктивной изоляции популяций.

Индекс интегральной изоляции двух популяций, подверженных одновременному давлению фенологической, дистанционной и горно-механической изоляции (Санников, 1993) в течение многих поколений, определяется как вероятность сложного события: $I_{int} = P_{ph} \times P_d \times P_m$, где P_{ph} – вероятность фенологической изоляции (Атлас лесов СССР, 1973); P_d – балл дистанционной изоляции (условно равный в зависимости от расстояния между популяциями: менее 100 км – 1.0; 100 - 199 км – 1.1; 200 - 299 км – 1.2; и т. д. – до 1200 км – 2.2); P_m – индекс горно-механической изоляции (условно принятый равным в зависимости от превышения горного массива (хребта) над местообитаниями сравниваемой пары популяций: 0 км – 1.0; 0.1 км – 1.1; 0.2 км – 1.2; и т.д.) (Санников, Петрова, 2003).

Метод ГГД и геогеографических трансект. Оценка интенсивности изменений хорогенетической структуры популяций определялась с помощью метода градиентов генетических дистанций. Градиент генетических дистанций (ГГД) между двумя выборками деревьев определяли как частное D_N/D , где D_N – генетическая дистанция (Nei, 1972, 1978), D – расстояние на местности между этими выборками (км) (Санников, Петрова, 2003). Для определения перепадов в генетической структуре популяций сосны обыкновенной в Якутии, а также и в смежных регионах, были проведены широтные и меридиональные трансекты.

ГЛАВА 4. ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Проведен сравнительный анализ восьми популяционных выборок Якутии (Якутск (две), Олекминск, Вилюйск, Алдан, Амга, Витим, Усть-Мая) по комплексу морфологических признаков шишек с выборкой из Цасучея. Получена ординация в двумерном пространстве (рис. 1). На ординации видно, что популяции Якутии делятся на две группы: первая включает в себя выборки из Вилюйска, Алдана и Амги. Вторая объединяет выборки из Якутска, Олекминска, Витима и Усть-Маи. Выборка из Цасучея обособляется от якутских выборок, но тяготеет к группе Вилюйска, Алдана и Амги.

С помощью микротомы подготовлены препараты срезов хвои 9 популяций – Амги, Алдана, Вилюйска, Витима, Олекминска, Мирного, Якутска, Хандыги, Усть-Маи.

Дендрограммы, построенные комплексу анатомических признаков хвои и по комплексу морфологических признаков шишек (на основе дистанций Махаланобиса) показывают сходные ординации. В обеих дендрограммах выделяется группа, включающая в себя Вилюйск, Алдан и Амгу, и группа остальных популяций. Соответственно, два вида фенотипического анализа показывают сходные значения, что повышает достоверность проведенных исследований.

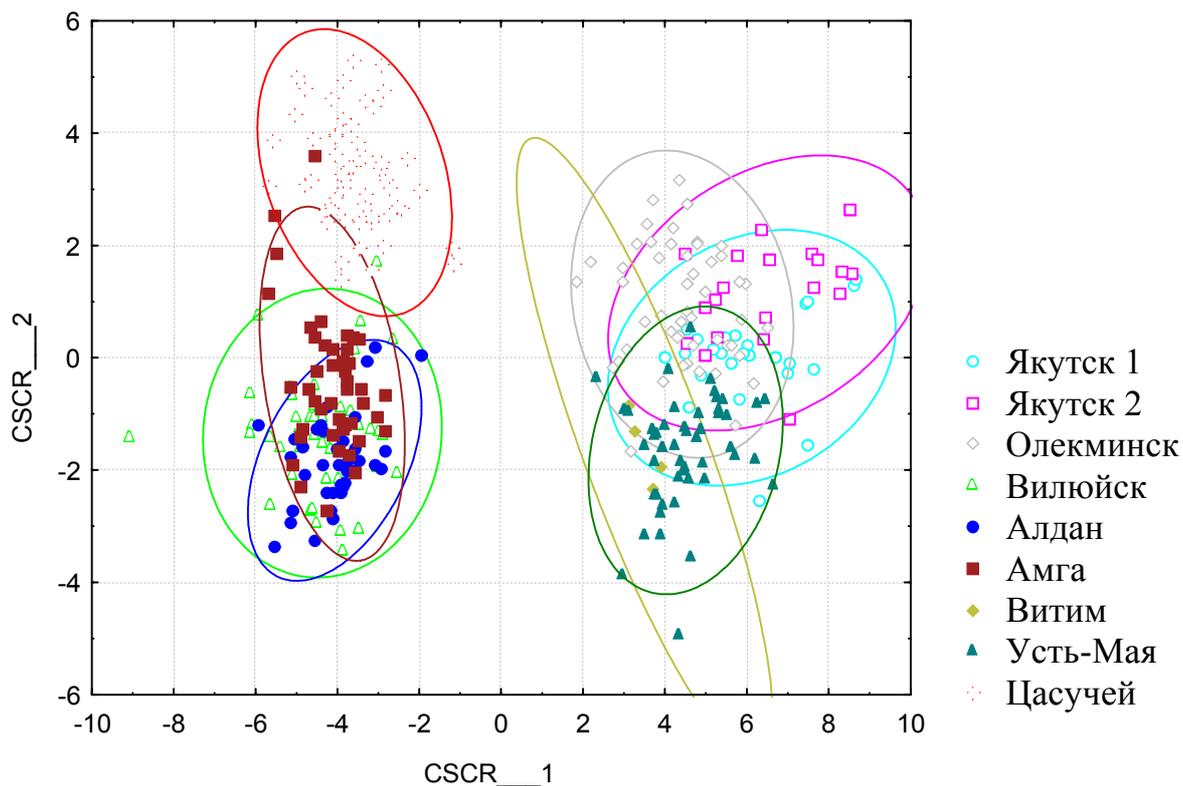


Рис.1. Ординация популяций *Pinus sylvestris* L. Якутии и Южного Забайкалья по комплексу морфологических признаков шишек.

Наибольшей энергией прорастания при выравненных условиях субстрата характеризуется популяция из Олекминска (54%). Возможно, это связано с тем, что она располагается на юге Якутии, в термически более благоприятных условиях для вызревания семян. Затем по мере уменьшения всхожести на графике располагаются популяции Якутска, Витима, Амги, Усть-Мая. Вилюйская популяция является самой северной и имеет невысокий процент всхожести. Популяция Алдана находится на нагорье (высота над уровнем моря – 681 м), этим может объясняться ее низкий процент всхожести (9%).

Максимальное выживание проростков при повышенной температуре ($t=+55^{\circ}\text{C}$) наблюдается в выборках Амги и Усть-Мая (24% и 23%, соответственно), наименьшая – в маргинальной северной выборке Вилюйска (0,5%). При пониженной температуре ($t=0^{\circ}\text{C}$), самый высокий процент выживания проростков наблюдается в Витиме (до 49%), а меньший – в Якутске (2,5%). В целом, во всех популяциях больший процент выживаемости (19 – 49%) наблюдается при пониженной температуре, по сравнению с низкой выживаемостью при крайне высокой, по существу сублетальной температуре ($t=+55^{\circ}\text{C}$) – 0,5 – 24%. Это может быть обусловлено приспособленностью местных популяций сосны обыкновенной к условиям сурового климата Якутии.

ГЛАВА 5. РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

5.1. Генетическая структура и полиморфизм

Для изучения внутрипопуляционной генетической структуры и полиморфизма были рассчитаны частоты аллелей 16 локусов, кодирующих 10 ферментных систем в 12 популяциях *Pinus sylvestris* Якутии.

Полностью мономорфными оказались 3 локуса: 2 локуса SOD и локус PGM (PGM-2). Редкие аллели встречаются в локусах ADH-2 (Витим (4 аллель)), DIA (Витим (1 аллель), Якутск-2 (1 аллель), Якутск-1 (8 аллель)); GOT-1 (Алдан (2 аллель), Усть-Мая (2 аллель)); GOT-3 (Нерюнгри (4 аллель), Мирный-2 (3 аллель), Олекминск (3 аллель), Мирный-3 (3 аллель)); EST-F (Олекминск (1 аллель)); FDH (Витим (1 аллель) и Олекминск (1 аллель)) (рис. 3). Уникальные аллели найдены в выборках – Витим (ADH-2(4)), Нерюнгри (GOT-3(4)), Якутск-1 (DIA(8)), Олекминск (EST-F(1)).

Таблица 2

Показатели генетического полиморфизма в выборках *Pinus sylvestris* L. Якутии

Популяция	Число изученных деревьев N	Наблюдаемая гетерозиготность Но	Ожидаемая гетерозиготность Не	Уровень полиморфизма		Число аллелей на локус А
				P ₉₅	P ₉₉ , %	
Алдан	48	0,262±0,053	0,274±0,056	68,8	81,3	2,4±0,3
Амга	48	0,299±0,061	0,294±0,058	68,8	68,8	2,1±0,3
Вилюйск	47	0,282±0,062	0,283±0,061	68,8	68,8	2,3±0,3
Витим	48	0,290±0,059	0,292±0,060	68,8	75,0	2,5±0,3
Мирный 3	47	0,263±0,053	0,288±0,058	68,8	75,0	2,4±0,3
Олекминск	40	0,278±0,057	0,298±0,060	68,8	75,0	2,4±0,3
Якутск 2	46	0,304±0,061	0,293±0,058	68,8	68,8	2,2±0,3
Нерюнгри	46	0,285±0,062	0,294±0,064	62,5	75,0	2,2±0,2
Якутск 1	48	0,296±0,061	0,304±0,061	68,8	75,0	2,4±0,3
Мирный 2	30	0,319±0,063	0,308±0,059	68,8	68,8	2,3±0,3
Хандыга	47	0,301±0,059	0,301±0,060	68,8	68,8	2,3±0,3

Усть-Мая	48	0,262±0,055	0,266±0,055	68,8	75,0	2,1±0,2
Среднее	45,25±3,4	0,287±0,015	0,291±0,009	68,275	72,9	2,3±0,1

В изучавшихся выборках сосны обыкновенной Якутии уровень полиморфизма при 95 % критерии достоверности варьирует от 62,5 % до 68,8%, при 99 % - от 68,8% до 81,3%. Наибольший процент полиморфных локусов наблюдается на юге Якутии – в популяции Алдана (81,3%).

Число аллелей на локус (A) колеблется в довольно узких пределах – от 2,1±0,2 до 2,5±0,3, причем наименьших своих значений (2,1) оно достигает в Усть-Мае и Амге. Наибольшее число аллелей (2,5±0,3) наблюдается в выборке из Витима. Намечается некоторый тренд уменьшения числа аллелей на локус в направлении с запада на восток. Наблюдаемая гетерозиготность выборок находится в пределах от 0,262±0,053 (Алдан, Усть-Мая) до 0,319±0,063 (Мирный 2) (средняя по всем выборкам – 0,287±0,015) (табл. 2). Среднее число аллелей на локус (2,3±0,1) и наблюдаемая гетерозиготность (0,287±0,015) в популяциях *Pinus sylvestris* Якутии сравнительно вариабельны, и, в общем, мало отличаются от таковых в Средней Сибири и Приамурье (Санников, Петрова, 2003).

Коэффициент фиксации Райта F_{IS} колеблется от - 0,110 по Gdh до 0,071 по Est-f, составляя в среднем 0,004 (0,4%), что свидетельствует о почти полном отсутствии инбридинга особей внутри популяции. Коэффициент F_{IT} также положителен (0,030), недостаток гетерозигот в данном случае равняется 3%. Среднее по всем локусам значение коэффициента инбридинга популяции относительно совокупности всех популяций (2,6%) означает, что на внутрипопуляционную изменчивость приходится 97,4%, и только 2,6% - на межпопуляционную.

Для выявления уровня обмена генами между популяциями *Pinus sylvestris* L. в Якутии была вычислена величина генного потока ($N_e m$) между популяциями, которая составила 9,4 мигранта на поколение.

Анализ сравнения частот аллелей во всех локусах с помощью критерия χ^2 , показал, что частоты аллелей в 12 проанализированных выборках достоверно различаются как в целом, так и по отдельным локусам.

В 19 популяциях (12 якутских и 7 популяциях смежных регионов) выявлены также редкие и уникальные аллели. Редкие аллели были найдены: в ADH-2 (Витим (4 аллель)); DIA (Витим (1 аллель) и Якутск-2 (1 аллель), Якутск-1 (8 аллель)), GOT-3 (Нерюнгри (4 аллель)), EST-F (Олекминск (1 аллель)), FDH (Витим (1 аллель) и Олекминск (1 аллель)). Из них уникальными являются аллели в следующих локусах: ADH-2(4) (Витим), DIA(8)

(Якутск-1), GOT-3(4) (Нерюнгри), EST-F(1) (Олекминск). Таким образом, по встречаемости редких аллелей наблюдается некоторая генетическая специфика якутских популяций по сравнению с группами популяций Средней Сибири, Забайкалья и Приамурья.

5.2 Генетическая дифференциация популяций

Межпопуляционная дифференциация 12 популяций *Pinus sylvestris* L. Якутии определялась с помощью генетических дистанций Неи (1972,1978), Роджерса (1972), Кавалли–Сфорца и Эдвардса (1967), вычисленных на основе частот аллелей.

В основном, все три способа оценки генетических дистанций (D_{N78} , D_{N72} , D_{ch} и D_R) показали близкие значения в соотношении дифференциации популяций и, следовательно, объективно отражают ее. По С.Н. Санникову и И.В. Петровой (2003), установленные нами максимальные генетические дистанции D_{N72} (0,021–0,026) и D_{N78} (0,017–0,022) для 12 популяций Якутии соответствуют внутривидовой популяционно-таксономической категории «географические группы популяций».

На основе определения генетических дистанций нами построены дендро- и кладограммы, с использованием метода невзвешенных парногрупповых арифметических средних – UPGMA (Sneath, Sokal, 1973) и метода Вагнера (Farris, 1972), который свободен от налагаемого допущения о равенстве скорости генетической микроэволюции во всех анализируемых вариантах (Крутовский, Политов, Алтухов, 1990).

С помощью метода UPGMA была построена дендрограмма на основе генетических дистанций Неи (рис. 2).

Дендрограмма отчетливо подразделяет 12 популяций *Pinus sylvestris* Якутии на две обособленные группы. В первую группу входят выборки из Мирного, Витима и Вилюйска. Географически они располагаются на северо-западе республики Саха (Якутия) в бассейне р. Вилюя, кроме выборки Витим, которая находится в среднем течении Лены. Во вторую группу входят популяции из бассейнов Лены и Алдана, расположенных на юге Якутии (Алдан, Олекминск), в ее центральной части (Амга, Якутск) и на крайнем востоке (Хандыга, Усть-Мая). Обособленное положение занимает горная популяция Нерюнгри, расположенная на северном склоне Станового хребта на высоте 730 метров над уровнем моря.

По методу Вагнера были построены кладограммы на основе генетических расстояний Роджерса (Rogers, 1972) и дистанций Роджерса с модификациями по Райту (Wright, 1978). Обе кладограммы, как по D_R (Rogers, 1972), так и по D_{RW} (Wright, 1978) – были оптимизированы.

Кладограммы подтвердили результаты, полученные с помощью дендрограммы (рис. 2). Сходные результаты, полученные по методам Вагнера и UPGMA отражают хорогенетическую дифференциацию популяций *Pinus sylvestris* L. Якутии. Совпадение результатов, полученных разными методами, повышает достоверность полученных оценок.

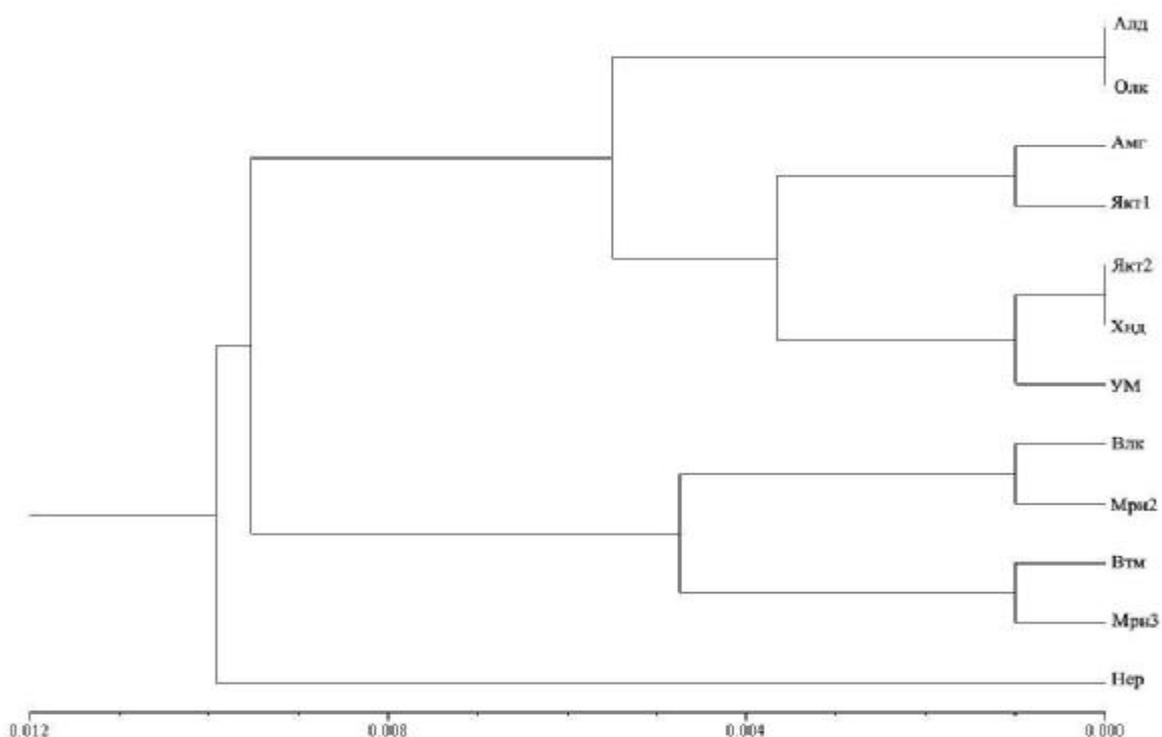


Рис. 2. Дендрограмма генетических дистанций Неи (Nei, 1978) между популяциями *Pinus sylvestris* L. Якутии.

Примечание: шифры выборок приведены в таблице 1.

Для выявления межпопуляционной дифференциации популяций сосны обыкновенной Якутии и смежных с ней регионов (Средняя Сибирь, Забайкалье и Приамурье) были рассчитаны генетические дистанции между 19 выборками из этих регионов – D_{N78} и D_R . На основе полученных дистанций была построена дендрограмма по Неи (1978) и кладограмма по Роджерсу (Rogers, 1972). Оба метода кластеризации показывают весьма сходные результаты – якутские популяции кластеризуются отдельно от выборок сосны из других физико-географических стран, при этом выборка из Тынды близка к якутским выборкам из Витима и Мирного (рис. 3).

Максимальные средние различия наблюдаются между группами популяций регионов Якутии и Приамурья – на уровне «географических рас» (0,030) (Санников, Петрова, 2003). На уровне «географических групп популяций» (0,018) отделяются совокупности популяций

Якутии и Средней Сибири. Менее значительные различия – на уровне географически удаленных популяций (0,014) – наблюдаются между популяциями Забайкалья и Якутии.

Определялись градиенты генетических дистанций на сети широтных и меридиональных трансект, соединяющих выборки сосны обыкновенной Якутии и смежных стран (Средней Сибири, Приамурья и Забайкалья). Метод ГГД хорошо выявляет связи перепадов генетической структуры популяций из Якутии и смежных географических стран с горными физико-экологическими барьерами.

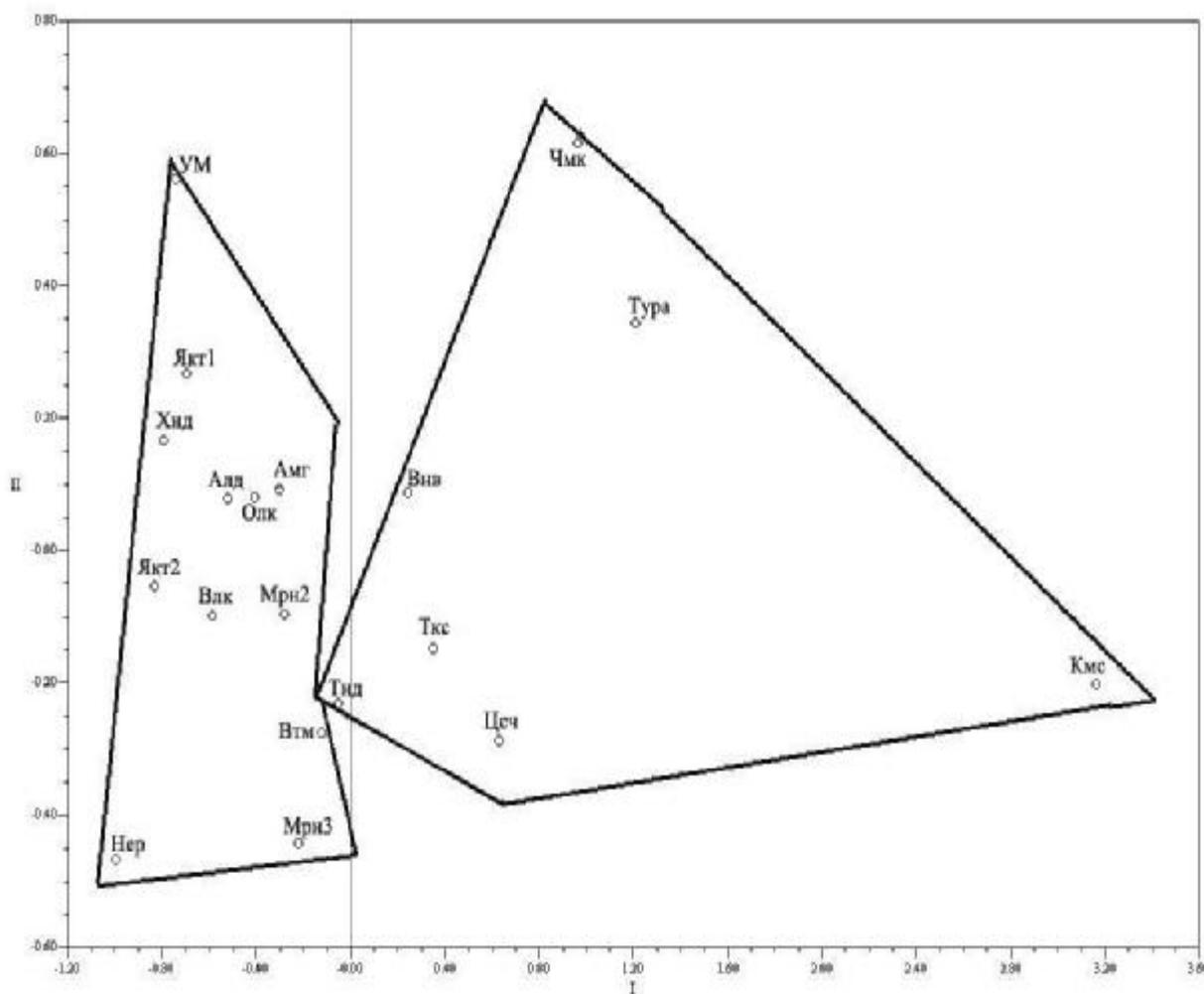


Рис. 3. Ординация 19 популяций *Pinus sylvestris* L. Якутии (данные автора) и смежных регионов (по данным лаборатории ПБДР), построенная с помощью метода главных координат на основании матрицы генетических дистанций Неи (Nei, 1978).

Примечание: шифры выборок даны в таблице 1.

5.3 Эколого-географический анализ связи генетической дифференциации с репродуктивной изоляцией

Репродуктивная изоляция особей и популяций (размножающихся половым путем) означает ту или иную степень выраженности барьеров – пространственных, временных или биологических, препятствующих их скрещиванию (Тимофеев-Ресовский, 1973).

С.Н. Санниковым, И.В. Петровой (2003) был предложен метод оценки интегральной репродуктивной изоляции популяций древесных растений, отражающий совместное действие различных форм изоляции (фенологической, дистанционной и горно-механической), описанный в главе 3.

В данном разделе приведены результаты расчетов индексов интегральной репродуктивной изоляции I_{int} между всеми изучавшимися популяциями. Между ними и генетическими дистанциями Неи (D_{N78}) была получена положительная линейная зависимость $y=0,0028x+0,0024$ ($R^2=0,2828$) (рис. 4).

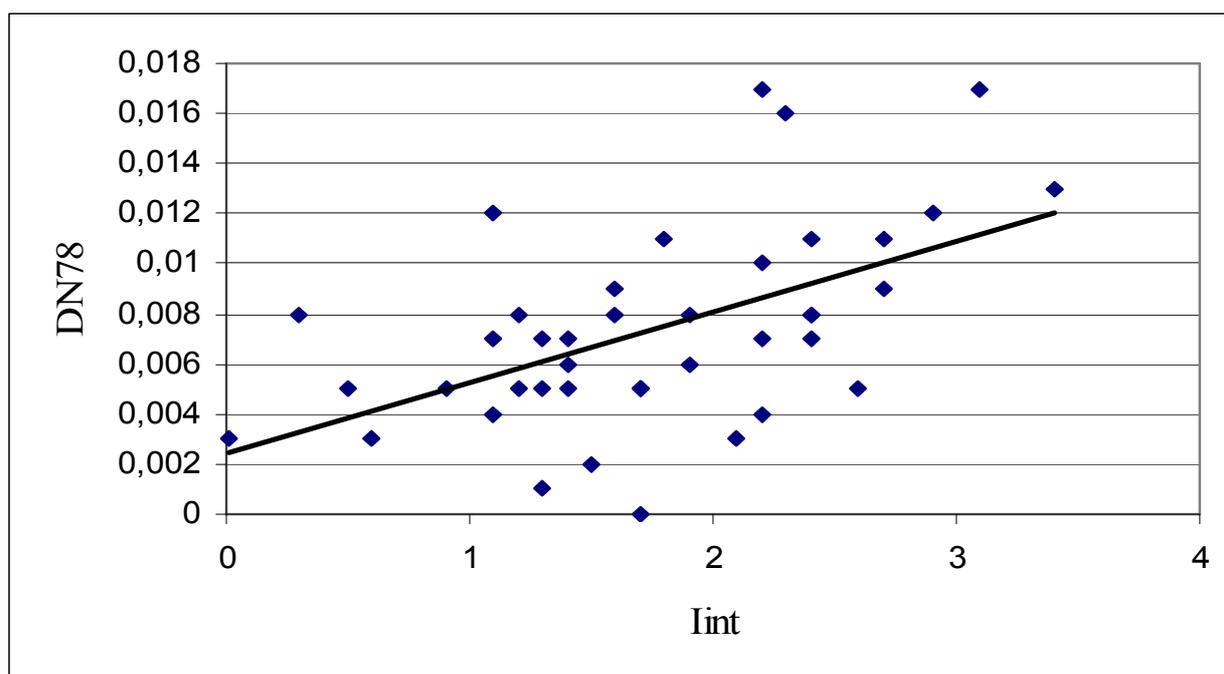


Рис. 4. Связь генетических дистанций Неи (Nei, 1978) с индексом интегральной репродуктивной изоляции популяций (I_{int}).

Таким образом, генетические дистанции Неи (D_{N78}) между выборками *Pinus sylvestris* L. в Якутии тесно ($R = +0,53$) ($p < 0,05$) коррелируют с интегральной репродуктивной изоляцией популяций (I_{int}). Это означает, что учтенные нами формы изоляции (фенологическая, дистанционная и горно-механическая), действующие совместно – достаточно достоверно влияют на степень аллозимно-генетической дифференциации популяций сосны обыкновенной в данном регионе. Наиболее тесная корреляция

генетических дистанций Неи (Nei, 1978) выявлена нами с дистанционной репродуктивной изоляцией (Pd) ($r = +0,60$). Связь D_{N78} с параметрами горно-механической (Pm) и фенологической (Pph) репродуктивной изоляции в два-три раза слабее ($r = +0,31$ и $r = +0,24$, соответственно ($p < 0,05$)).

ВЫВОДЫ

1. Кластерный анализ и ординация в двумерном поле координат комплекса 24 морфологических признаков и аллометрических индексов шишек, а также дендрограмма по 8 анатомическим параметрам хвои согласно подразделили изучавшиеся популяции сосны обыкновенной Якутии на две обособленные группы – Алдан-Амга-Вилуйск и все остальные. В общем, достаточно отчетливой связи морфофенотипической изменчивости популяций с их географическим размещением не выявлено. Вероятно, это обусловлено ведущей ролью локальных почвенно-климатических факторов, широко модифицирующих фенотипы особей в пределах даже генетически однородных популяций.

2. Экспериментально-экологический анализ потомств (полусибов) популяций на выравненном экофоне (песчаный субстрат с оптимальной влажностью и температурой) выявил статистически достоверные различия параметров всхожести семян и выживания проростков (при сублетально высокой температуре (+55°C)) из маргинальной южной (Олекминск) и северной (Вилуйск) популяций. Наблюдается их успешное выживание при пониженной температуре среды (0°C), что вероятно отражает адаптированность сосны в Якутии к ее холодному климату. В целом, феногеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* в Якутии выявил весьма широкую и во многом неопределенную изменчивость их потомств на выравненном экофоне.

3. Среднее число аллелей на локус ($2,3 \pm 0,1$) и наблюдаемая гетерозиготность ($0,287 \pm 0,015$) в популяциях *Pinus sylvestris* Якутии сравнительно вариабельны, и, в общем, мало отличаются от таковых в Средней Сибири и Приамурье. Но эти параметры выше, чем в маргинальном северном (Тура) Средней Сибири и в юго-восточном изолятах этого вида (Приамурье). На долю внутривидовой изменчивости в популяциях региона приходится 97,4% ее общей дисперсии, а межпопуляционной генетической подразделенности $F_{ST} = 2,6\%$; среднее число мигрантов N_{em} (9,4) – примерно такое же, как в других частях ареала вида.

4. Частоты аллелей достоверно различаются между всеми изучавшимися выборками как в целом, так и по отдельным локусам. Распределение частот генотипов соответствует уравнению Харди-Вайнберга, а изменения индекса Силандера стохастичны.

5. Анализ матрицы несмещенных генетических дистанций Неи (DN_{78} , Nei, 1978) показал их широкую вариабельность в пределах Якутии – от 0 до максимума 0,022 (в среднем, 0,010–0,015) – вероятно, в зависимости от происхождения, факторов репродуктивной изоляции и времени существования популяций в голоцене. Корреляция между генетическими дистанциями Неи и фенотипическими дистанциями Махаланобиса почти отсутствует ($R = +0,08$).

6. С помощью кластерного анализа по методу UPGMA на базе генетических дистанций Неи и других авторов (Кавалли-Сфорца и Эдвардса, Роджерса) достоверно выявлено отчетливое хорологическое подразделение аллелофонда популяций Якутии на две группы – западную (Витим, Мирный, Вилюйск) и все остальные, приуроченные к обширной (вероятно, миграционной) зоне бассейнов рек Лены и Алдана. Обособленное положение занимает лишь горная популяция Нерюнгри (730 м. н. у. м).

7. В результате количественного эколого-географического изучения различных форм (дистанционной, фенологической, горно-механической) и интегральной репродуктивной географической изоляции 12 якутских популяций выявлена достаточно тесная ($r = +0,53$) и достоверная ($p > 0,05$) связь степени их генетической дифференциации (DN_{78}) с интегральной изоляцией. Была выявлена ведущая ($r = +0,60$) роль фактора дистанционной изоляции в их генетической дифференциации.

8. В итоге сравнительного кластерного анализа генетических дистанций DN_{78} и Роджерса между 12 якутскими и семью популяциями *Pinus sylvestris* из смежных регионов Средней Сибири и Приамурья (по литературным данным) и их двумерной ординации установлено отчетливое обособление генофонда восточно- и центральноякутских популяций от западноякутских, среднесибирских и забайкальских, и, особенно, от изолированных островных популяций на севере и юго-востоке ареала вида (Тура, Чумикан, Комсомольск-на-Амуре).

9. Региональные группы якутских популяций (в бассейнах Лены, Алдана и Вилюя) слабо генетически подразделены между собой ($DN_{78} = 0,007–0,008$). С другой стороны, в среднем их генофонд отчетливо дифференцирован от групп популяций смежных географических стран – Средней Сибири (DN_{78} , в среднем – 0,018; на уровне «географических групп популяций») и Приамурья (DN_{78} , в среднем – 0,030; на уровне «географических рас»), но в меньшей мере – от популяций Забайкалья (0,014).

10. Градиентный геногеографический анализ на сети двух широтных и четырех субмеридиональных трансект, пересекающих Якутию и смежные регионы, также выявил максимальные генетические дистанции Неи и Роджерса на севере западной границы Якутии

(на водоразделе рек Вилюя и Нижней Тунгуски) и на ее южной границе (на Становом хребте).

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

1. **Абдуллина Д.С.** Анатомические параметры хвои сосны обыкновенной в Центральной Якутии / Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова // Тез. докл. м/ународ. конф. молод. ботаников. – СПб, 2006. – С.65.

2. Петрова И.В. Геногеографическая дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. на Русской равнине и в смежных горных регионах / И.В. Петрова, Т.В. Филиппова, С.Н. Санников, **Д.С. Абдуллина** // Тез. докл. Всеросс. конф. с м/ународ. участием. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2006. – В двух томах. Т. 1. – С 161.

3. Петрова И.В. Геногеографическая структура и дифференциация суходольных и болотных популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири / И.В. Петрова, С.Н. Санников, Т.В. Филиппова, **Д.С. Абдуллина** // Леса и лесное хозяйство в Западной Сибири. Вып. 7 – 2006. – С 40 -45.

4. Петрова И. В. О дифференциации популяций *Pinus sylvestris* L. на Русской равнине и в смежных горных регионах / И.В. Петрова, Т.В. Филиппова, С.Н. Санников, **Д.С. Абдуллина**, Е.Л. Немченко // Тез. докл. конф. «Современные проблемы популяционной экологии». – Белгород, 2006. – С. 152-153.

5. **Абдуллина Д.С.** Феногеогеографический анализ структуры популяций сосны обыкновенной в Центральной Якутии и Восточной Сибири / Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова, С.Н. Санников // Тез. докл. Всеросс. конф. с м/ународ. участием. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2006. – В двух томах. Т. 1. – С 81.

6. **Абдулина Д.С.** Дифференциация популяций сосны обыкновенной в Якутии / Д.С. Абдулина // Материалы I(III) Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников в Новосибирске «Перспективы развития и проблемы современной ботаники». – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. С. 11-13.

7. Егоров Е.В. Особенности генетической структуры популяций сосны обыкновенной Средней Сибири и Забайкалья / Е.В. Егоров, **Д.С.Абдуллина**, Е.Л.Немченко // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием «Новые методы в дендрэкологии». – Иркутск: Издательство Института географии им. В.Б.Сочавы СО РАН, 2007. – С. 199.

8. **Абдуллина Д.С.** Популяционная структура сосны обыкновенной в Якутии / Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова // Материалы IX Убсу-Нурского Международного Симпозиума (16-20 сент. 2008 г., Кызыл). – Кызыл, 2008. – С. 77-80.

9. **Абдуллина Д.С.** Популяции *Pinus sylvestris* L. в Восточной Сибири / Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова // Материалы конф. молодых ученых, 21-25 апреля 2008 г. – Екатеринбург, 2008. - С. 3-5.

10. Петрова И.В. Экогеографические особенности ценопопуляций вереска обыкновенного на Русской равнине и в Западной Сибири / И.В. Петрова, С.Н. Санников, Н.С. Санникова, С.А. Шавнин, Е.В. Егоров, **Д.С. Абдуллина** // Вестник ОГАУ. - 2008. - №4. - С. 38-49.

11. **Абдуллина Д.С.** Структура популяций *Pinus sylvestris* L. в Якутии / Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова, А.П. Исаев // Известия Самарского Научного Центра Российской Академии Наук. – 2009. - №1. – С. 357-359.

12. **Абдуллина Д.С.** Фенотипическая структура популяций *Pinus sylvestris* L. в Якутии / Д.С. Абдуллина, И.В.Петрова, А.П. Исаев // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2009. - №3 - С.205-208.

13. Егоров Е.В. Особенности генетической структуры популяций сосны обыкновенной Южной Якутии и Забайкалья / Е.В. Егоров, **Д.С. Абдуллина**, О.Е. Черепанова // Материалы V Съезда Вавиловского общества генетиков и селекционеров. – Москва, 2009. – Часть II. - С. 159.

14. **Абдуллина Д.С.** Особенности структуры популяций *Pinus sylvestris* L. Якутии и смежных регионов (Средней Сибири, Забайкалья и Приамурья) / Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова // Материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее)». В печати.

15. **Абдуллина Д.С.** Популяции *Pinus sylvestris* L. в Якутии / Д.С. Абдуллина // Материалы семинара молодых ученых (Екатеринбург, 2009). В печати.

16. Petrova I.V. Phenogeography of Scotch pine populations in Siberia / I.V Petrova, S.N. Sannikov, A.P. Isaev, T.V. Fillipova, E.V. Egorov, **D.S. Abdullina**, E.L Nenchenko // Forest Genetics. В печати.