

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова
Российской академии наук

На правах рукописи

Белоконь Юрий Сергеевич

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ КЕДРОВОГО
СТЛАНИКА, *PINUS PUMILA* (PALL.) REGEL, В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ
АРЕАЛА**

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

1.5.7 - генетика

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Политов Дмитрий Владиславович

Москва – 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	16
1.1 Биологическое описание вида кедровый стланик, <i>Pinus pumila</i>	16
1.2 Особенности размножения, распространения семян и формирования насаждений	21
1.3 Взаимоотношения с другими видами сосен подсекции <i>Strobi</i>	23
1.4 Происхождение <i>P. pumila</i> и формирование современного ареала	26
1.5 Хвойные как объект генетического анализа	29
1.6 Применение молекулярно-генетических маркеров в популяционно-генетических исследованиях хвойных	30
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	37
2.1 Растительный материал	37
2.2 Хранение материала и подготовка образцов	43
2.3 Электрофоретическое разделение изоферментов	43
2.4 Изученные изоферментные системы	44
2.5 Анализ наследования аллозимных локусов	45
2.6 Выделение ДНК и анализ фрагмента <i>nad1 intron2</i> мтДНК	46
2.7 Методы статистического анализа	47
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	51
3.1 Генетическая изменчивость <i>P. pumila</i> по аллозимным локусам	51
3.2 Анализ гибридизации кедрового стланика и сосны кедровой сибирской на юге Якутии	69
3.3 Генетическое разнообразие популяций <i>P. pumila</i> восточной части ареала	73
3.4 Генетическая дифференциация популяций восточной части ареала ..	78
3.5 Оценка родства и анализ клоновой структуры	99
3.6 Система скрещивания и аллозимная гетерозиготность на разных стадиях жизненного цикла	106
3.7 Распределение генетической изменчивости кедрового стланика на ареале	114
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	137

ВЫВОДЫ	139
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	141
ПРИЛОЖЕНИЯ	163
Приложение А. Частоты аллелей изоферментных локусов в изученных выборках кедрового стланика	164
Приложение Б. Попарные значения F_{ST} для 29 выборок кедрового стланика восточной части ареала	176
Приложение В. Значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности и коэффициента инбридинга в выборках взрослых деревьев кедрового стланика	178
Приложение Г. Значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности и коэффициент инбридинга в выборках зародышей кедрового стланика	181

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности проблемы. В современном мире глобальные климатические изменения и деятельность человека приводят к стремительному сокращению биоразнообразия и исчезновению не только отдельных видов, но и целых экосистем. От понимания необходимости сохранения отдельных видов живых организмов исследователи постепенно переходят к пониманию необходимости сохранения экосистем как целостной среды обитания связанных между собой видов. Одной из актуальных научных задач является исследование механизмов функционирования экосистем через изучение становления и поддержания генетической структуры видов-эдификаторов (Алтухов, 2003; Динамика популяционных генофондов..., 2004).

Кедровый стланик, *Pinus pumila* (Pallas) Regel (Pinaceae, Pinophyta, Gymnospermae), широко распространен ,от восточного побережья оз. Байкал до тихоокеанского побережья Азии, включая Сахалин, Курилы и Японию. В отличие от большинства других сосен рода *Pinus*, представляющих собой прямостоячие деревья, стланик обладает уникальной кустовидной, стелящейся или щетковидной формой. Его ветви способны полегать под снегом с наступлением морозов, что помогает снизить риск гибели особей от низких температур. Многие исследователи отмечают долговечность стланика (по некоторым оценкам до 1000 лет) и практически неограниченную способность к росту за счет укоренения полегающих ветвей и постепенного отмирания старых частей куста (Тихомиров, 1949, Гроссет, 1959, Моложников, 1975, Хоментовский, 1995). Высокая экологическая пластичность позволяет ему заселять разнообразные местообитания, часто обедненные и не приспособленные для роста других древесных растений, в том числе зону вечной мерзлоты. При этом стланик зачастую выступает как пионерный вид, способный одним из первых заселять вулканические почвы, пожарища и т.п. Стланик является видом-эдификатором, формирующим

вокруг себя специфическую экосистему. Крупные, как и у других кедровых сосен, семена стланика богаты белками и жирами. Они представляют собой важный кормовой ресурс для птиц и млекопитающих. Как и большинство хвойных, кедровый стланик преимущественно перекрестно-опыляемый вид со смешанной системой скрещивания, включающей некоторую долю самоопыления, механизмы самостерильности у него не развиты. Семена стланика распространяются в основном птицами, что способствует перемешиванию генетического материала внутри популяции и формированию особой групповой (кластерной) структуры насаждения (Lanner 1990; 1996; Tomback *et al.*, 1990; 1994).

Хвойные растения являются объектами популяционно-генетических исследований с 70-х годов XX века. Для многих видов хорошо изучена генетическая структура популяций, установлены уровни генетической изменчивости, исследована межпопуляционная дифференциация. Также с помощью генетических маркеров установлены филогенетические связи видов и уточнена систематика в пределах родов и подродов семейства Сосновые. Как показал ряд сравнительных исследований, кедровый стланик обладает самыми высокими показателями генетического полиморфизма среди сосен и других хвойных (Крутовский и др., 1990, Гончаренко и др., 1991, 1992, Политов и др., 1992, Goncharenko *et al.*, 1992, 1993, Politov, Krutovskii, 1994, Krutovskii *et al.*, 1994, 1995, Tani *et al.*, 1996, 1998, Гончаренко, Силин, 1997, Белоконь, 2007, Политов, 2007). Имеющиеся в литературе данные по исследованию уровней генетической изменчивости стланика охватывают отдельные небольшие части ареала, расположенные в одной климатической зоне, либо небольшое число популяций из разных регионов. В этих исследованиях, как правило, приводятся показатели внутрипопуляционной изменчивости отдельных популяций и уровни межпопуляционной дифференциации, но мало внимания уделяется механизмам формирования генетической изменчивости за счет системы скрещивания, способа распространения семян и условий обитания.

Таким образом, исследование уровней генетического разнообразия, пространственной подразделённости на ареале и системы скрещивания, а также факторов их формирования актуально, поскольку будет способствовать познанию адаптивной генетической структуры популяций важнейшего вида-эдификатора широкораспространённых в северо-восточном секторе Палеарктики экосистем и сохранению биоразнообразия в условиях современных климатических и антропогенных вызовов.

Цель и задачи исследования. Цель данной работы – изучение генетической структуры и механизмов ее формирования в популяциях кедрового стланика из восточной части ареала.

Для достижения поставленной цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценить по аллозимным локусам генетическое разнообразие популяций кедрового стланика в восточной части ареала.
2. Исследовать гибридизационные отношения между стлаником и сосной кедровой сибирской на юге Якутии.
3. Получить оценки межпопуляционной дифференциации стланика в пределах отдельных подрегионов (Камчатка, Сахалин, Кунашир, Амурская область).
4. Установить степень родства и родственных отношений между особями в популяции.
5. Изучить систему скрещивания в популяциях *P. pumila* Тихоокеанского региона.
6. Сравнить показатели генетической изменчивости на разных стадиях жизненного цикла и сопоставить их с параметрами системы скрещивания.
7. Исследовать распределение аллозимной изменчивости *P. pumila* на ареале и ее зависимость от биоклиматических параметров.

Научная новизна работы. В работе впервые получены данные о генетической изменчивости по универсальному набору аллозимных локусов в 29 популяциях кедрового стланика из восточной части ареала, установлены уровни генетического полиморфизма в этих популяциях и степень дифференциации между ними. Впервые в северо-восточной части зоны симпатрии *Pinus pumila* и сибирской кедровой сосны *P. sibirica* выявлена однонаправленная межвидовая гибридизация с образованием гибридов первого и последующих поколений, при этом митохондриальная ДНК у всех гибридов наследуется от *P. pumila*. Впервые проведен анализ родства особей в популяции кедрового стланика и исследованы паттерны кластерной структуры естественного насаждения. Впервые на материале из 11 популяций восточной части ареала изучена система скрещивания и динамика гетерозиготности на разных стадиях жизненного цикла *P. pumila*. Исследованы факторы, влияющие на поддержание высокого уровня полиморфизма в популяциях. С использованием аллозимных локусов в 32 популяциях из разных частей ареала кедрового стланика впервые проведен сравнительный анализ распределения частот аллелей на ареале и выявлены корреляции частот аллелей ряда локусов и показателей генетического разнообразия с географическими координатами и биоклиматическими переменными, отражающие паттерны расселения и экологическую дифференциацию в гетерогенных условиях среды.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Данное исследование выполнено с применением классических для популяционной генетики маркеров – аллозимных локусов, которые частично селективно нагружены, и вследствие своей функциональности позволяют оценить взаимодействие организма со средой. Эти маркеры дают возможность изучать формирование генетической изменчивости в популяциях под воздействием естественного отбора и выявлять факторы пространственно-временной динамики генетической изменчивости. Понимание механизмов

реализации генетической изменчивости популяций стланика через аллозимные фенотипы может помочь в дальнейших геномных исследованиях отдельных приспособительных черт этого вида, таких как неограниченная способность к росту и высокая продолжительность жизни.

Механизмы поддержания оптимального уровня генетического разнообразия и его распределения в пределах видовых ареалов являются общими для популяций древесных растений. Полученные результаты имеют не только теоретическое, но и практическое значение и могут быть использованы для целей оценки состояния генофондов древесных растений как основы разнообразных широко распространённых экосистем. Полученные результаты могут применяться в практике принятия решений по управлению особо охраняемыми природными территориями и другими важными в экологическом отношении биоценозами Восточной Сибири и Дальнего Востока. Результаты также могут быть использованы в практике высшего образования как примеры применения молекулярно-генетических подходов в популяционно-генетическом мониторинге и природоохранной деятельности при обучении студентов, магистрантов и аспирантов по специальностям «генетика», «экология» и «ботаника».

Основные положения, выносимые на защиту:

1. *Pinus pumila* Тихоокеанского региона обладает высокими уровнями внутрипопуляционного аллельного и генного разнообразия, сопоставимыми с оценками, полученными для вида ранее в Байкальском регионе и в целом в западной и центральной частях ареала. Поддержание высокого уровня аллозимного полиморфизма является адаптивной стратегией в условиях динамично изменяющихся условий среды на протяжении длинного жизненного цикла вида.
2. Высокая межпопуляционная дифференциация в восточной части ареала стланика – результат взаимодействия истории расселения, формирования популяций в контрастных условиях обитания и

разнонаправленных внешних воздействий в настоящее время (вулканизм, пожары, деятельность человека и др.).

3. Естественные насаждения стланика состоят из отдельных неродственных особей и куртин, в которых особи родственны друг другу на уровне сибсов и полусибсов. Кластерная (клоново-семенная) структура насаждения влияет на общий уровень генетического разнообразия в популяции.
4. Система скрещивания *P. pumila* включает в себя как перекрестное, так и самоопыление. Отдельные популяции могут различаться по уровням самоопыления. На систему скрещивания влияет не только родственная структура популяции и сомкнутость зарослей, но и климатические факторы.
5. В большинстве популяций наблюдаемая гетерозиготность среди взрослых особей выше, чем среди зародышей семян, что свидетельствует об отборе против инбредного потомства и в пользу гетерозигот.
6. Распределение генетической изменчивости (полиморфизма и частоты аллелей) на ареале неравномерно и зависит прежде всего от истории расселения, а также древних и современных экологических факторов.

Личный вклад автора. Автор диссертации принимал непосредственное участие в формировании концепции диссертационной работы, формулировке цели и задач, а также в планировании и проведении экспериментов, обработке данных, статистическом анализе, интерпретации результатов и написании текста. Экспериментальные данные, представленные в диссертации, получены лично диссертантом или в соавторстве с сотрудниками, работавшими совместно с автором в процессе выполнения исследований. Основные положения и выводы диссертационной работы сформулированы автором.

Апробация работы. Материалы работы были представлены в виде устных докладов на следующих конференциях: IUFRO Working Party 2.02.15.

The breeding and genetic resources of five-needle pines (16–23 сентября 2006 г., Вальюг, Румыния); IUFRO Working Party 2.02.15. The breeding and genetic resources of five-needle pines (22–26 сентября 2008 г., Янгянг, Корея); Российско-австрийском семинаре «Молекулярно-генетические маркеры, филогеография и популяционная генетика для устойчивого лесного хозяйства: Евроазиатская перспектива» (8–10 декабря 2008 г., Вена, Австрия), The 4th Conference on the breeding and genetic resources of five-needle pines (9–18 августа 2011 г., Томск, Россия); 3-е международное совещание «Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири» (23–29 августа 2011 г., Красноярск, Россия); Международная научная конференция «Генетика популяций: прогресс и перспективы» (17–21 апреля 2017 г., Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова); Научной конференции с международным участием «Генетические процессы в популяциях» (11–14 ноября 2022 г., Москва, Россия); Всероссийской научной конференции с международным участием «Научные основы устойчивого управления лесами» (25–29 апреля 2022 г., Москва, Россия) и других.

Публикации. Результаты исследования представлены в 10 научных публикациях, в том числе 5 статей в журналах, индексируемых в базах данных Web of Science и Scopus и рекомендованных ВАК для защиты диссертаций, а также в 20 тезисах и статьях в сборниках научных конференций.

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК для защиты диссертаций («Белый список»):

1. Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Политов Д. В. Генетическая дифференциация популяций кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, Тихоокеанского региона // Успехи современной биологии. 2022. Т. 142. № 5. С. 518–529.
2. Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Петрова Е. А., Васильева Г. В., Ефимова А. П., Захаров Е. С., Горошкевич С. Н., Политов Д. В. Древняя и

современная гибридизация сибирской кедровой сосны и кедрового стланика на юге Якутии // Генетика. 2022. Т. 58. № 11. С. 1240-1250.

3. Petrova E. A., Goroshkevich S. N., Politov D. V., Belokon M. M., Belokon Y. S. Population genetic structure and mating system in the hybrid zone between *Pinus sibirica* Du Tour and *Pinus pumila* (Pall.) Regel at the Eastern Baikal Lake shore // Annals of Forest Research. 2008. V. 51. P. 19-30.

4. Политов Д. В., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С. Динамика аллозимной гетерозиготности в дальневосточных популяциях кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel: сравнение зародышей и материнских растений // Генетика. 2006. Т. 42. № 10. С. 1348-1358.

5. Белоконь М. М., Политов Д. В., Белоконь Ю. С., Крутовский К. В., Малюченко О. П., Алтухов Ю. П. Генетическая дифференциация сосен секции *Strobilus*: данные изоферментного анализа // Доклады Академии наук. 1998. Т. 358. № 5. С. 699-702.

Статьи в других периодических изданиях (РИНЦ):

1. Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Политов Д. В. Естественная гибридизация кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) в южном Забайкалье // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. XXX. № 1-2. С. 152-156.

2. Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Политов Д. В. Система скрещивания и динамика аллозимной гетерозиготности в популяциях кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1-2. С. 13-17.

3. Горошкевич С. Н., Петрова Е. А., Васильева Г. В., Политов Д. В., Попов А. Г., Бендер О. Г., Белоконь М. М., Хуторной О. В., Белоконь Ю. С. Межвидовая гибридизация как фактор сетчатой эволюции 5-хвойных сосен Северной и Восточной Азии // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1-2. С. 50-57.

4. Петрова Е. А., Бендер О. Г., Горошкевич С. Н., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Политов Д. В. Аллозимная изменчивость и структура хвои естественных гибридов кедра сибирского и кедрового стланика // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1-2. С. 154-159.

5. Politov D. V., Belokon M. M., Maluchenko O. P., Belokon Y. S., Molozhnikov V. N., Mejnartowicz L. E., Krutovskii K. V. Genetic evidence of

natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian stone pine, *P. pumila* (Pall.) Regel // Forest Genetics. 1999. V. 6. № 1. P. 41-48.

Тезисы и статьи в сборниках конференций:

1. Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Ветрова В. П., Горошкевич С. Н., Петрова Е. А., Политов Д. В. Генетическая структура популяций кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, в восточной части ареала // Генетические процессы в популяциях. Материалы Научной конференции с международным участием, посвященной 50-летию лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен и 85-летию со дня рождения академика Юрия Петровича Алтухова. (11–14 октября 2022 г., Институт общей генетики им. И.Вавилова РАН, г. Москва). М.: Ваш формат, 2022. С. 68.
2. Политов Д. В., Белоконь Ю. С. Современные методы анализа и визуализации пространственной генетической структуры лесных популяций // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием “Научные основы устойчивого управления лесами”, посвященной 30-летию ЦЭПЛ РАН 25–29 апреля 2022 г., Москва, Россия. М.: ЦЭПЛ РАН, 2022. С. 87-89.
3. Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Захаров Е. С., Ефимова А. П., Политов Д. В. Генетическое разнообразие кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, Якутии // Генетика популяций: прогресс и перспективы. Материалы Международной научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения академика Ю.П. Алтухова (1936-2006) и 45-летию основания лаборатории популяционной генетики им. Ю.П. Алтухова ИОГен РАН (17-21 апреля 2017 г., Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова). М.: Ваш формат, 2017. С. 31-32.
4. Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Политов Д. В. Генетическое разнообразие кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, Амурской области по аллозимным локусам // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: тезисы докладов научной конференции (г. Ростов-на-Дону, 25 - 29 марта 2013 г.). Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. С. 13.

5. Мудрик Е. А., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Дьяконов Е. Е., Тимофеева Н. Д., Никифорова А. А., Попов Е. Н., Политов Д. В. Генетический анализ клоновой структуры кедрового стланика в Оймяконье // Леса Евразии - Удмуртский лес: Матер. XIII Междунар. конф. молодых учёных (г. Ижевск, 16-21 сентября 2013 г.). М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2013. С. 131-133.
6. Полякова Т. А., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Игнатенко Е. В., Игнатенко С. Ю., Политов Д. В. Генетическое разнообразие кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, Амурской области по микросателлитным локусам // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: тезисы докладов научной конференции (г. Ростов-на-Дону, 25 - 29 марта 2013 г.). Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. С. 80.
7. Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Ветрова В. П., Политов Д. В. Генетическое разнообразие кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, полуострова Камчатка // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири. Материалы 3-го международного совещания 23-29 августа 2011, Красноярск, Россия. Красноярск: 2011. С. 13.
8. Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Попов А. Г., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Политов Д. В. Генетические процессы в зоне гибридизации сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика [*Pinus pumila* (Pall.) Regel] // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири. Материалы 3-го международного совещания 23-29 августа 2011, Красноярск, Россия. Красноярск: 2011. С. 113-114.
9. Belokon M. M., Belokon Y. S., Vetrova V. P., Politov D. V. Genetic diversity of dwarf Siberian pine, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, from Kamchatka peninsula // Proceedings of 4th Conference on the breeding and genetic resources of five-needle pines. 9 - 18 August, 2011, Tomsk, Russia. Tomsk: 2011. P. 31.
10. Belokon Y. S., Belokon M. M., Petrova E. A., Goroshkevich S. N., Politov D. V. Genetic differentiation of dwarf Siberian pine, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, populations from the Pacific region // Proceedings of 4th Conference on the breeding and genetic resources of five-needle pines. 9 - 18 August, 2011, Tomsk, Russia. Tomsk: 2011. P. 30.
11. Politov D. V., Belokon Y. S., Belokon M. M., Mudrik E. A., Petrova E. A., Goroshkevich S. N. Genetic differentiation in Eurasian stone pines: Comparative analysis of patterns and factors // Proceedings of 4th Conference on the breeding

and genetic resources of five-needle pines. 9 - 18 August, 2011, Tomsk, Russia. Tomsk: 2011. P. 26-27.

12. Политов Д. В., Белоконь Ю. С. Популяционная и эволюционная генетика мягких сосен (*Pinus*, подрод *Strobus*) // Леса Евразии - Северный Кавказ: Материалы VIII Международной конференции молодых ученых, посвященной 270-летию со дня рождения лесоведа А.Т. Болотова. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2008. С. 165-166.

13. Belokon M. M., Belokon Y. S., Politov D. V. Mating system and allozyme heterozygosity dynamics in Siberian dwarf pine *Pinus pumila* (Pall.) Regel populations // Proceedings of the Breeding and Genetic Resources of Five-Needle Pines Conference, 22-26 September 2008. Yangyang, Korea: 2008. P. 21.

14. Политов Д. В., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Крутовский К. В., Алтухов Ю. П. Генетика популяций кедровых сосен // Материалы международной конференции "Генетика в России и мире", посвященной 40-летию ИОГен им. Н.И. Вавилова РАН. 28 июня – 2 июля 2006 г. Москва: 2006. С. 156.

15. Petrova E. A., Goroshkevich S. N., Politov D. V., Belokon M. M., Belokon Y. S. Genetic structure and mating system of pure species and hybrids in the hybrid zone between *Pinus sibirica* Du Tour and *Pinus pumila* (Pall.) Regel // Abstracts of IUFRO Working Party 2.02.15. The breeding and genetic resources of five-needle pines. Valiug, Romania: 2006. P. 7-8.

16. Малюченко О. П., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Политов Д. В. Параметры системы скрещивания межвидового гибрида *Pinus sibirica* x *Pinus pumila* по данным изоферментного анализа // Научная генетическая конференция. Москва: Изд-во МСХА, 2002. С. 224-225.

17. Малюченко О. П., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Политов Д. В. Генетические особенности береговых и горных популяций кедрового стланика в Прибайкалье // Разнообразие растительного покрова Байкальского региона. Материалы международной конференции (7 - 10 сентября 1999 г.). Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 1999. С. 45-46.

18. Политов Д. В., Белоконь М. М., Малюченко О. П., Белоконь Ю. С., Крутовский К. В. Генетические доказательства естественной гибридизации между сибирской кедровой сосной *Pinus sibirica* и кедровым стлаником *Pinus pumila* (Pinaceae) // Проблемы ботаники на рубеже XX - XXI веков. Тезисы

докладов представленных II (X) съезду Русского ботанического общества, 26 - 29 мая 1998 г. Санкт-Петербург: 1998. С. 180.

19. Малюченко О. П., Политов Д. В., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М. Генетическая дифференциация кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel в Прибайкалье // (Под ред. Н. В. Глотова. Л. А. Жуковой, Л. А. Животовского) Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 38 - 45.

20. Малюченко О. П., Политов Д. В., Белоконь Ю. С. Аллозимная гетерозиготность и инбридинг в популяциях кедрового стланика // Ломоносов. Москва: Московский государственный университет, 1996.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 183 страницах и включает следующие разделы: «Введение», «Обзор литературы», «Материалы и методы», «Результаты и обсуждение», «Заключение», «Выводы», «Список литературы», «Приложения». Работа содержит 20 таблиц в тексте и 4 в Приложениях, и 51 рисунок. Список литературы включает 216 литературных источников (из которых 145 на иностранном языке).

Благодарности. Автор считает своим приятным долгом выразить искреннюю признательность и благодарность научному руководителю Д.В. Политову за всестороннюю помощь и поддержку; С.Н. Горошкевичу, В.П. Ветровой, Е.С. Захарову, А.П. Ефимовой, Н.А. Еременко - за предоставленные образцы семян и вегетативных тканей использованных в данном исследовании образцов; М.М. Паленовой, Е.А. Мудрик, Т.А. Поляковой, Е.В. Игнатенко, С.Ю. Игнатенко, Г.А. Карпову, С.И. Лысикову – за помощь в сборе материала в экспедициях; М.М. Белоконь, Е.А. Петровой – за помощь при проведении лабораторных экспериментов. Автор благодарит Д.В. Политова, К.В. Крутовского, А.А. Поморцева, Е.А. Салменкову и М.М. Белоконь за ценные замечания и обсуждение в ходе подготовки рукописи.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Биологическое описание вида кедровый стланик, *Pinus pumila*

Кедровый стланик, *Pinus pumila* (Pallas) Regel, – широкоареальный вид семейства Сосновые (Pinaceae). Растение представляет собой кустарник высотой 1–4 метра. Хвоя голубовато-зеленого цвета длиной 4–7 см собрана в пучки по пять хвоинок, имеет слегка зазубренные края. Шишки длиной 3–5 см имеют характерную для кедровых сосен форму чешуй и удерживают семена после созревания (Рисунок 1). Семена – типичные «кедровые орешки» с плотной оболочкой, 5–8 мм в длину. Впервые вид был описан С. Палласом как разновидность *Pinus cembra* L. var. *pumila* Pall. 1784 году. В качестве самостоятельного вида, как *Pinus pumila* (Pall.) Rgl., описан в 1885 году Регелем (Комаров, 1927; Тихомиров, 1949; Бобров, 1987; Хоментовский, 1995).

Большинство сосен, за редкими исключениями, представляют собой прямостоячие деревья с хорошо развитым основным стволом. Настоящей кустарникоподобной жизненной формой часто без центрального ствола, но с мощными многочисленными ветвями, обладают только два представителя рода *Pinus* – сосна горная, *P. mugo* Turra, из подрода *Pinus*, обитающая в горных ландшафтах Европы (Карпаты, Татры, Альпы), и *P. pumila* (Mirov, 1967; Farjon, 1984). Кустарниковая форма позволяет этим видам хорошо адаптироваться в условиях обитания субальпийского пояса на границе леса и вершинных гольцов. Ветви стланика с наступлением морозов полегают под снег на землю, что помогает снизить риски гибели особей от низких температур. Еще одной адаптивной особенностью вида является способность к укоренению полегающих ветвей. При наличии достаточного пространства одна особь может разрастаться и достигать в диаметре нескольких десятков метров, при этом более старая центральная часть куста отмирает. Ввиду этих особенностей очень сложно определить границы каждой отдельной особи в составе плотных зарослей.

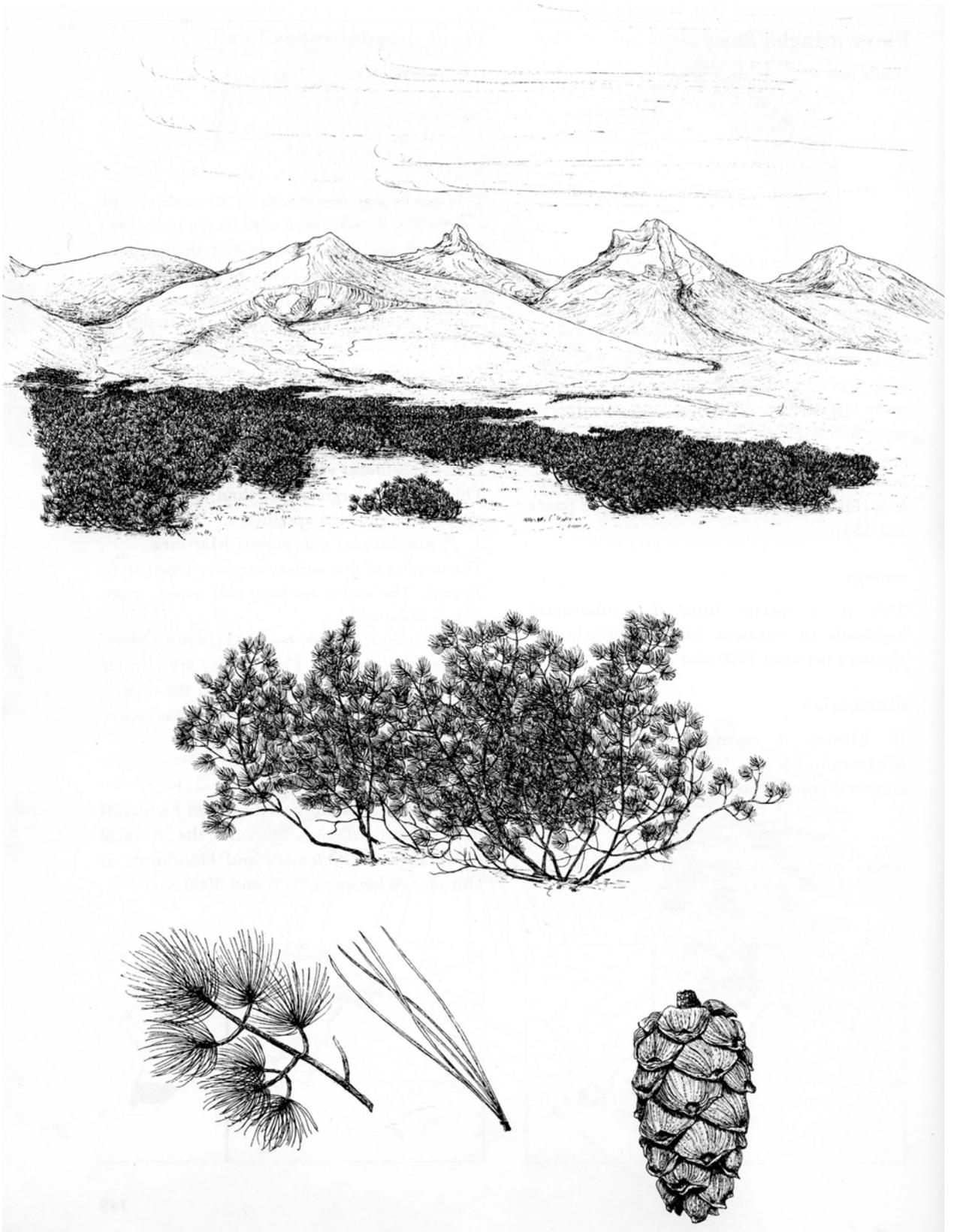


Рисунок 1 – Кедровый стланик, *Pinus pumila* (Pallas) Regel: форма растения, хвоя, шишка и вид типичных зарослей в подгольцовом поясе (из Farjon, 1984).

Согласно современной систематике, вид относят к секции *Quinquifolia* подрода *Strobus* (Gernandt *et al.*, 2005). По особенностям строения шишек (женских мегегаметофитов) и их расположения относительно ветвей стланик определяют в особую группу кедровых сосен вместе с четырьмя другими видами – сосной кедровой сибирской, *P. sibirica* Du Tour, сосной кедровой европейской, *Pinus cembra* L., сосной кедровой корейской, *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc., и сосной белоствольной, *P. albicaulis* Engelm. Более ранние систематики выделяли эту группу в отдельную подсекцию *Cembrae* секции *Strobus* на основании наличия крупных семян без крылатки и шишек, которые полностью не раскрываются в зрелом состоянии (Critchfield, Little, 1966; Бобров, 1978; Critchfield, 1986, Price *et al.*, 1998). Однако монофилетическое происхождение кедровых сосен, и, соответственно, валидность выделения подсекции *Cembrae* не было поддержано последующими молекулярно-генетическими данными (Liston *et al.*, 1999, 2003; Gernandt *et al.*, 2005; Tsutsui *et al.*, 2009; Wang, Wang, 2014; Hao *et al.*, 2015). Недавние исследования с использованием транскриптомных данных подтверждают правомерность выделения кедровых сосен в отдельную подсекцию *Cembrae* (Jin *et al.*, 2021).

По определению В.Н. Моложникова (1975), ареал *Pinus pumila* - типичный ангаро-пацифический. Он простирается от озера Байкал на западе, до Тихоокеанского побережья Евразии, Корякии, Камчатки, Приморья, Курильских и Японских островов. За исключением небольшой области в Маньчжурии (северо-восточный Китай), континентальная часть ареала стланика лежит в пределах территории России (Рисунок 2). Северо-западная граница ареала в Якутии проходит вдоль рек Витим, Лена до севера Верхоянского хребта. Северо-восточный предел обитания стланика находится в бассейне р. Майн (притока Анадыря) на севере Чукотского автономного округа. Континентальная часть ареала ограничена побережьями Охотского и Японского морей. На юге тихоокеанской области стланик достигает Сихотэ-Алиня и северной части Корейского полуострова. Южная

граница ареала проходит по хр. Малый Хинган, в Забайкалье до южного берега оз. Байкал. Островная часть ареала включает в себя острова Хонсю и Хоккайдо, Сахалин, Кунашир, Итуруп, Парамушир и северные Курилы. (Тихомиров, 1949, Хоментовский, 1995). Современный ареал кедрового стланика занимает площадь около 35 млн. га, а его эдификаторная часть – около 25 млн. га (Крылов и др., 1983). В пределах своего ареала стланик обитает в условиях подгольцового, субальпийского пояса горной растительности или в равнинных редколесьях в составе смешанных древостоев со светлохвойными и мелколиственными деревьями, а также мелкими тундряными кустарниками. Главными лимитирующими факторами для распространения вида являются климатические условия. Стланик требует высокого уровня влажности и наличия постоянного снежного покрова в холодный период. Этим фактором определяется его северная граница – экотон зон горной тундры и арктической пустыни. Другим важным фактором, лимитирующим распространение стланика в различные биотопы, является степень освещенности. Вид плохо растет во втором ярусе в смешанных с прямостоячими деревьями биотопах темнохвойной тайги (Хоментовский, 1995). В местах совместного произрастания на побережье озера Байкал и в Южном Забайкалье стланик, находясь во втором ярусе под покровом сибирской кедровой сосны, пребывает в угнетенном состоянии и не может плодоносить (Моложников, 1975; Петрова и др., 2007; Петрова и др., 2012).

В то же время сам стланик создает непригодные условия для роста других видов под его покровом, создавая плотное затенение (до 10%) и вследствие этого плохое прогревание почвы. Кроме того, он способен повышать кислотность почвы в месте произрастания за счет накопления в надпочвенном слое хвойного опада и недостаточного его разложения. Под пологом стланика способны выживать только некоторые виды мелких кустарников, почти не растут мхи и лишайники. Стланик обладает очень плотной и смолистой древесиной. Эта черта способствует устойчивости к

поражению насекомыми – деструкторами древесины и грибами, но, с другой стороны, этим же обусловлена слабая пожароустойчивость зарослей стланика (Берман, Важенин, 2014).

Многие исследователи отмечают долговечность стланика (по некоторым оценкам до 1000 лет) и практически не ограниченную способность к росту (Тихомиров, 1949, Гроссет, 1959, Моложников, 1975, Хоментовский, 1995). Однако долговечность стланиковых сообществ ограничена за счет пожаров, вызванных различными факторами (чаще всего антропогенным влиянием), поэтому возраст «обычного» куста в «обычном» насаждении не превышает 200–300 лет. Дендрохронологические исследования показали, что в условиях, где пожары не происходят, задокументированный возраст отдельных особей стланика может превышать 850 лет, что, по мнению авторов, не является пределом (Важенин, 2000; Берман, Важенин, 2014).

Высокая экологическая пластичность позволяет *Pinus pumila* заселять разнообразные местообитания, часто обедненные и не приспособленные для роста других древесных растений. При этом стланик нередко выступает как вид-пионер, способный одним из первых заселять вулканические почвы, пожарища и пустоши, образовавшиеся в результате сдвигов грунта. Стланик устойчив к кислым почвам, способен расти на почвах со значениями pH от 5.5 до 3. За счет поверхностной корневой системы и стелящейся формы стланик может обитать даже в местах, где зеркало вечной мерзлоты поднимается до глубины 40 см (Fukui *et al.*, 2008). Это позволило ему заселить области вечной мерзлоты, где не могут выжить другие древесные виды, кроме лиственницы Каяндера, *Larix cajanderi* Mayr. Лиственница Каяндера, являясь чаще всего прямостоячим деревом, также не требовательна к условиям произрастания и имеет ряд приспособлений для выживания в условиях мерзлоты – поверхностную корневую систему и способность иногда образовывать стелющуюся форму. Кустарниковые формы *L. cajanderi* были обнаружены в экстремальных условиях в северной

части ареала (Николин, Якшина, 2019). Как и кедровый стланик, лиственница Каяндера – долгоживущий вид. Ее возраст может достигать 800 лет (Кабанов, 1977).

Крупные, как и у других кедровых сосен, семена стланика богатые белками и жирами служат высокоэнергетическим кормовым ресурсом для птиц и млекопитающих. В плотных зарослях кедрового стланика отмечено высокое разнообразие мелких грызунов и особенно птиц (Нечаев, 2013). Шишки кедрового стланика – легкодоступная и высококалорийная пища для медведей, соболей, белок и бурундуков.

Применение вида в хозяйственной деятельности человека незначительно. Древесина стланика плохо поддается обработке и используется в основном в качестве топлива, или поделок. В медицине используют эфирные масла, живицу (смолу) и получаемый из нее скипидар. Семена стланика богаты жирами - содержание кедрового масла в ядрах орешков до 56%. Из семян получают кедровое молочко, богатое белками, жирами и витаминами (Шретер, 1975). Препараты из хвои и семян богаты биологически-активными веществами. Ведутся многочисленные исследования веществ, входящих в состав растений кедрового стланика. Рассматриваются возможности применения стланика в ландшафтном дизайне и озеленении (Орлова и др., 2019). На основании особенностей роста и формирования растений кедрового стланика, как первого заселяющего каменные осыпи древесного вида, разработан метод датировки времени обвалов при землетрясениях по дендрохронологическим данным в сочетании с радиоуглеродным анализом (Важенин, 2000).

1.2 Особенности размножения, распространения семян и формирования насаждений

Как и другие сосны, *P. pumila* – ветроопыляемый вид. Пыльца хвойных имеет воздушные мешки, которые являются приспособлениями для обеспечения разлета на значительные расстояния. Дистанция разноса пыльцы

при благоприятных условиях может достигать десятков и даже сотен километров. Однако при неблагоприятных условиях, таких как безветрие, высокая влажность воздуха, высокая плотность древостоя, разлет пыльцы ограничен несколькими сотнями или даже десятками метров от материнского дерева (Удра, 1988). Оплодотворение происходит на второй год после опыления. Полное формирование зародышей и созревание семян завершается только к осени второго года (Третьякова, 1990). Ввиду отсутствия механизмов самостерильности у сосен в результате самоопыления могут образовываться здоровые семена. Обычно потомство состоит из семян, сформировавшихся в результате перекрестного и самоопыления. Для популяций кедровых сосен обычны показатели доли самоопыления от 0 до 25 % (Политов, Крутовский, 1990; Политов и др., 1992; Potenko, Velikov, 2001; Potenko, 2004). Для малочисленных изолированных популяций с выраженной родственной структурой этот показатель может быть выше. Например, в популяциях *P. cembra* из Карпат, где данный вид находится под угрозой исчезновения, доля самоопыления составляет: 30–35 % (Политов и др., 2007).

Семена кедрового стланика, как и других кедровых сосен, распространяются зоохорно (зоохория – распространение семян животными). Расположение развернутых вверх шишек на верхушках побегов и слегка приоткрытые, но удерживающие семена, семенные чешуи зрелых шишек являются адаптивными приспособлениями для склевывания птицами. Основной разносчик семян – кедровка, *Nucifraga caryocatactes* L., – птица из семейства Врановые (*Corvidae*). Ареалы представителей рода *Nucifraga* тесно связаны с ареалами некоторых видов сосен с крупными бескрылыми или функционально бескрылыми семенами. Кедровый стланик, корейская и сибирская кедровые сосны распространяются азиатским подвидами *N. s. macrorynchos*, *kamchatskensis*, *japonicus*. Семена европейской кедровой сосны разносит другой подвид, обитающий в Европе, *N. caryocatactes caryocatactes* (Lanner, 1990a, 1990b, 1996). Семена кедровых сосен – главный кормовой

ресурс для кедровок. Птицы собирают их в сезон созревания и запасают на зиму и последующую весну. Кедровки создают тайники размером от нескольких штук до нескольких десятков семян в различных местах на своем кормовом участке (под верхним слоем почвы, в пеньках, поваленных стволах, в расщелинах камней и т.п.). Как показали наблюдения за кедровкой в Альпах, одна птица за сезон способна запасти около 25 тысяч семян с территории до 15 км с перепадом высот до 700 м (Ulber *et al.*, 2004). В Северной Америке основной распространитель семян сосны белоствольной кедровка Кларка, *N. columbiana*, за сезон способна собрать и запасти по разным данным от 32 тысяч (Tomback, 1982) до 98 тысяч (Hutchins, Lanner, 1982) семян, а дистанция разноса может достигать до 22 км от исходного дерева (Tomback *et al.*, 1990). В урожайные годы кедровки запасают семян гораздо больше, чем необходимо для питания и вскармливания птенцов. Нередко кладовые служат источником пищи другим птицам, а также мелким и крупным млекопитающим, но часть запасов, особенно в урожайные годы, остается невостребованной и прорастает, образуя группы из нескольких сеянцев. Такие группы проростков описаны для всех кедровых сосен и других сосен с крупными семенами. Поскольку семена, из которых они проросли, часто бывают склеваны кедровкой на одном дереве, то внутри такой группы деревья оказываются полусибсами или сибсами (Carsey, Tomback, 1994; Schuster, 1994; Rogers *et al.*, 1999; Петрова и др., 2022).

1.3 Взаимоотношения с другими видами сосен подсекции *Strobi*

Современный ареал кедрового стланика частично пересекается с ареалами других видов подсекции *Strobi* (Critchfield, Little, 1966). Японские острова – зона симпатрии стланика и сосны мелкоцветковой. В горах *P. parviflora* обитает в лесном поясе, а *P. pumila* встречается в подлеске или на верхней границе леса. В горах Сихотэ-Алиня отмечено совместное произрастание стланика с корейской кедровой сосной, *P. koraiensis*. На обширном пространстве перекрытия ареалов *P. pumila* с *P. sibirica* от

побережья озера Байкал до хребтов Станового нагорья также встречаются места совместного произрастания этих двух видов.

На основании морфологических и генетических данных подтверждена гибридизация стланика с сосной мелкоцветковой (Sato, 1993a, 1993b, 1995; Watano *et al.*, 1996). Естественный гибрид *P. pumila* x *P. parviflora* получил название *Pinus hakkodensis*. В некоторых локальностях эти сосны способны образовывать гибридные комплексы, включающие не только представителей родительских видов и гибриды первого поколения, но и гибриды второго поколения и бэккроссы на родительские виды. В таких местах помимо «перемешивания» ядерной наследственности, происходит интенсивный разнонаправленный перенос генетической информации органельных геномов – с семенами распространяется митохондриальная ДНК (мтДНК), а с пыльцой – хлоропластная, хпДНК (Watano *et al.*, 1995, 1996, 2004; Senjo *et al.*, 1999). В некоторых ботанико-географических исследованиях на основании морфологических данных двух гербарных образцов отмечается наличие *P. parviflora* в популяциях *P. pumila* на островах Итуруп и Кунашир (Орлова, 2000, Урусов, Чипизубова, 2000). Однако, наличие сосны мелкоцветковой на о. Кунашир не было подтверждено маршрутными исследованиями С.Н. Горошкевича, проведенными в 2004 г., в том числе и в месте сбора гербарного образца (Горошкевич С.Н. : [сайт]. URL: <http://kedr.forest.ru>).

Несмотря на то, что область перекрытия ареалов *P. pumila* и *P. koraiensis* охватывает весь Сихотэ-Алинь, маршрутные исследования в местах их совместного обитания показали отсутствие каких-либо признаков гибридизации. Отмечено несовпадение сроков цветения и значительный интервал между ними (Горошкевич и др., 2007).

Упоминания о возможных гибридах стланика и сибирской кедровой сосны встречались в литературе многократно (Сукачев, 1929; Поздняков, 1952; Галазий, 1954; Моложников, 1975). Однако предположения о массовой гибридизации категорически отвергались многими исследователями (например, Бобров, 1978; Коропачинский, Милютин, 2006). Практически

одновременно была выявлена возможность гибридизации и описаны гибриды в зоне перекрывания ареалов в нескольких локальностях на побережье Байкала (Горошкевич, 1999) и, с применением аллозимных маркеров, получено первое генетическое доказательство межвидовой гибридизации (Политов и др., 1998; Politov *et al.*, 1999). В дальнейшем массовая гибридизация была обнаружена и достаточно подробно изучена в местах совместного произрастания сибирской кедровой сосны и стланика на восточном побережье оз. Байкал (Баргузинский заповедник), в дельте Верхней Ангары, в Южном Забайкалье (гора Алханай, Могойтуйский хребет Хэнтей-Чикойского нагорья), по всей горной системе Станового хребта до Алданского нагорья на крайнем северо-востоке зоны перекрывания ареалов (Петрова и др., 2007, 2012; Васильева и др., 2010; Goroshkevich, 2004, Goroshkevich *et al.*, 2008; Petrova *et al.*, 2008, 2018; Белоконь и др., 2022).

Отсутствие репродуктивных барьеров среди сосен в пределах подрода *Strobis* рода *Pinus* хорошо документировано (Critchfield, 1986, Mirov, 1967). Обнаружена естественная гибридизация в зонах перекрывания ареалов (Andresen, Steinhoff, 1971; Sato, 1993a, b, 1995; Watano *et al.*, 1996; Politov *et al.*, 1999; Goroshkevich, 2004). Опыты по искусственной гибридизации позволили получить множество гибридных форм, в том числе и трансконтинентальных гибридов (Титов, 1977, 1988; Bingham, 1972; Bingham *et al.*, 1972; Blada, 1992, 1994, 2000; Critchfield, Kinloch, 1986; Fowler, Heimbürger, 1969; Kriebel, 1972; Mirov, 1967; Vasilieva, Goroshkevich, 2018). Было показано, что в условиях дендрариев возможна даже непреднамеренная гибридизация. В условиях ботанического сада был задокументирован случай естественной гибридизации между сосной гималайской, *P. wallichiana*, и мексиканской белой сосной, *P. ayacahuite*, ареалы которых находятся на разных континентах (Dallimore, Jackson, 1948, цит. по Mirov, 1967). Гибридизационные события, по-видимому, имели значительное влияние на формирование современных видов сосен (Горошкевич и др., 2010; Syring *et al.*, 2007; Tsutsui *et al.*, 2009; Wang, Wang, 2014).

1.4 Происхождение *P. pumila* и формирование современного ареала

В литературе, посвященной истории возникновения и становления стланика как вида, существуют различные точки зрения на его происхождение. По мнению Б. А. Тихомирова, местом происхождения *P. pumila* следует считать древний материк Ангарида (Тихомиров, 1949). Некоторые авторы считали, что стланик является разновидностью сибирской кедровой сосны либо произошел от нее относительно недавно в плейстоцене (Удра, 1978; Крылов и др., 1983). Другая группа авторов склонялась к происхождению стланика от сосны мелкоцветковой, *P. parviflora*, на Японских островах (Комаров, 1927; Харкевич, 1984 цит. по Хоментовский, 1995; Critchfield, 1986). Согласно гипотезе гибридного происхождения, стланик мог возникнуть вследствие гибридизации между сибирской кедровой сосной и сосной мелкоцветковой (в свою очередь возникших от общего предка, возможно в плиоцене или раннем плейстоцене), которая могла происходить во времена одного из плейстоценовых климатических оптимумов. В пользу этой гипотезы приводят следующие аргументы: стланик обладает рядом морфологических черт и филогенетических признаков, которые сближают ее с каждым предположительно «предковым» видом, *P. pumila* свободно скрещивается и образует плодовитое гибридное потомство и с *P. parviflora*, и с *P. sibirica*. (Горошкевич и др., 2010). Однако современные филогенетические исследования представляют картину возникновения *P. pumila* и других видов подсекции *Strobi* несколько по-другому.

Согласно сравнительному исследованию сосен подсекции *Strobi*, основанному на анализе изменчивости аллозимов, ближайшим видом к *P. pumila* можно считать *P. koraiensis* (Политов, 1989, 2007; Крутовский и др., 1990; Гончаренко и др., 1992b; Крутовский, Политов, 1992; Политов и др., 1992; Krutovskii et al., 1994, 1995; Белоконь и др., 1998; Гончаренко, 1999; Белоконь, 2007). Другие кедровые сосны не столь близки к стланику. Те же

данные показывают значительное сходство *P. pumila* с североамериканскими видами, особенно с *P. albicaulis* (Белоконь, 2007; Политов, 2007).

По результатам изучения последовательностей мтДНК, стланик и корейская кедровая сосна кластеризуются совместно с американскими соснами, отдельно от сибирской и европейской кедровых сосен, которые кластеризуются с азиатскими соснами (Gernandt *et al.*, 2005). Анализ последовательностей хпДНК дает противоположную картину – *P. pumila* относится к линии евроазиатских видов (*cembra*, *sibirica*, *koraiensis*, *armandii*, *wallichiana*, *kwantungensis*, *parviflora* и североамериканская *albicaulis*) секции *Strobis* (Tsutsui *et al.*, 2009). На основании филогенетических построений, включающих данные о последовательностях хлоропластной, митохондриальной и некоторых генов ядерной ДНК, секция *Quinquefolia* подрода *Strobis* обособилась около 48.25 млн лет назад (Hao *et al.*, 2015). Позже произошел раздел на подсекции. Данные по хп- и мтДНК подтверждают монофилию секции *Quinquefoliae* и ее возникновение в период с середины олигоцена (мт-линии) по начало миоцена (хп-линии). Подсекция *Strobi* монофилетична по хпДНК и полифилетична по мтДНК – часть ее представителей (*sibirica*, *cembra*, *parviflora*, *armandii*, *wallichiana*) имеют мтДНК, характерную для представителей подсекций *Gerardianae* и *Krempfianae*, обитающих в Юго-восточной Азии (Wang, Wang, 2014). Расхождение общей линии мтДНК по-видимому произошло в Юго-Восточной Азии ещё до разделения на подсекции в середине олигоцена. В результате, у части видов мтДНК сходна с типично азиатскими видами из сестринских подсекций, а у других - американских и азиатских – отдельная, характерная только для представителей подсекции *Strobi*.

Период интенсивного видообразования внутри подсекции *Strobi* совпадает с геологическими и климатическими изменениями в эпоху миоцена. Ее представители претерпевали значительные изменения ареалов в ходе чередования оледенений и потеплений. Некоторые виды распространялись в северо-восточном направлении, достигали Северной

Америки, далее распространялись и дивергировали там, ареалы сокращались и расширялись, происходила неоднократная интрогрессивная гибридизация (Нао *et al.*, 2015) в ходе которой происходил захват мтДНК у американских видов. Таким образом, современная картина происхождения видов *Strobi* представляет собой хороший пример ретикулярной (сетчатой) эволюции.

Новейшее исследование по реконструкции филогении видов рода *Pinus* на основании анализа последовательностей транскриптомов 1662 генов, с применением палеоклиматических и топографических данных, показало, что около 90% существующих видов сосен возникли в миоцене (неогеновая редиверсификация). Причиной возникновения большого числа новых видов стали изменения топографии рельефа и климатические сдвиги, в частности изменения индекса аридности в различных регионах (Jin *et al.*, 2021). Согласно результатам этого исследования группа кедровых сосен - *P. pumila*, *P. cembra*, *P. sibirica*, *P. koraiensis* и *P. albicaulis* – имеет монофилетическое происхождение и является сестринской по отношению к другой группе сосен из Юго-Восточной Азии. Разделение этих двух групп произошло не позже, чем 28–23 млн. лет назад. Данные, полученные ранее с применением аллозимов в качестве генетических маркеров, также определяют кедровые сосны как монофилетическую группу (Белоконь, 2007; Политов, 2007).

По мнению П. А. Хоментовского (1995), проанализировавшего различные гипотезы происхождения и формирования ареала *P. pumila* и сопоставившего палеогеологические, палеоклиматические и палеоботанические данные, стланик оформился как самостоятельный вид не позже середины плиоцена. Согласно современной датировке стланик и белоствольная сосна разделились раньше, еще в миоцене около 22–16 млн лет назад (Jin *et al.*, 2021). «По климату происхождения и предпочтения кедровый стланик ... принадлежит к бореальным среднегорным влаголюбивым видам, вытесненным в те широтные, высотные и прибрежные местаобитания, где он сейчас растет более теплолюбивыми конкурентами в благоприятные для них геологические эпохи. Зональность его произрастания

коррелирует с геоклиматической динамикой Земли в целом» (Хоментовский, 1995). Возникнув и распространившись на континенте, кедровый стланик проник на Камчатку с севера через Чукотку, а затем попал (по-видимому был занесен птицами) на острова Шумшу и Парамушир. На Сахалин, Южные Курильские и северные Японские острова вид попал из южной континентальной части ареала во время климатических изменений, вызывавших понижения уровня океана. В ледниковые эпохи ареал стланика фрагментировался до отдельных прибрежных популяций и горных долин, защищенных от экстремальных перепадов температур и сохраняющих необходимый уровень влажности. Большинство плейстоценовых рефугиумов находилось в восточной части ареала – Камчатка, Японские острова, Сихотэ-Алинь. Динамика ареала *P. pumila* в четвертичный период подтверждается палеогеологическими и палеоботаническими данными по развитию растительности Евразии (Binney *et al.*, 2009) и Дальнего Востока (Kremenetski *et al.*, 1998, Krestov, 2003).

1.5 Хвойные как объект генетического анализа

Хвойные обладают рядом преимуществ для генетического анализа. Взрослое растение является диплоидным организмом, размножающимся половым путем с образованием большого количества семян. Зародыши семян образуются в результате оплодотворения яйцеклетки привнесенным с пылью спермием. Образование эндосперма (мегагаметофита) хвойных происходит без оплодотворения, поэтому он остается гаплоидным. В результате формирования яйцеклетки и эндосперма из одной гаплоидной материнской мегаспоры путем митотического деления генотипы у них идентичны. Анализируя отдельно гаплотип эндосперма и генотип зародыша семени, можно получить информацию и о материнском, и об отцовском вкладе. Кроме того, анализ гаплотипов нескольких эндоспермов от одного дерева позволяет установить его генотип по сегрегации аллельных

вариантов. Эта особенность позволяет изучать сразу два поколения без длительного ожидания результатов скрещивания.

1.6 Применение молекулярно-генетических маркеров в популяционно-генетических исследованиях хвойных

В современной литературе по изучению генетической изменчивости хвойных используются различные классы генетических маркеров. Геномы хвойных имеют рекордно большие размеры, содержат большое количество повторяющейся ДНК и мобильных генетических элементов (Ahuja, Neale, 2005), поэтому их полное секвенирование и аннотация требуют значительных ресурсов. На сегодняшний день опубликованы геномы только двенадцати видов хвойных – четырех видов елей (европейской, *Picea abies* (L.) Karst; белой, *P. glauca* (Moench) Voss; ситхинской, *P. sitchensis* (Bong.) Carrière, и ели Энгельмана, *P. engelmannii* Parry ex Engelm); псевдотсуги Мензиса, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco; пихты белой, *Abies alba* Mill.; двух видов лиственниц (сибирской, *Larix sibirica* Ledeb., и японской, *L. kaempferi* (Lamb.) Carrière); четырех сосен (сахарной, *Pinus lambertiana* Douglas; белоствольной, *P. albicaulis* Greville & Balfour; ладанной, *P. taeda* L., и китайской красной, *P. tabuliformis* Carrière). Ведутся работы по завершению аннотации ядерных геномов сосны кедровой сибирской и лиственницы сибирской (Бондар, 2023). Геномные исследования позволяют быстро и эффективно разрабатывать генетические маркеры для индивидуальной идентификации особей и характеристики генофондов популяций и видов, осуществлять поиск белок-кодирующих последовательностей, ассоциированных с важными признаками.

Работы по сравнению хлоропластных и митохондриальных геномов видов рода *Pinus* позволили прийти к пониманию эволюции не только путем дивергенции предковых форм, но и путем межвидовой гибридизации, что в итоге привело к уточнению современной систематики (Gernandt *et al.*, 2005; Tsutsui *et al.*, 2009; Wang, Wang, 2014; Hao *et al.*, 2015).

Для изучения на популяционно-генетическом уровне необходимы исследования большого числа особей из большого числа популяций. Основные требования к генетическим маркерам: наличие полиморфизма в популяции, Менделевское наследование (моногоенный контроль признака), кодоминантное наследование, простое выявление вне зависимости от стадии жизненного цикла или влияния среды, высокая воспроизводимость и возможность сопоставления результатов между исследовательскими группами.

По локализации в геноме и типу наследования генетические маркеры разделяют на цитоплазматические (оргanelьные), к которым относят последовательности митохондриальной и хлоропластной ДНК, и ядерные. Цитоплазматические маркеры у большинства представителей семейства Pinaceae наследуются унипарентально: хпДНК – со спермиями пыльцы, а мтДНК – с яйцеклетками (Neale, Sederoff, 1989; Mogensen, 1996; Petit, Vendramin, 2007). Такой тип наследования позволяет отслеживать распространение пыльцы и семян. Данные, полученные на основании частот встречаемости определенных вариантов мт- и хпДНК, наряду с ядерными маркерами, позволяют реконструировать эволюционную историю и пути расселения видов на ареалах (например, Gömöry *et al.*, 2004; Höhn *et al.*, 2009; Gugerli *et al.*, 2009; Richardson *et al.*, 2011; Semerikova *et al.*, 2011; Мудрик и др., 2015; Tollefsrud *et al.*, 2015; Semerikov *et al.*, 2011; Semerikov *et al.*, 2018; Semerikov *et al.*, 2019; Shuvaev *et al.*, 2023), а также изучать межвидовую гибридизацию (см. выше).

Ядерные маркеры, в отличие от цитоплазматических, наследуются бипарентально и, в случае кодоминантного наследования, дают широкие возможности для анализа полиморфизма в популяциях. Ядерные микросателлитные локусы используются в популяционной генетике сосен уже около 25 лет. Преимущества этого класса маркеров состоят в их селективной нейтральности, высоком полиморфизме, относительно высокой представленности в геноме, хорошей воспроизводимости результатов на

уровне вида или ближайших видов. Микросателлитные локусы в исследованиях популяций хвойных широко применяются для идентификации особей, их потомства, анализа скрещиваний, паспортизации насаждений.

Микросателлитные маркеры разработаны для ряда мягких сосен: *P. strobus* (Echt *et al.*, 1996; 1999), *P. cembra* (Salzer *et al.*, 2009), *P. koraiensis* (Yu *et al.*, 2012), *P. sibirica* (Белоконь и др., 2016), *P. albicaulis* (Lea *et al.*, 2018). С их помощью проводятся исследования структуры популяций, межпопуляционной изменчивости, системы скрещивания и родства особей в популяциях (Marquardt, Epperson, 2004; Rajora *et al.*, 2000; Walter, Epperson, 2004; Mehes *et al.*, 2009; Dzialuk *et al.*, 2014; Орешкова и др., 2014; 2017). Разработанные для определенного вида микросателлитные локусы позволяют проводить оценку разнообразия на внутривидовом уровне, и довольно хорошо применимы в случае сравнительно небольших ареалов (Rajora *et al.*, 2000; Marquardt, Epperson, 2004; Walter, Epperson, 2004). Если ареал вида протяженный, то за счет высокой частоты мутаций во фланкирующих последовательностях (области присоединения праймеров) микросателлитных локусов в отдельных популяциях неизбежно возникают неамплифицирующиеся нуль-аллели. По этой же причине применение набора микросателлитных локусов, разработанных для одного вида возможно только для эволюционно ближайших видов. Например, хорошие результаты были достигнуты в оценке генетической изменчивости популяций *P. strobus* и *P. monticola* на основании изменчивости 15 локусов, разработанных для *P. strobus* (Mehes *et al.*, 2009). Тестирование шести локусов для *P. strobus* на пяти видах сосен из Мексики (*P. flexilis*, *P. strobiformis*, две разновидности *P. ayacahuite*, *P. chiapensis*) показало, что от четырех до шести из них пригодны для дальнейшего использования на этих видах (Villalobos-Arámbula *et al.*, 2014). В исследовании генетического разнообразия популяций *P. cembra* были применены семь локусов, разработанных для данного вида, а также три локуса из 13 предварительно протестированных разработанных для *P. strobus* (Dzialuk *et al.*, 2014). В

работе, посвященной сравнению западносибирских популяций *P. sibirica*, обитающих в различающихся биотопах, были использованы шесть локусов, разработанных для *P. cembra* (филогенетически ближайшего вида). По трем из них наблюдался значимый недостаток гетерозигот за счет присутствия в них нуль-аллелей (Орешкова и др., 2014).

Применение разработанных для представителей другого рода или подрода микросателлитных локусов сталкивается с еще более серьезными трудностями. Так, например локусы, разработанные для *P. strobus*, не амплифицировались у семи видов подрода *Pinus*, а также у псевдотсуги и ели белой (Echt *et al.*, 1999). Тестирование 96 ядерных микросателлитных локусов, разработанных для *P. pinaster* и *P. taeda* (подрод *Pinus*), для применения их в анализе распространения пыльцы в насаждениях *P. koraiensis* позволило отобрать только 13 локусов с 3–6 аллелями в каждой (Feng *et al.*, 2010).

Классическими маркерами для популяционно-генетических исследований хвойных вот уже на протяжении 50 лет служат изоферменты (аллозимы) – класс белков основных метаболических путей, представляющих собой множественные молекулярные формы ферментов, отличающиеся по составу и физико-химическим свойствам и контролируемые отдельными генами. Полиморфизм, наблюдаемый в популяциях, возникает за счет аминокислотных замен, в результате которых белковые молекулы изменяют свою структуру, заряд и иногда сродство к субстрату. Эти изменения легко выявляются методом электрофореза с последующим гистохимическим окрашиванием. Следует отметить, что по некоторым оценкам только $\frac{1}{4}$ нуклеотидных замен отражается в изменении электрофоретической подвижности белка в геле. (Delgado *et al.*, 2002). Среди преимуществ метода электрофореза изоферментов можно отметить высокую производительность и хорошую воспроизводимость результатов. При помощи аллозимов изучена генетическая структура множества видов из разных филогенетических групп. Этим маркерам свойственна ортология, что позволяет проводить

сравнительный анализ на разных уровнях организации от отдельных организмов и популяций до видов и родов. Аллозимы, обладая высокой универсальностью, могут быть использованы без предварительной разработки и описания.

Описанная изменчивость для видов рода *Pinus* в пределах подродов носит универсальный характер по числу кодирующих локусов (Подогас и др., 1991; Шурхал и др., 1991; Shurkhal et al., 1992; Подогас, 1993), а также на уровне подродов - по набору наиболее часто встречающихся аллелей. (Крутовский и др., 1990; Гончаренко, Силин, 1997; Гончаренко, 1999; Белоконь, 2007; Политов, 2007 и др.), и эти результаты хорошо воспроизводимы.

На изменении частот аллельных вариантов аллозимных локусов в различных популяциях и на разных стадиях жизненного цикла можно изучать влияние отбора. Для многих видов сосен было подтверждено возрастание аллозимной гетерозиготности в ряду «зародыши семян – сеянцы – молодые деревья – взрослые деревья», что может объясняться элиминацией инбредного потомства, как менее приспособленного к условиям среды обитания, а также отбором в пользу гетерозигот (балансирующим отбором) (Динамика популяционных генофондов..., 2004). Показана связь аллозимной гетерозиготности как на организменном, так и на популяционном уровне, с устойчивостью к поражению паразитами и вредителями. Например, исследование, проведенные на большом числе семейных групп *Pinus albicaulis* показали, что более гетерозиготные молодые и взрослые деревья меньше поражаются возбудителем пузырчатой ржавчины *Cronartium ribicola*, по сравнению с менее гетерозиготными инбредными группами (Bower, Aitken, 2011).

В исследованиях системы скрещивания и уровней инбридинга ядерные микросателлитные и изоферментные локусы могут применяться наравне и дают сходные оценки (см. например, Мудрик и др., 2010; Mehes et al., 2009; Орешкова и др., 2014; Орешкова и др., 2017).

Анализ пространственного распределения генетического разнообразия многих древесных пород затрудняют огромные ареалы видов. Реальные генетические данные получаются обычно для небольшого числа выборок, от 3–5 до 2–3 десятков. Чаще всего приходится собирать популяционно-генетический материал вдоль имеющихся путей сообщения, что приводит к лишенной научного обоснования схеме сбора, не учитывающей высоты над уровнем моря, экологических условий и т.д. Прогресс в данной области наметился в результате развития методов ГИС-технологий. В последнее время стало возможно получить интегрированную геногеографическую картину с помощью построения цифровых карт, на которые наносятся реальные значения признаков, а там, где точек нет или они редки, программа интерполирует значения и отображает на карте в виде окрашенных различными цветами контуров, ограниченных изолиниями (Генофонд и геногеография народонаселения, 2003; Кошель, 2012). Для некоторых видов хвойных в пределах Российской Федерации были получены распределения генотипов и генетической изменчивости на ареалах (Состояние лесных генетических ресурсов в мире, 2012; Политов, Белоконов, 2022).

Генетическая изменчивость стланика изучается различными авторами на протяжении нескольких десятилетий, однако имеющиеся публикации посвящены отдельным регионам и охватывают небольшие фрагменты ареала (Гончаренко и др., 1992, Малюченко и др., 1998, Tani *et al.*, 1996, 1998), либо включают единичные популяции из разных частей ареала (Наконечная и др., 2010). Подробных исследований, затрагивающих большое число популяций со всего ареала, пока мало. Кроме того недостаточно изучены факторы формирования и поддержания высоких уровней генетического разнообразия внутри популяций.

Восточная часть ареала стланика вызывает интерес контрастными условиями обитания. С одной стороны, климат Тихоокеанской области способствует высокому снежному покрову и за счет высокой влажности снижает воздействие экстремально низких температур на севере. С другой

стороны, активная вулканическая деятельность на Камчатке и Курильских островах способствует быстрому изменению состава почв и растительного покрова, вплоть до его полного обновления. Кедровый стланик, как с одной стороны пионерный, а с другой – эдификаторный вид, выступает основой для воссоздания экосистемы. Быстрое в эволюционно масштабе восстановление зарослей стланика на разрушенных участках растительности после пожаров и вулканической деятельности, а также расселение вида в более высокие пояса в горных районах и в меридиональном направлении на север прогнозируется в условиях глобального потепления и, при этом медиатором высокой скорости миграции являются кедровки, способные переносить семена на значительные расстояния за один сезон.

Потенциал изучения стланика и его сообществ еще далеко не исчерпан. В современных условиях высокой скорости глобальных климатических изменений, нарушения среды обитания многих видов животных и растений возрастает интерес к изучению экосистем и механизмов поддержания их стабильности (Алтухов, 1995, 2003; Динамика популяционных генофондов..., 2004). Кедровый стланик – важнейший компонент горных бореальных, субальпийских и субарктических экосистем, обеспечивающий их биоразнообразие и стабильность. Изучение популяционно-генетического разнообразия, путей его формирования и механизмов поддержания важно для понимания динамики ареала в условиях меняющейся среды. Особый интерес к восточной части вызван самыми изменчивыми условиями климата, вулканизмом, изменениями рельефа. Кроме того, в этой области ареала отсутствует важный фактор, влияющий на генетическую структуру западной части ареала стланика – в Тихоокеанском регионе нет симпатрии, и соответственно гибридизации, с сибирской кедровой сосной, а вся адаптивная радиация происходит за счёт собственного генофонда вида.

Таким образом, анализ литературы показал, что генетическая структура популяций кедрового стланика остаётся недостаточно изученной в восточной части ареала, что обуславливает необходимость настоящего исследования.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Растительный материал

В исследовании были использованы сборы семян и вегетативных тканей от взрослых деревьев кедрового стланика из 42 популяций. Названия, сокращенные обозначения, численности выборок и их географическое расположение приведены в Таблице 2.1.1 и на Рисунке 2. Формируя материал для данного исследования, мы старались максимально подробно представить популяции восточной части ареала. Выборки из Якутии и Забайкалья использованы для изучения распределения частот аллелей на ареале. Популяции из Прибайкалья, Забайкалья и популяция Алдан из южной Якутии, хотя и находятся в области пересечения ареалов кедрового стланика с сибирской кедровой сосной, гибридными не являются.



Рисунок 2 – Ареал *Pinus pumila* и географическое расположение мест взятия выборок кедрового стланика.

Большинство выборок из восточной части ареала, а также выборка Мамай (Прибайкалье), представлены сборами семян от взрослых деревьев. Из каждой популяции собирали материал от не менее 16, а обычно от 20–30 особей. Такие сборы позволяли оценивать и сравнивать генетическую изменчивость двух поколений – взрослых особей и их потомства (зародыши семян), а также оценивать параметры системы скрещивания.

Популяция Майн (Чукотка) представлена массовым сбором шишек, собранных рандомизированно от не менее 30 особей. Поэтому в нашем исследовании использованы генотипы зародышей семян ($N=75$) из 37 шишек. Выборка Сохондо (Забайкалье) также представляет собой сбор семян от 34 деревьев. В исследовании мы использовали по 2 зародыша от дерева ($N=68$).

Популяция Облачная (Сихотэ-Алинь) представлена индивидуальным сбором семян от 36 деревьев. Однако, ввиду несформированности зародышей из-за недостаточной зрелости семян, в этой популяции удалось получить только генотипы взрослых деревьев.

Выборки Марково (Чукотка), Снежная (Сихотэ-Алинь), пять выборок из Амурской области представляют собой индивидуальные сборы вегетативных почек. Популяции из других частей ареала кедрового стланика также представлены сборами вегетативных почек от отдельных деревьев.

Материалом для исследования гибридизации стланика и сибирской кедровой сосны послужили образцы тканей вегетативных почек взрослых растений из девяти выборок включавших представителей обоих видов и особей, морфологически определенных как гибриды. В Таблице 2.1.2 приведены их географическое положение и видовой состав. Выборки *P. sibirica* «Ленск» и *P. pumila* «Большое Токо» и «Сегян-Кюэль» находятся вне зоны перекрывания ареалов и были привлечены в данное исследование в качестве эталонных чистых.

Для анализа клоновой структуры популяции кедрового стланика в окрестностях п. Кюбюме Оймяконского улуса Республики Саха (Якутия) ($63^{\circ}24'$ с.ш., $140^{\circ}43'$ в.д.) были собраны образцы вегетативных почек от 17 отдельных особей, представляющих собой одноствольные формы, и 12 разросшихся куртин с числом стволов от двух до пяти (39 образцов).

Таблица 2.1.1 – Изученные выборки, их географическое положение и численность (N)

Название выборки	Код	Координаты	Географическое положение	N (деревья)	N (семена)
Марково	MP	64°41' с.ш. 170°24' в.д.	Чукотский АО, Анадырский район, окрестности с. Марково	24	– *
Майн	МЙ	63°40' с.ш. 169°52' в.д.	Чукотский АО, северо-восток Пенжинского хребта, долина р. Майн	37	75
Пенжина	ПЕ	62°28' с.ш. 166°08' в.д.	Камчатский край. Корякский округ, правый берег р. Пенжины, 8 км ниже по течению (к западу) от пос. Каменское	22	131
Тиличики	К22	60°26' с.ш. 166°03' в.д.	Камчатский край, Олюторский р-н, окрестности с. Тиличики	30	162
Белоголовая	К10	56°12' с.ш. 157°15' в.д.	Камчатский край, п-ов Камчатка, р. Белоголовая	23	174
Студеная	К9	55°52' с.ш. 160°00' в.д.	Камчатский край, р. Студеная, на юго-запад от Ключевской сопки	18	144
Эссо	ЭС	55°58' с.ш. 158°35' в.д.	Камчатский край, центральная часть п-ова Камчатка, окрестности. пос. Эссо	34	274
Уксичан	К1	55°46' с.ш. 158°34' в.д.	Камчатский край, центральная часть п-ова Камчатка, р. Уксичан	30	182
Быстрая-2	К2	55°45' с.ш. 158°39' в.д.	Камчатский край, центральная часть п-ова Камчатка, р. Быстрая (выб. 2)	30	180
Быстрая-3	К3	55°44' с.ш. 158°40' в.д.	Камчатский край, центральная часть п-ова Камчатка, р. Быстрая (выб. 3)	30	180
Узон	К5	54°27' с.ш. 160°02' в.д.	Камчатский край, вулк. Узон	30	197
Кабан	КБ	53°27' с.ш. 158°44' в.д.	Камчатский край, юг п-ова Камчатка, нац. Природный парк «Налычево», верхнее течение р. Левая Налычева, г. Кабан	27	234
Авача	К4	53°18' с.ш. 158°45' в.д.	Камчатский край, ю.-в. склон Корякской сопки (Авача)	30	240
Вачкажец	ВЧ	53°05' с.ш. 157°53' в.д.	Камчатский край, юг п-ова Камчатка, подножие г. Вачкажец, восточный склон	42	331
Курильское оз.	К27	51°31' с.ш. 157°07' в.д.	Камчатский край, юг п-ова Камчатка, сев. берег оз. Курильское	30	176

Продолжение Таблицы 2.1.1

Название выборки	Код	Координаты	Географическое положение	Продолжение Таблицы 2.1.1	
				N (деревья)	N (семена)
Парамушир	ПАР	50°42' с.ш. 156°07' в.д.	Сахалинская обл., о. Парамушир, окрестности г. Северо-Курильска	30	180
Вершина	ВЕК	43°58' с.ш. 145°44' в.д.	Сахалинская обл. о. Кунашир, южная часть. Вершина вулкана Менделеева.	23	138
Гейзеры	ГЗК	44°00' с.ш. 145°44' в.д.	Сахалинская обл. о. Кунашир, южная часть. Фумарольные поля на северном склоне вулкана Менделеева	23	138
Болото	БОК	43°54' с.ш. 145°38' в.д.	Сахалинская обл. о. Кунашир, южная часть. Серноводский перешеек: между оз. Песчаным и тихоокеанским побережьем	16	93
Кипящее	КПК	43°51' с.ш. 145°28' в.д.	Сахалинская обл. о. Кунашир, южная часть. Озеро Кипящее в кальдере вулкана Головнина. 130-135 м над ур. м.	22	132
Бамбучник	ББК	43°50' с.ш. 145°30' в.д.	Сахалинская обл., о. Кунашир, южная часть. Заросли курильского бамбучка (<i>Sasa kurilensis</i>) в кальдере вулк. Головнина	27	162
Кунашир	КУН	43°53' с.ш. 145°30' в.д.	Сахалинская обл. о. Кунашир, южная часть. Внешний и внутренний склоны кальдеры вулкана Головнина.	40	320
Кварциты	КВС	46°50' с.ш. 143°00' в.д.	Сахалинская обл., юг о. Сахалин, южная часть Сусунайского хребта, гора Медика	27	171
Охотское	ОХС	46°40' с.ш. 143°25' в.д.	Сахалинская обл., юг о. Сахалин, окрестности с. Охотское. Перешеек между Охотским морем и оз. Тунайча	21	127
Облачная	ОБЛ	43°41' с.ш. 134°11' в.д.	Приморский край, Чугуевский р-н, гора Облачная (хр. Сихотэ-Алинь, южная часть)	36	–
Снежная	СНЖ	43°43' с.ш. 134°25' в.д.	Приморский край, гора Снежная, НП «Зов тигра», окрестности с. Ясное, Архиповка (хр. Сихотэ-Алинь, южная часть)	47	–
Амурская обл.-1	АМ1	54°54' с.ш. 124°33' в.д.	Амурская обл. южный отрог западной части хр. Тукурингра (Тындинский р-н)	34	–
Зейский заповедник-1	ЗЕ1	54°02' с.ш. 127°02' в.д.	Амурская обл. южный склон восточной части хр. Тукурингра (Зейский заповедник)	31	–
Зейский заповедник-2	ЗЕ2	53°56' с.ш. 127°14' в.д.	Амурская обл. южный склон восточной части хр. Тукурингра (Зейский заповедник)	29	–
Зейский заповедник-3	ЗЕ3	54°03' с.ш. 127°14' в.д.	Амурская обл. северный склон восточной части хр. Тукурингра (Зейский заповедник)	31	–

Название выборки	Код	Координаты	Географическое положение	Окончание Таблицы 2.1.1	
				N (деревья)	N (семена)
Амурская обл.-5	АМ5	53°03' с.ш. 132°08' в.д.	Амурская обл., центральная часть хр. Джагды (Селемджинский р-н), перевал Лукачек	29	–
Батагай	БГЯ	67°50' с.ш. 135°02' в.д.	Республика Саха (Якутия), Верхоянский р-н, Батагайская термокарстовая котловина	69	–
Жиганск	ЖИЯ	66°46' с.ш. 123°22' в.д.	Республика Саха (Якутия), Жиганский р-н, окрестности с. Жиганск	36	–
Балагаччы	БВЯ	64°13' с.ш. 122°22' в.д.	Республика Саха (Якутия), Вилюйский р-н, окрестности с. Балагаччы	50	–
Сегян-Кюёль	СКЯ	64°00' с.ш. 130°18' в.д.	Республика Саха (Якутия), Кобяйский р-н, окрестности п. Сегян-Кюёль, Верхоянский хр.	33	–
Томпо	ТПЯ	62°56' с.ш. 137°12' в.д.	Республика Саха (Якутия), Томпонский р-н, ручей Томпорок	37	–
Оймякон	ОЙЯ	63°18' с.ш. 142°24' в.д.	Республика Саха (Якутия), Оймяконский р-н, окрестности с. Ючюгей	22	–
Алдан	АЛЯ	58°27' с.ш. 125°25' в.д.	Республика Саха (Якутия), Алданский р-н, окрестности г. Алдан, гора Белая	41	–
Большое Токо	БТЯ	56°16' с.ш. 130°32' в.д.	Республика Саха (Якутия), Нерюнгринский р-н, оз. Большое Токо	34	–
Баунт	БОЗ	55°14' с.ш. 113°00' в.д.	Республика Бурятия, Баунтовский район, окр. оз. Баунт, гора Б. Хаптон	28	–
Сохондо	СХЗ	49°41' с.ш. 111°05' в.д.	Забайкальский край, Сохондинский заповедник, гора Сохондо	34	68
Мамай	ММЗ	51°23' с.ш. 104°48' в.д.	Иркутская обл., Кабанский р-н, хр. Хамар-Дабан, гора Мамай	22	132

Примечание: * – использовались диплоидные вегетативные ткани

Таблица 2.1.2 – Расположение, фенотипическая видовая идентификация и численности изученных выборок кедровых сосен из Якутии

Название выборки	Координаты	Географическое положение	Численность и видовая идентификация
Ленск	60°43' с.ш. 114°54' в.д.	Ленский р-н, окрестности г. Ленск	26 особей <i>P. sibirica</i> без признаков гибридности
Олёкминск	60°23' с.ш. 120°26' в.д.	Олёкминский р-н, окрестности г. Олёкминск	20 особей <i>P. sibirica</i> без признаков гибридности
Алдан	58°20' с.ш. 125°17' в.д.	Алданский р-н, 5 км от г. Алдан, окрестности п. Ленинский	56 особей <i>P. sibirica</i> без признаков гибридности 15 особей, определенных как гибриды 25 особей <i>P. pumila</i> без признаков гибридности
Алдан 2	58°34' с.ш. 125°28' в.д.	Алданский р-н, окрестности п. Ленинский, вдоль дороги на Якокут	41 особь <i>P. sibirica</i> , у одного дерева отмечены признаки гибридности
Алдан 3*	58°27' с.ш. 125°25' в.д.	Алданский р-н, окрестности г. Алдан, Белая гора	41 особь <i>P. pumila</i> без признаков гибридности
Томмот	58°58' с.ш. 126°16' в.д.	Алданский р-н, окрестности п. Томмот	45 особей <i>P. sibirica</i> , признаки гибридности отмечены у двух деревьев 20 особей <i>P. pumila</i> без признаков гибридности
Каталах	58°15' с.ш. 126°18' в.д.	Алданский р-н, южнее п. Томмот	30 особей <i>P. pumila</i> , признаки гибридности отмечены у одного дерева
Большое Токо*	56°16' с.ш. 130°32' в.д.	Нерюнгринский р-н, окрестности озера Большое Токо (Токко)	34 особи <i>P. pumila</i> без признаков гибридности
Сегян-Кюёль*	64°00' с.ш. 130°18' в.д.	Кобяйский р-н, окрестности п. Сегян-Кюёль	33 особи <i>Pinus pumila</i> без признаков гибридности

Примечание: * – данные выборки использованы в других частях работы и обозначены в таблице 2.1: Алдан 3 - АЛЯ; Большое Токо – БТЯ; Сегян-Кюёль – СКЯ.

2.2 Хранение материала и подготовка образцов

Образцы хранили в холодильнике при $t^{\circ} = +4^{\circ}\text{C}$. Семена предварительно не проращивали. Каждое семя препарировали, удаляя семенные оболочки, часть эндосперма и целый зародыш помещали в соседние лунки платы для гомогенизации. Образцы растирали при охлаждении в 50 мкл 0.05 М Трис-НСl буфера (рН 7.7) с помощью гомогенизатора со стеклянным пестиком до получения однородного гомогената. Вегетативные почки подвергались обработке немедленно после поступления в лабораторию. Экстракты вегетативных тканей готовили в 50 мкл 0.05 М Трис-НСl буфера (рН 7.5), содержащего 0.05% β -меркаптоэтанола и 3% растворимого поливинилпирролидона (PVP-360) с добавлением сухого нерастворимого поливинилпирролидона (Polyclar AT, "Serva", Германия) в объеме, равном объему ткани. Гомогенаты замораживали при $t^{\circ} = -18^{\circ}\text{C}$, что улучшало экстракцию ферментов. Подготовленные образцы размораживали непосредственно перед нанесением в гель.

2.3 Электрофоретическое разделение изоферментов

Электрофоретическое разделение изоферментов проводили в 13% крахмальном геле, используя горизонтальные гелевые блоки толщиной 8–12 мм. В работе использовали картофельный крахмал, частично гидролизованный по методике Смитиса (Smithies, 1955). Гомогенаты вносили в стартовые лунки гелевого блока на бумажных фитилях (Whatman 3M). Разделение изоферментов каждого образца проводили одновременно в трех буферных системах.

Буферная система А – трис-цитратная (Konnert, Maurer, 1995): электродный буфер содержит 18 г/л трис, 10 г/л лимонной кислоты, рН 7.4; гелевый буфер готовится разведением электродного 1:10; или морфолин-цитратная (Clayton, Tretiak, 1972): электродный буфер содержит 8.4 г/л лимонной кислоты, 3.72 г/л ЭДТА-На и 12–18 мл/л N-(3-аминопропил)-

морфолина, рН 7.2–7.8; гелевый буфер готовится разведением электродного буфера в соотношении 1:20.

Буферная система В – трис-ЭДТА-боратная (Markert, Faulhaber, 1965): электродный буфер содержит 10.9 г/л трис, 30.9 г/л борной кислоты и 7.44 г/л ЭДТА-Na, рН 8.6; гелевый буфер готовится разведением электродного 1:20.

Буферная система С – трис-цитрат-LiOH-боратная (Ridgeway *et al.*, 1970): электродный буфер содержит 1.54 г/л LiOH и 18.5 г/л борной кислоты, рН 8.1; гелевый буфер содержит 3.63 г/л трис и 0.97 г/л лимонной кислоты 1-водной, рН 8.5 и 1% объема электродного буфера.

Электрофорез проводили на протяжении 5.5–6 часов при $t^{\circ} = +4^{\circ}\text{C}$ с дополнительным охлаждением холодильными элементами. Условия электрофореза: буферные системы А и В – 15 мин при напряжении не более 80 V, далее стабилизировали по напряжению 170 V; буферная система С – 15 мин при силе тока не выше 35 mA, далее стабилизировали по напряжению 180 V. После электрофореза крахмальный блок делили на несколько горизонтальных срезов, каждый из которых окрашивали на соответствующий фермент.

2.4 Изученные изоферментные системы

Гистохимическое окрашивание гелевых срезов проводили согласно методикам, описанным ранее (Серов и др., 1977; Conkle *et al.*, 1982; Cheliak, Pitel, 1984; Гончаренко и др., 1989; Manchenko, 1994) с некоторыми модификациями. Ферменты ADH и GDH окрашивали на одном гелевом срезе, поскольку их выявление требует одинакового состава красящей смеси, за исключением субстратов, а изозимы значительно отличаются по электрофоретической подвижности (Политов, 1989). Так же совместно окрашивали SDH и FDH.

Изученные ферментные системы, их обозначения и номера по Классификации ферментов (Enzyme Nomenclature, 2024), число наблюдаемых и интерпретируемых независимых зон активности и буферные системы,

применявшиеся для их электрофоретического разделения, приведены в Таблице 2.4.

Таблица 2.4 – Ферментные системы, число кодирующих локусов и буферные системы, использованные для электрофоретического разделения

Фермент	Аббре-виатура	Номер по К.Ф.	Число локусов ¹	Буферная система ²
Алкогольдегидрогеназа	ADH	1.1.1.1	2	В
Формиатдегидрогеназа	FDH	1.17.1.9	1	В
Флюоресцентная эстераза (метилумбеллиферилацетатдеацетилаза)	FE	3.1.1.56	3 (-2) ¹	В
Глутаматдегидрогеназа	GDH	1.4.1.2	1	В, С
Глутаматоксалоацетаттрансаминаза (аспартатаминотрансфераза)	GOT	2.6.1.1	3	С, В
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	1	А
Менадионредуктаза	MNR	1.6.5.2	3 (-1) ¹	А
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	3	С, В
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37	4	А
Менадионредуктаза	MNR	1.6.5.2	3 (-1) ¹	А
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	6PGD	1.1.1.44	3	А
Фосфоглюкоизомераза (глюкозо-6-фосфатизомераза)	PGI	5.3.1.9	2	В
Фосфоглюкомутаза	PGM	5.4.2.2	2	В, А
Фосфоенолпируваткарбоксилаза	PEPCase	4.1.1.31	1	А
Сорбитолдегидрогеназа (идитолдегидрогеназа)	SDH	1.1.1.14	1	С
Шикиматдегидрогеназа	SKDH	1.1.1.25	2	А
Супероксиддисмутаза	SOD	1.15.1.1	4 (-2, -3, -4) ¹	В

Примечания: ¹ Для ферментов, у которых не для всех зон была возможна генетическая интерпретация, в скобках курсивом даны номера зон (в порядке от анода к катоду) и соответствующих локусов, взятых в дальнейший анализ (напр., для MNR «-1» соответствует локусу *Mnr-1*). ² См. раздел 2.3.

2.5 Анализ наследования аллозимных локусов

Генный контроль аллозимных локусов для группы кедровых сосен достаточно хорошо описан в ряде предыдущих работ (Крутовский и др., 1987; Гончаренко и др., 1989; Политов, 1989, 2007; Подогас, 1993; Белоконь, 2007). Обнаруживаемые при окраске на соответствующие ферменты зоны

активности рассматривались как контролируемые отдельными генными локусами в случае независимой сегрегации аллозимных вариантов. Выявленные зоны активности, как и кодирующие их локусы, нумеровали в соответствии с убыванием их электрофоретической подвижности. Наиболее частому для вида аллелю присваивали обозначение 100, остальные аллели обозначали в соответствии с относительной электрофоретической подвижностью контролируемых ими аллозимов. Например: зона активности MNR-1 контролируется локусом *Mnr-1* с аллелями *Mnr-1_103*, *Mnr-1_100*, *Mnr-1_90* и *Mnr-1_73*.

Для определения генотипа дерева анализировали не менее шести эндоспермов семян. Если расщепления не наблюдалось, дерево считалось гомозиготным. В отсутствие нарушений менделевской сегрегации вероятность правильной классификации гетерозиготы определяется по формуле:

$$P = 1 - 0.5^{k-1},$$

где k – число проанализированных эндоспермов (Morris, Spieth, 1978). Использование не менее шести эндоспермов позволяет выявить дерево-гетерозиготу с вероятностью 0.968 и выше.

Интерпретация генотипов в диплоидных вегетативных тканях и зародышах по ряду локусов (*Adh-2*, *Lap-2*, *Mdh-3*, *Mdh-4*) была затруднена из-за недостаточного разделения альтернативных вариантов по подвижности, высокой частоты «нуль»-аллеля (*Lap-2*) и наличия межлокусных гетеродимеров у АДН и МДН, поэтому в различных разделах данной работы использован неодинаковый набор локусов.

2.6 Выделение ДНК и анализ фрагмента *nad1 intron2* мтДНК

Тотальную ДНК выделяли из гомогенатов вегетативных почек, использованных для электрофоретического исследования аллозимов, с применением СТАВ (Doyle, Doyle, 1990). В качестве видоспецифичного митохондриального маркера использовали второй интрон локуса NADH-

дегидрогеназы-1 (*nad1* intron2), для которого длины ампликонов у стланика (2181 пн) и сосны кедровой сибирской (2530 пн) значительно различаются (Gugerli *et al.*, 2001) вследствие инсерции у последнего. Фрагмент *nad1* intron2 амплифицировали с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) со специфическими праймерами F: 5'– GCATTACGATCTGCAGCTCA – 3' R: 5'– GGAGCTCGATTAGTTTCTGC– 3'(Demasure *et al.*, 1995), используя их в конечной концентрации по 0.2 μ M каждого. Для проведения ПЦР применяли готовый набор реагентов GenePak® PCR Core (ООО «Лаборатория Изоген», Россия). Программа ПЦР-амплификации включала начальную денатурацию при 94°C в течение 4 мин, затем следовали 40 циклов: денатурация при 94°C – 45 с, отжиг при 60°C - 45 с, элонгация при 72°C – 45 с; и финальная инкубация 5 мин при 72°C. Амплифицированные фрагменты разделяли путём электрофореза в 1.5% агарозном геле в буфере TAE (трис-ацетат-ЭДТА) (Sambrook *et al.*, 1989).

2.7 Методы статистического анализа

На основании многолокусных генотипов деревьев с помощью компьютерных программ BIOSYS-2 (Swofford, Selander, 1981), POPGENE (Yeh *et al.*, 1998) и GenAlEx V.6.5 (Peakall, Smouse, 2006, 2012) рассчитывали частоты аллелей и стандартные показатели генетической изменчивости, в т. ч. значения наблюдаемой (H_o) и ожидаемой в предположении равновесия Харди–Вайнберга (H_E) гетерозиготностей, F -статистики (Wright, 1978), включая попарные значения доли межпопуляционной компоненты изменчивости в общей изменчивости F_{ST} между выборками, значения F_{ST} для регионов и тотальной выборки, стандартные генетические дистанции Нея D_N (Nei, 1972). Кластеризацию по методу невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA) и по методу ближайшего связывания (Neighbor Joining или NJ-метод) с оценкой бутстрэп-поддержки узлов ветвления проводили в модулях Seqboot, Gendist, Neighbor и Consense пакета программ PHYLIP v3.695 (Felsenstein, 1989), анализ дифференциации по методу многомерного

шкалирования (MDS) – в программе STATISTICA (StatSoft, 1998). Графическое представление результатов выполнено в программе STATISTICA (StatSoft, 1998).

Частоты аллелей аллозимных локусов рассчитывали для всех 42 выборок. Параметры внутрипопуляционной изменчивости и межпопуляционной дифференциации в восточной части ареала рассчитывались для 29 выборок с использованием генотипов взрослых деревьев *P. pumila*, предварительно исключив выборки, в которых материал дублировался с другими (ЭС и КУН). Популяционную структуру выборок оценивали по алгоритму байесовской кластеризации в программе STRUCTURE v.2.3.4 (Pritchard *et al.*, 2000) со следующими заданными параметрами: длина периода «разогрева» (burn-in) – 10000; количество MCMC повторов – 100000. Для каждого предполагаемого значения K (от 2 до 10) выполняли пять повторов. Использовали модель наследования Admixture и коррелированные частоты аллелей (correlated allele frequency), что обусловлено типом исходных данных (Falush *et al.*, 2003). Оценку оптимального числа K по методу Эванно (Evanno *et al.*, 2005) и визуализацию результатов осуществляли при помощи веб-сервиса CLUMPAK (Kopelman *et al.*, 2015).

Отнесение особей из зоны гибридизации в южной Якутии к гибридным классам проводили в программе NewHybrids 1.1_b3 (Anderson, Thompson, 2002) на основании генотипов по 22 аллозимным локусам. Оценку байесовской апостериорной вероятности принадлежности к конкретному гибриднему классу (вид 1, вид 2, гибриды F1 и F2, и поколение обратного скрещивания с видом 1 или видом 2) выполняли с использованием графического интерфейса и 300 000 повторов.

Для анализа родственных отношений использовали модельную выборку из Якутии (Кюбюме). В программе Coancestry (Wang, 2011) по методу Wang (Wang, 2002) для всех деревьев рассчитывали значения попарных коэффициента родства (WEst). Для групп особей в куртинах в

программе ML-Relate (Kalinowski *et al.*, 2006) с помощью методов максимального правдоподобия получены оценки родственных отношений (R) и оценена степень родства с уровнем значимости 0.05, позволяющая распределить пары особей по различным классам родственных отношений (например: родитель–потомок, сибсы, полусибсы или не имеющие родственных отношений).

Для анализа генетической изменчивости популяций на разных возрастных стадиях и параметров системы скрещивания использовали 11 выборок кедрового стланика. На основании наблюдаемых многолокусных генотипов зародышей от свободного опыления и материнских деревьев определяли соответствие наблюдаемого распределения генотипов теоретически ожидаемому из равновесия Харди–Вайнберга (χ^2 -тест), рассчитывали ожидаемую (H_E) и наблюдаемую (H_O) гетерозиготности, индекс фиксации Райта (Wright, 1965), ($F_{IS}=[H_E-H_O]/H_E$). Оценку параметров системы скрещивания (средние однолокусные (t_s) и многолокусные (t_m) оценки доли ауткроссинга) проводили с помощью программы MLTR 3.4 (Ritland, Jain, 1981; Ritland, 1983, 2002).

Распределение изменчивости на ареале изучали на материале из 32 выборок. Из общего файла были удалены три камчатские выборки К1, К2 и К3 из окрестностей села Эссо, которые частично дублируются выборкой ЭС. Также удалены три выборки с острова Кунашир из кальдеры вулкана Головнина (ББК, КПК и БОК), частично дублирующие материал выборки КУН, а выборки с вулкана Менделеева объединены в одну (ВМК). Выборки ОБЛ и СНЖ из Сихотэ-Алиня объединили ввиду их географической близости. Три выборки из Зейского заповедника также объединили в одну.

К данным для 32 исходных опорных точек, включающим географические координаты места сбора биологического материала и значение признака (частота аллеля, значение гетерозиготности и т. д.), с помощью пакетов *raster* (Hijmans, 2023) и *geodata* (Hijmans *et al.*, 2024) среды статистических вычислений R 4.1.3 (R Core Team, 2022) из базы

климатических данных WorldClim (Fick, Hijmans, 2017) для периода 1970–2000 гг. были получены значения 19 биоклиматических переменных и уровней осадков по месяцам с пространственным разрешением 2.5 минуты и проведен корреляционный анализ для определения возможных связей климатических переменных с параметрами генетической изменчивости.

При построении геногеографических карт использовалась разработанная в Институте общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН программа MDStudio2 (Евсюков и др., 1997; Генофонд и геногеография народонаселения, 2003) – свободно распространяемая программа для картографического анализа популяционно-генетических данных, а также других количественных признаков, распределенных в географическом пространстве. В основе анализа лежат методы построения непрерывных географических полей с помощью интерполяции, а также методы математической трансформации и статистического анализа географических распределений.

Используя картографическую основу и файл 32 исходных опорных точек, включающий географические координаты места сбора биологического материала и значение признака (частота аллеля, значение гетерозиготности и т. д.), строили цифровые модели генного рельефа и создавали изолинейные карты распределения признака. Программа MDStudio2 позволяет снабжать получаемые карты дополнительными окнами легенды с отображением шкалы распределения значений, статистическими параметрами, масштабной шкалой и текстовыми комментариями.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Генетическая изменчивость кедрового стланика по аллозимным локусам

Интерпретация полученных в ходе исследования электрофоретических спектров аллозимов не отличалась от описанной ранее для кедровых сосен (Furnier *et al.*, 1986; Гончаренко и др., 1987; Крутовский и др., 1987; Yang *et al.*, 1989; Политов, 1989, 2007; Tomaru *et al.*, 1990; Гончаренко и др., 1991; Подогаас и др., 1991b; Гончаренко и др., 1992a; Гончаренко, Силин, 1997; Гончаренко, 1999; Гончаренко и др., 2000; Пирко, Коршиков, 2001; Белоконь и др., 2005; Великов, Потенко, 2006; Белоконь, 2007; Наконечная и др., 2010). На основании индивидуальных генотипов взрослых особей по 29 локусам были рассчитаны частоты аллелей в 42 выборках (Приложение А).

Алкогольдегидрогеназа (ADH). Локус *Adh-1* слабоизменчив – во всех выборках преобладает частый аллель *Adh-1_100*. Альтернативный аллель *Adh-1_105*, встречается с частотами не превышающими 5% в Амурской области и Якутии. Другой аллель *Adh-1_95* обнаружен в чукотской выборке Майн (МЙ), на о. Парамушир (ПАР) и в трех выборках из Амурской области. Его частота также не превышает 5%. Ввиду того, что белковые продукты генов, кодирующих алкогольдегидрогеназу образуют межлокусные гетеродимеры, интерпретация наблюдаемых электрофоретических спектров в зоне активности ADH-2 в случае диплоидной ткани была затруднена. Генотипы по локусу *Adh-2* были установлены только в тех выборках, где генотипы взрослых особей определялись по сегрегации аллелей в эндоспермах. Частый аллель *Adh-2_100* встречается во всех анализируемых выборках с частотами от 0.333 до 0.897. Следующий по относительной подвижности аллель *Adh-2_92* встречается в чукотской выборке МЙ, некоторых выборках п-ова Камчатка, на островах Парамушир, Кунашир, Сахалин и в забайкальской популяции Сохондо (СХЗ). Кроме того, обычным для большинства выборок восточной части ареала является аллель *Adh-2_87*. Второй по частоте встречаемости аллельный вариант *Adh-2_null* без

ферментативной активности отмечается почти во всех исследованных популяциях с частотами от 0.029 до 0.567 (Рисунок 3.1.1).

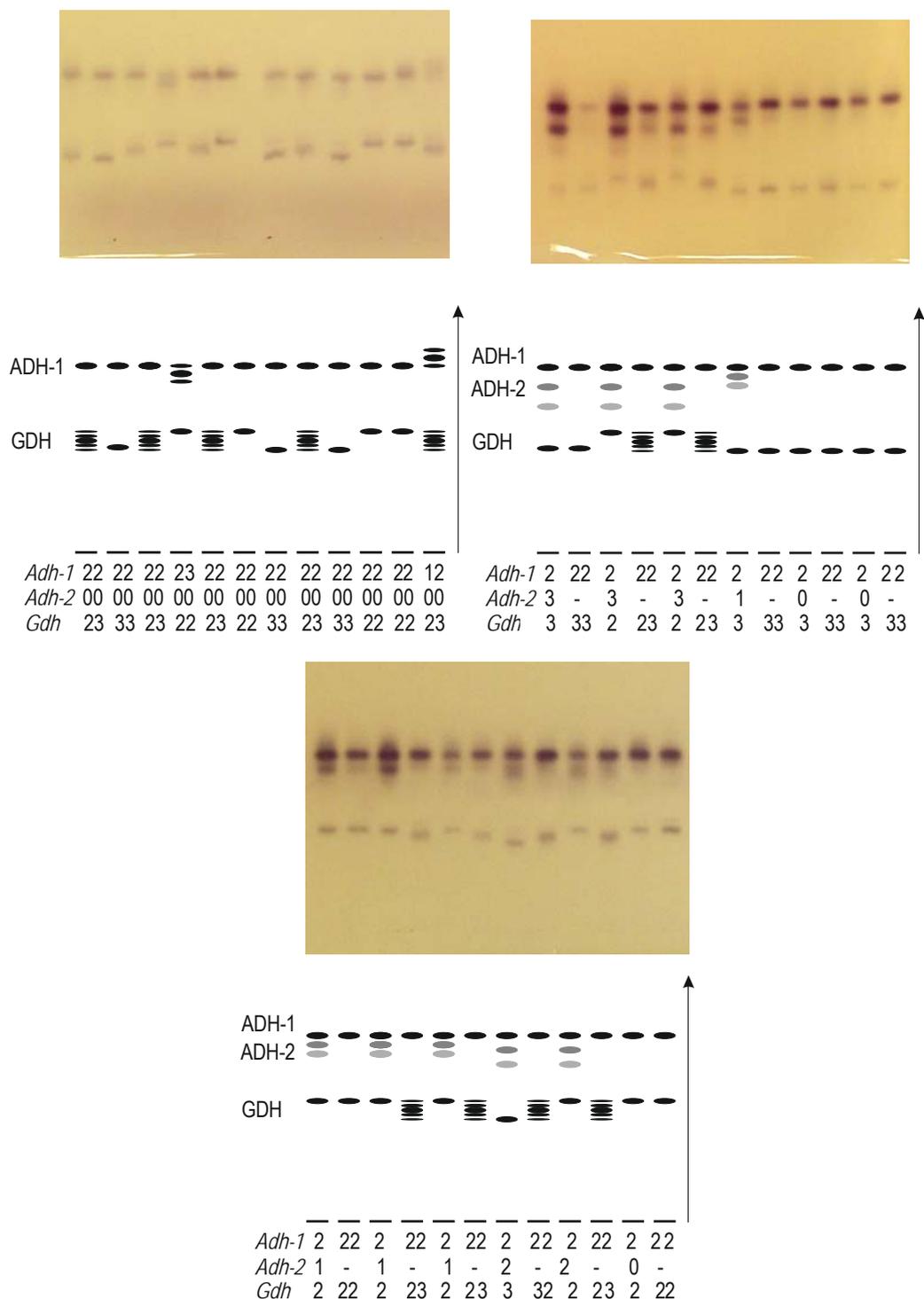


Рисунок 3.1.1 – Электрофоретические спектры алкогольдегидрогеназы и глутамат-дегидрогеназы из тканей вегетативных почек и семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Adh-1*: 1 – 105, 2 – 100, 3 – 95 ; *Adh-2*: 1 – 100, 2 – 87, 3 – 80; 0 – null; *Gdh*: 1 – 117; 2 – 100; 3 – 86.

Формиатдегидрогеназа (FDH). Одна зона активности формиатдегидрогеназы представлена продуктами четырех аллелей. Вариант *Fdh_100* преобладает во всех выборках. Редкий аллель *Fdh_120* отмечен только в трех выборках из Якутии. Вариант *Fdh_73* также встречается на незначительных частотах в якутских выборках и популяции ОБЛ. Аллель *Fdh_56* отмечен как редкий в популяции Алдан (АЛЯ) из южной Якутии, а его частота в забайкальских популяциях достигает 0.295 (Рисунок 3.2).

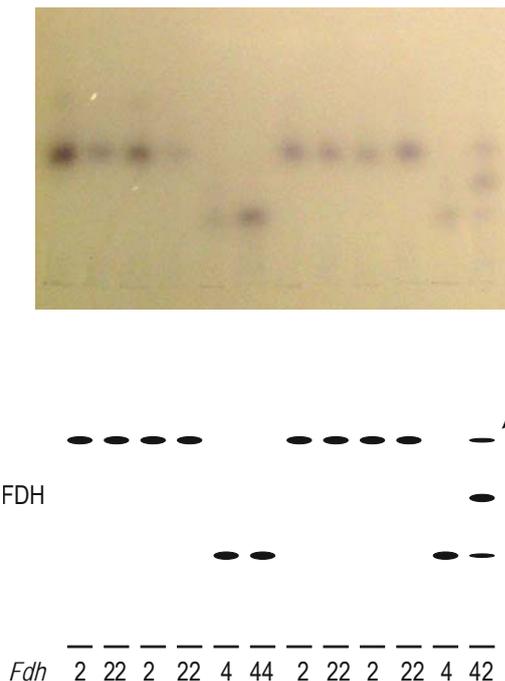


Рисунок 3.1.2 – Электрофоретические спектры формиатдегидрогеназы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Fdh*: 2 – 100, 4 – 56.

Флюоресцентная эстераза (FE). В зоне активности FE-2 выявлены аллозимы с относительными подвижностями 120, 113, 100, 80, а также отсутствие ферментативной активности – null. Обычные аллели *Fe-2_120* и *Fe-2_100* встречаются во всех изученных выборках. Варианты *Fe-2_113*, *Fe-2_80* и *Fe-2_null* редкие (Рисунок 3.1.3).

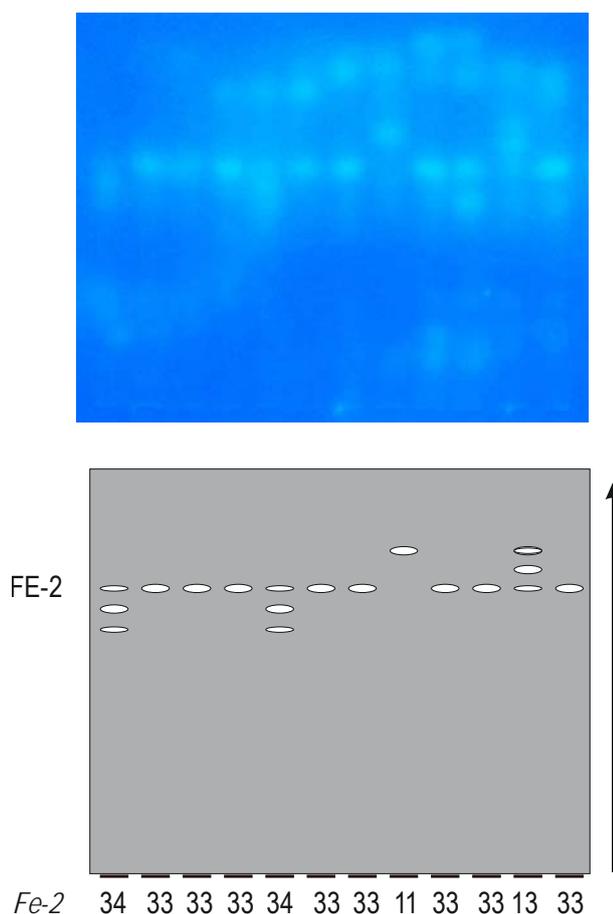


Рисунок 3.1.3 – Электрофоретические спектры флюоресцентной эстеразы из вегетативных тканей (почек). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Fe-2*: 1 – 120, 3 – 100, 4 – 80.

Глутаматдегидрогеназа (GDH). Локус *Gdh* представлен двумя частыми аллелями *Gdh_100* и *Gdh_86*, обнаруженными во всех выборках. Третий аллель *Gdh_132* встречается редко и только в отдельных выборках из континентальной части ареала (Рисунок 3.1.1).

Глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT). Три зоны активности GOT представлены изоферментами с димерной структурой и контролируются тремя локусами (Рисунок 3.1.4). Локус *Got-1* мономорфен в большинстве выборок. Аллель *Got-1_100* встречается повсеместно и близок к фиксации. Альтернативные аллели *Got-1_113*, *Got-1_104*, *Got-1_80*, *Got-1_65* встречаются редко и только в отдельных выборках. В локусе *Got-2* отмечены частый аллель *Got-2_100*, и альтернативный аллель *Got-2_114*, встречающийся реже, но во многих выборках (от 0.021 до 0.304). Максимальной частоты этот аллель достигает в выборках о. Кунашир. Кроме

того, в двух камчатских выборках Пенжина (ПЕ) и Вачкажец (ВЧ) отмечен аллельный вариант *Got-2_null* с отсутствием ферментативной активности на частотах менее 3%. Локус *Got-3* представлен семью аллелями. Аллели *Got-3_100* и *Got-3_255* встречаются на преобладающих частотах во всех изученных выборках. Третий по частоте встречаемости аллель *Got-3_140*. Остальные четыре варианта – *Got-3_370*, *Got-3_158*, *Got-3_25* и *Got-3_null* – выявлены только в некоторых выборках и их частота не превышает 5%.

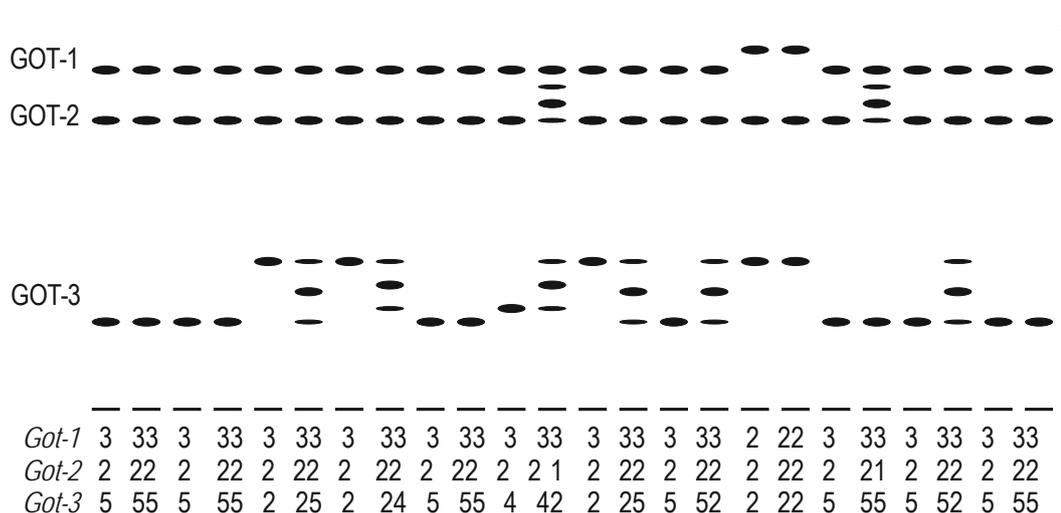
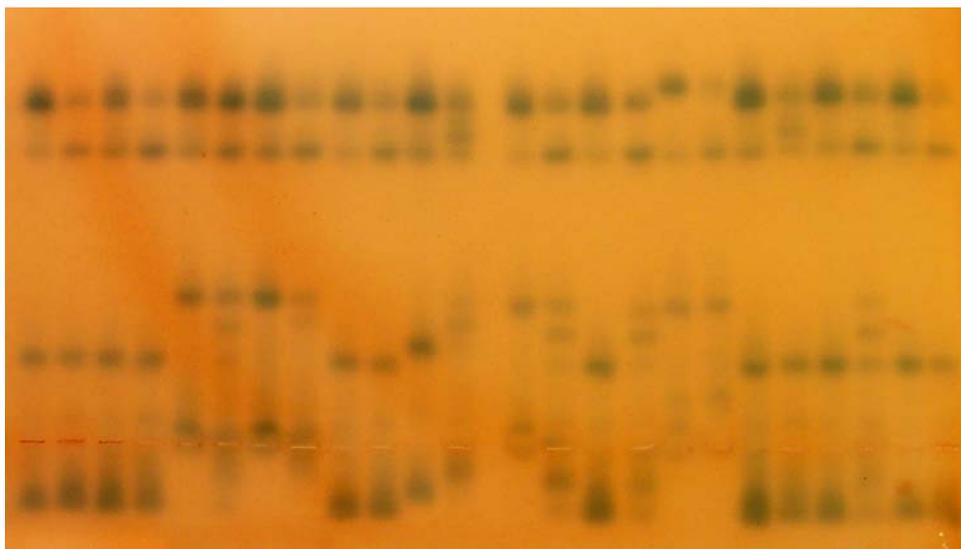


Рисунок 3.1.4 – Электрофоретические спектры глутаматоксалоацетаттрансаминазы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Got-1*: 2 – 104, 3 – 100; *Got-2*: 1 – 114, 2 – 100; *Got-3*: 2 – 225, 4 – 140, 5 – 100.

Изоцитратдегидрогеназа (IDH). Фермент представлен одной зоной активности локуса *Idh* с тремя аллельными вариантами. *Idh_100* фиксирован или близок к фиксации во всех исследуемых популяциях. Вариант *Idh_115* отмечен только в выборке Облачная (ОБЛ) с частотой 0.069. *Idh_85* встречается только в некоторых якутских и забайкальских популяциях, с частотой не превышающей 5% (Рисунок 3.1.5).

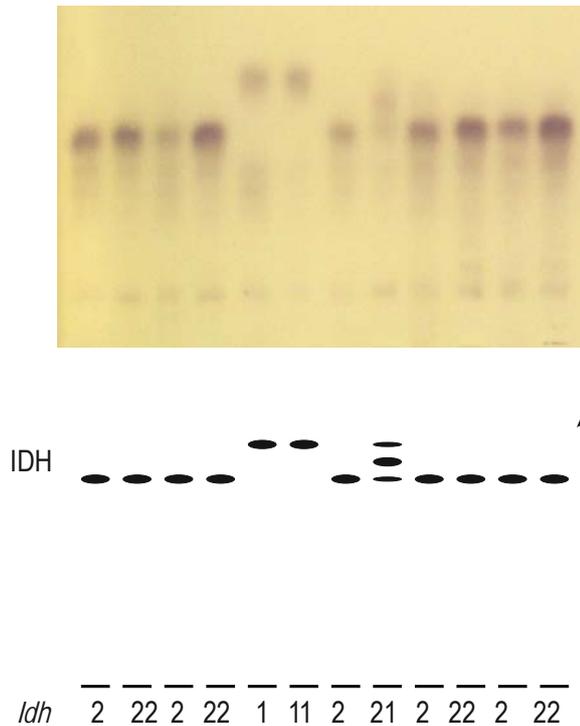


Рисунок 3.1.5 – Электрофоретические спектры изоцитратдегидрогеназы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Idh*: 1 – 115, 2 – 100.

Лейцинаминопептидаза (LAP). При специфической окраске на LAP выявляются три зоны активности, соответствующие трем локусам (Рисунок 3.1.6). Зона LAP-1 прокрашивается слабо и не подлежит четкой интерпретации. Две другие зоны активности контролируются независимыми локусами. В зоне LAP-2 отмечены два варианта с относительными подвижностями 100 и 97, а также вариант без ферментативной активности. Аллели *Lap-2_100* и *Lap-2_null* преобладают, аллель *Lap-2_97* встречается не во всех популяциях, достигая максимальной частоты 0.217 в одной из выборок острова Кунашир (ГЗК). В локусе *Lap-3* отмечены шесть аллельных вариантов. Наиболее частый аллель *Lap-3_100* во всех выборках преобладает

с частотой от 0.595 до 1. Два других аллеля *Lap-3_104* и *Lap-3_93* обычны для многих популяций. Аллель *Lap-3_97* достигает максимальной частоты в выборках Сихотэ-Алиня. Варианты *Lap-3_102* и *Lap-3_null* редки, их частоты не превышают 10 %.

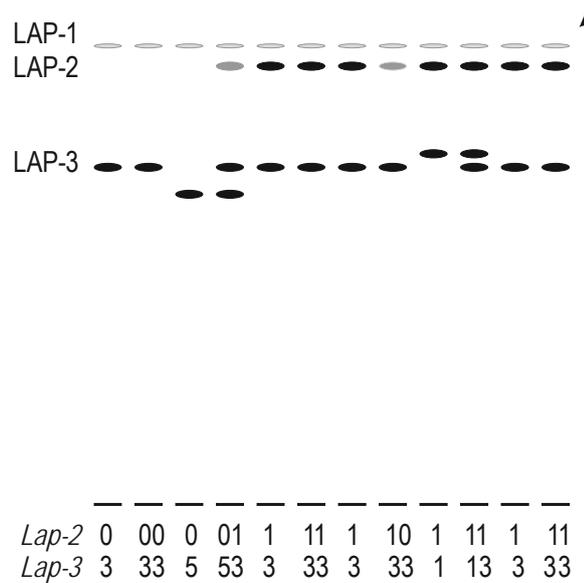
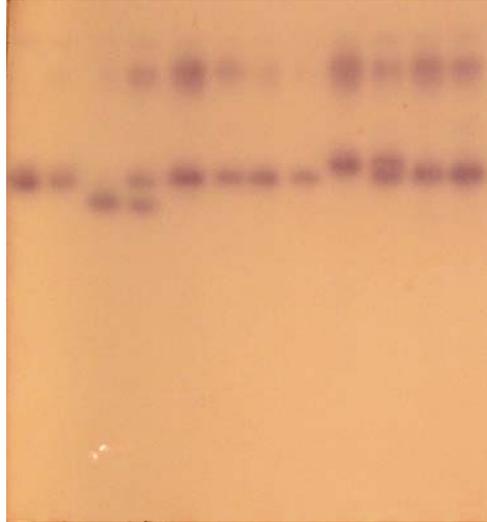


Рисунок 3.1.6 – Электрофоретические спектры лейцинаминопептидазы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Lap-2*: 1 – 100, 0 – null; *Lap-3*: 1 – 104, 3 – 100, 5 – 93.

Малатдегидрогеназа (MDH). Малатдегидрогеназа у кедрового стланика кодируется четырьмя локусами (Рисунок 3.1.7). Локус *Mdh-1* слабоизменчив. Во всех выборках преобладает аллель *Mdh-1_100* с частотой от 0.891 до 1, за исключением выборки с о. Парамушир, где частота *Mdh-1_100* достигает 0.650, а частота альтернативного аллеля *Mdh-1_86* – 0.350. В остальных выборках, где встречается аллель *Mdh-1_86*, его частота не превышает 5%, за исключением оз. Курильского (К27) (0.067) и двух выборок о. Кунашир (ВЕК и ГЗК) (0.109 в каждой). Вариант с отсутствием ферментативной активности *Mdh-1_null* отмечен только у одного дерева в гетерозиготном состоянии в выборке ПЕ. В локусе *Mdh-2* выявлено шесть аллелей, наиболее частые из которых *Mdh-2_100*, *Mdh-2_120* и *Mdh-2_112*. Частота аллелей *Mdh-2_140* и *Mdh-2_80* не превышает 12%. Аллельный вариант *Mdh-2_73* чаще встречается в камчатских выборках, с частотой до 0.222, и реже в других частях ареала. Интерпретация изменчивости в диплоидных образцах (вегетативные ткани) по локусам *Mdh-3* и *Mdh-4* была затруднена ввиду димерной структуры контролируемых ими ферментов и образования межлокусных димеров между зонами активности MDH-1 и MDH-3. В локусе *Mdh-3* встречаются три аллеля. *Mdh-3_100* частый во всех выборках (от 0.796 до 1). Аллель *Mdh-3_103* встречается значительно реже и преимущественно в восточной части ареала, достигая максимальной частоты в одной из камчатских выборок (0.204). *Mdh-3_85* был обнаружен в генотипе только одного дерева с о. Кунашир (БОК). Локус *Mdh-4* высокополиморфный. Четыре аллеля *Mdh-4_120*, *Mdh-4_110*, *Mdh-4_100* и *Mdh-4_85* обычны для большинства выборок. Аллель *Mdh-4_150* встречается с небольшими частотами в разных частях ареала, не обнаружен на о-вах Парамушир и Кунашир. Вариант *Mdh-4_40* отмечен только в выборке ЭС, а *Mdh-4_25* – только на Кунашире (ВЕК и ГЗК). Локусы *Mdh-3* и *Mdh-4* не принимались в расчет межпопуляционной дифференциации.

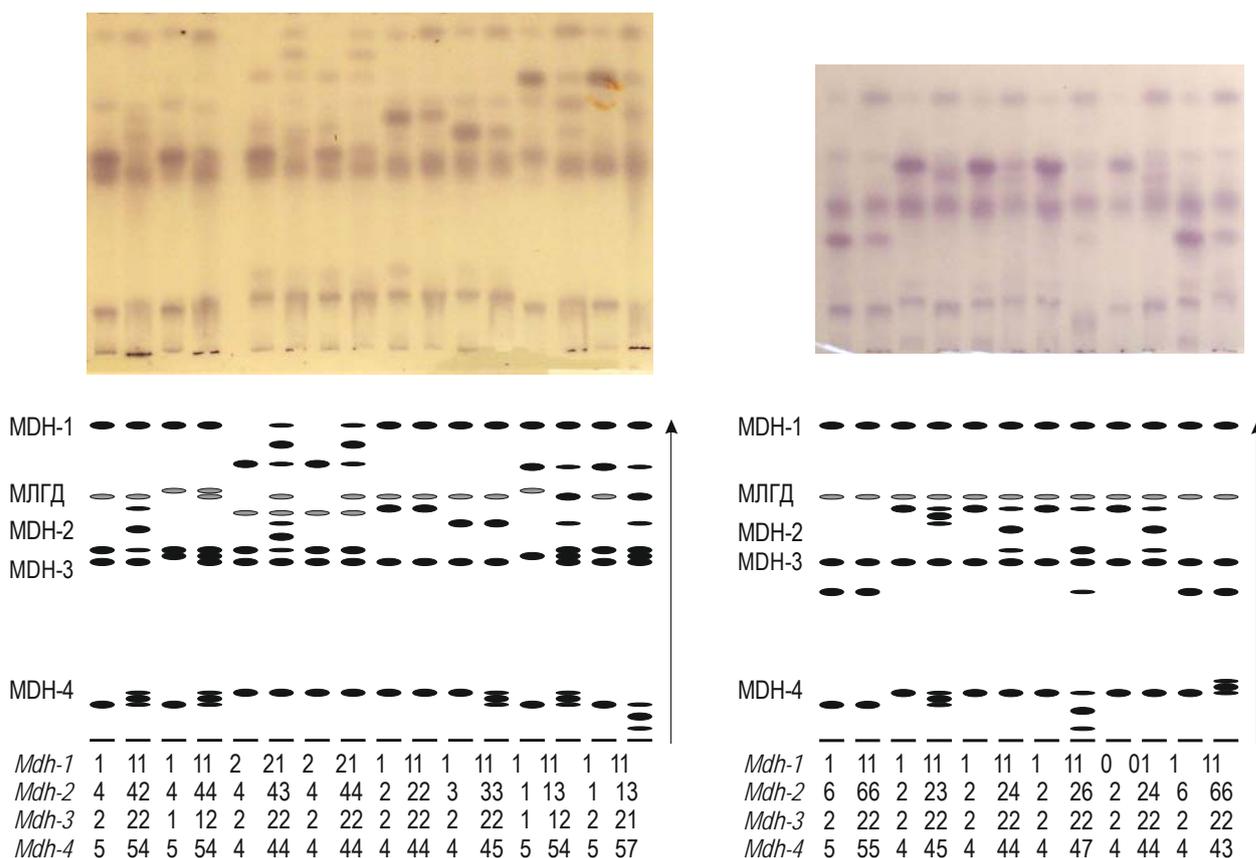


Рисунок 3.1.7 – Электрофоретические спектры малатдегидрогеназы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Mdh-1*: 1 – 100, 2 – 86, 0 – null; *Mdh-2*: 1 – 140, 2 – 120, 3 – 112, 4 – 100, 6 – 73; *Mdh-3*: 1 – 103, 2 – 100; *Mdh-4*: 3 – 110, 4 – 100, 5 – 85, 7 – 25. МЛГД – зона межлокусных гетеродимеров между аллозимами MDH-1 и MDH-3.

Менадионредуктаза (MNR). При окраске на MNR выявляются три зоны активности, контролируемые, по-видимому, тремя независимыми локусами. Надежно интерпретировалась только зона MNR-1. В локусе *Mnr-1* обнаружено четыре аллеля, два из которых - *Mnr-1_100* и *Mnr-90* – встречаются во всех исследованных выборках (Рисунок 3.1.8). Аллель *Mnr-1_73* отсутствует в северных популяциях восточной части ареала стланика, однако, встречается в выборках с о. Кунашир с частотой до 0.125 и в некоторых континентальных популяциях с частотой до 0.156. Аллель *Mnr-1_103* отмечен только в выборке ПЕ в генотипе одной гетерозиготной особи.

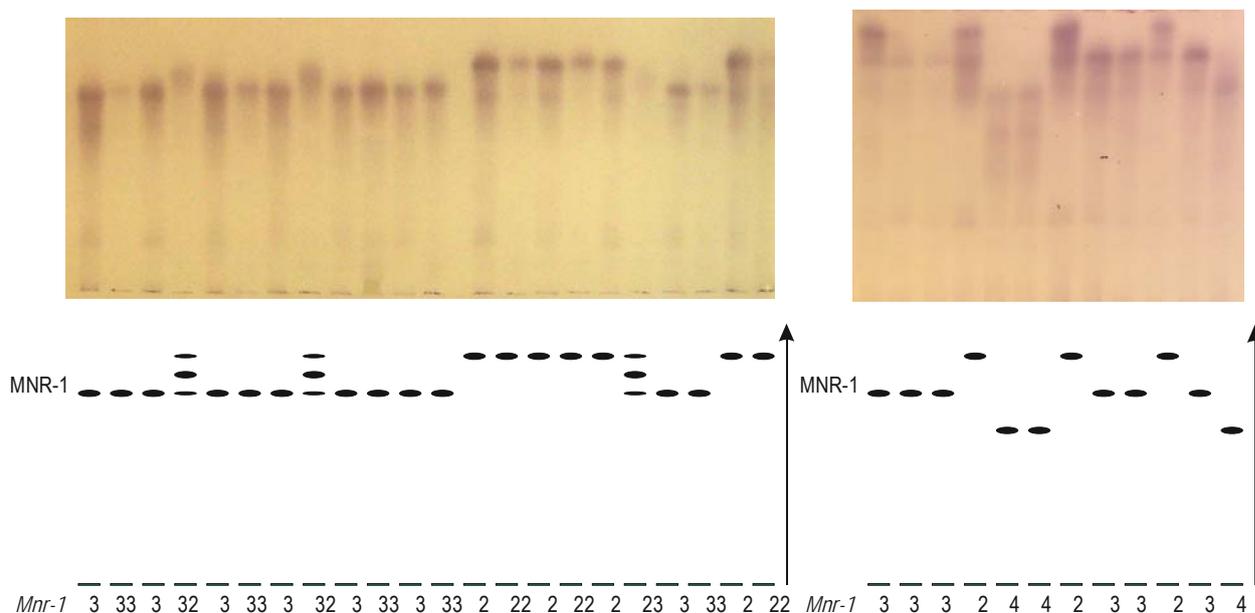


Рисунок 3.1.8 – Электрофоретические спектры менадионредуктазы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Mnr-1*: 2 – 100, 3 – 90, 4 – 73.

Фосфоэнолпируваткарбоксилаза (PEPСА). Фермент PEPСА проявляется на гелях в виде одной изменчивой зоны активности продуктов локуса *Perca* (Рисунок 3.1.9). Обнаружены два аллельных варианта, *Perca_118* и *Perca_100*, которые обычны для всех выборок, за исключением о. Парамушир, где аллель *Perca_100* фиксирован. Значительное преобладание этого аллеля (>80%) отмечено во всех выборках с о. Кунашир.

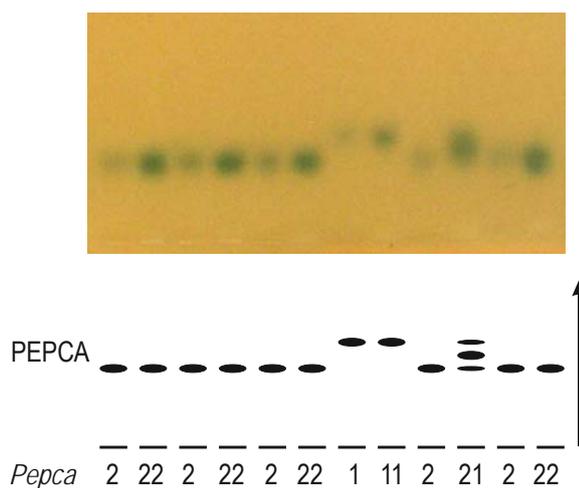


Рисунок 3.1.9 – Электрофоретические спектры фосфоэнолпируваткарбоксилазы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Perca*: 1 – 118, 2 – 100.

6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD). Из трех зон ферментативной активности у кедрового стланика надежно интерпретируются две, контролируемые двумя локусами (Рисунок 3.1.10). Полиморфизм по локусу *6-Pgd-2* наблюдается в большинстве выборок. Аллель *6-Pgd-2_100* преобладает повсеместно. Аллель *6-Pgd-2_112* широко распространен по ареалу, но его частота не превышает 25% ни в одной из популяций. *6-Pgd-2_84* встречается в отдельных выборках Чукотки и Камчатки с частотой менее 7%, но более часто обнаруживается в континентальных популяциях, где его частота может достигать 22%. Вариант с отсутствием ферментативной активности *6-Pgd-2_null* выявлен только в трех выборках с частотами не превышающими 10 %. Локус *6-Pgd-3* слабополиморфный – аллель *6-Pgd-3_100* преобладает во всех выборках, а в 23 из них фиксирован. Альтернативные аллельные варианты, *6-Pgd-3_135*, *6-Pgd-3_95*, *6-Pgd-3_90* и *6-Pgd-3_null*, наблюдались только в отдельных выборках на низких частотах.

Фосфоглюкоизомераза (PGI). Фермент PGI контролируется двумя локусами, один из которых *Pgi-1* у стланика полностью мономорфен во всех изученных популяциях (Рисунок 3.1.11). Локус *Pgi-2* насчитывает четыре аллеля. *Pgi-2_100* наиболее частый во всех популяциях, а в выборках из окрестностей оз. Курильское (К27) и о. Парамушир он фиксирован. Второй по частоте аллель *Pgi-2_118* встречается в большинстве выборок. Аллель *Pgi-2_130* не встречается в выборках с Чукотки, Камчатки и Кунашира. Он отмечен как редкий в одной из выборок о. Сахалин и в некоторых выборках из континентальной части ареала. Вариант *Pgi-2_85* в четырех выборках из различных частей ареала с частотой менее 5%.

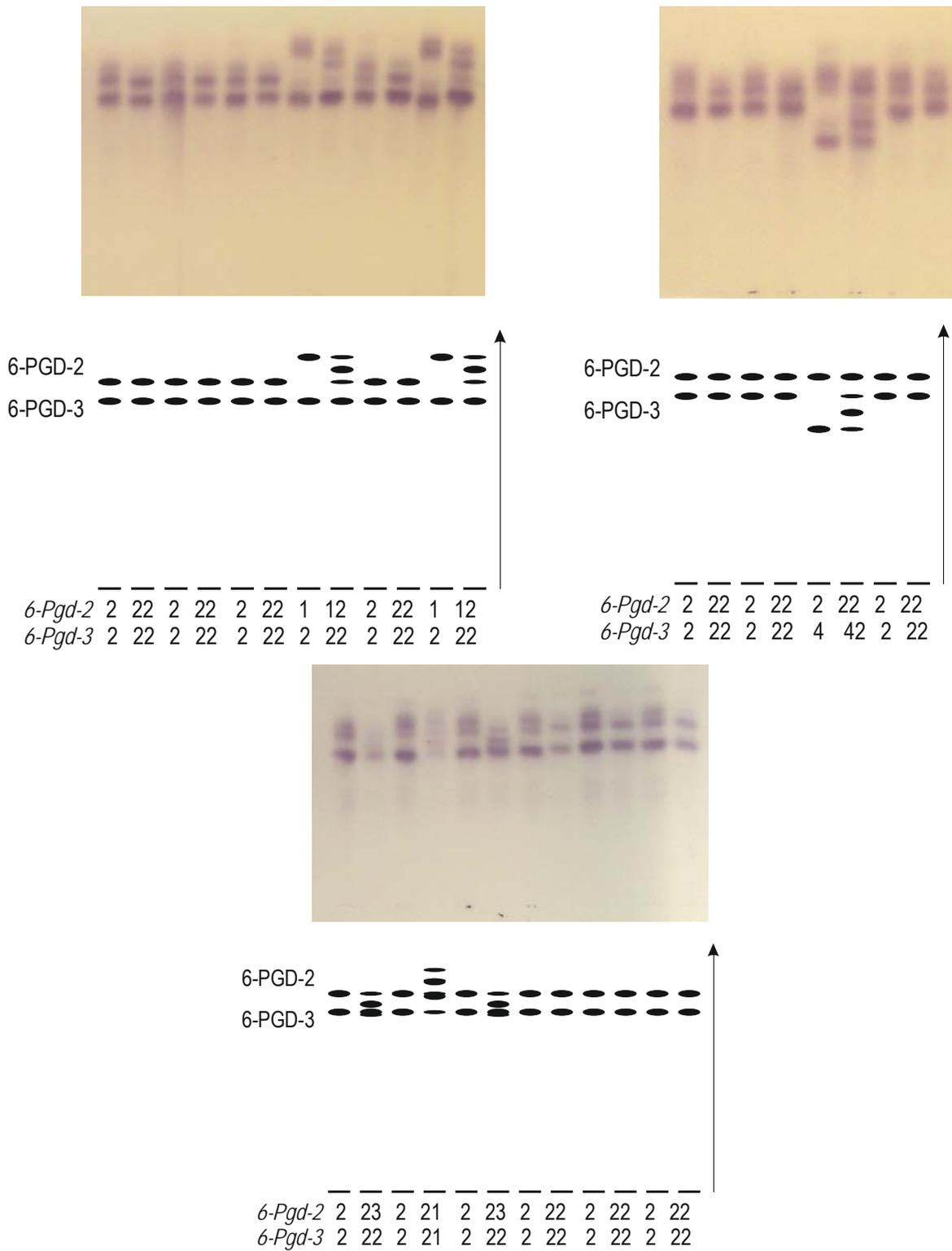


Рисунок 3.1.10 – Электрофоретические спектры 6-фосфоглюконат-дегидрогеназы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *6-Pgd-2*: 1 – 112, 2 – 100; 3 – 84; *6-Pgd-3*: 1 – 135, 2 – 100, 4 – 90.

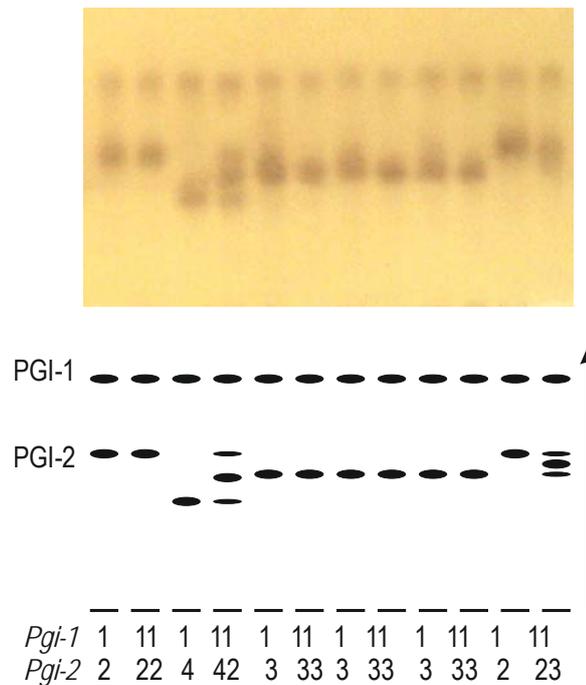


Рисунок 3.1.11 – Электрофоретические спектры фосфоглюкоизомеразы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Pgi-1*: 1 – 100; *Pgi-2*: 2 – 118, 3 – 100; 4 – 85.

Фосфоглюкомутаза (PGM). Две зоны активности PGM контролируются двумя полиморфными локусами (Рисунок 3.1.12). Лocus *Pgm-1* представлен пятью аллелями. Наиболее частые *Pgm-1_100* и *Pgm-1_95* встречаются по всему ареалу. Третий по частоте встречаемости аллель *Pgm-1_90* отмечается во многих выборках, а в популяциях юго-западной границы ареала (СХЗ и ММЗ) он становится самым частым. Аллели *Pgm-1_103* и *Pgm-1_85* отмечались единично (частота менее 10%) в отдельных популяциях. Семь аллельных вариантов выявлено в локусе *Pgm-2*. Аллель *Pgm-2_100* преобладает во всех изученных популяциях, а в К27 и ПАР он фиксирован. Следующий по частоте *Pgm-2_106* встречается в большинстве популяций. Другие альтернативные аллели *Pgm-2_116*, *Pgm-2_95*, *Pgm-2_87* и *Pgm-2_80* встречаются в отдельных выборках с незначительными частотами. Аллель *Pgm-2_null* обнаружен только в одной популяции из южной Якутии (БТЯ) с частотой 0.176.

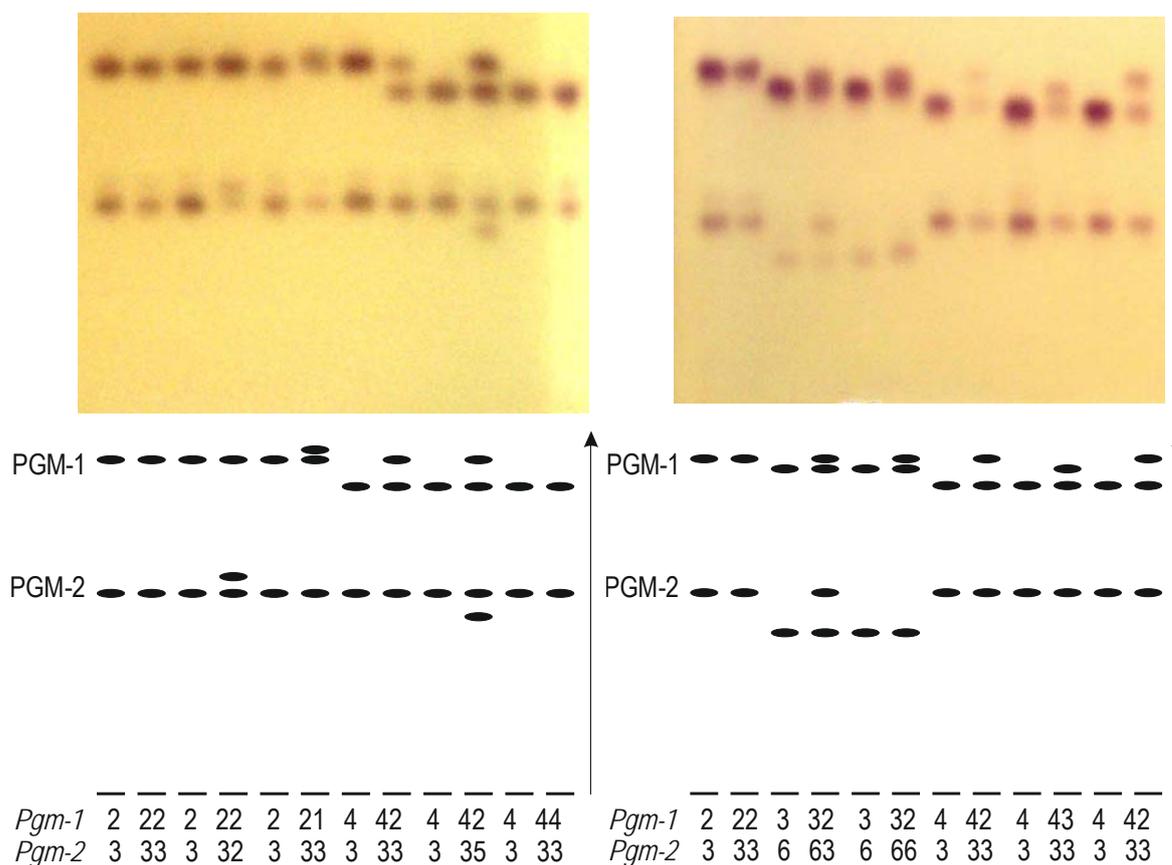


Рисунок 3.1.12 – Электрофоретические спектры фосфоглюкомутазы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Pgm-1*: 1 – 103, 2 – 100, 3 – 95, 4 – 90; *Pgm-2*: 2 – 106, 3 – 100, 5 – 87, 6 – 80.

Сорбитолдегидрогеназа (SDH). Локус *Sdh* слабоизменчив. Аллель *Sdh_100* фиксирован в большинстве выборок. Альтернативный вариант *Sdh_103* обнаружен в двух выборках с частотой не превышающей 0.022. Ввиду слабой изменчивости этот локус анализировался не во всех выборках и в дальнейшем был исключен из анализа.

Шикиматдегидрогеназа (SKDH). Две зоны активности SKDH находятся под контролем двух независимых полиморфных локусов (Рисунок 3.1.13). Локус *Skdh-1* представлен шестью аллельными вариантами. Аллель *Skdh-1_100* встречается во всех популяциях с преобладающей частотой от 0.681 до 1. Второй по встречаемости аллель *Skdh-1_103* наблюдается в большинстве выборок и достигает максимальной частоты 0.264 в популяции ЖИЯ. Выборка с о. Парамушир характеризуется значительным смещением частот этих двух аллелей – 0.517 и 0.483

соответственно. Аллель *Skdh-1_113* обнаружен только в выборке Майн (0.007) и в четырех якутских выборках, где его частота не превышает 0.056. *Skdh-1_98* выявлен в трех выборках из разных частей ареала (Камчатка, Кунашир, Амурская область), его частота не превышает 5%. Аллель *Skdh-1_90* отмечен только в выборке Охотское (ОХС) (0.024). *Skdh-1_null* обнаружен в камчатской выборке с окрестностей оз. Курильское (К27) (0.083). Из трех аллелей локуса *Skdh-2* во всех выборках преобладает *Skdh-2_100*, его частота от 0.641 до 1. Аллель *Skdh-2_113* обычен для многих выборок и встречается с низкой частотой от 0.010 до 0.222, и только в выборке Сохондо (СХЗ) его частота достигает 0.359. Кроме обычных аллелей в двух выборках из Якутии и Забайкалья (ТПЯ и БОЗ) был обнаружен редкий вариант *Skdh-2_90*.

Супероксиддисмутаза (SOD). Из трех локусов SOD кедрового стланика полиморфными оказались два (Рисунок 3.1.14). По *Sod-2* выявлено три аллеля, два из которых *Sod-2_100* и *Sod-2_60* встречаются во всех изученных выборках. Везде преобладает аллель *Sod-2_100*. Частота варианта *Sod-2_60* в разных выборках находится в пределах от 0.050 до 0.438, а в выборке Парамушир частота этого аллеля выше, чем *Sod-2_100* (0.417 и 0.583 соответственно). Редкий аллель *Sod-2_130* обнаружен только в выборках ПЕ, ЗЕЗ и ТПЯ с частотой не превышающей 5%. Локус *Sod-3* не изменчив - во всех популяциях выявляется только один аллель *Sod-3_100*. Из трех аллелей локуса *Sod-4* два *Sod-4_150* и *Sod-4_100* встречаются во всех выборках. Аллель *Sod-4_130* обнаружен только на о. Кунашир.

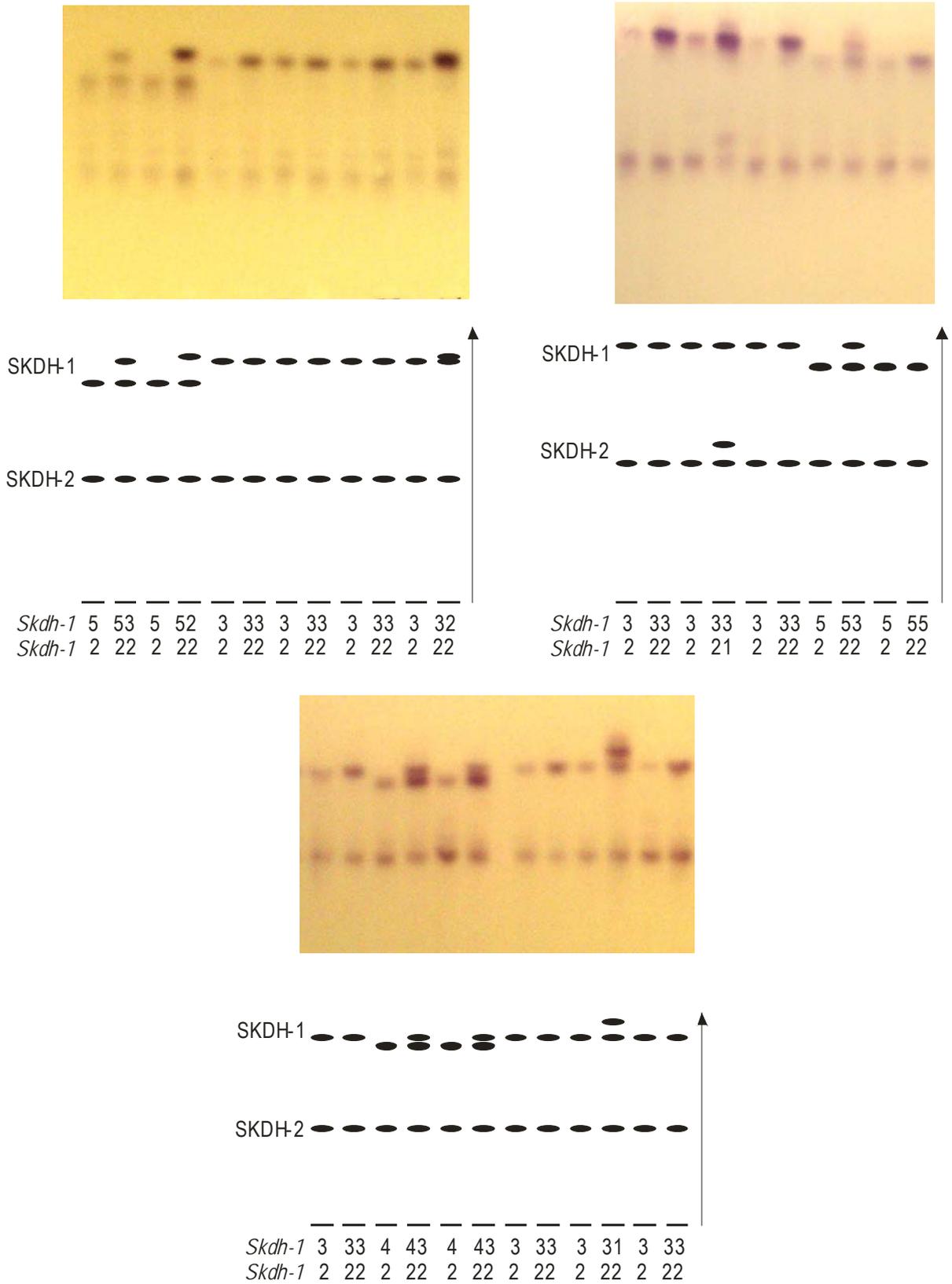


Рисунок 3.1.13 – Электрофоретические спектры шикиматдегидрогеназы из тканей семян (эндоспермов и зародышей). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Skdh-1*: 1 – 113, 2 – 103, 3 – 100, 4 – 98, 5 – 90; *Skdh-2*: 1 – 113, 2 – 100.

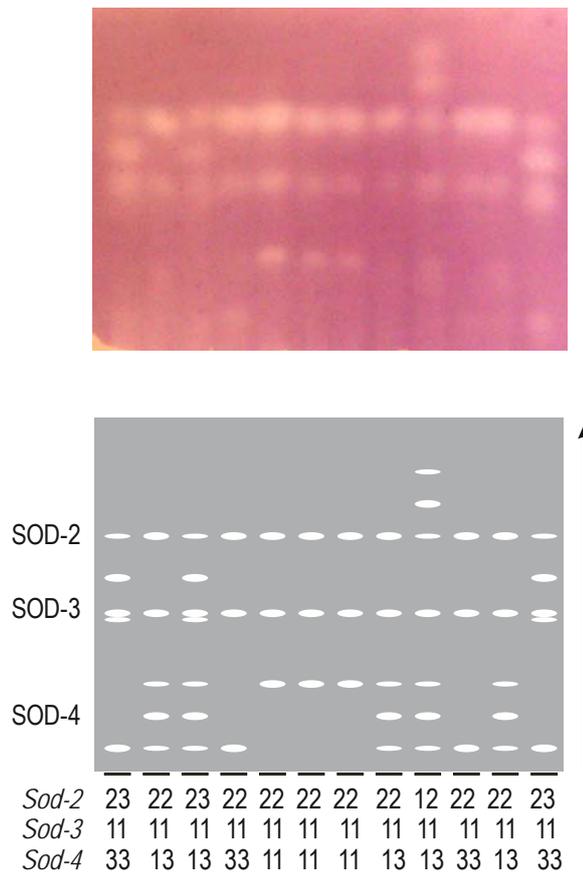


Рисунок 3.1.14 – Электрофоретические спектры супероксиддисмутазы из вегетативных тканей (почек). Аллели пронумерованы в порядке убывания подвижности аллозимных вариантов. *Sod-2*: 1 – 130, 2 – 100, 3 – 60; *Sod-3*: 1 – 100, 3 – 60; *Sod-4*: 1 – 150, 3 – 100.

Анализ частот аллелей 23 локусов во всех 42 выборках по ареалу выявил восемь уникальных («приватных») аллельных вариантов, пять из которых представляют собой нуль-аллели (Таблица 3.1). Возникновение нуль-аллелей обусловлено мутациями, нарушающими функцию фермента, а именно его способность связываться с субстратом. Как правило, особи, имеющие в генотипе такие варианты в гомозиготном состоянии, очень быстро элиминируются из генофонда популяции, если фермент кодируется одним геном. Однако в случае, если фермент кодируется двумя или большим числом генов, наличие нуль-аллеля по одному из локусов не является причиной гибели особи. Таким образом, нуль-аллели могут быть распространены в популяциях на значимых частотах. В выборке из окрестностей оз. Большое Токо, Якутия, (БТЯ) выявлен аллель *Pgm-2*_null с частотой 18%. Вероятно, этот вариант смог закрепиться в популяции из-за

небольшой исходной численности особей (эффект основателя). В целом же генетическое разнообразие этой популяции находится на уровне обычном для популяций *P. pumila*.

Таблица 3.1 – Частота уникальных аллелей в изученных выборках *P. pumila*

Выборка	Аллель	Частота
Пенжина (ПЕ)	<i>Mdh-1_null</i>	0.023
Пенжина (ПЕ)	<i>Mnr-1_103</i>	0.023
Эссо (ЭС)	<i>Pgi-1_null</i>	0.015
оз. Курильское (К27)	<i>Skdh-1_null</i>	0.083
Кварциты (КВС)	<i>Got-3_25</i>	0.037
Охотское (ОХС)	<i>Skdh-1_90</i>	0.024
Облачная (ОБЛ)	<i>Got-3_null</i>	0.014
оз. Большое Токо (БТЯ)	<i>Pgm-2_null</i>	0.176

Выявленная в данном исследовании изменчивость (аллельный состав, частоты и степень полиморфизма локусов) не противоречит опубликованным ранее результатам других авторов (Гончаренко и др., 1992; Goncharenko *et al.*, 1993; Гончаренко, Силин, 1997; Tani *et al.*, 1996; Tani *et al.*, 1998; Малюченко, Алтухов, 2001; Малюченко и др., 1998; Политов 2007; Наконечная и др., 2010). Некоторые редкие аллели были обнаружены впервые.

Следует отметить, что в выборках с о. Кунашир не было выявлено аллелей, характерных для *P. parviflora*. У этих видов фиксированы разные аллели локуса *Adh-1* – у стланика *Adh-1_100*, у сосны мелкоцветковой *Adh-1_115*. В локусе *Got-2* частоты аллелей *Got-2_100* и *Got-2_114* меняются на противоположные. Также виды отличаются по частотам аллелей других локусов (Белоконь, 2007). Таким образом, можно заключить, что в южной части о. Кунашир *P. parviflora* не встречается, и гибридных особей также не найдено, что не согласуется с результатами ботанического исследования (Орлова, 2000; Урусов, Чипизубова, 2000).

3.2 Анализ гибридизации кедрового стланика и сосны кедровой сибирской на юге Якутии

На стыке Приленского плато со Становым и Алданским нагорьями на северной границе перекрывания ареалов *P. pumila* и *P. sibirica* изучены пять выборок взрослых деревьев из смешанных и чистых насаждений, а также четыре выборки вне зоны перекрывания ареалов. Географическое положение, численности и видовая принадлежность особей согласно морфологическим описаниям приведены в таблице 2.1.2. На основании многолокусных генотипов по 22 аллозимным локусам установлена принадлежность особей к чистым видам и гибридным классам (Рисунок 3.2.1). Максимальный вес для различения двух видов и определения гибридности имеет локус *Skdh-2*, по которому у *P. sibirica* и *P. pumila* фиксированы разные аллели. Аллельный состав остальных изученных локусов частично или полностью перекрывается. При этом локусы *Adh-1*, *Fe-2*, *Gdh*, *Got-2*, *Got-3*, *Lap-3*, *Mdh-2*, *Mnr-1*, *Pgm-1*, *Pgm-2*, *Pepca*, *Skdh-1*, *Sod-1* и *Sod-2* также имеют высокий диагностический вес за счёт различий в частотах преобладающих аллелей и наличия видоспецифичных аллелей.

По результатам аллозимного анализа все особи в выборках Ленск, Олекминск, Алдан 2 определены как *P. sibirica*, а в выборках Алдан 3, Каталах, Большое Токо и Сегян-Кюэль – как *P. pumila*, что соответствует морфологическому диагнозу (за исключением одного дерева *P. sibirica* с несколькими ветвями, отходящими от ствола по стланиковому типу в выборке Алдан 2). Среди 56 деревьев сибирской кедровой сосны из выборки Алдан (Алдан_S) по изоферментным данным пять особей оказались гибридными (Рисунок 3.2.1): две особи определены как гибриды F1; одно дерево – бэкросс на *P. sibirica*; два дерева несли следы более отдаленной гибридизации – вероятные вторичные и более отдалённые бэкроссы на *P. sibirica*. Из 15 образцов, определённых по морфологии как истинные гибриды (Алдан_H), шесть оказались гибридами F1, один – бэкроссом на стланик, у которого в предках был гибрид, восемь особей генетически не

отличались от кедрового стланика. В группе из 25 растений кедрового стланика (Алдан_Р) только у одного выявлены вероятные следы гибридизации в третьем поколении. Остальные особи не демонстрируют признаков гибридности.



Рисунок 3.2.1 – Значения апостериорной вероятности принадлежности особи к гибриднему классу по результатам байесовской кластеризации в программе NewHybrids. Sib – *P. sibirica*, Pum – *P. pumila*, F1 и F2 – гибриды первого и второго поколений, Bx_Sib – бэккросс на *P. sibirica*, Bx_Pum – бэккросс на *P. pumila*.

В выборке Томмот (Томмот_S) из 45 деревьев сибирской кедровой сосны 44 были отнесены к чистому виду. Одно дерево на основании генотипа по аллозимным локусам было определено с высокой вероятностью как гибрид F1 с небольшой примесью бэкрасса на кедровую сосну. У 20 образцов стланика (Томмот_P) генетических следов гибридизации не обнаружено.

Анализ фрагментов *nad1* intron2 мтДНК, которые отличаются по длине у стланика и сосны кедровой сибирской (2181 пн и 2530 пн соответственно), показал, что в местах совместного произрастания мтДНК у всех изученных особей соответствует *P. pumila*. Кроме того, оказалось, что в выборке Олёкминск, состоящей из *P. sibirica* и находящейся на значительном отдалении от мест нахождения стланика, фрагмент *nad1* intron2 у 19 из 20 деревьев имел длину соответствующую *P. pumila* (2181 пн) и только у одного – соответствующую *P. sibirica* (Таблица 3.2).

Таблица 3.2 – Видовой состав изученных выборок и полиморфизм по длинам фрагмента *nad1* intron2 мтДНК

Выборка	<i>P. sibirica</i>	гибриды	<i>P. pumila</i>	<i>nad1</i> intron2	
				<i>S</i>	<i>P</i>
Ленск	26	–	–	26	–
Олекминск	20	–	–	1	19
Алдан	56	15	25	–	96
Алдан 2	41	–	–	–	41
Алдан 3	–	–	41	–	41
Томмот	45	–	20	–	65
Каталах	–	1	29	–	30
Большое Токо	–	–	36	–	36
Сегян-Кюэль	–	–	33	–	33

Таким образом, по всей северной границе зоны перекрывания ареалов от Олёкминска до Томмота, среди деревьев, относимых по морфологии к сибирской кедровой сосне, наблюдается почти полная замена мтДНК кедровой сосны на мтДНК стланика (Рисунок 3.2.2), а аллозимные генотипы в большинстве выборок соответствуют типичным для *P. sibirica*.

Гибридные по морфологическим признакам растения были обнаружены только в двух локальностях с совместным произрастанием *P. sibirica* и *P. pumila* – Алдан и Томмот. В генотипах некоторых из них не было обнаружено следов гибридизации, на этом основании они могут быть отнесены к кедровому стланику. Среди деревьев сибирской кедровой сосны шесть оказались гибридами, причём три из них могут быть отнесены к F1. В генотипах растений *P. pumila* следов гибридизации практически не обнаружено, за исключением одного отдаленного гибрида из выборки Алдан_Р (Рисунок 3.2.1). У всех гибридов фрагмент *nad1* intron2 мтДНК соответствовал *P. pumila*.

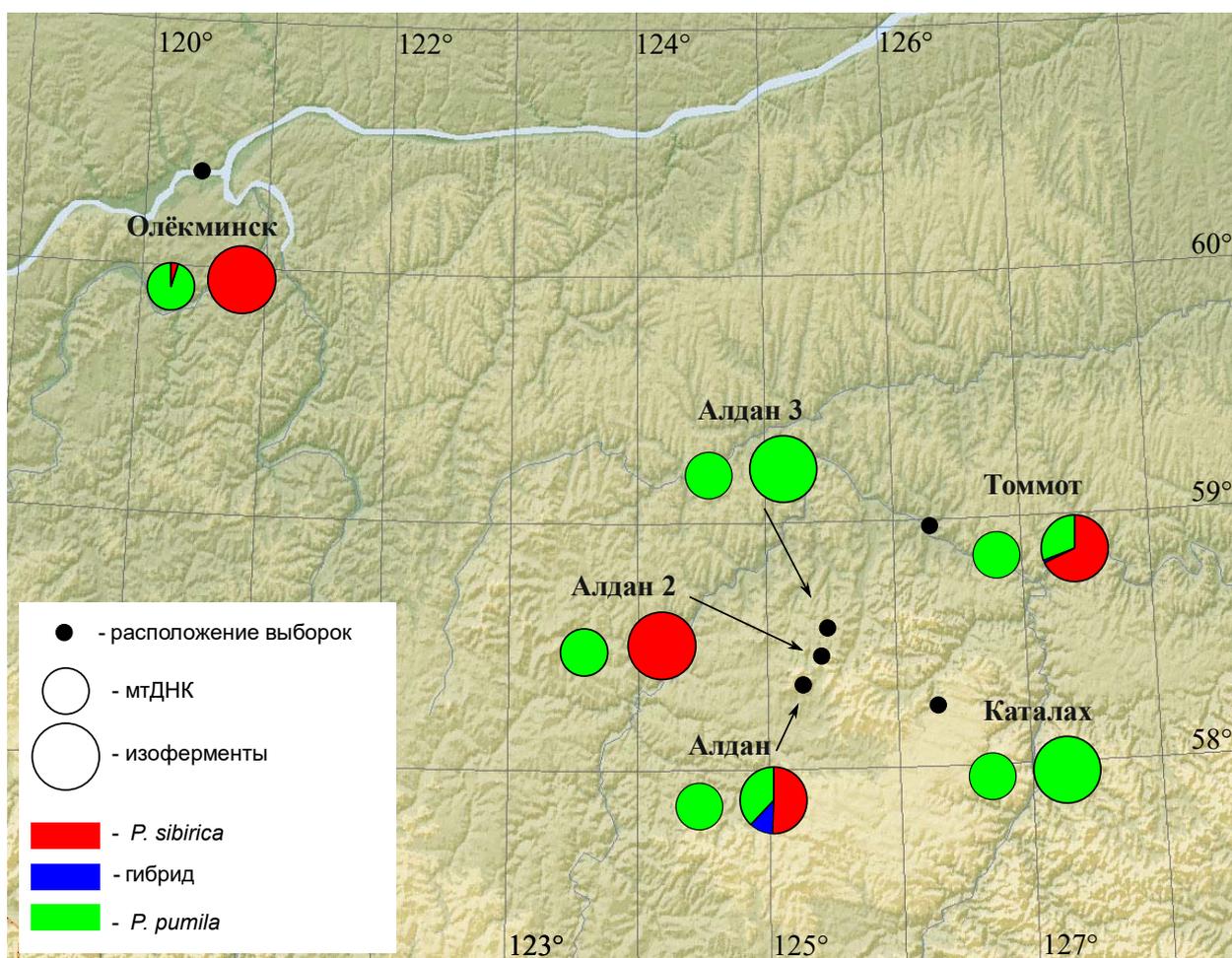


Рисунок 3.2.2 - Состав изученных выборок из зоны гибридизации по результатам анализа гаплотипов мтДНК и изоферментных генотипов.

Структура гибридных популяций из северо-восточной части зоны перекрытия ареалов значительно отличается от популяций из западной части. Вблизи оз. Байкал, где климатические условия более мягкие, в местах совместного произрастания этих видов встречаются гибриды, как первого, так и последующих поколений, и бэккроссы на родительские виды (Petrova *et al.*, 2008; Петрова и др., 2007). Гибридные растения в западной части зоны гибридизации наследуют мтДНК от обоих родительских видов (Билоконь и др., 2010). В более жестких климатических условиях Алданского нагорья количество и качество гибридных семян, а также выживаемость гибридных растений, по-видимому, значительно снижены. Это приводит к незначительной представленности гибридов в смешанных насаждениях. «Заимствование» мтДНК от стланика (предпочтительное выживание гибридов с мтДНК от *P. pumila*) и в последующих поколениях – бэккроссов от этих гибридов, переопыляемых пыльцой *P. sibirica*, вероятно связано с адаптацией к местным условиям. Кроме того, присутствие типичной для стланика мтДНК в геноме сосны кедровой сибирской указывает на более древнюю гибридизацию, вероятно способствующую продвижению *P. sibirica* в восточном направлении (подробнее см. Белоконов и др., 2022).

3.3 Генетическое разнообразие популяций *P. pumila* восточной части ареала

Показатели внутривидового генетического разнообразия были оценены в 29 выборках кедрового стланика из восточной части ареала (Таблица 3.3.1). Для получения оценок использовали индивидуальные генотипы 864 взрослых деревьев по 23 изоферментным локусам.

Таблица 3.3.1 – Показатели внутривидового генетического разнообразия в 29 выборках кедрового стланика из восточной части ареала

Регион/Выборка	N	N_A	N_E	H_O	H_E	F	$P_{95}(\%)$	$P_{99}(\%)$
Чукотка/Корякия								
МР	22.435 ±0.677	1.826 ±0.162	1.397 ±0.104	0.204 ±0.049	0.207 ±0.048	0.025 ±0.035	47.83	60.87
МЙ	66.087 ±3.409	2.000 ±0.199	1.366 ±0.086	0.174 ±0.038	0.210 ±0.043	0.186 ±0.041	52.17	69.57
ПЕ	22.000 ±0.000	2.217 ±0.208	1.380 ±0.098	0.188 ±0.040	0.206 ±0.045	0.043 ±0.019	47.83	73.91
По региону	110.522 ±3.416	2.522 ±0.242	1.386 ±0.092	0.185 ±0.040	0.214 ±0.045	0.119 ±0.028	49.28 ±1.45	68.12 ±3.83
Камчатка								
ВЧ	42.000 ±0.000	1.957 ±0.172	1.384 ±0.109	0.189 ±0.045	0.199 ±0.046	0.041 ±0.031	56.52	69.57
КБ	27.000 ±0.000	1.783 ±0.166	1.419 ±0.117	0.235 ±0.059	0.206 ±0.050	-0.111 ±0.032	47.83	60.87
К1	30.000 ±0.000	1.696 ±0.159	1.369 ±0.117	0.203 ±0.051	0.188 ±0.046	-0.086 ±0.052	47.83	56.52
К2	30.000 ±0.000	1.826 ±0.185	1.362 ±0.105	0.209 ±0.050	0.194 ±0.045	-0.080 ±0.048	52.17	65.22
К3	30.000 ±0.000	1.739 ±0.191	1.460 ±0.135	0.278 ±0.072	0.212 ±0.053	-0.265 ±0.063	43.48	52.17
К4	30.000 ±0.000	1.913 ±0.208	1.381 ±0.104	0.222 ±0.054	0.200 ±0.047	-0.081 ±0.029	60.87	60.87
К5	30.000 ±0.000	1.957 ±0.172	1.375 ±0.104	0.204 ±0.044	0.202 ±0.045	-0.033 ±0.017	56.52	69.57
К9	18.000 ±0.000	1.826 ±0.195	1.424 ±0.119	0.229 ±0.053	0.217 ±0.047	-0.042 ±0.043	56.52	60.87
К10	22.783 ±0.217	2.000 ±0.218	1.450 ±0.094	0.275 ±0.053	0.248 ±0.045	-0.094 ±0.050	60.87	65.22
К22	26.478 ±0.360	1.913 ±0.188	1.422 ±0.095	0.219 ±0.045	0.231 ±0.046	0.043 ±0.037	56.52	65.22
К27	30.000 ±0.000	1.783 ±0.166	1.344 ±0.107	0.197 ±0.054	0.180 ±0.045	-0.033 ±0.060	56.52	56.52
По региону	316.261 ±0.408	2.739 ±0.276	1.445 ±0.121	0.221 ±0.048	0.222 ±0.048	0.006 ±0.017	54.15 ±1.70	62.06 ±1.67
о. Парамушир								
ПАР	30.000 ±0.000	1.522 ±0.124	1.261 ±0.082	0.190 ±0.059	0.146 ±0.043	-0.188 ±0.058	39.13	47.83
о. Кунашир								
ВЕК	23.000 ±0.000	2.261 ±0.220	1.455 ±0.107	0.248 ±0.050	0.243 ±0.045	0.004 ±0.032	65.22	73.91
ГЗК	23.000 ±0.000	2.043 ±0.183	1.433 ±0.103	0.246 ±0.048	0.236 ±0.044	-0.046 ±0.049	65.22	69.57
БОК	16.000 ±0.000	2.000 ±0.218	1.475 ±0.129	0.228 ±0.045	0.234 ±0.049	-0.015 ±0.035	60.87	60.87
КПК	22.000 ±0.000	1.957 ±0.213	1.343 ±0.089	0.198 ±0.047	0.193 ±0.044	-0.001 ±0.030	52.17	60.87
ББК	27.000 ±0.000	2.000 ±0.199	1.398 ±0.094	0.250 ±0.051	0.222 ±0.044	-0.106 ±0.027	60.87	65.22
По региону	111.000 ±0.000	2.522 ±0.258	1.430 ±0.100	0.235 ±0.044	0.236 ±0.044	0.007 ±0.014	60.87 ±2.38	66.09 ±2.53

Окончание Таблицы 3.3.1

Регион/Выборка	N	N_A	N_E	H_O	H_E	F	$P_{95}(\%)$	$P_{99}(\%)$
о. Сахалин								
КВС	27.000 ±0.000	2.000 ±0.218	1.418 ±0.105	0.224 ±0.047	0.221 ±0.047	-0.022 ±0.022	56.52	60.87
ОХС	21.000 ±0.000	2.174 ±0.224	1.405 ±0.103	0.219 ±0.051	0.214 ±0.047	-0.029 ±0.035	47.83	69.57
По региону	48.000 ±0.000	2.435 ±0.250	1.414 ±0.101	0.222 ±0.047	0.223 ±0.046	0.008 ±0.023	52.18 ±4.35	65.22 ±4.35
Сихотэ-Алинь								
ОБЛ	36.000 ±0.000	2.261 ±0.191	1.436 ±0.097	0.227 ±0.043	0.239 ±0.044	0.041 ±0.030	60.87	82.61
СНЖ	45.783 ±0.834	2.391 ±0.249	1.513 ±0.114	0.206 ±0.041	0.262 ±0.048	0.225 ±0.057	65.22	69.57
По региону	81.783 ±0.834	2.739 ±0.276	1.495 ±0.111	0.215 ±0.041	0.259 ±0.046	0.174 ±0.045	63.05 ±2.18	76.09 ±6.52
Амурская обл.								
АМ1	32.261 ±0.744	2.174 ±0.195	1.477 ±0.110	0.229 ±0.052	0.246 ±0.048	0.098 ±0.064	60.87	73.91
ЗЕ1	29.826 ±0.667	2.043 ±0.172	1.455 ±0.110	0.205 ±0.043	0.240 ±0.046	0.105 ±0.065	60.87	73.91
ЗЕ2	27.696 ±0.501	1.913 ±0.188	1.424 ±0.118	0.221 ±0.055	0.213 ±0.048	-0.029 ±0.063	56.52	60.87
ЗЕ3	31.000 ±0.000	1.957 ±0.172	1.412 ±0.094	0.226 ±0.048	0.226 ±0.046	0.021 ±0.040	56.52	65.22
АМ5	28.913 ±0.087	2.348 ±0.240	1.494 ±0.113	0.230 ±0.045	0.255 ±0.047	0.096 ±0.052	69.57	69.57
По региону	149.696 ±1.502	2.739 ±0.237	1.454 ±0.105	0.223 ±0.046	0.244 ±0.045	0.107 ±0.052	60.87 2.38	68.70 ±2.53
В целом ст. ош.	847.261 ±4.225	3.913 ±0.355	1.449 ±0.108	0.216 ±0.043	0.238 ±0.045	0.110 ±0.031	56.52	91.30

Примечание: N – число особей; N_A – среднее число аллелей на locus; N_E – эффективное число аллелей; значения наблюдаемой (H_O) и (H_E) ожидаемой гетерозиготности; F – индекс фиксации; $P_{95}\%$ и $P_{99}\%$ – доля полиморфных locus по 95% и 99% критерию.

Среднее число аллелей на locus находилось в пределах от 1.52 до 2.39, в большинстве выборок незначительно отклоняясь от 2.0. Максимальное число аллелей на locus (2.39) отмечено в выборке из Сихотэ-Алиня г. Снежная. В целом для восточной части ареала кедрового стланика характерно довольно высокое аллельное разнообразие ($N_A = 3.91$) и высокая изменчивость (91.3% locus). Приведенные показатели по регионам указывают на средний уровень изменчивости в каждом из них. Минимальное значение среднего числа аллелей на locus (1.52) отмечено в выборке о. Парамушир. В этой же выборке также оказались значительно сниженными доля полиморфных locus (47.8) и значение средней ожидаемой гетерозиготности (0.146), однако наблюдаемая гетерозиготность оказалась

значительно выше ожидаемой (0.190), что может косвенно свидетельствовать о действии балансирующего отбора (отбора в пользу гетерозигот). Проанализировав генотипы 30 деревьев, мы обнаружили 23 уникальных, четыре из которых повторялись от двух до семи раз. Учитывая схему сбора материала, можно допустить только один случай взятия семян с двух соседних особей, которые могли оказаться раметами одного клона. Очевидно, взрослые кусты на Парамушире могли возникнуть путем вегетативного деления родительских особей вследствие разрастания и фрагментирования под воздействием внешних факторов: изучаемая популяция произрастает на склоне активно извергающегося вулкана Эбеко.

В выборке K1 (Уксичан) из 30 генотипов уникальными оказались только 14, пять из них повторялись от двух до семи раз. Все особи с повторяющимися генотипами выглядели как отдельные растения. Предположительно они имеют клоновое происхождение. В этой выборке также несколько снижено генетическое разнообразие по сравнению с другими камчатскими популяциями: среднее число аллелей на локус – 1.69; доля полиморфных локусов – 47.8; наблюдаемая гетерозиготность – 0.203; ожидаемая – 0.188. В выборке K1 не наблюдается существенного смещения частот аллелей относительно частот в соседних выборках, поскольку полной изоляции между ними нет ни по разносу пыльцы, ни по распространению семян.

Снижение разнообразия в выборке с о. Парамушир может быть связано с дрейфом генов вследствие резкого падения численности популяции и восстановления ее от малого числа родительских особей (эффект «бутылочного горлышка») причем путем вегетативного деления кустов, или же с эффектом основателя. Данная популяция изолирована от остальных. Обмен пыльцой и семенами затруднен из-за климатических условий и географического положения. Смещение частот аллелей по ряду локусов (*Fe-2*, *Gdh*, *Lap-2*, *Mdh-2*, *Perca*) может объясняться эффектом основателя, если допустить занос небольшого количества семян на Парамушир птицами. В

пользу данной гипотезы свидетельствуют значительные изменения частот аллелей по некоторым локусам. Кроме того, существуют данные, доказывающие возможность такого сценария. В недавней публикации С.Ю. Гришина и соавторов (2011) обсуждается находка растения кедрового стланика на о. Матуа (Курильские острова), где он раньше не был описан, несмотря на подробные геоботанические данные. На острове находится вулкан Сарычева, извергавшийся пять раз за последние 100 лет. Высокая частота и интенсивность извержений способствует постоянному обновлению растительного покрова. Предполагается, что растение могло появиться на острове вследствие заноса семян птицами (Гришин и др., 2011).

Значения средней ожидаемой гетерозиготности как меры генетического разнообразия показывают, что во всех изученных популяциях поддерживается довольно высокий уровень полиморфизма (0.146–0.262). Максимальные значения ожидаемой гетерозиготности наблюдаются в выборках Сихотэ-Алиня (0.259) и Амурской области (0.244). Самая низкая ожидаемая гетерозиготность, за исключением Парамушира, отмечена в популяциях из Чукотки и Корякии (0.214). Во всех выборках наблюдается близкое к равновесному распределение генотипов, незначительный дефицит гетерозигот отмечен среди особей из популяций Чукотки, Корякии и Амурской области. Значения коэффициента инбридинга находятся в пределах от -0.265 (КЗ) до 0.225 (СНЖ), при среднем значении -0.004 . Полученные результаты хорошо согласуются с литературными данными по аллозимной изменчивости в популяциях кедрового стланика (Таблица 3.3.2).

Таблица 3.3.2 – Показатели внутривидового генетического разнообразия в популяциях кедрового стланика по данным литературных источников

Регион	N_P	N_L	H_E	N_A	Источник
Северная Камчатка	3	20	0.249	2.4	(Политов и др., 1992; Politov, Krutovskii, 1994; Krutovskii <i>et al.</i> , 1995)
Чукотка (3)* Сахалин (2)	5	22	0.255	2.5	(Гончаренко и др., 1992а; Goncharenko <i>et al.</i> , 1993)
Байкал (3) Забайкалье (1) Магаданская обл. (7) Сахалин (1)	12	32	0.220	2.0	(Малюченко и др., 1998)
Байкал	10	32	0.234	2.0	(Politov, 1998)
Япония	18	19	0.223	2.1	(Tani <i>et al.</i> , 1996)
Байкал (1), Камчатка (1), Сихотэ-Алинь (1)	3	16	0.291	2.2	(Наконечная и др., 2010)

Примечание: N_P – число проанализированных популяций; N_L – число локусов; H_E – средняя ожидаемая гетерозиготность; N_A – среднее число аллелей на локус. * для работ, в которых анализировались популяции из разных регионов в скобках приведено число популяций из каждого региона.

3.4 Генетическая дифференциация популяций восточной части ареала

Для изучения генетической дифференциации популяций из восточной части ареала использовали данные по частотам аллелей и генотипов 23 аллозимных локусов в 29 выборках (список выборок и их группировка приведены в Таблице 3.3.1). Тест χ^2 на гетерогенность аллельных частот (Таблица 3.4.1) показал, что достоверные отличия между выборками наблюдаются по всем полиморфным локусам. Для установления уровней подразделенности популяций были рассчитаны полокусные значения F -статистик Райта (Таблица 3.4.1), генетические дистанции Нея (Nei, 1972) и попарные значения F_{ST} (Приложение Б).

Таблица 3.4.1 – Значения F -статистик и результат χ^2 -теста на гетерогенность аллельных частот для 29 выборок из восточной части ареала кедрового стланика

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	χ^2	d.f.	p
<i>Adh-1</i>	-0.035	-0.005	0.029	112.236	84	0.022
<i>Fdh</i>	-0.035	-0.002	0.031	115.372	56	0
<i>Fe-2</i>	-0.024	0.078	0.099	489.123	112	0
<i>Gdh</i>	-0.040	0.061	0.098	235.684	56	0
<i>Got-1</i>	-0.041	-0.004	0.036	163.096	112	0.001
<i>Got-2</i>	0.021	0.101	0.082	160.989	56	0
<i>Got-3</i>	-0.114	-0.020	0.084	517.048	168	0
<i>Idh</i>	0.355	0.399	0.067	115.334	28	0
<i>Lap-3</i>	0.134	0.227	0.108	534.033	140	0
<i>Mdh-1</i>	-0.172	0.027	0.170	341.731	56	0
<i>Mdh-2</i>	0.013	0.127	0.116	705.488	140	0
<i>Mnr-1</i>	-0.071	0.014	0.079	311.733	84	0
<i>Perca</i>	0.042	0.161	0.124	184.925	28	0
<i>6Pgd-2</i>	0.147	0.225	0.092	410.013	84	0
<i>6Pgd-3</i>	0.504	0.580	0.153	675.254	112	0
<i>Pgi-1</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Pgi-2</i>	0.005	0.082	0.077	258.052	84	0
<i>Pgm-1</i>	0.004	0.067	0.063	330.183	112	0
<i>Pgm-2</i>	-0.049	0.007	0.053	407.873	140	0
<i>Skdh-1</i>	-0.066	0.046	0.105	421.372	140	0
<i>Skdh-2</i>	-0.113	-0.016	0.088	139.476	28	0
<i>Sod-2</i>	-0.090	0.025	0.105	215.425	56	0
<i>Sod-3</i>	-	-	-	-	-	-
Среднее	0.018	0.104	0.089	6844.443*	1876	0
ст. ош.	± 0.033	± 0.031	± 0.008			

Примечание: d.f. – число степеней свободы, p – уровень значимости. * – для χ^2 приведено суммарное значение.

Значения F -статистик Райта показывают, что почти 9% изменчивости относятся к межгрупповой ($F_{ST}=0.089$). Максимальный вклад в межгрупповую дифференциацию вносят локусы *Mdh-1*, *6Pgd-3*, *Perca*. В Таблице 3.4.2 приведены показатели межпопуляционной дифференциации для других регионов из литературных источников. Минимальная дифференциация ($F_{ST}=0.021$) отмечена для расположенных относительно близко популяций, произрастающих в сходных климатических условиях Северной Камчатки (Krutovskii *et al.*, 1994, 1995). При включении в анализ популяций из разных частей ареала этот показатель повышается – $F_{ST}=0.043$ для пяти популяций из Чукотки и Сахалина (Гончаренко и др., 1992а;

Goncharenko *et al.*, 1993), $F_{ST}=0.050$ для трех популяций из разных частей ареала (Наконечная и др., 2010). В исследованиях, включающих большое число популяций, разобценных географически и обитающих в разнообразных эколого-климатических условиях, доля межгрупповой изменчивости выше (Tani *et al.*, 1996; Малюченко и др., 1998; Politov, 1998).

Таблица 3.4.2 – Значения показателей межпопуляционного генетического разнообразия в популяциях кедрового стланика по данным литературных источников

Регион	N_P	N_L	G_{ST}	F_{ST}	Источник
Чукотка (3)* Сахалин (2)	5	22	0.043	0.043	(Гончаренко и др., 1992а; Goncharenko <i>et al.</i> , 1993а)
Северная Камчатка	3	20		0.021	(Krutovskii <i>et al.</i> , 1994, 1995)
Япония	18	19	0.170		(Tani <i>et al.</i> , 1996)
Байкал (2) Забайкалье (1) Магаданская обл. (8) Сахалин (1)	12	32	-	0.073	(Малюченко и др., 1998)
Байкал	10	32	-	0.076	(Politov, 1998)
Байкал (1), Камчатка (1), Сихотэ-Алинь (1)	3	16	-	0.050	(Наконечная и др., 2010)

Примечание: N_P – число проанализированных популяций; N_L – число локусов, G_{ST} и F_{ST} – показатели межпопуляционного генетического разнообразия.

Высокая межпопуляционная дифференциация $F_{ST}=0.129$ отмечалась в исследовании 10 популяций стланика из разных частей ареала (Камчатка, Сахалин, Кунашир, Магаданская обл., Сихотэ-Алинь, Забайкалье) с применением шести микросателлитных локусов Н.В. Орешковой с соавторами (Орешкова и др., 2017). Межпопуляционная изменчивость оказалась на порядок ниже между тремя выборками из Амурской области $F_{ST}=0.017$ (Полякова и др., 2013), что в два раза ниже оценок, полученных по аллозимным данным для этих же выборок ($F_{ST}=0.039$). В первом исследовании (Орешкова и др., 2017) в трех из шести локусов в части выборок наблюдался значимый дефицит гетерозигот, во втором (Полякова и др., 2013) дефицит гетерозигот отмечался во всех четырех полиморфных локусах. По-видимому, оценки дифференциации по микросателлитным локусам зависят от присутствия нуль-аллелей в отдельных выборках.

Локусы, по которым отмечается значимый дефицит гетерозигот в отдельных выборках, могут вносить искажения в эти оценки.

На основании генетических расстояний Нея (Таблица 3.4.3) методом UPGMA и Neighbor-Joining построены дендрограммы сходства выборок *Pinus pumila* из восточной части ареала (Рисунок 3.4.1). Бутстрэп-поддержка узлов ветвления на NJ-дендрограмме в большинстве случаев оказалась низкой. Надежно поддерживается кластеризация только для двух пар выборок, К1 и К2 из Центральной Камчатки, и ЗЕ1 и ЗЕ2 из Амурской области. Тест Мантела не выявил корреляции матриц генетических и географических расстояний между выборками ($R_{xy}=0.102$; $p=0.09$), что обусловлено значительными отличиями внутри регионов.

Анализ матрицы генетических расстояний между всеми 29 выборками (Таблица 3.4.3, Рисунки 3.4.1 и 3.4.2) выявляет значительную дифференциацию внутри географических групп популяций. Максимальные генетические дистанции между выборкой с о. Парамушир и другими от 0.054 до 0.110 обусловлены значительными отличиями в частотах аллелей, вызванными генетическим дрейфом (см. раздел 3.3). Две выборки из Чукотки и выборка из Корякии (МР, МЙ и ПЕ) образуют отдельный кластер, который группируется с Камчатскими выборками Срединного хребта (К1, К2, К5 и К9) и выборкой К22 с севера Камчатки. Выборки восточной и южной частей Камчатки (КБ, ВЧ, К4 и К27) ближе к выборкам с вершины и подножия вулкана Менделеева о. Кунашир (ВЕК и ГЗК). Три другие кунаширские выборки из кальдеры вулкана Головнина (БОК, КПК и ББК) образуют отдельный кластер. Четыре выборки из Амурской области (АМ5, ЗЕ1, ЗЕ2 и ЗЕ3) также образуют единый кластер, а выборка АМ1 объединяется с сахалинской (ОХС), ОБЛ (Сихотэ-Алинь) и западно-камчатской К10. Такая кластеризация может быть результатом влияния на генетическое разнообразие популяций множества различных факторов, ключевым из которых, по-видимому, является история распространения вида в Тихоокеанском регионе.

Таблица 3.4.3 – Значения генетических расстояний Нея между 29 выборками кедрового стланика восточной части ареала

Выборки	МР	МЙ	ПЕ	ВЧ	КБ	К1	К2	К3	К4	К5	К9	К10	К22	К27	ПАР
МР	0.000														
МЙ	0.013	0.000													
ПЕ	0.010	0.013	0.000												
ВЧ	0.030	0.029	0.024	0.000											
КБ	0.027	0.026	0.022	0.010	0.000										
К1	0.025	0.022	0.013	0.033	0.021	0.000									
К2	0.023	0.021	0.013	0.037	0.024	0.002	0.000								
К3	0.026	0.034	0.028	0.037	0.035	0.031	0.032	0.000							
К4	0.024	0.024	0.018	0.006	0.013	0.029	0.032	0.031	0.000						
К5	0.021	0.025	0.014	0.021	0.014	0.009	0.010	0.032	0.017	0.000					
К9	0.016	0.025	0.016	0.032	0.021	0.013	0.011	0.024	0.027	0.007	0.000				
К10	0.029	0.022	0.021	0.023	0.025	0.033	0.036	0.030	0.016	0.026	0.026	0.000			
К22	0.027	0.025	0.018	0.025	0.020	0.025	0.027	0.028	0.022	0.014	0.016	0.020	0.000		
К27	0.027	0.026	0.023	0.016	0.019	0.036	0.039	0.031	0.018	0.029	0.030	0.031	0.027	0.000	
ПАР	0.067	0.064	0.056	0.088	0.081	0.068	0.064	0.081	0.078	0.080	0.067	0.082	0.083	0.065	0.000
ВЕК	0.026	0.025	0.025	0.014	0.020	0.037	0.041	0.034	0.016	0.027	0.026	0.022	0.023	0.012	0.064
ГЗК	0.020	0.021	0.016	0.017	0.023	0.026	0.028	0.042	0.017	0.021	0.022	0.025	0.024	0.023	0.054
БОК	0.044	0.037	0.030	0.029	0.033	0.032	0.037	0.053	0.030	0.040	0.041	0.034	0.047	0.036	0.055
КПК	0.034	0.022	0.022	0.025	0.030	0.031	0.034	0.052	0.025	0.037	0.042	0.025	0.048	0.030	0.057
ББК	0.029	0.023	0.025	0.029	0.029	0.035	0.035	0.054	0.029	0.037	0.035	0.032	0.048	0.025	0.049
КВС	0.027	0.029	0.025	0.017	0.024	0.033	0.036	0.045	0.018	0.019	0.019	0.021	0.022	0.026	0.079
ОХС	0.018	0.023	0.021	0.030	0.030	0.035	0.038	0.037	0.024	0.021	0.019	0.018	0.023	0.030	0.094
ОБЛ	0.024	0.028	0.019	0.022	0.020	0.029	0.032	0.035	0.020	0.020	0.019	0.014	0.021	0.024	0.070
СНЖ	0.018	0.031	0.025	0.037	0.035	0.037	0.037	0.032	0.028	0.028	0.022	0.029	0.034	0.031	0.063
АМ1	0.020	0.018	0.022	0.028	0.027	0.033	0.035	0.037	0.024	0.024	0.024	0.014	0.024	0.035	0.110
ЗЕ1	0.027	0.024	0.031	0.026	0.026	0.031	0.035	0.037	0.026	0.023	0.025	0.023	0.026	0.037	0.106
ЗЕ2	0.027	0.032	0.028	0.033	0.028	0.020	0.024	0.039	0.030	0.014	0.017	0.033	0.027	0.045	0.102
ЗЕ3	0.025	0.024	0.028	0.026	0.021	0.025	0.027	0.045	0.031	0.018	0.017	0.026	0.026	0.036	0.107
АМ5	0.023	0.029	0.023	0.020	0.013	0.020	0.023	0.038	0.020	0.014	0.019	0.024	0.022	0.036	0.103

Окончание Таблицы 3.4.3

Выборки	ВЕК	ГЗК	БОК	КПК	ББК	КВС	ОХС	ОБЛ	СНЖ	АМ1	ЗЕ1	ЗЕ2	ЗЕ3	АМ5
МР														
МЙ														
ПЕ														
ВЧ														
КБ														
К1														
К2														
К3														
К4														
К5														
К9														
К10														
К22														
К27														
ПАР														
ВЕК	0.000													
ГЗК	0.008	0.000												
БОК	0.023	0.016	0.000											
КПК	0.025	0.019	0.009	0.000										
ББК	0.024	0.021	0.014	0.009	0.000									
КВС	0.015	0.016	0.028	0.027	0.025	0.000								
ОХС	0.022	0.024	0.046	0.035	0.035	0.014	0.000							
ОБЛ	0.018	0.018	0.026	0.021	0.025	0.014	0.013	0.000						
СНЖ	0.025	0.025	0.040	0.035	0.030	0.024	0.021	0.017	0.000					
АМ1	0.030	0.031	0.050	0.036	0.038	0.022	0.011	0.021	0.028	0.000				
ЗЕ1	0.033	0.031	0.054	0.045	0.048	0.028	0.025	0.028	0.035	0.014	0.000			
ЗЕ2	0.041	0.031	0.054	0.051	0.053	0.027	0.027	0.031	0.032	0.024	0.009	0.000		
ЗЕ3	0.033	0.031	0.048	0.038	0.036	0.017	0.019	0.022	0.035	0.011	0.013	0.016	0.000	
АМ5	0.035	0.030	0.046	0.042	0.041	0.023	0.028	0.025	0.038	0.020	0.015	0.015	0.011	0.000

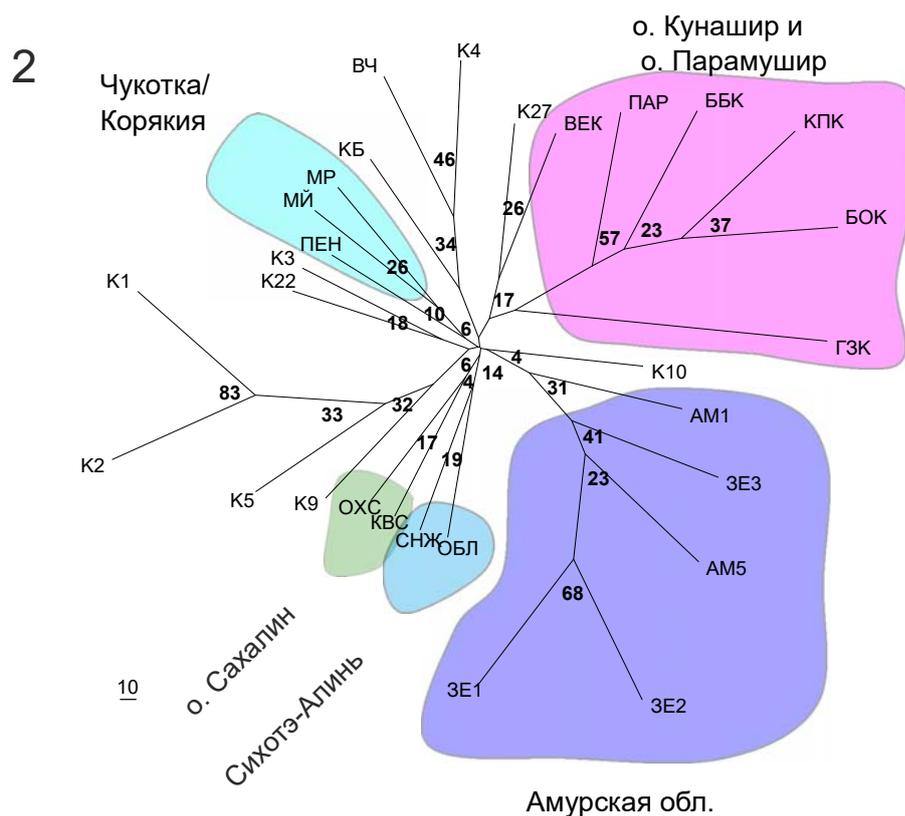
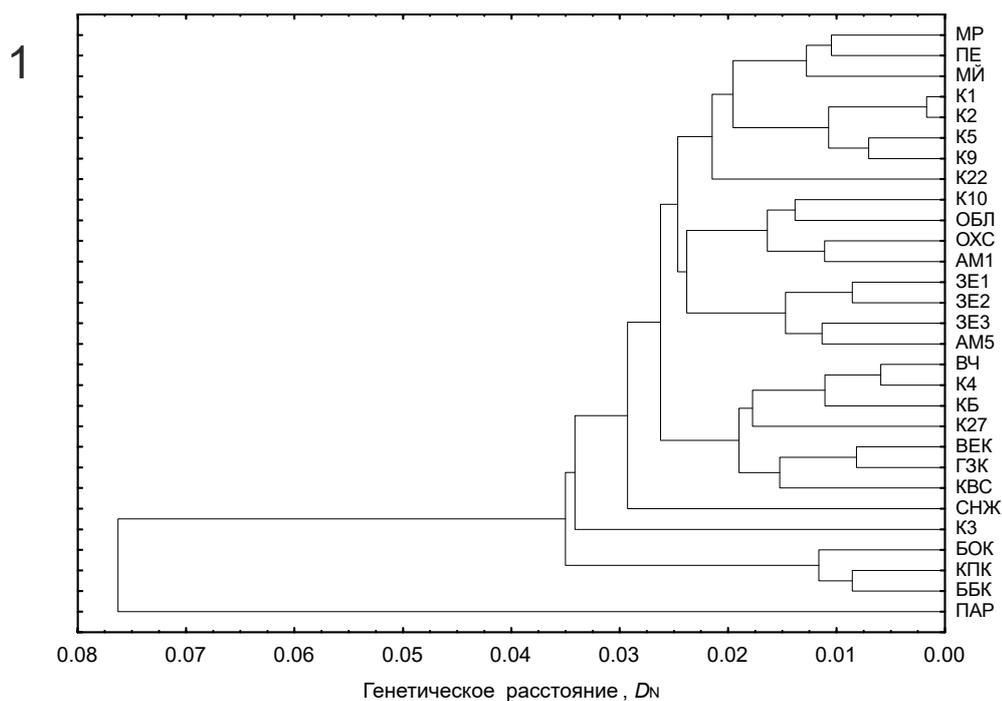


Рисунок 3.4.1 – Дендрогаммы сходства выборок *Pinus pumila* восточной части ареала, построенные с помощью метода UPGMA (1) и Neighbor-Joining (2) на основании генетических расстояний Нея. Значения бутстрэп-поддержки приведены рядом с узлами ветвления.

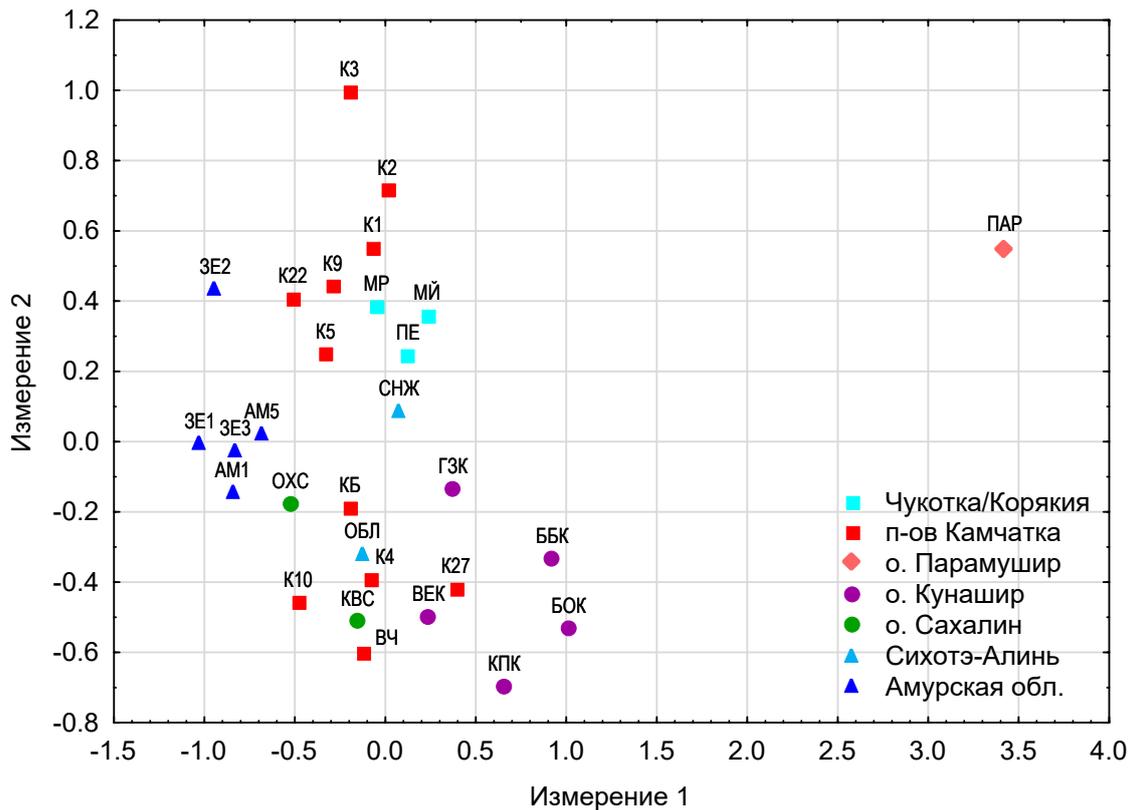


Рисунок 3.4.2 – Пространственная ординация выборок восточной части ареала в двух измерениях, построенная методом многомерного шкалирования (MDS) на основании матрицы генетических расстояний.

Пространственная ординация выборок в двух измерениях по методу многомерного шкалирования (MDS) более наглядно группирует выборки по географическому происхождению. При этом выборки п-ова Камчатка распределены по второму измерению между разными группами. Популяции Срединного хребта ближе к популяциям Чукотки и Корякии. Остальные – в одном облаке с популяциями Кунашира, Сахалина, Сихотэ-Алиня и Амурской области.

Анализ индивидуальных генотипов методом байесовской кластеризации в программе STRUCTURE при значении K от 2 до 8 выявил значительные различия как между регионами, так и между популяциями в пределах отдельных регионов (Рисунок. 3.4.3). Определенное по методу Эванно оптимальное значение $K=4$.

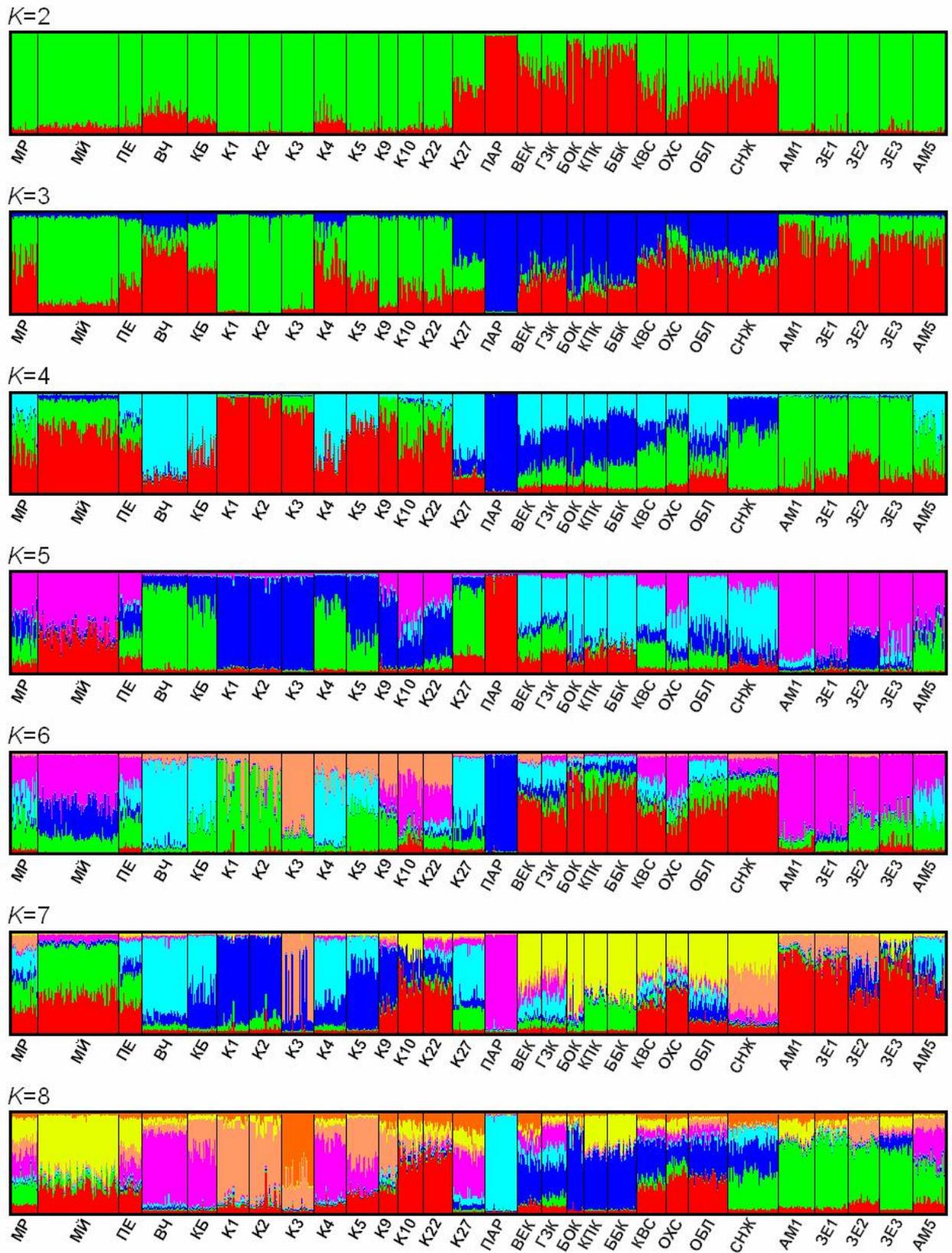


Рисунок 3.4.3 – Результаты анализа популяционной структуры *P. putilla* в программе STRUCTURE.

Применение факторного анализа распределения частот аллелей в изученных выборках позволило выявить корреляции между генетической изменчивостью и географическим положением выборок. На Рисунке 3.4.4. по первому фактору хорошо выделяются группировки Кунашир, Сахалин, Сихотэ-Алинь, Камчатка, Амурская обл. Центральное положение занимают чукотские выборки. По оси второго фактора выборки можно условно разделить на две группы: южные – Амурская обл., Сихотэ-Алинь, Сахалин и Кунашир, и северные – Парамушир, Камчатка, Чукотка/Корякия. Выявлена значимая корреляция фактора 1 с географической широтой ($r=0,653$, $p=0.0001$) Фактор 2 коррелирует с географической долготой ($r=0.782$, $p=0.0000$) и широтой ($r=0.408$, $p=0.0278$) (Рисунок 3.4.5).

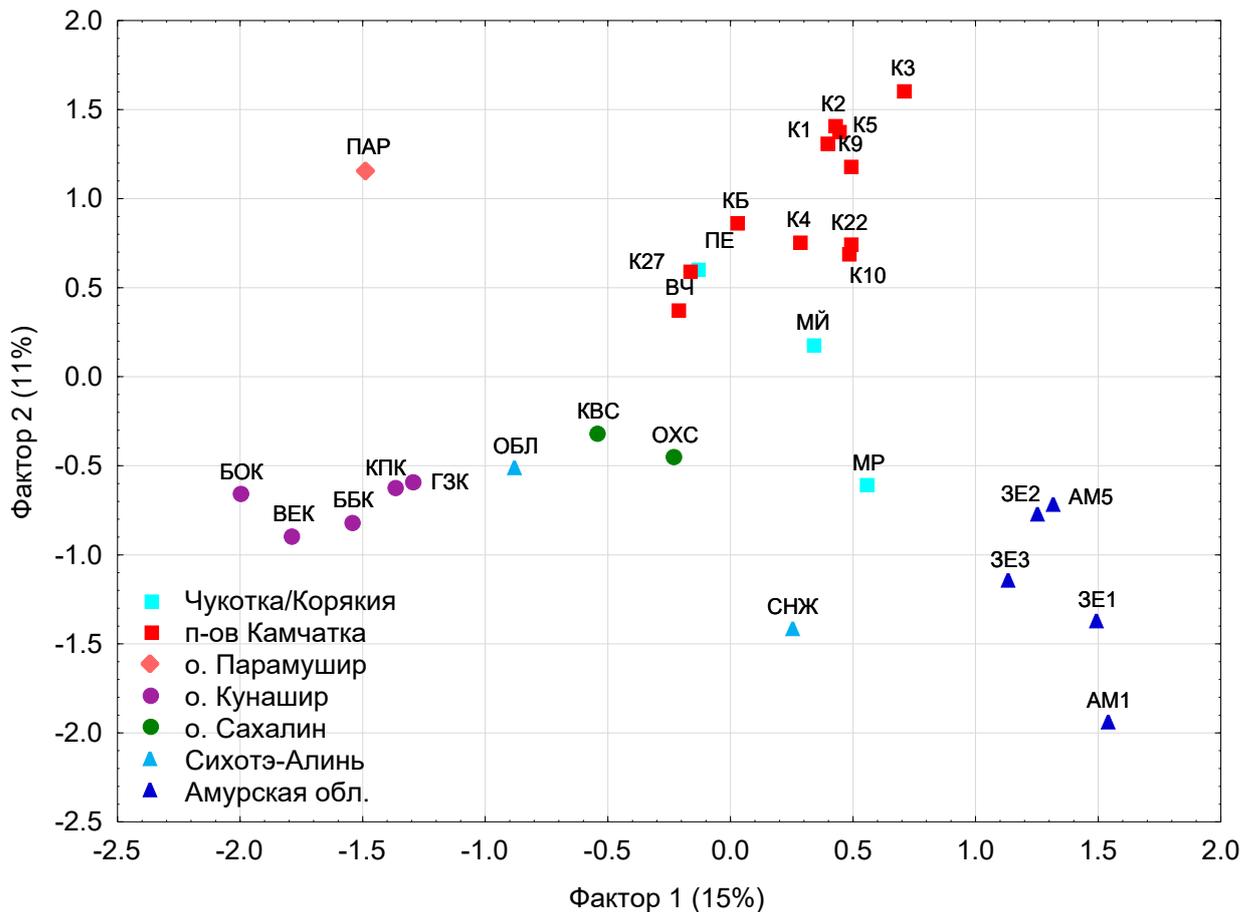


Рисунок 3.4.4 – Ординация 29 выборок кедрового стланика по результатам факторного анализа частот аллелей.

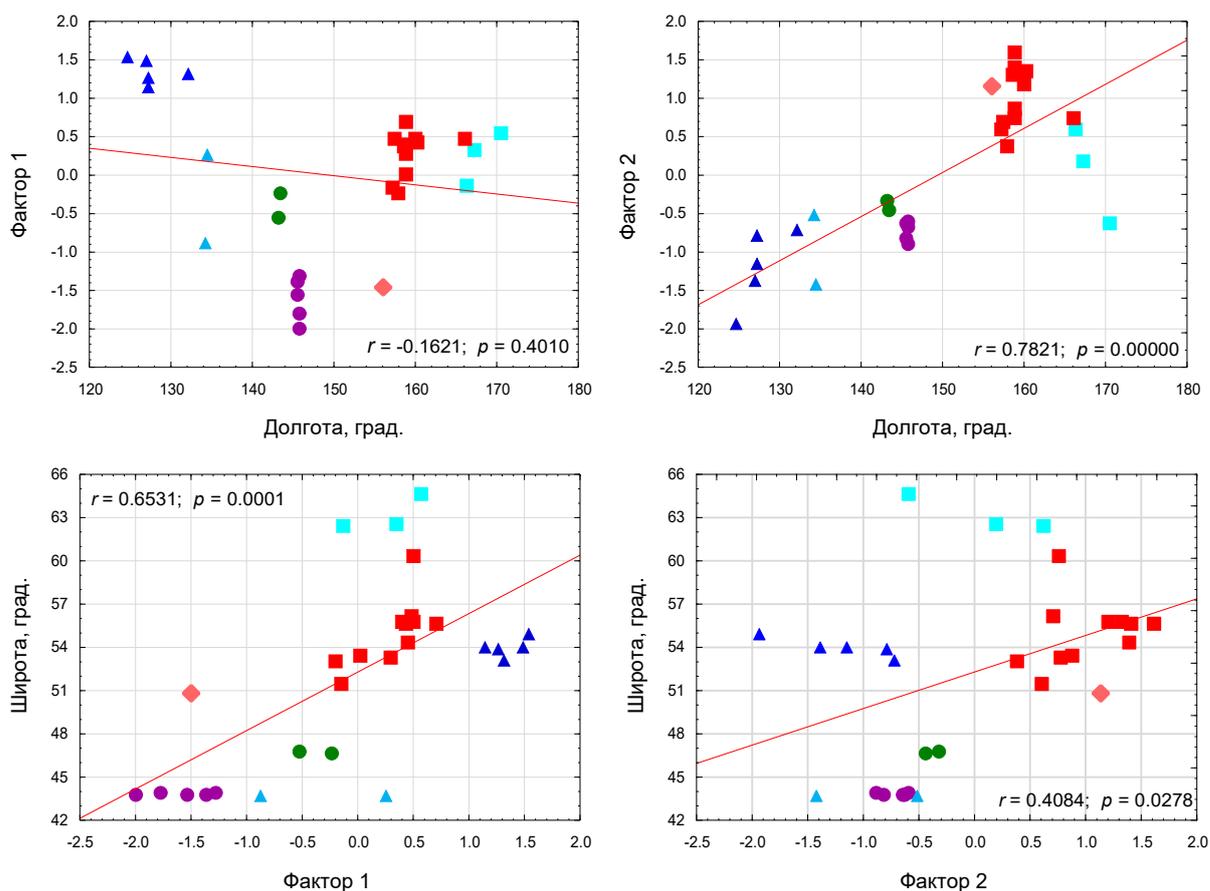


Рисунок 3.4.5 – Корреляция географических координат выборок с главными факторами. Обозначения регионов даны на Рисунке 3.4.4

Такое распределение выборок в восточной части ареала, по-видимому, может быть связано с историей расселения вида в данном регионе. Положение северо-восточных выборок МР и МЙ в центре указывает на распространение вида различными путями: с севера на юг континента вдоль западного побережья Охотского моря, оттуда же на Камчатку. Южные континентальные популяции тесно связаны с популяциями Сахалина и Кунашира. Возможно, из-за климатических изменений волн расселения было несколько. Выборки п-ова Камчатка условно подразделяются на две группы, которые могут иметь различное происхождение.

Генетические расстояния между группами популяций

Значения генетических расстояний Нея (D_N) между семью географическими группами выборок приведены в Таблице 3.4.4. Наибольшие генетические дистанции ($D_N=0.049-0.100$) отмечены между популяцией Парамушир и всеми остальными группами. Это связано со значительным

смещением в частотах аллелей аллозимных локусов (Приложение А), вероятно, вследствие дрейфа из-за сокращения численности популяции с последующим ее восстановлением от небольшого числа особей.

Таблица 3.4.4 – Генетические расстояния D_N (ниже диагонали) и попарные значения F_{ST} (выше диагонали) для географических групп выборок

Группа	Чукотка/ Корякия	Камчатка	Парамушир	Кунашир	Сахалин	Сихотэ- Алинь	Амурская обл.
Чукотка/ Корякия	0.000	0.012	0.087	0.020	0.020	0.023	0.018
Камчатка	0.008	0.000	0.082	0.020	0.016	0.018	0.014
Парамушир	0.056	0.066	0.000	0.070	0.100	0.082	0.122
Кунашир	0.014	0.013	0.049	0.000	0.021	0.020	0.032
Сахалин	0.016	0.013	0.083	0.016	0.000	0.015	0.020
Сихотэ-Алинь	0.017	0.013	0.062	0.016	0.011	0.000	0.022
Амурская обл.	0.015	0.010	0.100	0.027	0.013	0.019	0.000

На UPGMA-дендрограмме выборки из Чукотки/Корякии и Камчатки объединяются в один кластер, к которому примыкает группа популяций Приамурья (Рисунок 3.4.6). В другой кластер вошли выборки с о. Сахалин и Сихотэ-Алиня, к которым примкнули выборки о. Кунашир. Камчатские выборки ближе всего к выборкам из Корякии и Чукотки ($D_N=0.008$). Выборки о. Сахалин группируются с выборками из южного Сихотэ-Алиня ($D_N=0.011$). К ним на значительном расстоянии примыкают выборки из Амурской области ($D_N=0.010-0.019$). Дистанции между этими группами и группой кунаширских выборок – от 0.013 до 0.027. Кунаширские выборки максимально дистанцированы от выборок из Амурской области.

По генетическим расстояниям D_N и значениям F_{ST} методом многомерного шкалирования (MDS) была проведена пространственная ординация групп выборок (Рисунок 3.4.7). Ординация групп, за исключением Амурской области и Парамушира, отражает их географическое положение. В целом же ординация на основании генетических дистанций и уровней межпопуляционной дифференциации сходна с группировкой на основании факторного анализа частот аллелей (Рисунок 3.4.4).

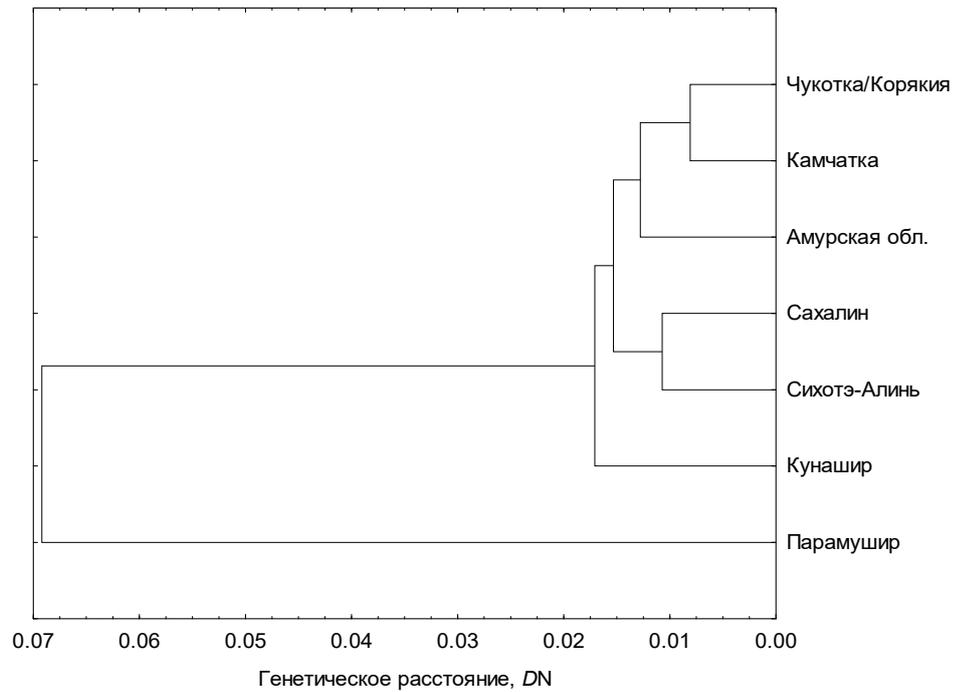


Рисунок 3.4.6 – UPGMA-дендрограмма генетических расстояний между группами выборок *Pinus pumila*.

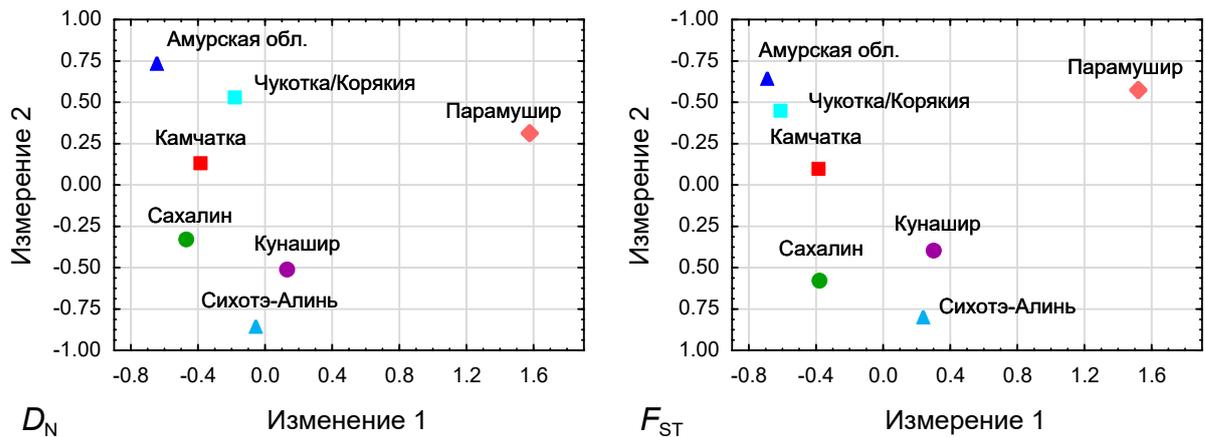


Рисунок 3.4.7 – Ординация географических групп выборок в двух измерениях, построенная методом многомерного шкалирования (MDS) на основании матрицы генетических расстояний (D_N) и попарных значений F_{ST} .

Генетическая дифференциация популяций полуострова Камчатка

Во всех выборках Камчатки локусы *Adh-1*, *Idh*, *Pgi-1* и *Sod-3* были мономорфными. Популяции кедрового стланика Камчатки различаются по частотам аллелей всех полиморфных локусов, за исключением слабоизменчивого *Got-1* (Таблица 3.4.5). Максимальный вклад в межпопуляционную дифференциацию выборок региона ($F_{ST}=0.063$) вносят

локусы со значением F_{ST} , превышающим среднее: *Fe-2*, *Got-3*, *Mdh-2*, *Mnr-1* и *6Pgd-2*.

Таблица 3.4.5 – Значения F -статистик и результат теста на гетерогенность аллельных частот для выборок стланика Камчатки

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	χ^2	d.f.	p
<i>Adh-1</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Fdh</i>	-0.045	-0.004	0.040	25.646	10	0.004
<i>Fe-2</i>	-0.146	-0.056	0.079	136.278	30	0.000
<i>Gdh</i>	-0.077	-0.023	0.051	31.192	10	0.001
<i>Got-1</i>	-0.040	-0.004	0.035	28.836	20	0.091
<i>Got-2</i>	0.065	0.106	0.044	36.506	20	0.013
<i>Got-3</i>	-0.224	-0.091	0.108	165.869	30	0.000
<i>Idh</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Lap-3</i>	0.071	0.133	0.066	122.293	40	0.000
<i>Mdh-1</i>	-0.059	-0.008	0.048	27.469	10	0.002
<i>Mdh-2</i>	0.002	0.115	0.113	254.532	50	0.000
<i>Mnr-1</i>	-0.148	-0.053	0.083	69.428	20	0.000
<i>Pepca</i>	0.070	0.115	0.048	33.320	10	0.000
<i>6Pgd-2</i>	-0.096	0.012	0.099	107.341	20	0.000
<i>6Pgd-3</i>	-0.063	-0.020	0.041	36.103	20	0.015
<i>Pgi-1</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Pgi-2</i>	-0.116	-0.049	0.060	41.983	10	0.000
<i>Pgm-1</i>	-0.037	0.032	0.066	123.213	30	0.000
<i>Pgm-2</i>	-0.156	-0.086	0.060	50.972	20	0.000
<i>Skdh-1</i>	-0.018	0.036	0.053	106.684	30	0.000
<i>Skdh-2</i>	-0.059	-0.005	0.051	32.375	10	0.000
<i>Sod-2</i>	-0.191	-0.122	0.058	37.767	10	0.000
<i>Sod-3</i>	–	–	–	–	–	–
Среднее	-0.067	0.002	0.063	1467.806*	400	0.000
ст.ош.	±0.018	±0.015	±0.005			

Примечание: d.f. – число степеней свободы, p – уровень значимости. * – для χ^2 приведено суммарное значение.

На UPGMA-дендрограмме камчатские выборки образуют три крупных кластера (Рисунок 3.4.8). В первый входят выборки южной части Камчатки (ВЧ, КБ, К27, К4). В данной группе выделяется выборка с северного берега Курильского озера (К27), которая максимально удалена географически от остальных. Объединение выборок ВЧ, К27 и К4 поддерживается высокими значениями бутстрэпа (Рисунок 3.4.8 (2)).

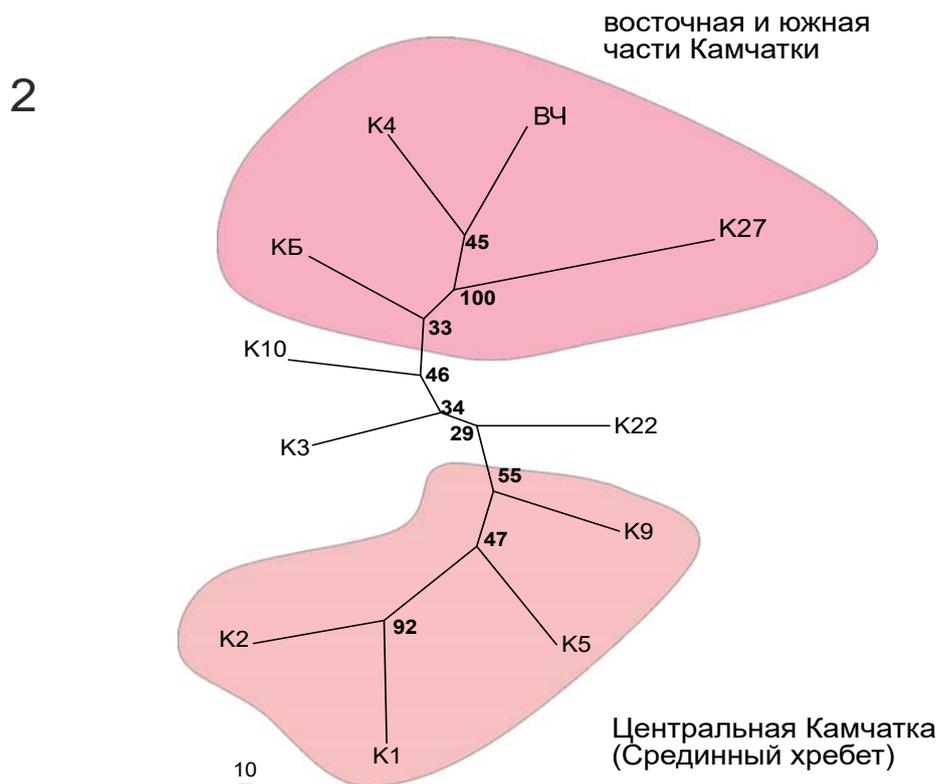
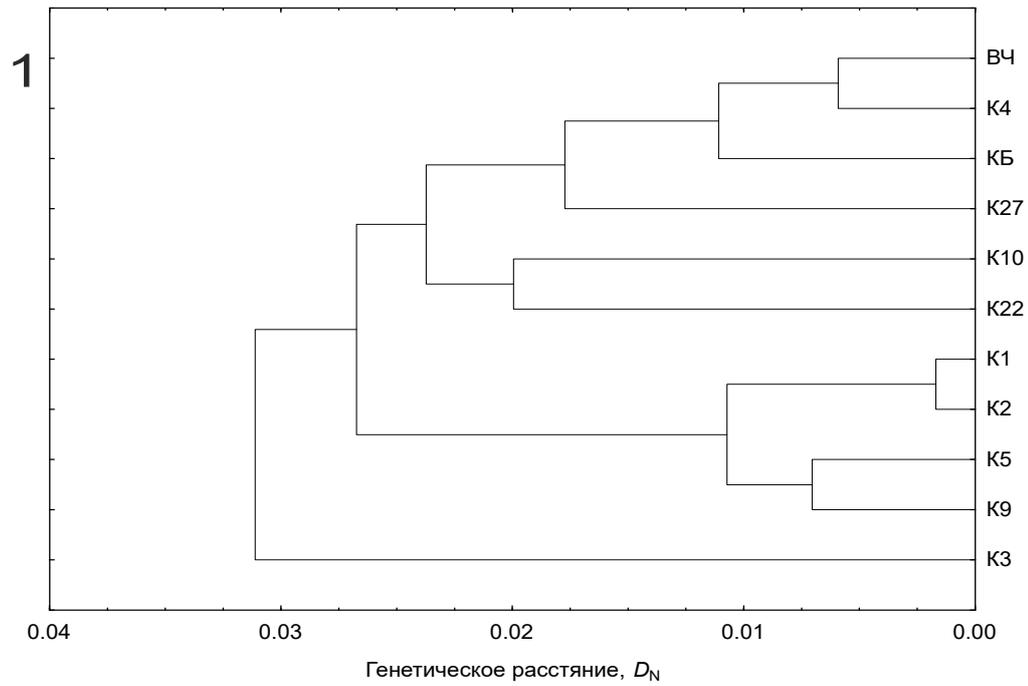


Рисунок 3.4.8 – Дендрограммы сходства выборок *Pinus pumila* п-ва Камчатка, построенные с помощью метода UPGMA (1) и Neighbor-Joining (2) на основании генетических расстояний Нея. Значения бутстрэп-поддержки приведены рядом с узлами ветвления.

Второй кластер составляют выборки северной (K22) и западной (K10) частей Камчатки. Третий – выборки Срединного хребта Центральной Камчатки (K1, K2, K5 и K9). В пределах этого кластера группировка выборок

K1 и K2 хорошо поддерживается значением бутстрэпа. Отдельная ветвь представлена выборкой K3. Выборки K2 и K3 из окрестностей п. Эссо расположены на небольшом расстоянии друг от друга и находятся в бассейне р. Быстрая, однако отличаются расположением по высоте над у.м. и экспозицией (выборка K3 расположена выше на склоне с северной экспозицией). Генетические различия между этими популяциями, вероятно, сформировались в результате разных микроклиматических и почвенных условий. Большинство узлов ветвления на NJ-дендрограмме слабо поддерживаются бутстрэп-оценками. Анализ индивидуальных генотипов в программе STRUCTURE (Рисунок 3.4.3) подтверждает подобное деление на кластеры и высокое межпопуляционное разнообразие камчатских выборок.

В работе Н.В. Орешковой и соавторов (Орешкова, 2017) генетические расстояния между пятью выборками из разных частей Камчатки (одной северо-восточной (совпадает с K22 в нашем исследовании), одной восточной и тремя выборками, собранными западнее Срединного хребта) находились в пределах от 0.055 до 0.124 (между северо-восточной и юго-восточной выборками), в среднем $D_N=0.093$. На высокую степень различия между ними указывает значительная доля межпопуляционного разнообразия $F_{ST}=0.093$. В нашем исследовании генетические дистанции между камчатскими выборками находились в диапазоне от 0.002 – между выборками K1 и K2 из Центральной Камчатки до 0.039 – между K2 и самой южной K27 (оз. Курильское). В нашем исследовании только одна выборка была собрана в западной части полуострова (р. Белоголовая, K10), и она демонстрирует высокое сходство с северо-восточной выборкой Тилички (K22) (Рисунки 3.4.3, 3.4.8).

Высокая гетерогенность *P. pumila* на Камчатке подтверждается исследованиями, выполненными В.П. Ветровой с использованием морфологических признаков (размеры и форма семенных чешуй шишек). Выявлена высокая внутривидовая изменчивость и значительная степень дифференциации популяций. Морфометрические признаки с одной

стороны находятся под генетическим контролем, а с другой – отражают гетерогенность условий обитания стланика на полуострове. Доля фенотипической изменчивости, контролируемой экологическими факторами, составляет до 30% от общей изменчивости (Ветрова, 2012; Vetrova, 2013).

Наблюдаемая сегодня картина генетической дифференциации популяций п-ова Камчатка могла сформироваться в результате нескольких разнесенных во времени волн заселения и разнонаправленного действия отбора в контрастных условиях обитания.

Генетическая дифференциация популяций о. Кунашир

Среди популяций южного Кунашира также наблюдается генетическая неоднородность. Не смотря на незначительные расстояния между ними (максимальное расстояние около 30 км), разнообразные условия обитания формируют уникальные генетические спектры изменчивости каждой из выборок.

В выборках о. Кунашир мономорфными оказались локусы *Adh-1*, *Fdh*, *Idh*, *Pgi-1* и *Sod-3*. По результатам теста на гетерогенность аллельных частот (Таблица 3.4.6.) выборки различаются по частотам аллелей локусов *Fe-2*, *Gdh*, *Got-3*, *Lap-3*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *6Pgd-2*, *Skdh-2* и *Sod-2*. Доля межпопуляционной изменчивости $F_{ST}=0.063$. Максимальный вклад в дифференциацию вносят локусы *Gdh*, *Mdh-1*, *Skdh-2* и *Sod-2*.

Генетические расстояния Нея между выборками от 0.008 до 0.025, что сопоставимо с расстояниями между континентальными популяциями, разделенными сотнями и даже тысячами километров (например, из Амурской области – AM1 и AM5, или из Амурской области и Сихотэ-Алиня) (Таблица 3.4.3). На UPGMA-дендрограмме генетических расстояний выборки с о. Кунашир делятся на два кластера (Рисунок 3.4.9).

Таблица 3.4.6 – Значения F -статистик и результат теста на гетерогенность аллельных частот для популяций стланика Кунашира

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	χ^2	d.f.	p
<i>Adh-1</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Fdh</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Fe-2</i>	0.032	0.080	0.049	27.447	12	0.007
<i>Gdh</i>	-0.142	-0.005	0.120	25.490	4	0.000
<i>Got-1</i>	-0.019	-0.004	0.015	3.125	4	0.537
<i>Got-2</i>	-0.102	-0.072	0.028	6.560	4	0.161
<i>Got-3</i>	-0.021	0.028	0.048	24.211	12	0.019
<i>Idh</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Lap-3</i>	-0.028	0.013	0.040	29.301	16	0.022
<i>Mdh-1</i>	0.102	0.164	0.068	14.797	4	0.005
<i>Mdh-2</i>	0.006	0.043	0.037	21.215	12	0.047
<i>Mnr-1</i>	-0.117	-0.104	0.011	9.273	8	0.320
<i>Pepca</i>	0.035	0.044	0.010	1.896	4	0.755
<i>6Pgd-2</i>	-0.084	-0.031	0.049	10.569	4	0.032
<i>6Pgd-3</i>	-0.038	-0.010	0.026	11.547	8	0.173
<i>Pgi-1</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Pgi-2</i>	-0.006	0.010	0.016	11.201	8	0.191
<i>Pgm-1</i>	0.036	0.042	0.007	16.300	16	0.432
<i>Pgm-2</i>	0.014	0.035	0.022	11.977	8	0.152
<i>Skdh-1</i>	-0.080	-0.024	0.051	15.232	8	0.055
<i>Skdh-2</i>	-0.203	-0.103	0.083	19.706	4	0.001
<i>Sod-2</i>	-0.006	0.081	0.087	19.356	4	0.001
<i>Sod-3</i>	–	–	–	–	–	–
Среднее	-0.034	0.010	0.043	279.203*	140	0.000
ст. ош.	±0.016	±0.014	±0.006			

Примечание: d.f. – число степеней свободы, p – уровень значимости. * – для χ^2 приведено суммарное значение.

Первый кластер объединяет берег оз. Кипящее в кальдере вулкана Головнина (КПК) и бамбучник (ББК) расположенные на небольшом расстоянии, к которым примыкает выборка из болотистой низины (БОК), расположенной на северо-восток от них. Второй кластер формирует выборка с вершины вулкана Менделеева (ВЕК), представленная сплошными старовозрастными сомкнутыми зарослями, и выборка с fumarольных полей (ГЗК), расположенных ниже по склону вулкана. Вероятно, подобная кластеризация не случайна. Из-за экстремальных микроэкологических (прежде всего почвенных и температурных) условий в выборках с берега оз. Кипящее и fumarольных полей высока смертность среди проростков и взрослых кустов. Возобновление этих микропопуляций идет за счет постоянного переноса семян из близлежащих к ним зарослей (ББК и ВЕК

соответственно). Возможно, что отбор в этом случае носит локальный характер в результате адаптации к конкретным микроусловиям, а не идет направленно по единому вектору, кроме того, большую роль приобретает дрейф генов вследствие «эффекта основателя» и миграции через семена и пыльцу от небольшого числа особей-доноров. Все эти факторы в сумме формируют высокое разнообразие в пределах столь небольшой территории.

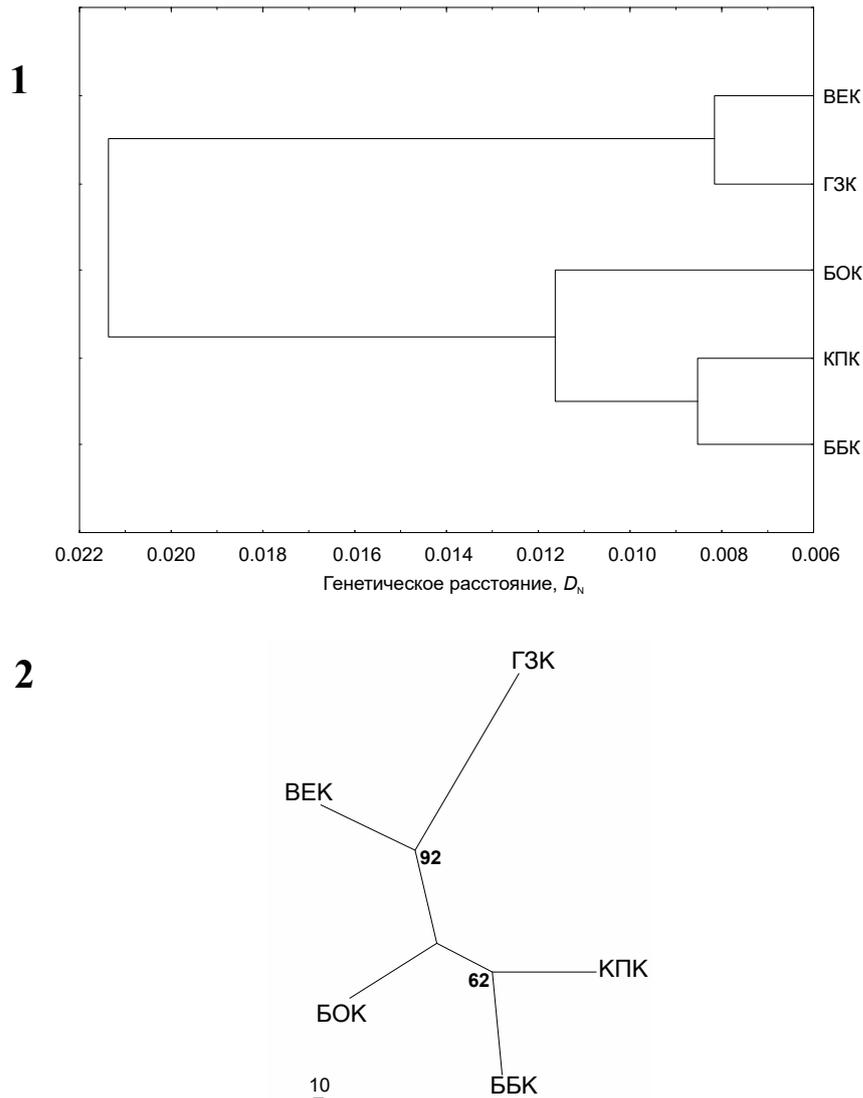


Рисунок 3.4.9 – Дендрограммы сходства выборок *Pinus pumila* о. Кунашир, построенные с помощью метода UPGMA (1) и Neighbor-Joining (2) на основании генетических расстояний Нея. Значения бутстрэп-поддержки приведены рядом с узлами ветвления.

Генетическая дифференциация популяций Амурской области

В выборках из региона изменчивости по локусам *Fdh*, *Idh*, *Pgi-1* и *Sod-3* выявлено не было. Выборки различались по частотам аллелей локусов *Fe-2*, *Got-3*, *Lap-3*, *Mnr-1*, *6Pgd-2*, *6Pgd-3*, *Pgm-2*, *Skdh-1*. Значения F_{ST} по локусам *Fe-2*, *Lap-3*, *Mnr-1*, *6Pgd-2* и *6Pgd-3* выше среднего (Таблица 3.4.7).

Таблица 3.4.7 – Значения F -статистик и результат теста на гетерогенность аллельных частот для популяций стланика Амурской области

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	χ^2	d.f.	p
<i>Adh-1</i>	-0.040	-0.023	0.016	11.208	8	0.190
<i>Fdh</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Fe-2</i>	0.102	0.173	0.079	81.542	12	0.000
<i>Gdh</i>	-0.028	-0.022	0.006	14.322	8	0.074
<i>Got-1</i>	-0.015	-0.003	0.012	3.541	4	0.472
<i>Got-2</i>	0.035	0.048	0.014	4.598	4	0.331
<i>Got-3</i>	-0.129	-0.099	0.027	29.417	12	0.003
<i>Idh</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Lap-3</i>	0.442	0.526	0.150	65.631	8	0.000
<i>Mdh-1</i>	-0.016	-0.003	0.013	3.981	4	0.409
<i>Mdh-2</i>	0.015	0.022	0.007	10.660	16	0.830
<i>Mnr-1</i>	0.103	0.150	0.053	28.987	8	0.000
<i>Peuca</i>	-0.012	-0.004	0.007	2.018	4	0.732
<i>6Pgd-2</i>	0.376	0.410	0.055	33.687	8	0.000
<i>6Pgd-3</i>	0.913	0.923	0.123	62.242	12	0.000
<i>Pgi-1</i>	–	–	–	–	–	–
<i>Pgi-2</i>	-0.007	0.017	0.024	20.494	12	0.058
<i>Pgm-1</i>	-0.037	-0.011	0.026	19.348	12	0.080
<i>Pgm-2</i>	0.083	0.117	0.037	34.289	8	0.000
<i>Skdh-1</i>	-0.079	-0.040	0.036	15.654	8	0.048
<i>Skdh-2</i>	-0.074	-0.042	0.029	8.106	4	0.088
<i>Sod-2</i>	-0.078	-0.056	0.020	13.549	8	0.094
<i>Sod-3</i>	–	–	–	–	–	–
Среднее	0.082	0.110	0.039	463.274*	160.000	0.000
ст. ош.	±0.052	±0.053	±0.008			

Примечание: d.f. – число степеней свободы, p – уровень значимости. * – для χ^2 приведено суммарное значение.

Значения генетических расстояний Нея (D_N) варьировали от 0.009 (между близко расположенными выборками ЗЕ1 и ЗЕ2) до 0.024 (между АМ1 и ЗЕ2) (Таблица 3.4.3). Две выборки из Зейского заповедника группируются вместе, с ними один кластер образует восточная выборка АМ5 из центральной части хр. Джагды (Рисунок 3.4.10). Выборки АМ1 и ЗЕ3 кластеризуются вместе. Выборка ЗЕ3 представляет насаждение северного

макросклона восточной части хр. Тукурингра, а ЗЕ1 и ЗЕ2 – южного макросклона. Не смотря на незначительную удаленность трех выборок друг от друга, дифференциация их выше, чем у довольно удаленных АМ1 и ЗЕ3. Таким образом, кластерный анализ объединяет выборки не только по их географическому происхождению, но и разделяет по микроэкологическим условиям.

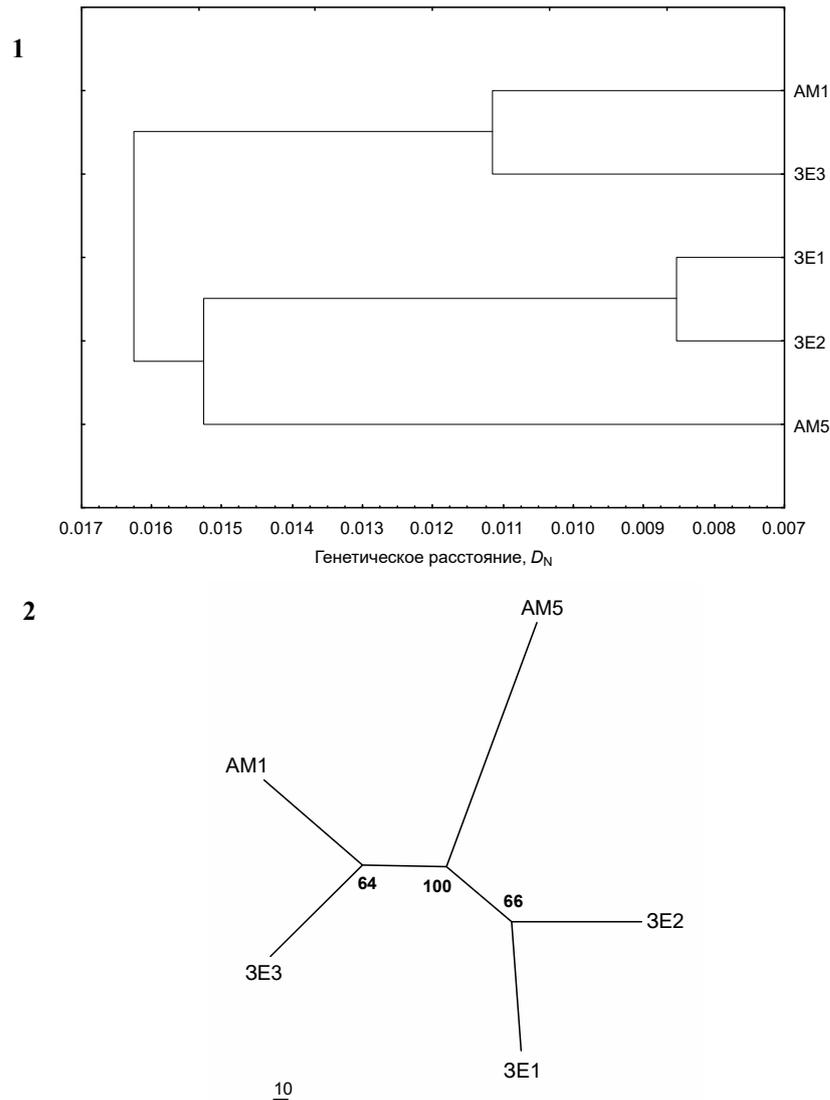


Рисунок 3.4.10 – Дендрограммы сходства выборок *Pinus pumila* Амурской обл., построенные с помощью метода UPGMA (1) и Neighbor-Joining (2) на основании генетических расстояний Нея. Значения бутстрэп-поддержки приведены рядом с узлами ветвления.

Генетическая дифференциация популяций кедрового стланика в восточной части ареала отражает множество факторов влияющих на формирование отдельных популяций. Прежде всего, это история

распространения и заселения видом современного ареала. Заселение Камчатки стлаником, шло северным путем через Чукотку и Корякию. В условиях сокращения ареала из-за климатических изменений Центральная Камчатка была одним из плейстоценовых рефугиумов для стланика (Krestov, 2003; Крестов и др., 2009). На самом полуострове наблюдается высокая межпопуляционная изменчивость за счет разнонаправленного действия отбора в популяциях, произрастающих в разнообразных микроклиматических и почвенных условиях, иногда полностью изолированных друг от друга из-за отсутствия возможности обмена пыльцой и семенами. На южные острова Кунашир и Сахалин вид распространился из южной части континентального ареала во времена понижения уровней моря (регрессий), когда Южные Курильские острова, Сахалин, Японские острова представляли собой единую сушу. Об этом свидетельствуют как палеоботанические данные (например, Урусов, Чипизубова, 2000; Krestov, 2003; Крестов и др., 2009), так и генетические исследования (Tani *et al.*, 1996). Кроме того, нельзя исключать возможность обмена генами между южной островной частью ареала и п-овом Камчатка через острова Курильской гряды во время понижения уровня океана. Активная вулканическая деятельность в местах произрастания некоторых из изученных популяций может быть фактором, провоцирующим случайный генетический дрейф в условиях изоляции (Парамушир), или постоянное обновление состава популяции за счет привнесения генетического материала (семян, распространяемых птицами) из соседних микропопуляций (Кунашир).

3.5 Оценка родства и анализ клоновой структуры

Для анализа клоновой структуры популяции кедрового стланика в окрестностях п. Кюбюме Оймяконского улуса (Якутия) были собраны образцы вегетативных почек от 17 отдельных особей (с одним стволом) и 12 разросшихся куртин (многоствольные формы). Число особей в куртинах - от двух до пяти (всего 39 образцов). Исходным предположением было, что

каждая ветвь/ствол – это отдельная особь семенного происхождения или клоновая ракета.

На основании многолокусных генотипов по 25 аллозимным локусам были рассчитаны показатели генетической изменчивости в группах отдельных особей и особей в составе куртин (Таблица 3.5.1). Мономорфными в обеих выборках оказались локусы *Fdh*, *Lap-2*, *Pgi-1*, *Sod-3*. В выборке одноствольных особей изменчивыми оказались 19 локусов (*Mdh-1* и *Idh* мономорфны), у многоствольных форм - 20 локусов (*Got-1* мономорфен). Локусы *Got-1*, *Mdh-1* и *Idh* слабополиморфны у стланика, однако могут иметь дополнительный вес для идентификации отдельных особей с редкими для популяции генотипами.

Таблица 3.5.1 Показатели генетической изменчивости в выборках одноствольных и многоствольных форм

Выборка	N	N_A	N_E	$P_{99\%}$	H_O	H_E	F
Одноствольные	17	2.080 ±0.162	1.413 ±0.089	76	0.221 ±0.044	0.231 ±0.041	0.076 ±0.066
Многоствольные	39	2.200 ±0.173	1.467 ±0.104	80	0.218 0.041	0.248 0.043	0.117 ±0.052
Среднее ст. ош.	28.00 ±1.57	2.140 ±0.118	1.440 ±0.068	78 ±2	0.220 ±0.030	0.240 ±0.030	0.097 ±0.042

Примечание: N – число особей; N_A – среднее число аллелей на локус; N_E – эффективное число аллелей; $P_{99\%}$ – доля полиморфных локусов по 99% критерию; значения наблюдаемой (H_O) и (H_E) ожидаемой гетерозиготности; F – индекс фиксации.

Среднее число аллелей на локус и среднее эффективное число аллелей на локус оказались немного выше в выборке многоствольных форм, вероятно, это обусловлено меньшей численностью первой выборки. В обеих выборках значения средней наблюдаемой гетерозиготности оказалась ниже ожидаемой из равновесия Харди–Вайнберга. Средняя наблюдаемая гетерозиготность выше у одноствольных форм, а средняя ожидаемая – у многоствольных. Индекс фиксации оказался выше в выборке многоствольных форм. Все различия в параметрах изменчивости статистически не значимы.

Рассчитанная, исходя из генетической изменчивости, в группах вероятность возникновения идентичных генотипов для группы

одноствольных форм $PI=4.1\times 10^{-6}$, $PI_{sibs}=2.2\times 10^{-3}$ с предположением родства особей; для многоствольных куртин – $PI=1.4\times 10^{-6}$, $PI_{sibs}=1.4\times 10^{-3}$.

Все генотипы одноствольных особей, а также особей из восьми куртин оказались уникальными. В четырех куртинах были выявлены по два-три совпадающих по всем 20 полиморфным локусам генотипа. В одной из куртин (M_27) обнаружены две пары совпадающих генотипов. Учитывая очень низкую частоту возникновения идентичных генотипов даже для родственных особей ($PI_{sibs}=2.2\times 10^{-3}$), можно предположить, что все идентичные стволы – результат вегетативного деления куста.

В таблице 3.5.2 приведены значения попарных коэффициентов родства (WEst), оценки родственных отношений при попарных сравнениях особей с помощью методов максимального правдоподобия (ML Родство, R), степени родства с уровнем значимости 0.05 (ML Отношения, ML-степень родства), позволяющие статистически отнести особи внутри куртин к различным классам родственных отношений (например: родитель–потомок, сибсы, полусибсы или не имеющие родственных отношений).

Распределение значений коэффициента родства Ванга (WEst) показывает в пределах большинства куртин наличие большего числа родственных генотипов, чем в выборке одноствольных форм (Рисунок 3.5). Для объединенной группы многоствольных форм (M) среднее значение коэффициента родства находится на среднепопуляционном уровне и не отличается от значения для одноствольных форм (O). Особи в восьми из двенадцати многоствольных групп не были клоновыми ракетами. При этом коэффициенты родства при попарных сравнениях генотипов в этих группах в большинстве случаев выше, чем в выборке одноствольных особей. Это подтверждает гипотезу о происхождении части многоствольных форм из семян, собранных кедровкой с одного дерева и помещенных в тайник. В исследовании родственной структуры в популяции сосны белоствольной было показано, что у взрослых особей, растущих многоствольными группами, коэффициент родства в пределах групп выше, чем в сплошных

зарослях полукустарниковой формы этого же вида, расположенных на соседнем горном склоне (Rogers *et al.*, 1999). Анализ генотипов семян сибирской кедровой сосны, растущих группами из заложенных кедровкой тайников, показал в большинстве таких групп высокую степень родства (сибсы и полусибсы) (Петрова и др., 2022). Формирование такой кластерной структуры насаждения – результат распространения семян кедровых сосен птицами. В дальнейшем под действием внутригрупповой конкуренции и естественного отбора из групп проростков до состояния взрослого дерева доживают единичные особи. Это обеспечивает сохранение высокого генетического разнообразия в популяциях кедровых сосен.

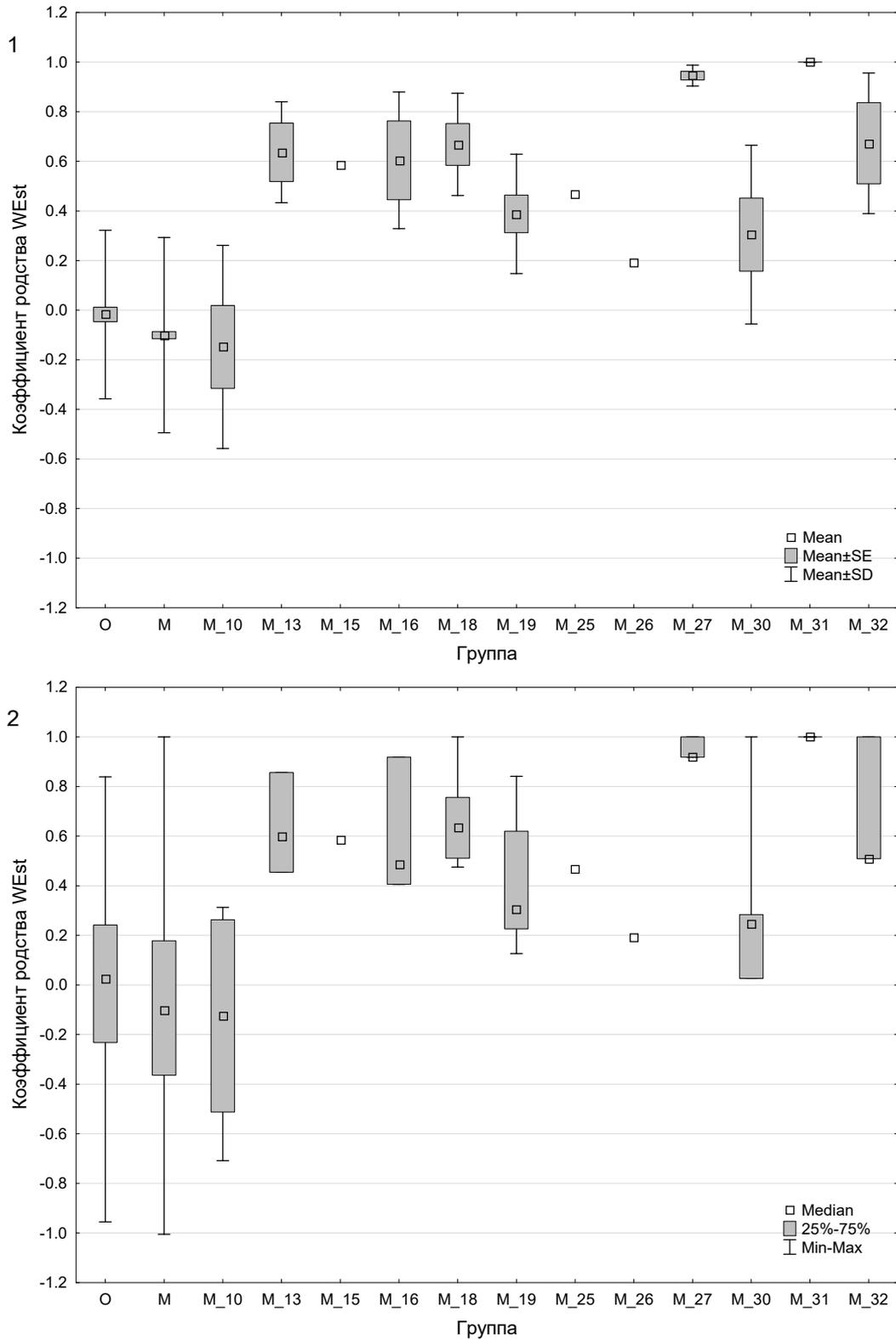


Рисунок 3.5 – Распределение попарных значений коэффициента родства WEst для групп растений: O – одноствольные, M – многоствольные (объединенные), M_№ – номер куртины. 1 – средние значения, 2 – медианы.

Таблица 3.5.2 Значения коэффициента родства (WEst), оценка и степень вероятных родственных отношений для пар особей в 12 многоствольных куртинах стланика

Куртина	Пара	Особь 1	Особь 2	Значение WEst	R	ML- степень родства	LnL(R)	U	HS	FS	PO	Степень родства ($p < 0.05$)
10	1	10_01	10_02	0.3126	0.3234	HS	-29.98	0.96	+	0.30	Исключено	U, HS, FS
	2	10_01	10_03	0.2631	0.3577	FS	-36.30	4.75	1.55	+	Исключено	HS, FS
	3	10_01	10_04	-0.7083	0	U	-34.37	+	3.19	7.73	Исключено	U
	4	10_02	10_03	-0.0523	0.3537	U	-36.31	+	0.12	0.60	Исключено	HS
	5	10_02	10_04	-0.1922	0	U	-29.62	+	1.31	4.49	Исключено	U, HS
	6	10_03	10_04	-0.5127	0.1337	U	-39.73	+	1.23	3.67	Исключено	U, HS
13	1	13_01	13_02	0.8562	0.8501	FS	-27.09	8.29	4.00	+	1.25	
	2	13_01	13_03	0.5982	0.697	FS	-30.38	6.36	3.04	+	Исключено	
	3	13_02	13_03	0.4545	0.5136	FS	-32.60	4.33	1.76	+	Исключено	FS
15	1	15_01	15_02	0.5874	0.4554	PO	-24.72	1.02	0.22	0.17	+	U, HS, FS, PO
16	1	16_01	16_02	0.9182	0.922	FS	-23.71	7.37	3.79	+	1.24	
	2	16_01	16_03	0.4058	0.5000	PO	-27.99	3.04	1.05	1.67	+	HS, FS, PO
	3	16_02	16_03	0.4876	0.5272	PO	-29.37	3.73	1.20	0.54	+	HS, FS, PO
18	1	18_01	18_02	1	1	FS	-19.28	7.24	3.84	+	1.57	
	2	18_01	18_03	0.5107	0.5000	PO	-26.65	3.47	1.24	0.89	+	HS, FS, PO
	3	18_01	18_04	0.7561	0.6695	FS	-22.08	2.82	1.38	+	0.53	HS, FS, PO
	4	18_02	18_03	0.5107	0.5000	PO	-26.65	3.47	1.24	0.89	+	HS, FS, PO
	5	18_02	18_04	0.7561	0.6695	FS	-22.08	2.82	1.38	+	0.53	HS, FS, PO
	6	18_03	18_04	0.4755	0.4276	PO	-27.62	0.88	0.14	0.86	+	U, HS, FS, PO
19	1	19_01	19_02	0.1267	0	U	-34.47	+	0.95	3.73	2.58	U, HS
	2	19_01	19_03	0.6201	0.4929	FS	-27.73	2.40	1.04	+	0.40	HS, FS, PO
	3	19_01	19_04	0.4271	0.5000	PO	-31.62	4.55	1.56	1.40	+	HS, FS, PO
	4	19_01	19_05	0.8409	0.8471	FS	-26.38	7.17	3.35	+	1.31	
	5	19_02	19_03	0.2265	0.1542	U	-30.02	+	0.57	1.64	Исключено	U, HS, FS
	6	19_02	19_04	0.2263	0.1492	HS	-35.60	0.46	+	1.06	0.60	U, HS, FS, PO
	7	19_02	19_05	0.1559	0	U	-33.44	+	0.47	3.29	1.58	U, HS

Окончание таблицы 3.5.2.

Куртина	Пара	Особь 1	Особь 2	Значение W _{Est}	R	ML- степень родства	LnL(R)	U	HS	FS	PO	Степень родства (<i>p</i> <0.05)
	8	19_03	19_04	0.3387	0.4502	FS	-29.84	1.88	0.43	+	Исключено	HS, FS
	9	19_03	19_05	0.6493	0.5866	PO	-26.1	3	1.17	0.17	+	HS, FS, PO
	10	19_04	19_05	0.268	0.5	PO	-32.8	2.35	0.8	2.12	+	HS, FS, PO
25	1	25_01	25_02	0.4704	0.5698	FS	-35.18	3.58	1.8	+	Исключено	FS
26	1	26_01	26_02	0.193	0.223	U	-32.79	+	0.1	0.74	Исключено	U, HS, FS
27	1	27_01	27_02	0.9182	0.8841	FS	-25.97	8.55	4.54	+	2.04	
	2	27_01	27_03	0.9182	0.8841	FS	-25.97	8.55	4.54	+	2.04	
	3	27_01	27_04	1	1	FS	-22.84	9.38	5.04	+	2.18	
	4	27_02	27_03	1	1	FS	-25.66	11.17	5.6	+	2.31	
	5	27_02	27_04	0.9182	0.8841	FS	-25.97	8.55	4.54	+	2.04	
	6	27_03	27_04	0.9182	0.8841	FS	-25.97	8.55	4.54	+	2.04	
30	1	30_01	30_02	1	1	FS	-22.86	9.41	4.85	+	1.81	
	2	30_01	30_03	0.0264	0.1436	U	-34.06	+	0.29	1.56	Исключено	U, HS, FS
	3	30_01	30_04	0.2835	0.3325	HS	-31.92	1.52	+	0.41	Исключено	HS, FS
	4	30_02	30_03	0.0264	0.1435	U	-34.06	+	0.29	1.56	Исключено	U, HS, FS
	5	30_02	30_04	0.2835	0.3325	HS	-31.92	1.52	+	0.41	Исключено	HS, FS
	6	30_03	30_04	0.2059	0.1447	HS	-35.13	0.11	+	1.51	Исключено	U, HS, FS
31	1	31_01	31_02	1	1	FS	-28.22	12.12	6.44	+	3.1	
	2	31_01	31_03	1	1	FS	-28.22	12.12	6.44	+	3.1	
	3	31_02	31_03	1	1	FS	-28.22	12.12	6.44	+	3.1	
32	1	32_01	32_02	0.5089	0.59	FS	-29.5	4.39	1.56	+	Исключено	HS, FS
	2	32_01	32_03	1	1	FS	-26.02	10.92	5.5	+	2.13	
	3	32_02	32_03	0.5089	0.59	FS	-29.5	4.39	1.56	+	Исключено	HS, FS

Примечание: R – ML-оценка родства по методу максимального правдоподобия. Родственные отношения: PO – родитель–потомок, FS – сибсы, HS – полусибсы и U – не имеющие родственных отношений. Знаком «+» обозначена наиболее вероятная степень родства для пары деревьев.

3.6 Система скрещивания и аллозимная гетерозиготность на разных стадиях жизненного цикла

Материалом для данной части исследования послужили индивидуальные сборы семян кедрового стланика из одиннадцати субпопуляций: из Корякии (ПЕ), полуострова Камчатка (ВЧ, КБ, ЭС, К1, К4, К5), о. Сахалин (КВС, ОХС), о. Кунашир (КУН) и о. Парамушир (ПАР). Названия, сокращенные обозначения и расположение выборок приведены в Таблице 2.1.1. Для генетического анализа использовали ткани гаплоидных мегагаметофитов (эндоспермов) и диплоидных зародышей семян. От каждого дерева анализировалось по 6–12 семян. Гаплотипы эндоспермов и генотипы зародышей определялись по 27 и 23 изоферментным локусам соответственно. Более подробное описание дано в разделе 2. Для анализа параметров системы скрещивания использовали 15 высокополиморфных локусов: *Fest-2*, *Gdh*, *Got-2*, *Got-3*, *Lap-3*, *Mdh-2*, *Mnr-1*, *Perca*, *6-Pgd-2*, *6-Pgd-3*, *Pgi-2*, *Pgm-1*, *Pgm-2*, *Skdh-1*, *Sod-2*.

В Таблице 3.6.1 приведены однолокусные (t_s) и многолокусные (t_m) оценки долей ауткроссинга, ожидаемый (F_{IS-E}) и наблюдаемый (F_{IS}) коэффициенты инбридинга среди материнских деревьев. Самый низкий уровень перекрестного опыления (t_m) выявлен в выборках Вачкажец, Кабан, которые представляют собой старые, почти полностью сомкнутые заросли, и Парамушир (0.568, 0.726 и 0.729 соответственно). Высокий уровень перекрестного опыления наблюдался в выборках Пенжина, Эссо, Авача, Узон, Охотское (от 0.901 до 0.939), где плотность насаждений ниже. В кальдере вулкана Головнина (популяция Кунашир) насаждения стланика средней плотности. Полная сомкнутость не достигнута за счет слабого укоренения на вулканических почвах. В популяции наблюдается средний уровень перекрестного опыления ($t_m=0.868$). Средний уровень оценок перекрестного опыления характерен и для других выборок со средним уровнем сомкнутости зарослей (Уксичан, Кварциты).

Таблица 3.6.1 – Оценки доли ауткроссинга в изученных выборках *P. pumila*

Выборка	N дер.	N сем.	Доля ауткроссинга		$\Delta t = t_m - t_s$	Коэффициент инбридинга	
			t_s	t_m		ожидаемый, F_{IS-E}	наблюдаемый, F_{IS}
Пенжина (ПЕ)	22	132	0.815±0.054	0.939±0.031	0.124±0.037	0.301	0.100
Вачкажец (ВЧ)	30	239	0.418±0.041	0.568±0.052	0.150±0.021	0.110	0.287
Кабан (КБ)	25	212	0.571±0.038	0.726±0.048	0.155±0.034	0.003	0.196
Эссо (ЭС)	34	269	0.850±0.037	0.919±0.031	0.069±0.023	0.056	0.078
Уксичан (К1)	30	182	0.758±0.050	0.825±0.041	0.068±0.031	-0.067	-0.086
Авача (К4)	30	240	0.830±0.041	0.901±0.036	0.071±0.032	-0.079	-0.081
Узон (К5)	30	197	0.769±0.035	0.917±0.029	0.148±0.023	0.136	-0.032
Парамушир (ПАР)	30	180	0.677±0.060	0.729±0.074	0.053±0.042	-0.124	-0.168
Кварциты (КВС)	27	171	0.754±0.053	0.865±0.047	0.112±0.026	0.040	-0.019
Охотское (ОХС)	21	126	0.838±0.037	0.937±0.034	0.099±0.035	0.128	-0.007
Кунашир (КУН)	40	320	0.763±0.035	0.868±0.030	0.105±0.020	0.059	0.114

Поскольку пыльца у кедрового стланика переносится ветром, на опыление могут влиять климатические факторы, такие как влажность воздуха, сила и направление ветра. При повышенной влажности и слабом ветре большое количество пыльцы может оседать в пределах материнского растения, особенно если учитывать, что отдельные долгоживущие особи *P. pumila* могут занимать значительную площадь. Старые кусты кедрового стланика способны к укоренению стелющихся ветвей с последующим отмиранием центральной части. Таким образом, возможно существование генетически однородных групп особей, являющихся по сути клонами предковой особи, в пределах популяции (Tani *et al.*, 1998; данное исследование, раздел 3.5), что еще больше увеличивает вероятность самоопыления. Кроме того, ввиду распространения семян кедровками, в насаждениях часто встречаются куртины из нескольких особей, состоящих в родстве на уровне sibсов и полусибсов (см. раздел 3.5), что также приводит к повышению уровня инбридинга.

Во всех выборках многолокусная оценка аутбридинга превышала однолокусную, что может свидетельствовать о наличии близкородственных скрещиваний вследствие семейной структуры популяции. Особенно сильно эта разница выражена в случае выборок Вачкажец и Кабан, где ожидаемый коэффициент инбридинга особей ниже наблюдаемого. Похожая картина наблюдается в выборке Кунашир ($\Delta t=0.105$), хотя уровень перекрестного опыления в ней несколько выше. Самые низкие различия в оценках аутбридинга получены для популяции Парамушир ($\Delta t=0.053$), несмотря на то что именно в ней выявлено большое число особей с совпадающими и близкими генотипами.

Как видно из распределения значений попарных коэффициентов родства в изученных выборках (Рисунок 3.6.1), в половине из них присутствуют особи с совпадающими генотипами. Однако эти совпадения в большинстве случаев не влияют на распределение коэффициентов родства (выборки ВЧ, КБ, К4, К5). Максимальное число совпадающих генотипов обнаружено в выборке Уксичан (К1) (см. раздел 3.3). Кроме того, в ней выявлены группы особей с высокой степенью родства. Однако за счет межгрупповых различий, средний коэффициент родства в ней несколько ниже, чем в остальных выборках, а также ниже различие между однолокусной и многолокусной оценками перекрестного опыления - $\Delta t=0.068$. В выборке сохраняется высокое генетическое разнообразие, нет недостатка гетерозигот во взрослой части популяции, а неполная сомкнутость зарослей способствует перекрестному опылению ($t_m=0.825$).

Самый высокий средний коэффициент родства наблюдается в выборке Парамушир. Распределение попарных коэффициентов родства значительно отличается от нормального, характерного для других выборок (Рисунок 3.6.1). Таким образом, низкие оценки перекрестного опыления в выборке Парамушир обусловлены не климатическими факторами, ограничивающими распространение пыльцы, и не сомкнутостью зарослей, а присутствием в популяции большого числа родственных особей и сниженным генетическим

разнообразием за счет возникновения (или восстановления численности) от малого числа предковых особей-основателей. Изолированность этой популяции от остальных сформировала ее генетическое своеобразие.

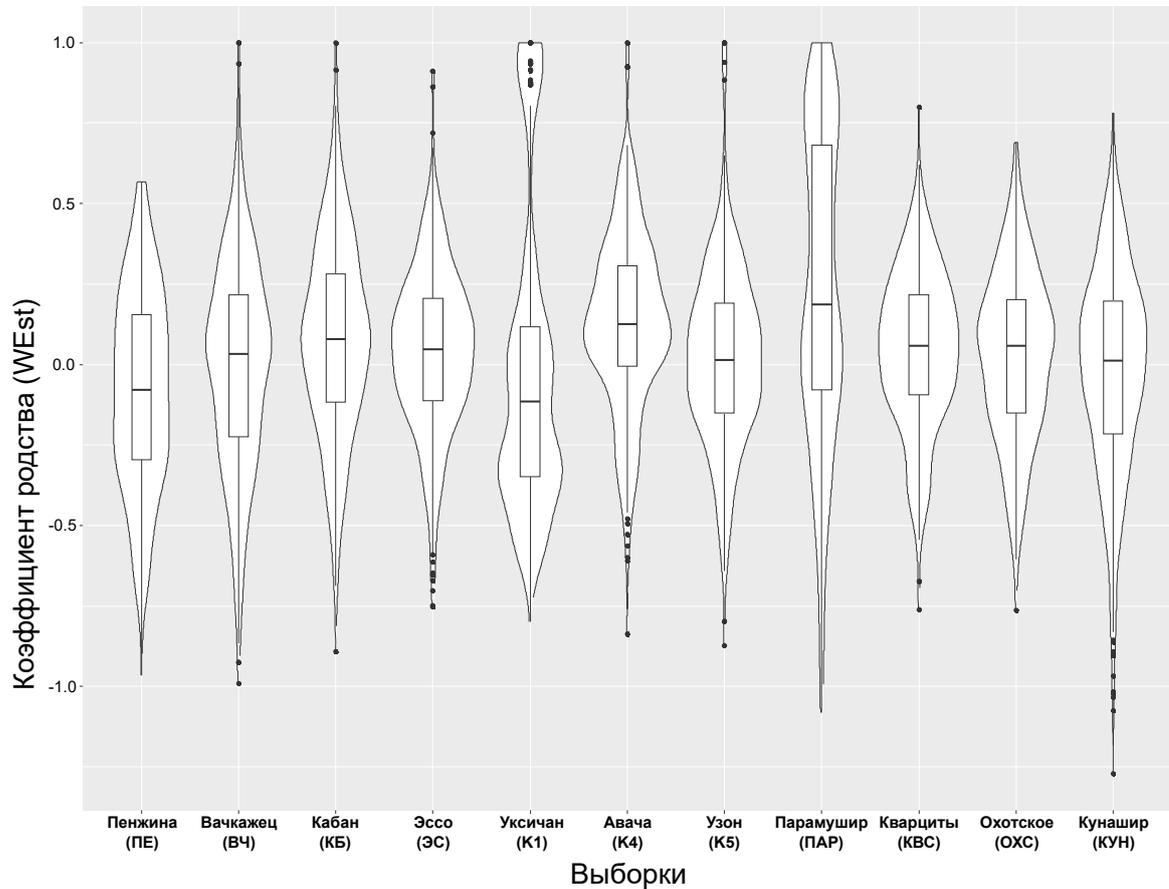


Рисунок 3.6.1 – Распределение попарных коэффициентов родства в выборках кедрового стланика. Внутри фигур приведены медианы и кватили.

Выборка Пенжина, собранная в насаждении стланика вблизи поселка Каменское, испытывает постоянное антропогенное влияние в виде повторяющихся пожаров и хозяйственной деятельности. Кусты стланика относительно молодые и в этом случае не образуют сплошных зарослей. Низкие значения коэффициентов родства указывают на присутствие разнообразных генотипов (Рисунок 3.6.1). Наблюдаемый коэффициент инбридинга среди особей в данной выборке ниже, чем ожидаемый. Наблюдается высокий уровень перекрестного опыления, но при этом довольно высока доля опыления между родственными особями ($\Delta t=0.124$). Подобная ситуация наблюдается в популяции, обитающей на обедненных

каменистых почвах в кальдере вулкана Узон. Относительно высокая смертность среди взрослых кустов приводит к увеличению доли перекрестного опыления, происходящего между близкими по генотипам особями.

В Таблице 3.6.2 приведены средние значения наблюдаемой (H_O) и ожидаемой (H_E) в соответствии с равновесием Харди–Вайнберга гетерозиготности, и коэффициент инбридинга (F_{IS}) в выборках зародышей семян и взрослых деревьев из одиннадцати изученных популяций.

Таблица 3.6.2 – Средние значения наблюдаемой (H_O) и ожидаемой (H_E) гетерозиготности и коэффициент инбридинга (F_{IS}) в выборках зародышей и взрослых деревьев кедрового стланика

Выборка	Стадия онтогенеза	N	H_O	H_E	F_{IS}
Пенжина (ПЕ)	Зародыши	129.9	0.178	0.218	0.078
	Деревья	22	0.202	0.240	0.108
Вачкажец (ВЧ)	Зародыши	241.1	0.131	0.202	0.252***
	Деревья	30	0.227	0.227	0.010
Кабан (КБ)	Зародыши	212.6	0.163	0.208	0.171**
	Деревья	25	0.264	0.232	-0.082
Эссо (ЭС)	Зародыши	266.6	0.205	0.226	0.068
	Деревья	34	0.257	0.240	-0.056
Уксичан (К1)	Зародыши	180.4	0.183	0.198	0.061
	Деревья	30	0.201	0.205	-0.018
Авача (К4)	Зародыши	239.4	0.192	0.210	0.067
	Деревья	30	0.236	0.215	-0.067
Узон (К5)	Зародыши	196.7	0.174	0.205	0.135
	Деревья	30	0.227	0.226	-0.027
Парамушир (ПАР)	Зародыши	179.6	0.134	0.151	0.114
	Деревья	30	0.213	0.171	-0.160
Кварциты (КВС)	Зародыши	171	0.188	0.223	0.124
	Деревья	27	0.259	0.248	-0.037
Охотское (ОХС)	Зародыши	126.8	0.193	0.218	0.062
	Деревья	21	0.240	0.239	-0.019
Кунашир (КУН)	Зародыши	316.7	0.181	0.208	0.131*
	Деревья	40	0.219	0.225	0.023

Примечание: N – средняя численность выборки; уровень значимости отклонения F_{IS} от равновесного: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Полокусные значения гетерозиготностей и коэффициентов инбридинга для зародышей и деревьев даны в Приложениях В и Г. Анализ наблюдаемых и ожидаемых распределений генотипов и отклонений от равновесия Харди–

Вайнберга в выборках зародышей в целом показал наличие значительного дефицита гетерозигот (Рисунок 3.6.2).

В выборках Кабан, Эссо и Авача среди взрослых деревьев обнаружен небольшой эксцесс гетерозигот ($F_{IS} = -0.082$; -0.056 и -0.067). В выборках Вачкажец, Уксичан, Узон, Охотское, Кварциты и Кунашир значения гетерозиготности были близки к равновесному (F_{IS} от -0.037 до 0.023). Максимальный избыток гетерозигот обнаружен в популяции о. Парамушир ($F_{IS} = -0.160$). Выборка Пенжина отличалась высоким уровнем инбридинга ($F_{IS} = 0.108$).

Полученные ранее данные по трем популяциям из Корякии (Политов и др., 1992) показывают, что среди взрослых деревьев кедрового стланика отклонения наблюдаемой гетерозиготности от ожидаемой незначительны. Наши данные подтверждают, что в большинстве популяций данного вида среди взрослых особей поддерживается распределение генотипов, близкое к равновесному.

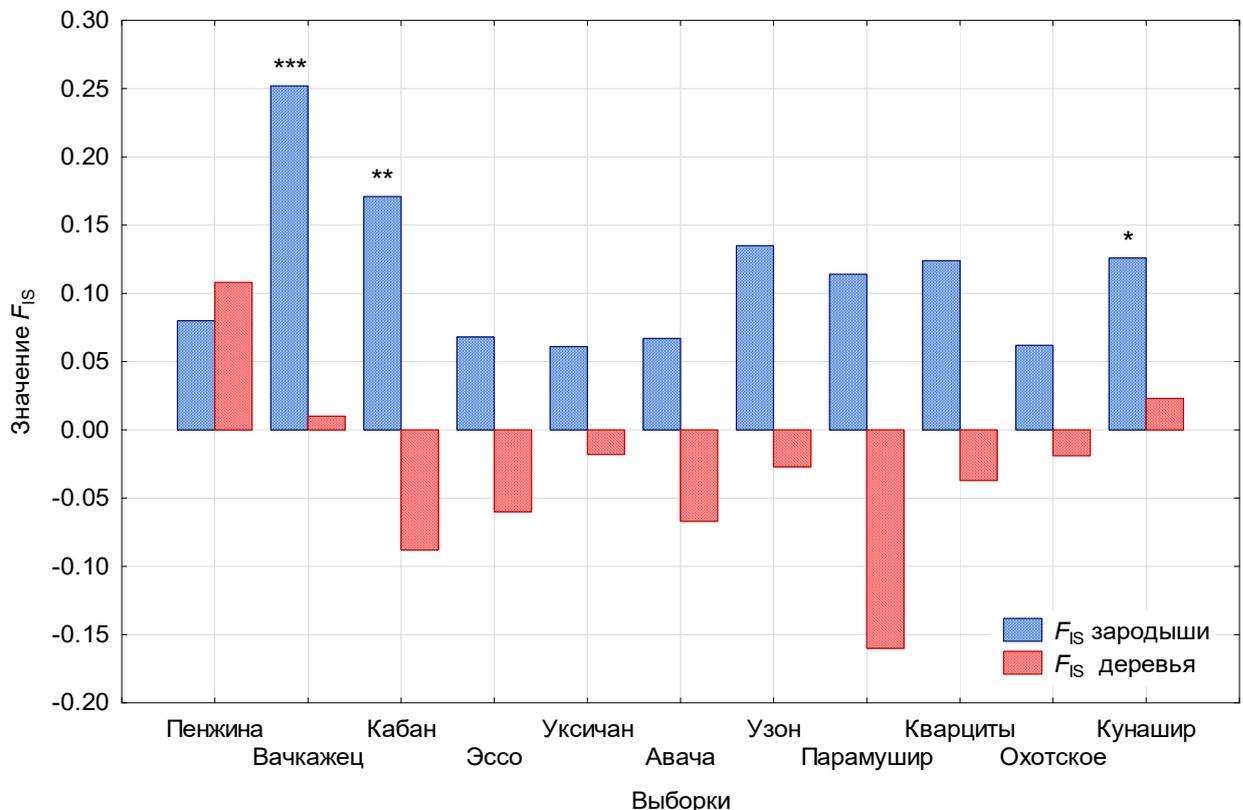


Рисунок 3.6.2 - Коэффициент инбридинга F_{IS} в выборках зародышей и взрослых деревьев кедрового стланика. Уровни значимости отклонения F_{IS} от равновесного: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Недостаток гетерозигот в зародышах наиболее выражен в выборках с высоким уровнем самоопыления – Вачкажец и Кабан. В то же время в выборке Парамушир при высоком уровне самоопыления дефицит гетерозиготных генотипов среди зародышей находится на среднем уровне. При этом, на Парамушире присутствуют близкородственные скрещивания и снижено, по сравнению с другими популяциями, аллельное разнообразие (см. раздел 3.3). По-видимому, высокая гетерозиготность материнских деревьев может способствовать снижению уровня инбридинга в следующем поколении. Высокий уровень перекрестного опыления между неродственными особями обеспечивает некоторое снижение дефицита гетерозигот среди зародышей по сравнению с деревьями в выборке Пенжина. Тенденция к снижению дефицита гетерозигот среди зародышей в этой популяции позволяет предполагать, что в случае снижения антропогенного воздействия возможно ее восстановление до естественного состояния.

В популяциях кедрового стланика наблюдается смешанная система скрещивания с довольно высокой долей самоопыления (от 6 до 43%). У других видов кедровых сосен доля самоопыления составляет: 30–35 % у *P. cembra* в Карпатах (Политов и др., 2007), 0–25 % у *P. koraiensis* в популяциях российского Дальнего Востока (Политов и др., 1992; Potenko, Velikov, 2001; Potenko, 2004), 4–27 % у *P. sibirica* (Политов, Крутовский, 1990). Уровень самоопыления зависит от возраста и плотности насаждения, а также от климатических факторов. Среди зародышей семян наблюдается дефицит гетерозигот, вызванный инбридингом в результате самоопыления и близкородственных скрещиваний. Во взрослой части популяций гетерозиготность близка к равновесной или наблюдается тенденция к эксцессу гетерозигот. Очевидно, это обусловлено элиминацией инбредного потомства с возрастом и балансирующим отбором в пользу гетерозигот в условиях внутривидовой конкуренции.

В работе по исследованию характеристик плодоношения кедрового стланика были обнаружены две существенные закономерности, связанные с

гетерозиготностью по аллозимным локусам (Малюченко, Алтухов, 2002): чем выше гетерозиготность взрослых растений, тем выше их семенная продуктивность, однако у растений с высокой и сниженной гетерозиготностью выживаемость семян ниже. Таким образом существует оптимальный уровень гетерозиготности, обеспечивающий компромисс между численностью продуцируемых семян и их жизнеспособностью.

Деятельность человека, а также масштабные геологические катастрофы нарушают структуру нативных популяций, приводя не только к исчезновению старших возрастных групп, но и к смещениям естественных для зрелой, нормально возобновляющейся, популяции соотношений генотипов. Динамика гетерозиготности и параметры системы скрещивания в различных популяциях кедрового стланика, оцененные по аллозимным локусам, отражают действие отбора в ходе формирования каждой из популяций под воздействием условий среды обитания.

3.7 Распределение генетической изменчивости кедрового стланика на ареале

Используя картографическую основу и файл исходных опорных точек, включающий географические координаты места сбора биологического материала и значение признака, построена цифровая модель генного рельефа и созданы изолинейные карты распределения признаков на ареале кедрового стланика. Ниже приведены карты распределения значений среднего числа аллелей на локус (Рисунок 3.7.1), ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготностей (Рисунок 3.7.2).

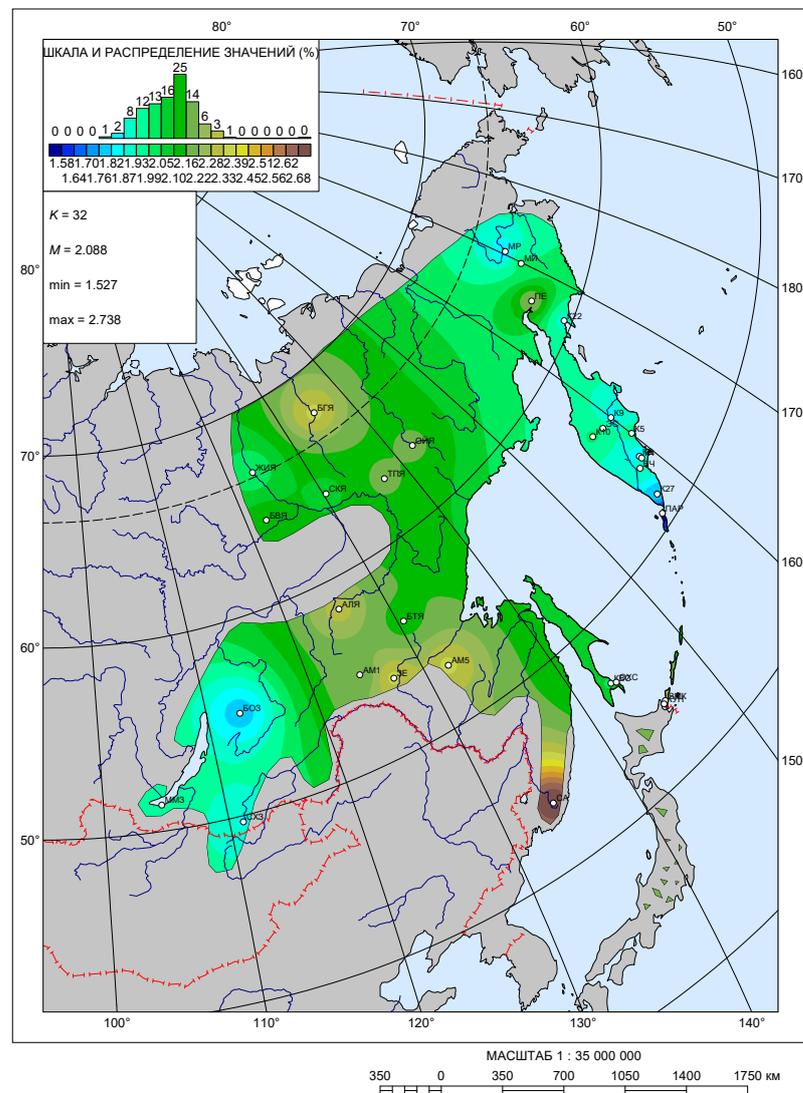


Рисунок 3.7.1 – Распределение среднего числа аллелей на локус на ареале кедрового стланика.

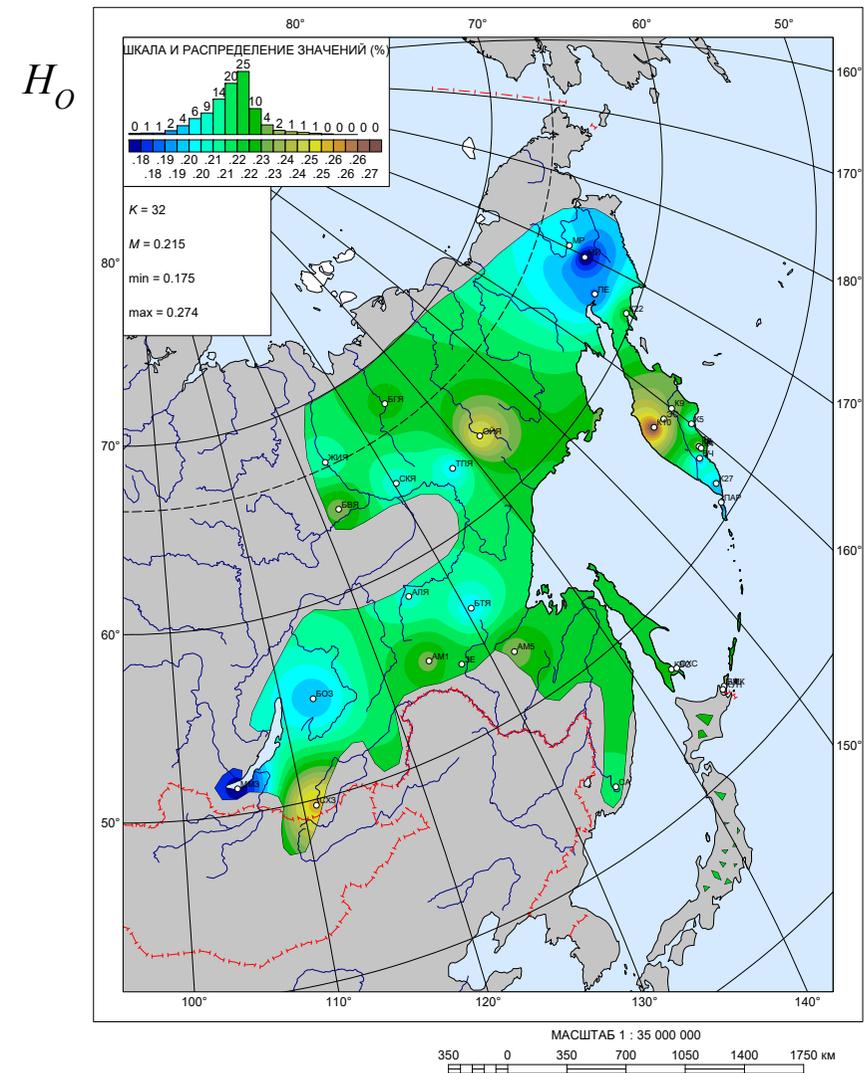
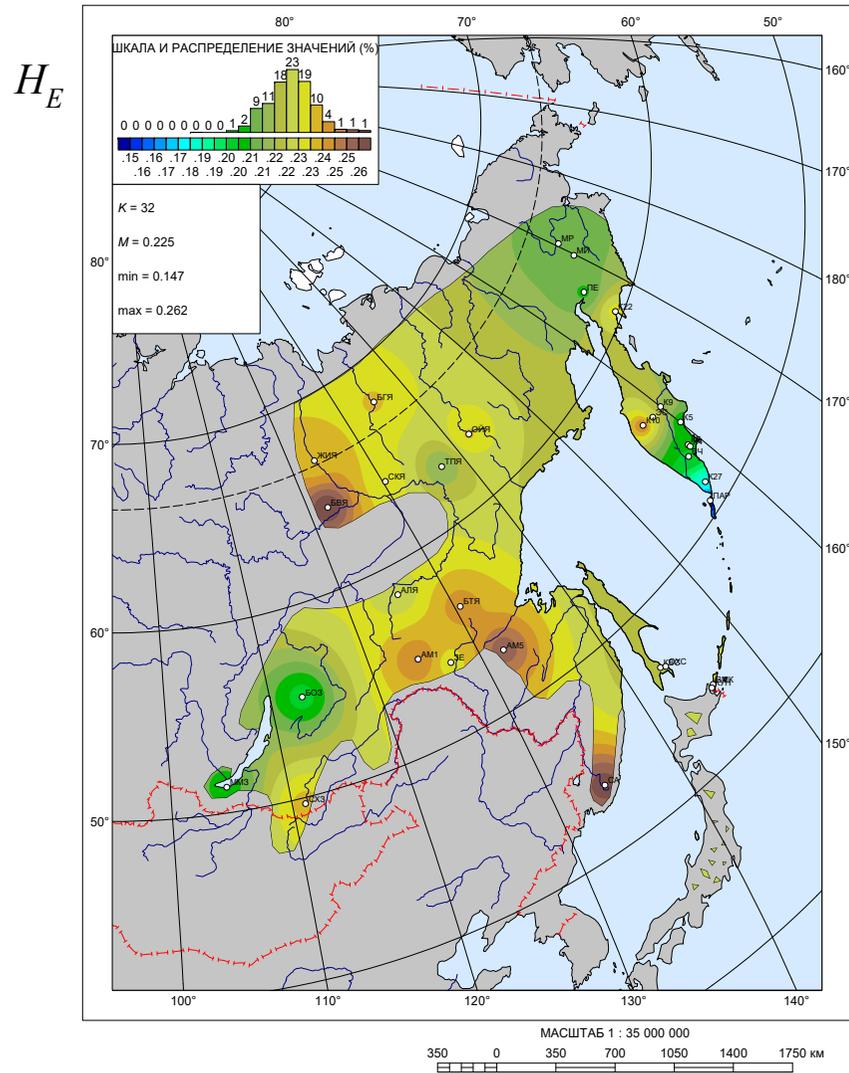


Рисунок 3.7.2 – Распределение средних значений ожидаемой (H_E) и наблюдаемой (H_O) гетерозиготностей на ареале кедрового стланика.

Наименьшие значения среднего числа аллелей на локус наблюдаются в юго-западной и северо-восточной частях ареала, высокие – в центральной части ареала, а максимальное значение отмечено для выборки Сихотэ-Алиня. Максимальные значения ожидаемой гетерозиготности отмечены на западе и юге Якутии, в Амурской области и на Сихотэ-Алине. Максимумы наблюдаемой гетерозиготности распределены более мозаично по сравнению с ожидаемой. Самые высокие значения наблюдаются в некоторых точках Камчатки, в центре Якутии, а также в выборке из Забайкалья. Если предположить обмен аллелями между стлаником с сибирской кедровой сосной, то следовало бы ожидать повышения гетерозиготности и числа аллелей на локус в западной части ареала. Однако этого не наблюдается. Несовпадения в распределениях гетерозиготностей на ареале могут быть результатом действия балансирующего отбора, обеспечивающего оптимальный уровень гетерозиготности популяции в условиях среды ее обитания.

По результатам проведенного корреляционного анализа частот всех 94 аллелей с географическими координатами выборок выявлены связи значений долготы с частотами 18 аллелей и широты с частотами 24 аллелей при уровне значимости $p < 0.05$. В Таблице 3.7.1 приведены значения коэффициента корреляции Спирмена для 19 пар переменных «частота аллеля – широта/долгота» при уровне значимости $p < 0.01$, в том числе шесть при $p < 0.001$ (выделены жирным шрифтом). Значимые корреляции частот аллелей с географическими координатами выявлены по локусам, вносящим наибольший вклад в межпопуляционную дифференцию и имеющие значения F_{ST} выше среднего.

Таблица 3.7.1 – Значения ранговой корреляции Спирмена (R) и уровня значимости (p) для пар переменных (частота аллеля – географическая широта/долгота)

Пары переменных	R	p
<i>Fdh_100</i> & в.д.	0.5935	0.0003
<i>Fe-2_80</i> & в.д.	-0.4789	0.0056
<i>Got-3_140</i> & с.ш.	-0.4960	0.0039
<i>Lap-3_97</i> & с.ш.	-0.6046	0.0002
<i>Mdh-1_100</i> & с.ш.	0.4934	0.0041
<i>Mdh-1_86</i> & с.ш.	-0.5409	0.0014
<i>Mdh-2_112</i> & в.д.	-0.5093	0.0029
<i>Mdh-2_80</i> & с.ш.	0.5295	0.0018
<i>Perca_100</i> & с.ш.	-0.4901	0.0044
<i>Perca_118</i> & с.ш.	0.4901	0.0044
<i>6Pgd-2_100</i> & с.ш.	-0.4652	0.0073
<i>6Pgd-2_84</i> & в.д.	-0.5142	0.0026
<i>6Pgd-3_135</i> & в.д.	-0.5772	0.0005
<i>Pgi-2_100</i> & с.ш.	-0.5822	0.0005
<i>Pgi-2_118</i> & с.ш.	0.6192	0.0002
<i>Pgi-2_130</i> & в.д.	-0.4663	0.0071
<i>Pgi-2_85</i> & с.ш.	-0.4793	0.0055
<i>Pgm-2_87</i> & с.ш.	-0.6257	0.0001
<i>Skdh-1_113</i> & с.ш.	0.4773	0.0057

Распределения частот аллелей по ареалу неравномерны. Некоторые аллели встречаются только в отдельных выборках или частях ареала (см. раздел 3.1, Приложение А). Однако частые аллели присутствуют во всех выборках. Распределение частоты аллеля *Fdh_100* значимо коррелирует с географической долготой. Минимальная его частота, около 0.700, наблюдается в западной части ареала (зона оз. Байкал) и возрастает с увеличением градуса в.д. до 1 (Рисунки 3.7.3, 3.7.5). Кроме частого аллеля, в выборках из Якутии и отдельных выборках из восточной части ареала встречаются альтернативные аллели *Fdh_120* и *Fdh_73*. Аллель *Fdh_56* встречается только в юго-западной части ареала. Он редкий в выборке АЛЯ, но его частота достигает 0.295 в выборке СХЗ. Данный аллель изредка встречается в популяциях сосны кедровой сибирской в Прибайкалье. Нельзя полностью исключить, что он не попал в генофонд стланика в результате гибридизации. Однако по другим локусам такого не наблюдается.

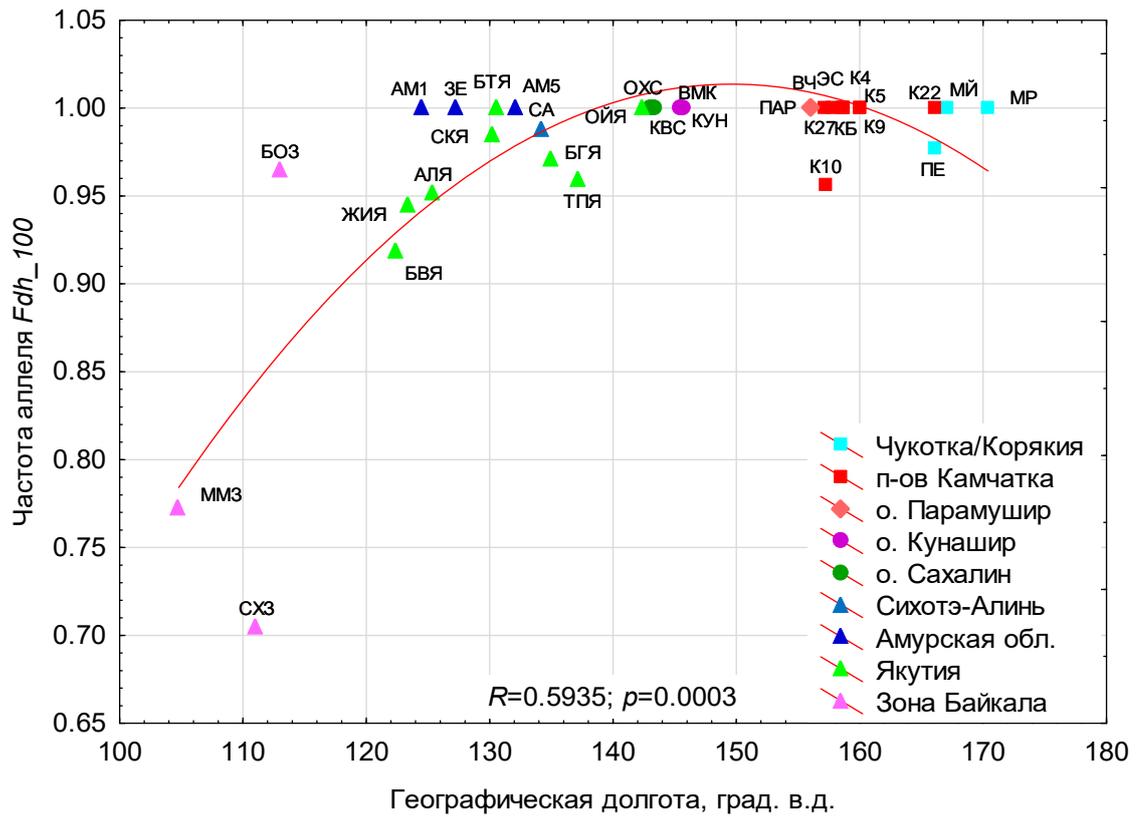


Рисунок 3.7.3 – Зависимость частоты аллеля Fdh_{100} от географической долготы.

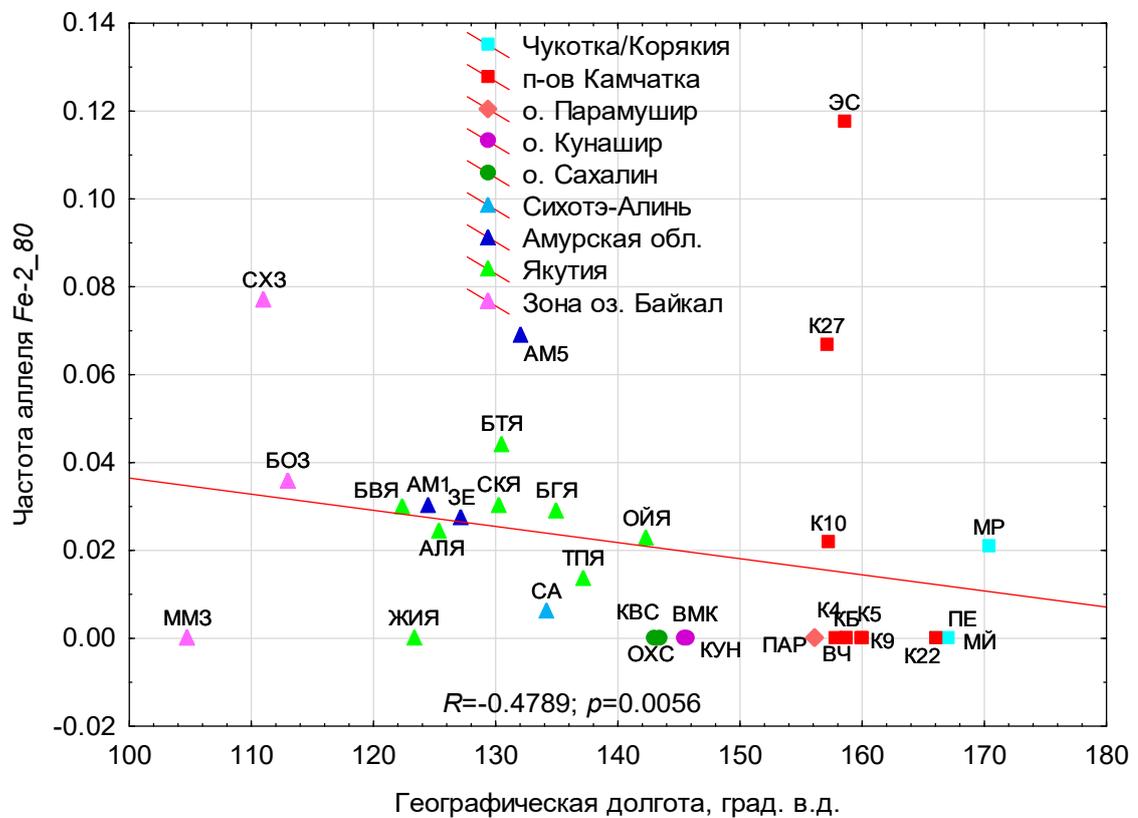


Рисунок 3.7.4 – Зависимость частоты аллеля $Fe-2_{80}$ от географической долготы.

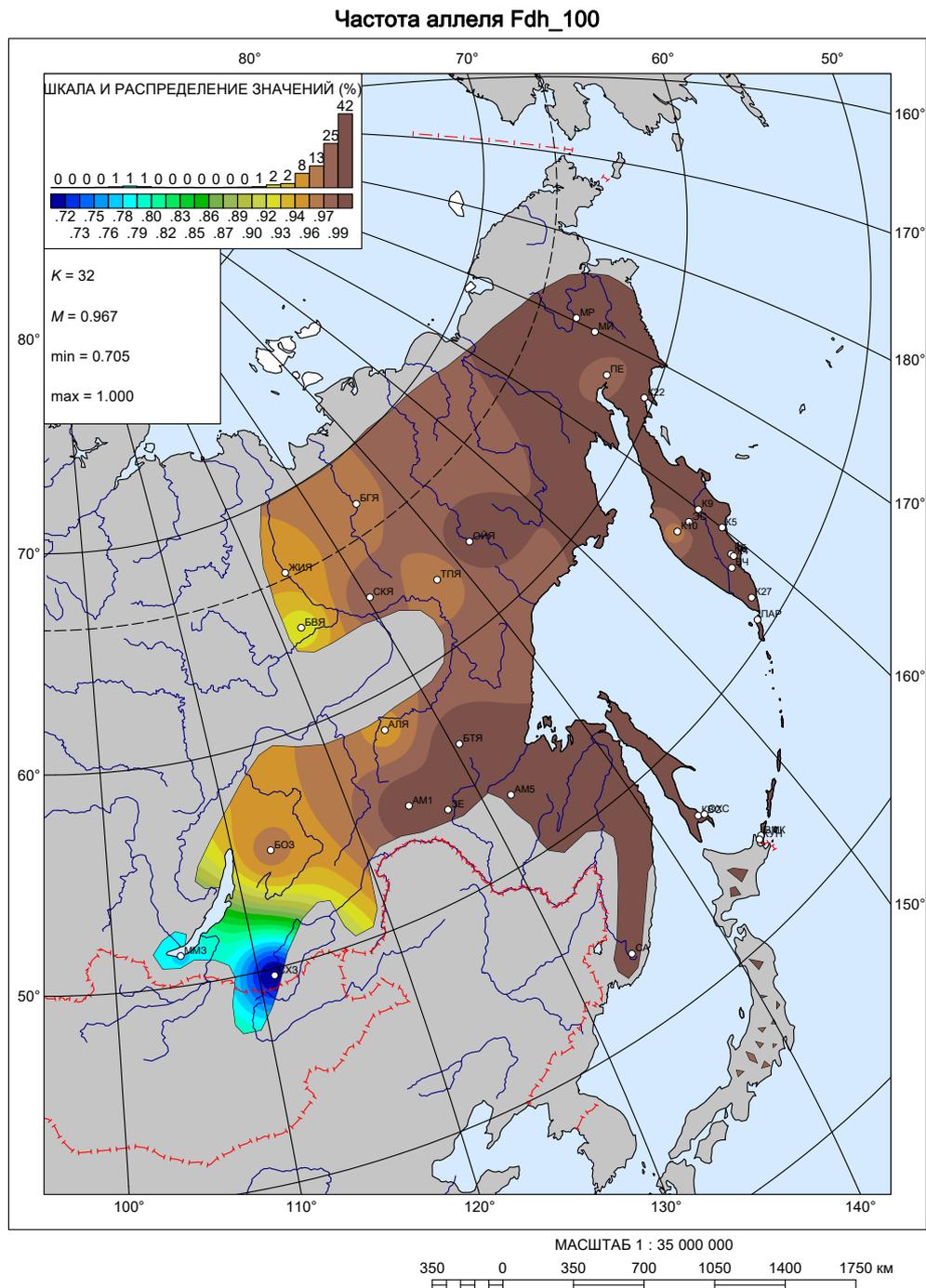


Рисунок 3.7.5 – Распределение частот аллеля *Fdh_100* на ареале кедрового стланика.

Высоко значимые корреляции частоты встречаемости с географической долготой выявлены для ряда других аллелей. Аллель *Fe-2_80* (Рисунки 3.7.4, 3.7.6) встречается в горных районах Забайкалья, в Амурской области и Камчатки с частотой более 5%. С запада на восток снижается частота аллелей *Mdh-2_112* и *6Pgd-2_84* (Рисунки 3.7.7 – 3.7.10).

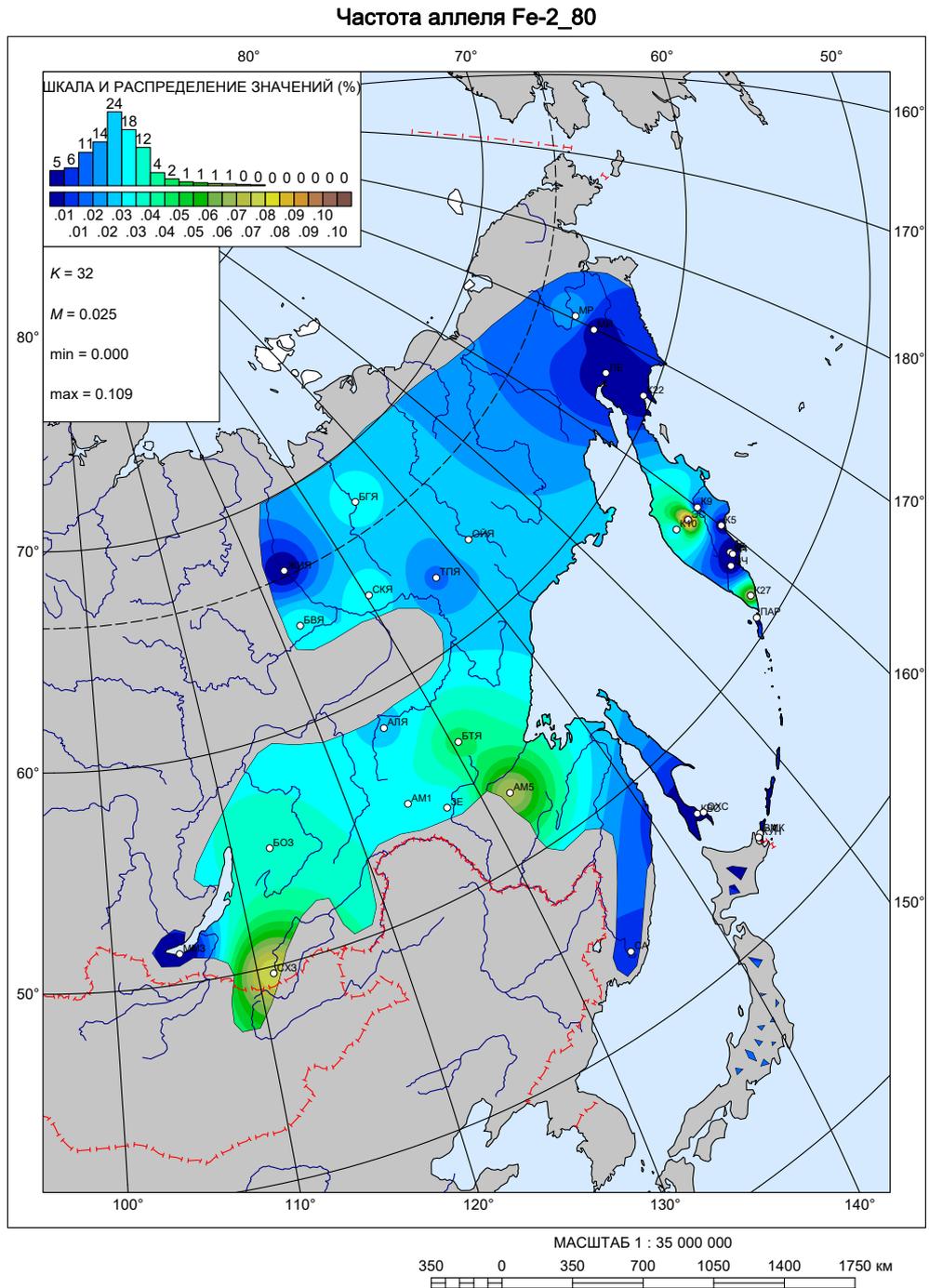


Рисунок 3.7.6 – Распределение частот аллеля *Fe-2_80* на ареале кедрового стланика.

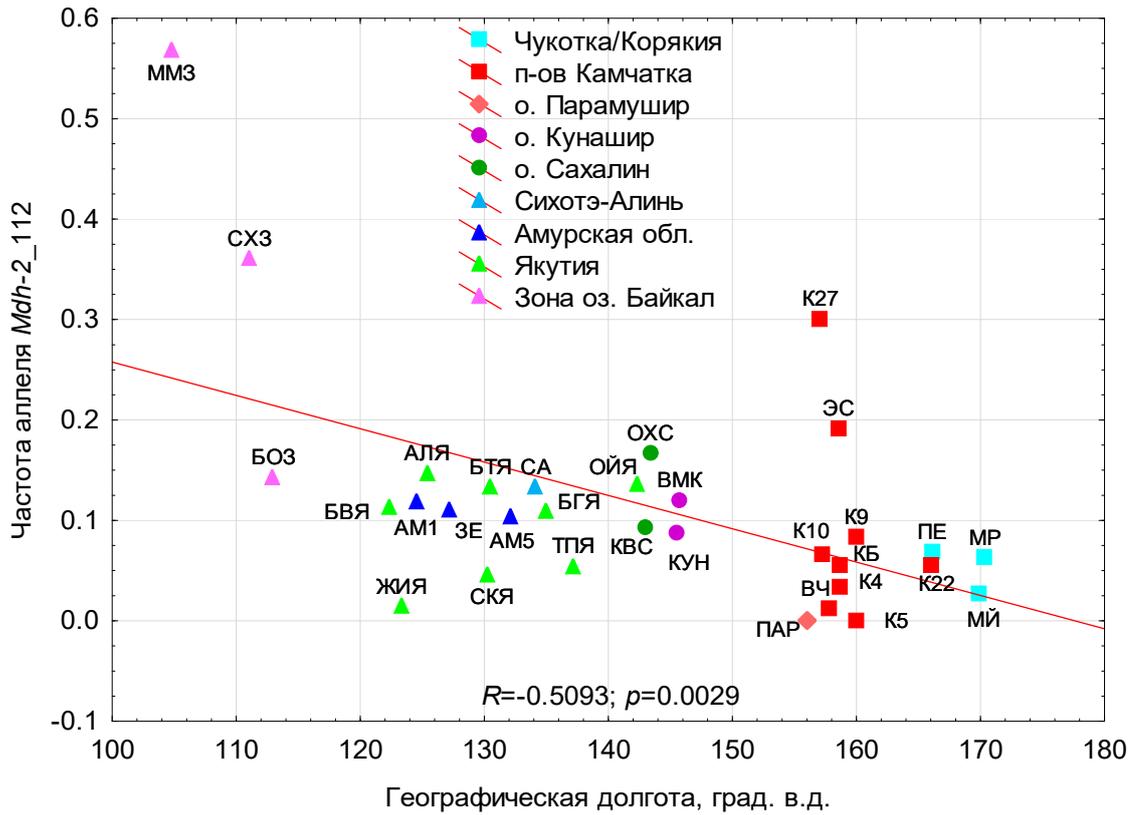


Рисунок 3.7.7 – Зависимость частоты аллеля *Mdh-2_112* от географической долготы.

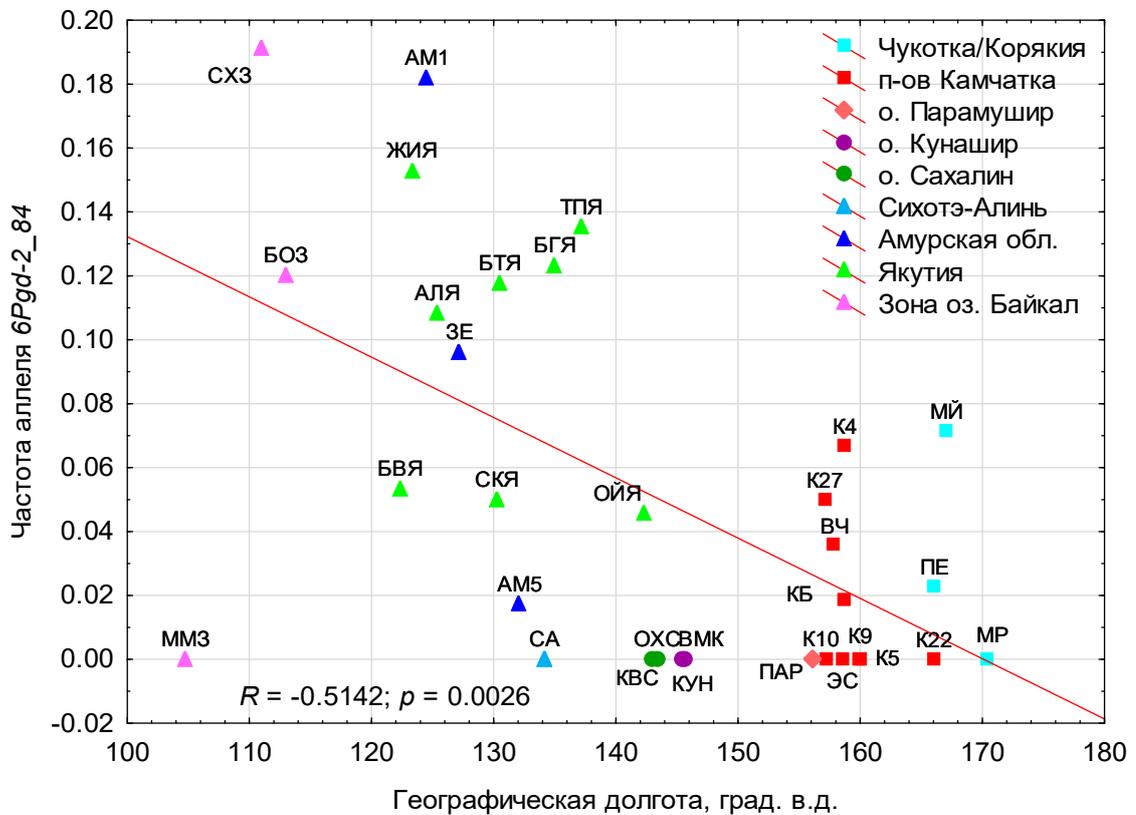


Рисунок 3.7.8 – Зависимость частоты аллеля *6Pgd-2_84* от географической долготы.

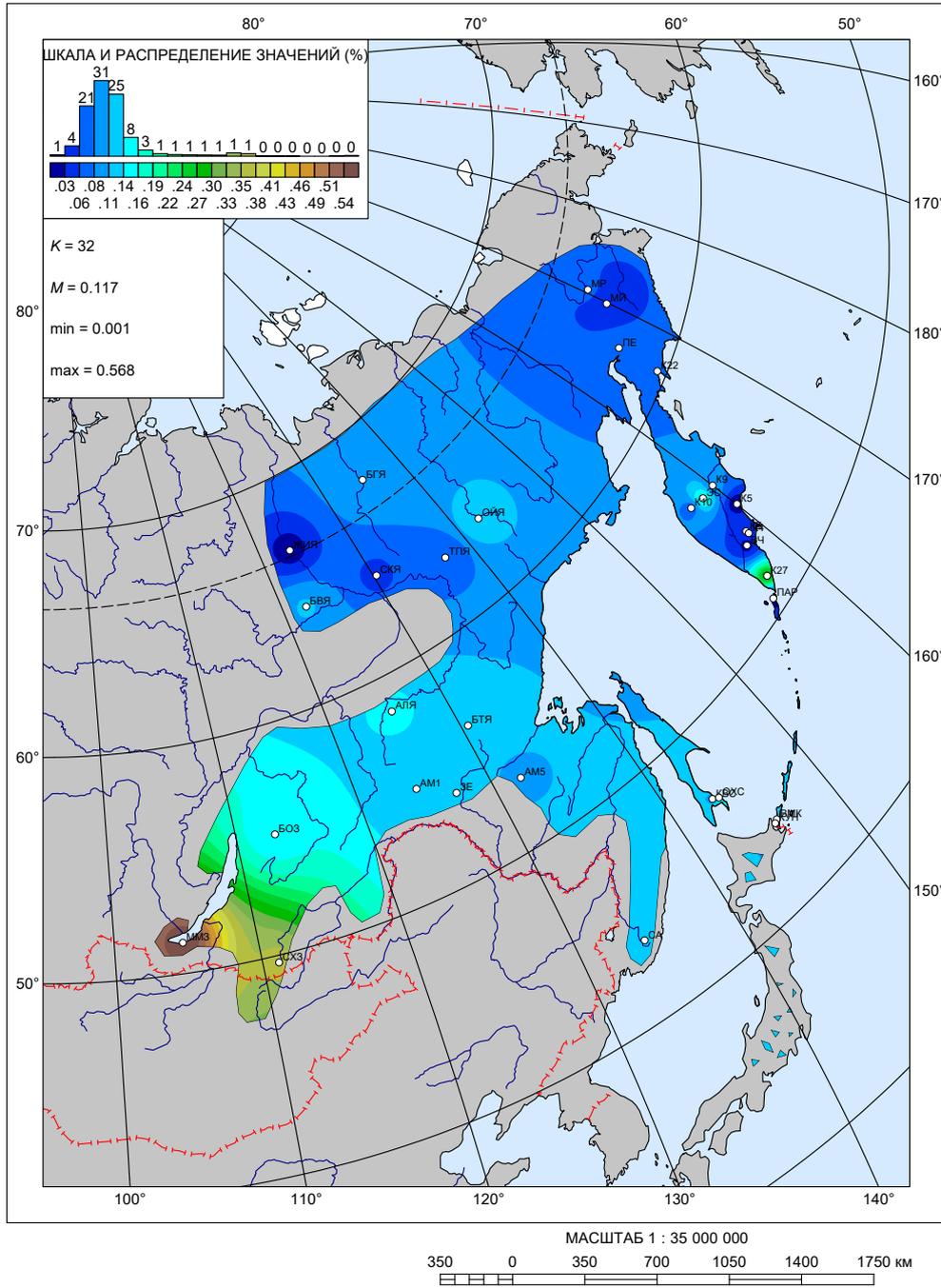
Частота аллеля *Mdh-2_112*

Рисунок 3.7.9 – Распределение частот аллеля *Mdh-2_112* на ареале кедрового стланика.

Частота аллеля 6Pgd-2_84

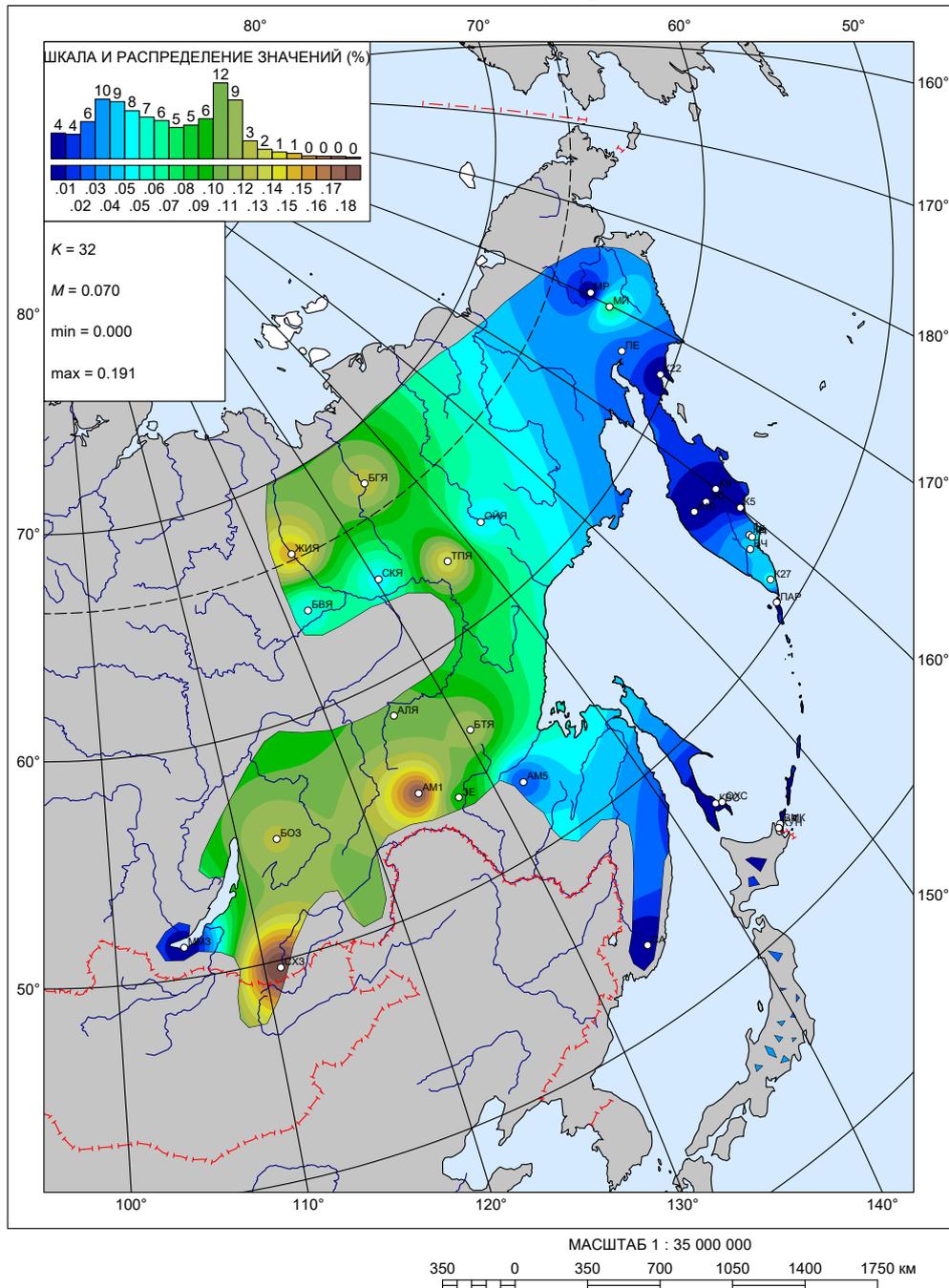


Рисунок 3.7.10 Распределение частот аллеля 6Pgd-2_84 по ареалу кедрового стланика.

Распределение других аллелей связано с географической широтой. В направлении с севера на юг снижается частота аллелей *Got-3_140* и *Lap-3_97* (Рисунки 3.7.11-3.7.14). Частоты аллелей *Perca_100*, *6Pgd-2_100*, *Pgi-2_100* хоть и демонстрируют значимую связь с широтой, но распределены по ареалу мозаично. (Рисунки 3.7.15-3.7.20).

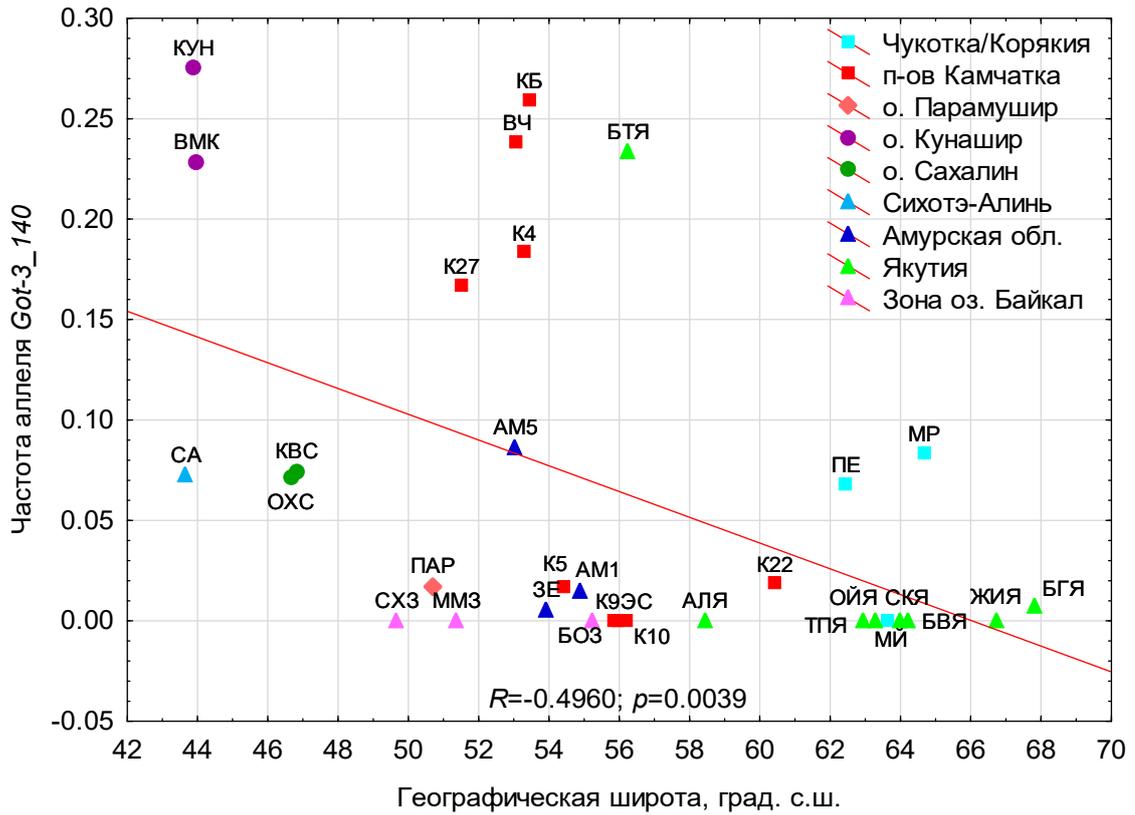


Рисунок 3.7.11 – Зависимость частоты аллеля *Got-3_140* от географической широты.

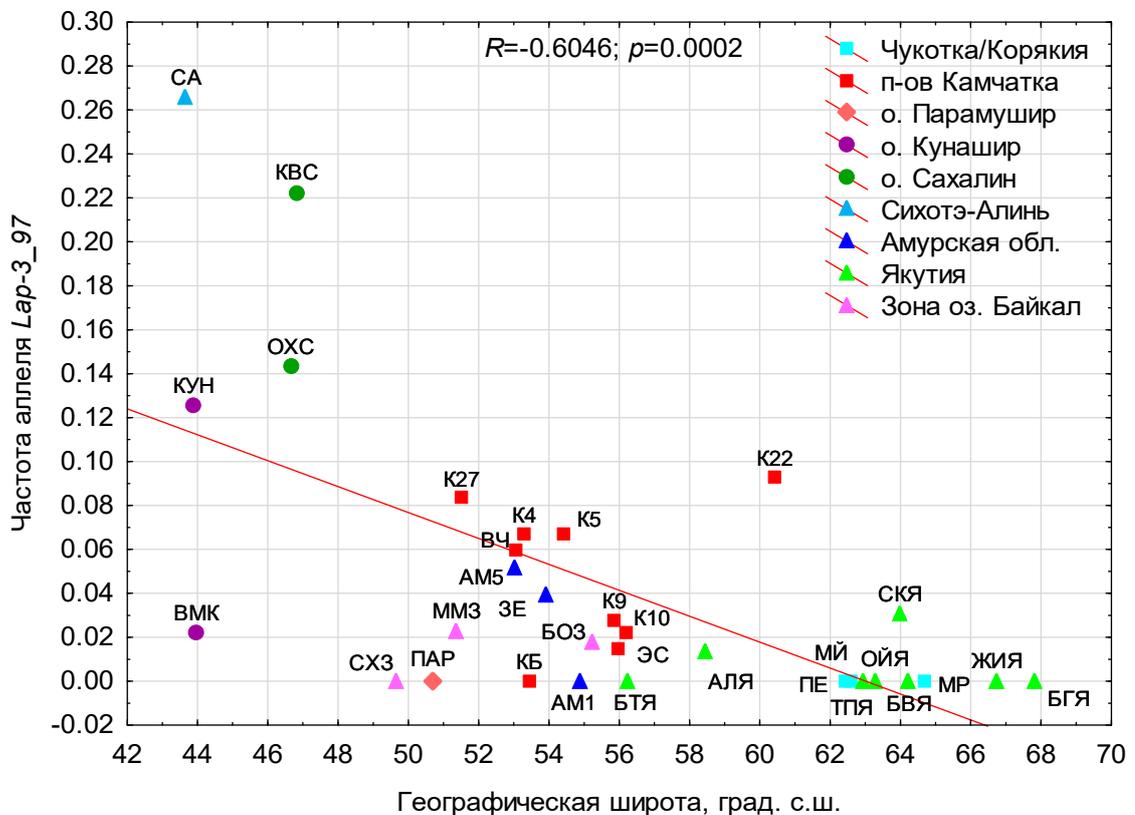


Рисунок 3.7.12 – Зависимость частоты аллеля *Lap-3_97* от географической широты.

Частота аллеля *Got-3_140*

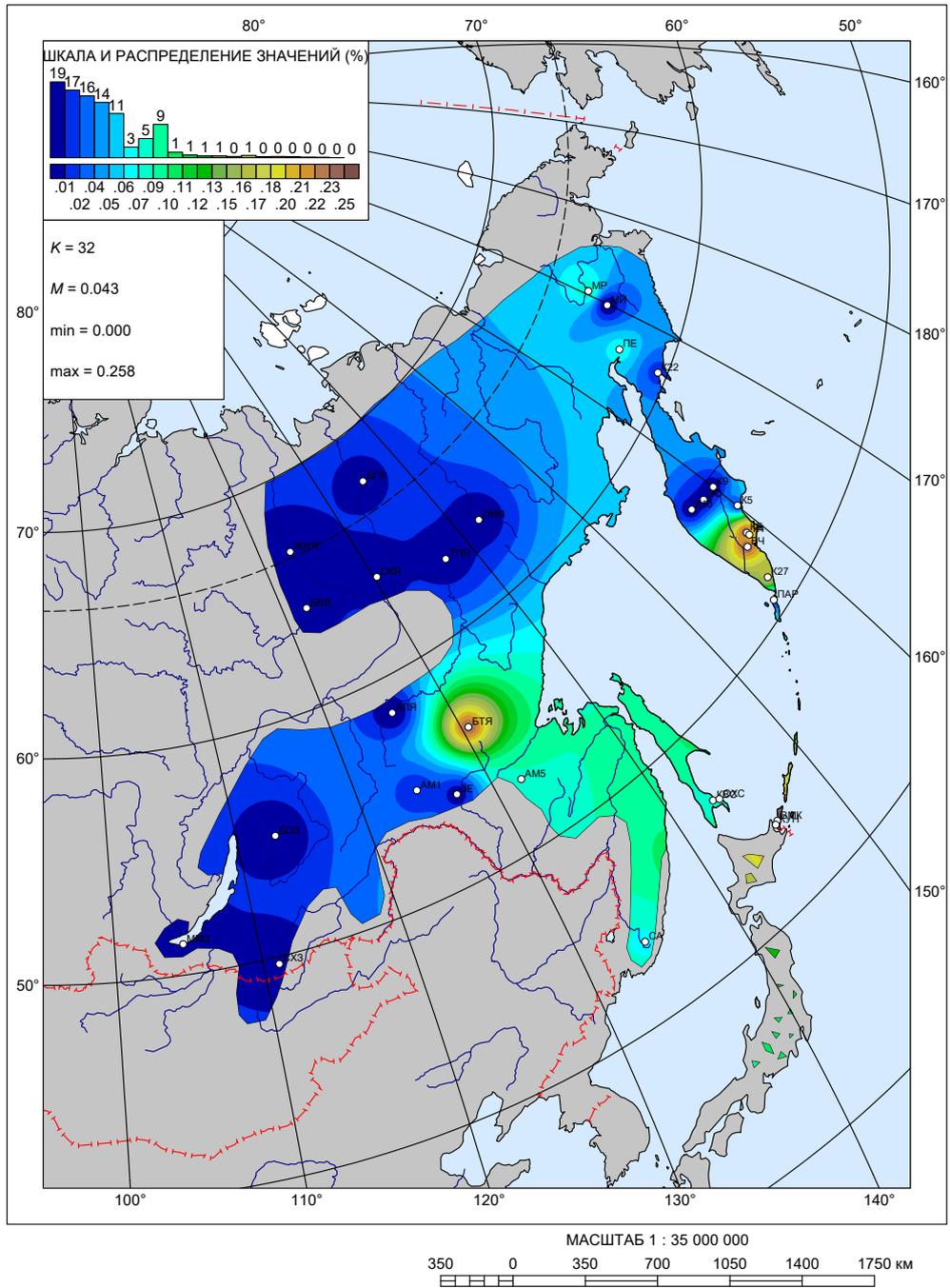
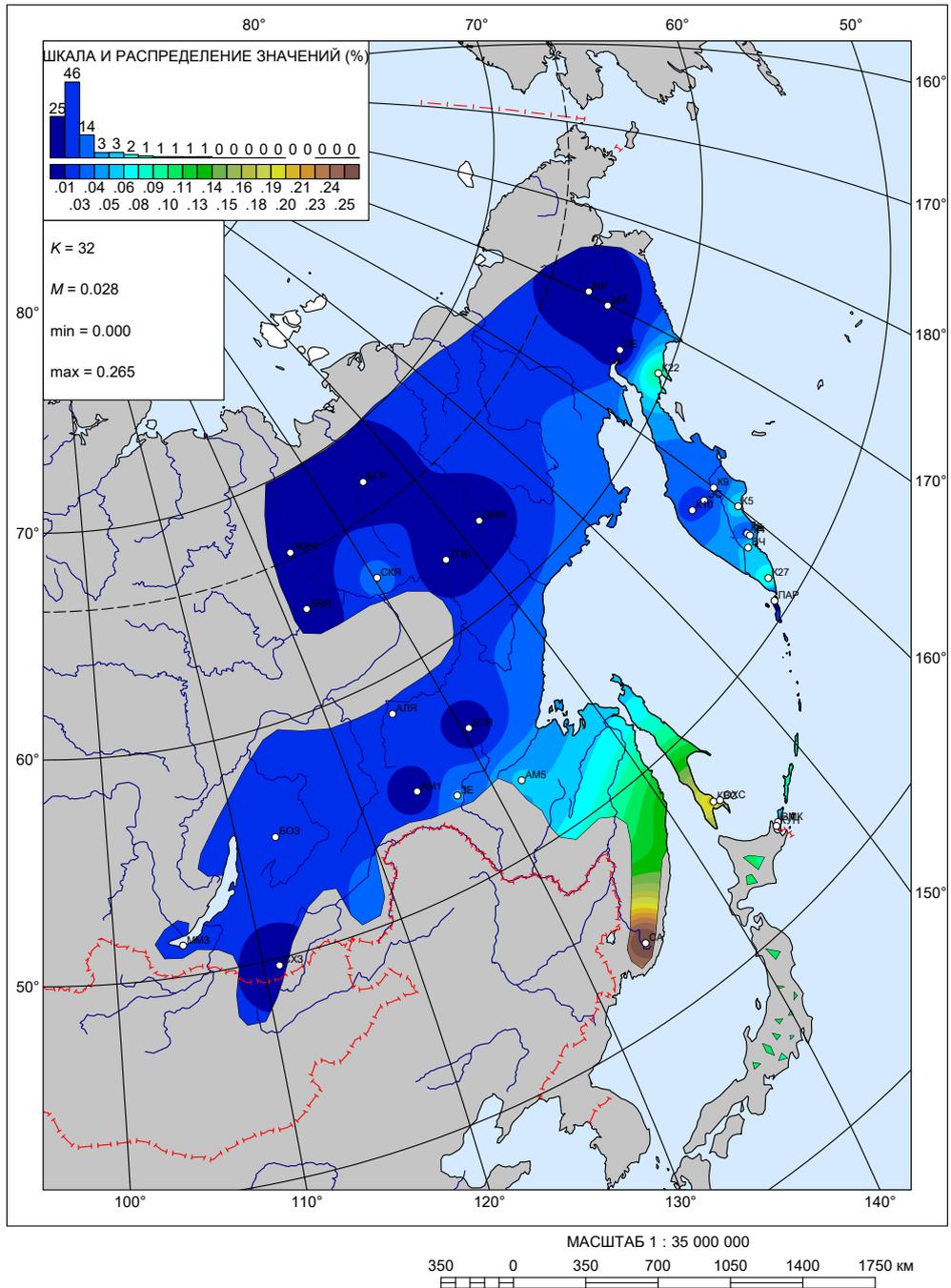


Рисунок 3.7.13 – Распределение частот аллеля *Got-3_140* на ареале кедрового стланика.

Частота аллеля *Lap-3_97*Рисунок 3.7.14 – Распределение частот аллеля *Lap-3_97* на ареале кедрового стланика.

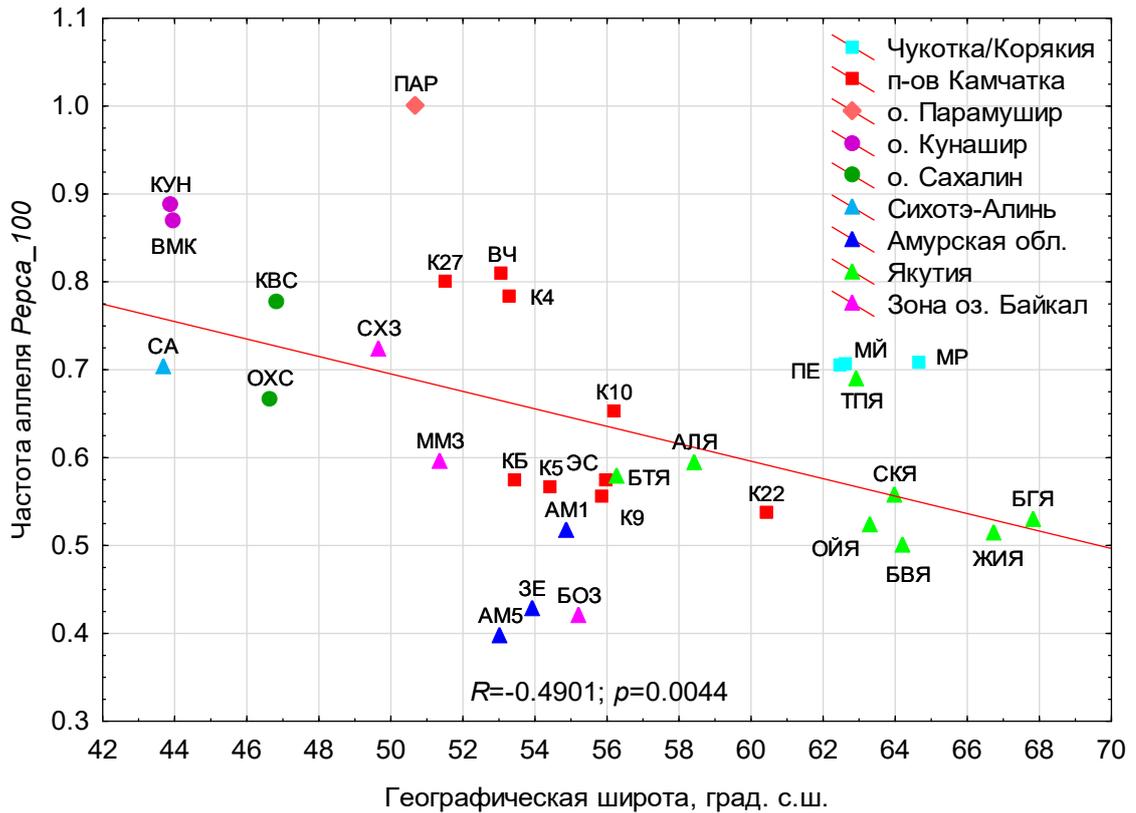


Рисунок 3.7.15 – Зависимость частоты аллеля *Perca_100* от географической широты.

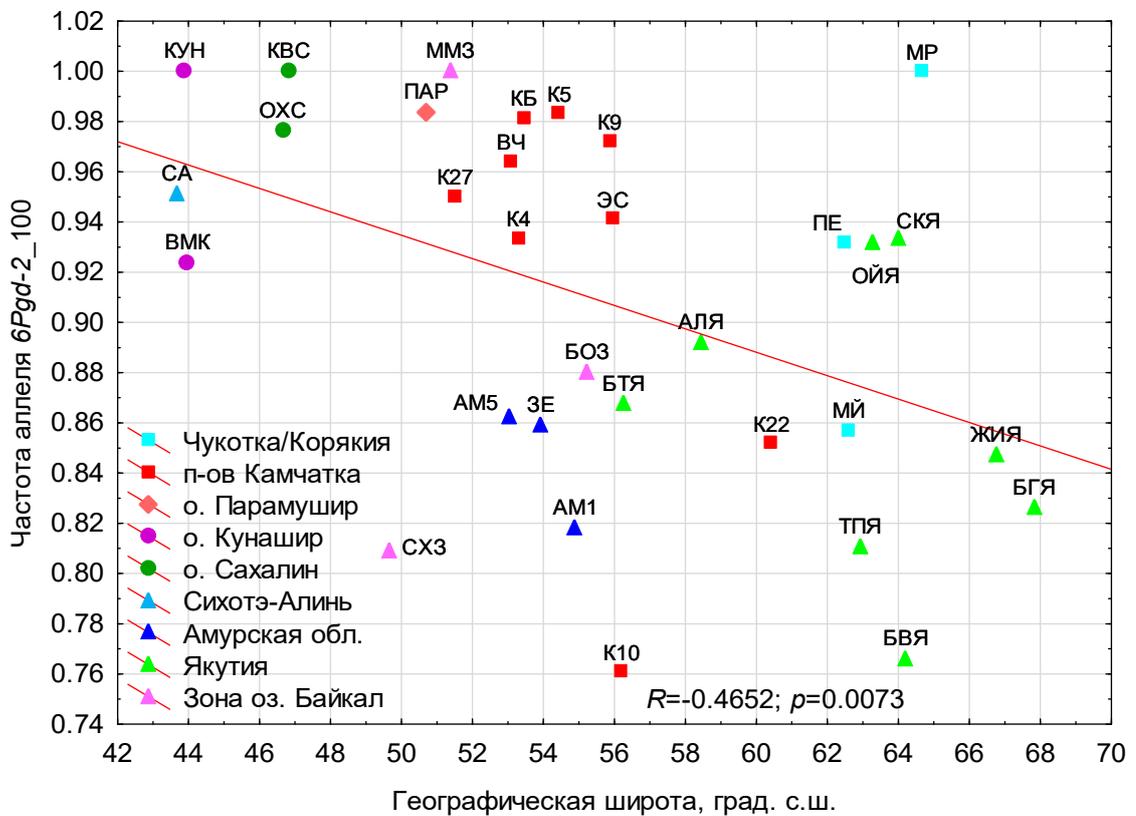


Рисунок 3.7.16 – Зависимость частоты аллеля *6Pgd-2_100* от географической широты.

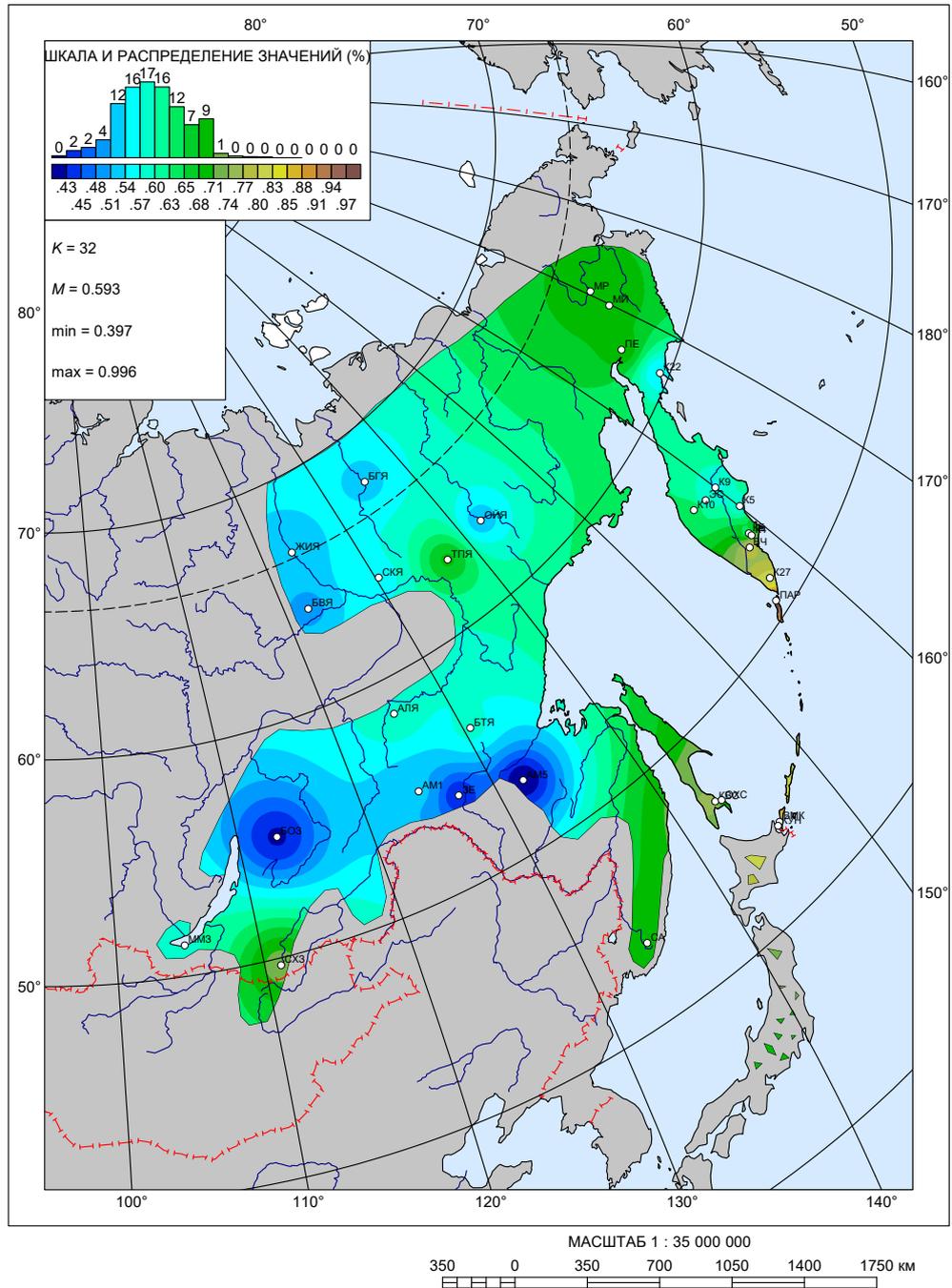
Частота аллеля *Perca_100*

Рис. 3.7.17 – Распределение частот аллеля *Perca_100* по ареалу кедрового стланика.

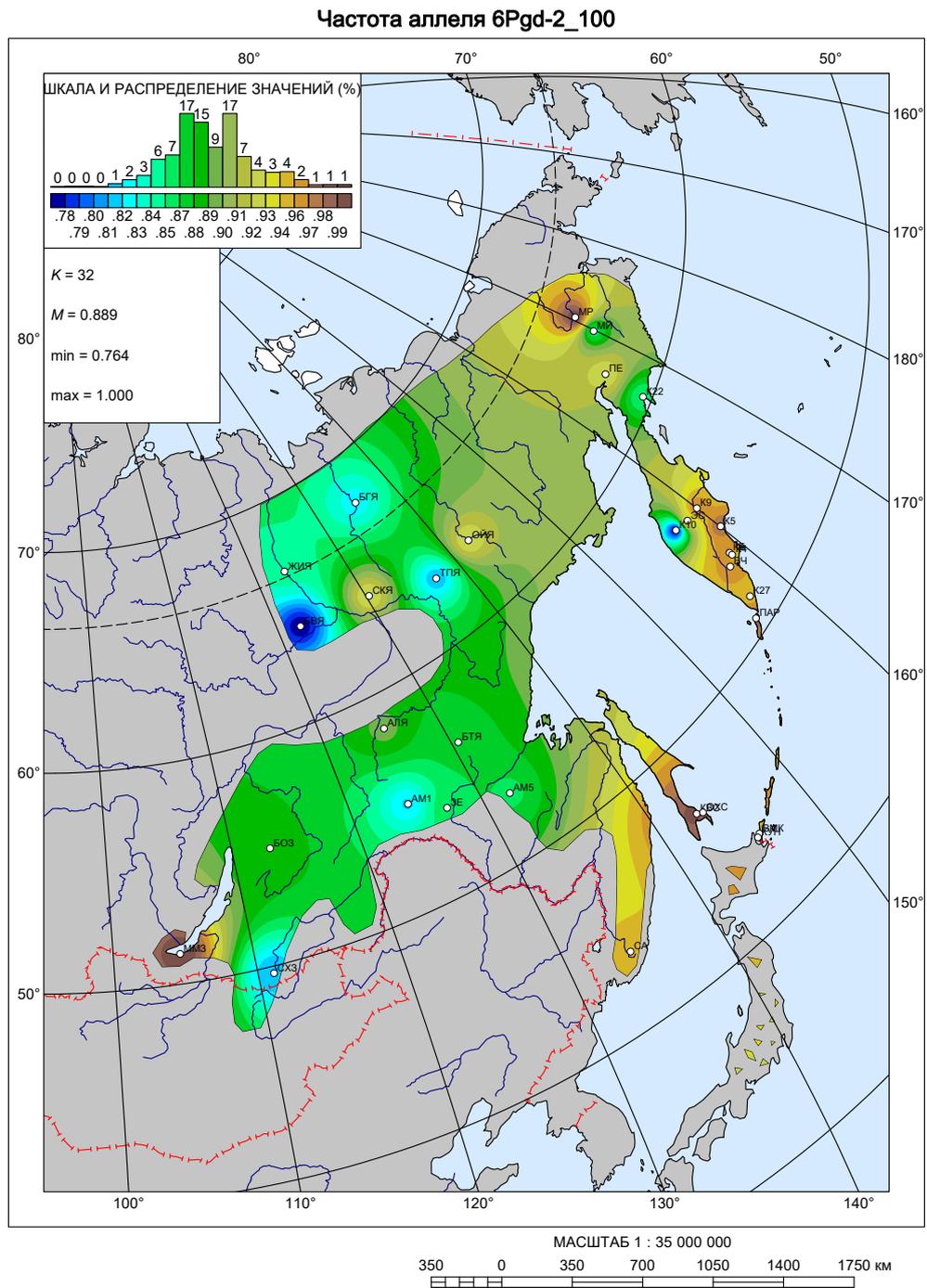


Рис. 3.7.18 Распределение частот аллеля *6Pgd-2_100* по ареалу кедрового стланика.

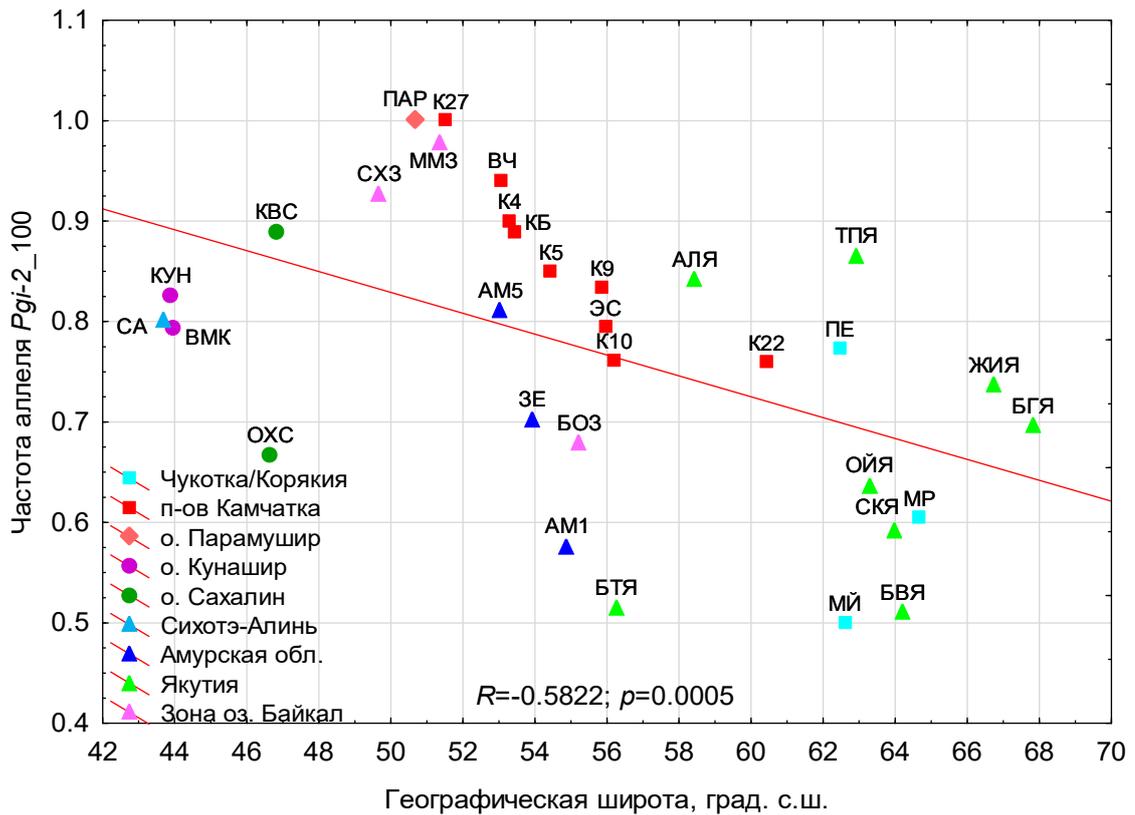


Рисунок 3.7.19 – Зависимость частоты аллеля *Pgi-2_100* от географической широты.

Выраженная клинальность в распределении частот ряда аллелей может быть связана с путями расселения вида из рефугиумов, а также с адаптацией стланика к условиям среды обитания. В пределах ареала вида наблюдаются значительные колебания температуры, уровня осадков, солнечной радиации (инсоляции) и других параметров. Для некоторых аллелей ряда локусов, как частых, так и альтернативных, выявлена связь частот аллелей со значениями климатических переменных, отражающих изменение температур и уровни осадков, особенно в осенне-зимний период с сентября по апрель–май, обеспечивающими наличие и высоту снежного покрова, необходимого для выживания стланика, и инсоляции. В Таблице 3.7.2 приведены значения коэффициентов корреляции Пирсона для пар переменных, жирным шрифтом выделены значения при уровне значимости $p < 0.05$.

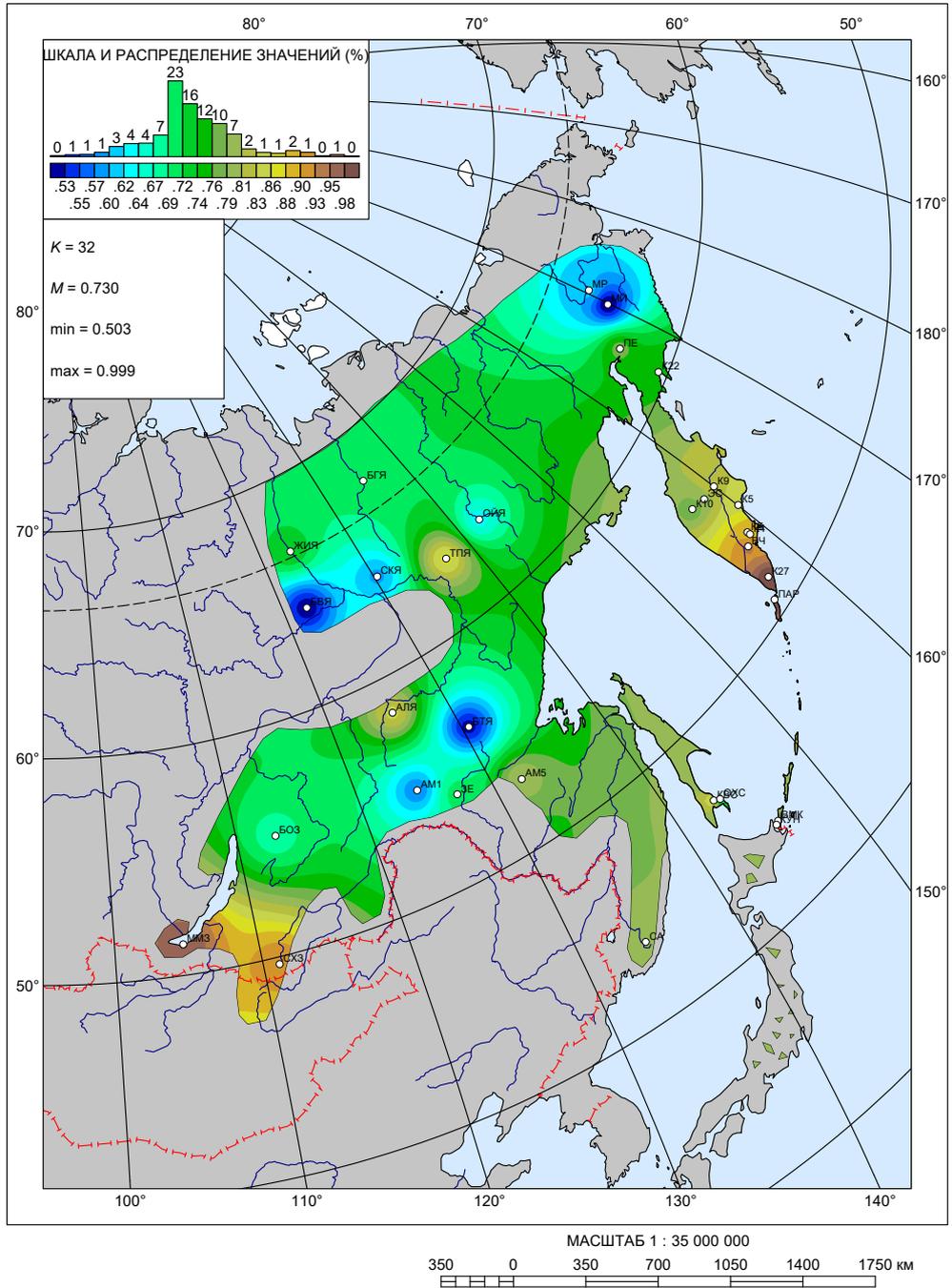
Частота аллеля *Pgi-2_100*

Рис. 3.7.20 Распределение частот аллеля *Pgi-2_100* по ареалу кедрового стланика.

Таблица 3.7.2 – Связь частот аллелей и значений ожидаемой гетерозиготности со значениями биоклиматических переменных

Климатические переменные	<i>Adh-1_105</i>	<i>Adh-1_100</i>	<i>Fdh_120</i>	<i>Fdh_100</i>	<i>Fdh_73</i>	<i>Fe-2_80</i>	<i>Grot-3_255</i>	<i>Grot-3_158</i>	<i>Grot-3_140</i>	<i>Lap-3_97</i>	<i>Mdh-2_80</i>	<i>Pecca_100</i>	<i>6Pgd-2_100</i>	<i>6Pgd-3_90</i>	<i>Pgi-2_118</i>	<i>Pgi-2_100</i>	<i>Pgm-2_87</i>	<i>H_E</i>
Bio1 Среднегодовая температура (°С)	-0.353	0.260	-0.479	0.092	-0.401	-0.215	-0.397	0.463	0.437	0.529	-0.606	0.530	0.500	0.207	-0.541	0.533	0.585	-0.311
Bio2 Среднесуточный диапазон (среднее значение за месяц (макс. температура - мин. температура))	0.400	-0.236	0.227	-0.297	0.117	0.439	0.138	-0.439	-0.337	-0.170	0.157	-0.579	-0.453	-0.232	0.394	-0.445	-0.421	0.545
Bio3 Изотермичность (Bio2/Bio7) (×100)	-0.175	0.267	-0.354	-0.272	-0.480	0.337	-0.314	-0.243	0.098	0.234	-0.583	0.093	0.175	0.288	-0.382	0.363	-0.152	-0.079
Bio4 Сезонность температуры (станд. откл. ×100)	0.479	-0.405	0.528	-0.074	0.477	0.157	0.441	-0.305	-0.434	-0.368	0.621	-0.619	-0.542	-0.381	0.626	-0.647	-0.355	0.527
Bio5 Максимальная температура самого теплого месяца	0.448	-0.447	0.331	-0.087	0.393	0.120	0.247	-0.049	-0.308	-0.079	0.386	-0.557	-0.416	-0.458	0.560	-0.620	0.009	0.637
Bio6 Минимальная температура самого холодного месяца	-0.472	0.368	-0.500	0.136	-0.450	-0.243	-0.397	0.402	0.433	0.383	-0.582	0.630	0.564	0.320	-0.583	0.604	0.458	-0.516
Bio7 Амплитуда (диапазон) температур за год (Bio5-Bio6)	0.489	-0.404	0.484	-0.131	0.458	0.225	0.380	-0.337	-0.424	-0.329	0.563	-0.642	-0.555	-0.368	0.605	-0.637	-0.368	0.570
Bio8 Средняя температура самого влажного квартала	0.377	-0.411	0.261	-0.151	0.365	0.138	0.151	0.180	-0.188	0.004	0.260	-0.319	-0.268	-0.502	0.321	-0.390	0.230	0.473
Bio9 Средняя температура самого сухого квартала	-0.454	0.361	-0.503	0.199	-0.449	-0.270	-0.346	0.246	0.412	0.295	-0.571	0.589	0.576	0.387	-0.512	0.555	0.274	-0.587
Bio10 Средняя температура самого теплого квартала	0.291	-0.362	0.178	0.017	0.273	-0.116	0.168	0.261	-0.117	0.182	0.189	-0.295	-0.184	-0.450	0.339	-0.396	0.374	0.496
Bio11 Средняя температура самого холодного квартала	-0.459	0.366	-0.527	0.096	-0.465	-0.200	-0.435	0.382	0.443	0.431	-0.626	0.607	0.547	0.322	-0.596	0.609	0.458	-0.467
Bio12 Годовые осадки (мм)	-0.290	0.307	-0.370	0.240	-0.450	-0.272	-0.441	0.408	0.638	0.468	-0.575	0.614	0.590	0.560	-0.608	0.615	0.420	-0.398
Bio13 Осадки самого влажного месяца	-0.104	0.192	-0.369	-0.048	-0.439	-0.040	-0.507	0.387	0.539	0.425	-0.628	0.417	0.378	0.302	-0.598	0.552	0.378	-0.196
Bio14 Осадки самого сухого месяца	-0.387	0.329	-0.273	0.352	-0.350	-0.355	-0.316	0.274	0.562	0.277	-0.402	0.587	0.605	0.664	-0.507	0.549	0.269	-0.566
Bio15 Сезонность осадков (коэффициент вариации)	0.432	-0.271	0.208	-0.441	0.197	0.414	0.058	-0.197	-0.375	-0.220	0.137	-0.544	-0.526	-0.442	0.208	-0.298	-0.233	0.441
Bio16 Количество осадков в наиболее влажном квартале	-0.097	0.205	-0.361	-0.008	-0.436	-0.058	-0.486	0.364	0.532	0.488	-0.619	0.400	0.388	0.341	-0.585	0.540	0.386	-0.149
Bio17 Осадки в наиболее засушливом квартале	-0.376	0.319	-0.289	0.354	-0.359	-0.374	-0.324	0.349	0.573	0.283	-0.408	0.634	0.616	0.624	-0.510	0.551	0.334	-0.566
Bio18 Осадки в наиболее теплом квартале	-0.029	0.161	-0.328	-0.081	-0.393	-0.004	-0.422	0.357	0.433	0.493	-0.574	0.277	0.320	0.256	-0.501	0.444	0.399	-0.010

Окончание Таблицы 3.7.2

Климатические переменные	<i>Adh-1_105</i>	<i>Adh-1_100</i>	<i>Fdh_120</i>	<i>Fdh_100</i>	<i>Fdh_73</i>	<i>Fe-2_80</i>	<i>Got-3_255</i>	<i>Got-3_158</i>	<i>Got-3_140</i>	<i>Lap-3_97</i>	<i>Mdh-2_80</i>	<i>Pecca_100</i>	<i>6Pgd-2_100</i>	<i>6Pgd-3_90</i>	<i>Pgi-2_118</i>	<i>Pgi-2_100</i>	<i>Pgm-2_87</i>	<i>H_E</i>
Bio19 Осадки в наиболее холодном квартале	-0.385	0.319	-0.293	0.363	-0.357	-0.368	-0.318	0.264	0.561	0.231	-0.397	0.607	0.612	0.645	-0.496	0.543	0.248	-0.591
Уровень осадков (мм) по месяцам																		
январь	-0.371	0.309	-0.295	0.363	-0.361	-0.358	-0.332	0.297	0.577	0.213	-0.399	0.622	0.613	0.620	-0.494	0.542	0.265	-0.606
февраль	-0.390	0.331	-0.280	0.361	-0.356	-0.355	-0.291	0.194	0.526	0.220	-0.387	0.580	0.608	0.656	-0.504	0.552	0.175	-0.611
март	-0.385	0.320	-0.308	0.331	-0.369	-0.370	-0.335	0.397	0.567	0.347	-0.435	0.675	0.626	0.578	-0.542	0.575	0.378	-0.557
апрель	-0.280	0.272	-0.344	0.257	-0.424	-0.330	-0.402	0.427	0.620	0.497	-0.528	0.603	0.594	0.558	-0.544	0.549	0.452	-0.376
май	-0.100	0.195	-0.277	0.158	-0.355	-0.176	-0.366	0.529	0.556	0.585	-0.476	0.467	0.459	0.354	-0.461	0.440	0.589	-0.072
июнь	0.051	0.070	-0.207	-0.164	-0.228	0.075	-0.258	0.217	0.255	0.360	-0.404	-0.010	0.130	0.203	-0.340	0.267	0.205	0.220
июль	0.120	0.023	-0.249	-0.315	-0.273	0.193	-0.224	0.088	0.087	0.284	-0.450	-0.084	0.046	0.045	-0.334	0.257	0.095	0.185
август	-0.031	0.211	-0.386	-0.020	-0.462	0.007	-0.429	0.242	0.425	0.554	-0.629	0.295	0.350	0.295	-0.527	0.489	0.313	-0.042
сентябрь	-0.244	0.272	-0.339	0.211	-0.390	-0.291	-0.460	0.604	0.661	0.591	-0.533	0.599	0.529	0.370	-0.488	0.476	0.657	-0.189
октябрь	-0.324	0.292	-0.258	0.338	-0.353	-0.293	-0.400	0.345	0.660	0.326	-0.433	0.691	0.537	0.554	-0.556	0.594	0.341	-0.518
ноябрь	-0.392	0.329	-0.320	0.371	-0.394	-0.348	-0.364	0.330	0.590	0.310	-0.444	0.676	0.568	0.568	-0.496	0.547	0.317	-0.527
декабрь	-0.380	0.289	-0.291	0.351	-0.343	-0.338	-0.315	0.217	0.515	0.227	-0.397	0.643	0.597	0.590	-0.527	0.571	0.218	-0.639
Инсоляция ((кДж/м²)/день) по месяцам																		
январь	-0.082	0.170	-0.384	-0.089	-0.395	-0.040	-0.423	0.480	0.454	0.606	-0.512	0.416	0.380	0.145	-0.479	0.445	0.634	-0.028
февраль	0.013	0.100	-0.384	-0.101	-0.376	0.011	-0.417	0.452	0.434	0.557	-0.508	0.338	0.333	0.129	-0.465	0.426	0.598	0.000
март	0.055	0.117	-0.370	-0.080	-0.443	0.030	-0.388	0.394	0.433	0.493	-0.574	0.351	0.371	0.181	-0.532	0.500	0.516	-0.087
апрель	0.306	0.112	-0.016	-0.212	-0.399	0.183	-0.012	-0.168	-0.044	-0.127	-0.321	0.132	0.119	0.075	-0.349	0.384	-0.201	-0.283
май	0.187	-0.179	0.151	-0.415	0.247	0.179	0.334	-0.412	-0.558	-0.550	0.328	-0.431	-0.440	-0.391	0.408	-0.390	-0.561	0.156
июнь	0.382	-0.283	0.336	-0.292	0.264	0.249	0.381	-0.462	-0.566	-0.602	0.387	-0.583	-0.513	-0.451	0.492	-0.501	-0.568	0.241
июль	0.572	-0.454	0.404	-0.187	0.390	0.307	0.383	-0.327	-0.449	-0.577	0.473	-0.664	-0.585	-0.404	0.437	-0.467	-0.465	0.388
август	0.332	-0.152	-0.050	-0.337	-0.105	0.266	-0.131	0.124	0.074	0.159	-0.252	-0.126	-0.061	-0.101	-0.305	0.225	0.142	0.202
сентябрь	-0.045	0.160	-0.387	-0.161	-0.405	0.036	-0.399	0.313	0.369	0.559	-0.565	0.329	0.356	0.181	-0.545	0.503	0.465	-0.073
октябрь	-0.064	0.167	-0.391	-0.141	-0.396	-0.007	-0.414	0.423	0.398	0.572	-0.548	0.351	0.346	0.141	-0.493	0.448	0.548	-0.023
ноябрь	-0.087	0.177	-0.397	-0.097	-0.399	-0.037	-0.425	0.443	0.453	0.597	-0.532	0.396	0.386	0.180	-0.505	0.468	0.580	-0.042
декабрь	-0.120	0.186	-0.369	-0.107	-0.372	-0.071	-0.414	0.496	0.454	0.632	-0.493	0.442	0.392	0.143	-0.467	0.436	0.656	-0.027

Частоты большинства аллелей связаны со среднегодовыми температурами и уровнем осадков. Многие аллели коррелируют с уровнем осадков в зимний период с ноября по апрель. Именно в этот период для стланика важно наличие высокого снежного покрова, защищающего лежащие ветви от вымораживания. Корреляции частот аллелей локусов с невысокими уровнями полиморфизма могут быть вызваны особенностями условий обитания популяций, в которых встречаются редкие аллели (например *Adh-1_105*). Частота аллеля *Fdh_73* демонстрирует положительную связь с сезонностью и годовой амплитудой температур, и отрицательную - с уровнями осадков. Похожие связи демонстрирует частота аллеля *Fdh_120*.

Встречаемость аллеля *Pgm-2_87* коррелирует положительно со среднегодовой температурой, среднегодовыми осадками и инсоляцией в холодный сезон (с сентября по март), отрицательно – с годовой амплитудой, сезонностью и среднесуточным диапазоном температур, инсоляцией с мая по июль.

В локусах с относительно высокой частотой альтернативных аллелей выявляются варианты, связанные с одними и теми же биоклиматическими переменными как положительными, так и отрицательными корреляциями. Частоты двух аллелей, *Got-3_158* и *Got-3_140*, положительно коррелируют со среднегодовой температурой и уровнями осадков, а также с инсоляцией в зимний период; отрицательно – с амплитудой годовых температур и инсоляцией в летний период. Частота аллеля *Got-3_225* демонстрирует обратные зависимости.

Частота *Mdh-2_80* отрицательно коррелирует со среднегодовой температурой и осадками, но положительно с инсоляцией в самые жаркие месяцы. Возможно, данный аллель связан с засухоустойчивостью.

Распределения частот аллелей *Perca_100* и *6Pgd-2_100* положительно коррелируют со среднегодовой температурой и уровнем осадков, уровнем

осадков в период с сентября по май, отрицательно – с уровнем инсоляции в летние месяцы.

Частота *bPgd-3_90* связана положительной корреляцией с годовым уровнем осадков и осадками с мая по июль, отрицательной – со среднегодовой температурой, годовой амплитудой и сезонностью температур, инсоляцией в летние месяцы (май – июль).

В локусе *Pgi-2* аллели *118* и *100* являются преобладающими. Как видно из Рисунка 3.7.20 распределение частоты встречаемости аллеля *Pgi-2_100* на ареале носит мозаичный характер, однако прослеживается корреляция частот обоих аллелей с биоклиматическими параметрами. Аллель *Pgi-2_118* связан положительно со среднесуточным диапазоном, сезонностью и годовой амплитудой температур, а также с уровнем инсоляции в вегетационный период (май – июль); отрицательно – со среднегодовой температурой и уровнем осадков, а также с уровнем осадков в зимний период. Для аллеля *Pgi-2_100* выявлены противоположные корреляции.

Выявлены корреляции средней ожидаемой гетерозиготности популяций с биоклиматическими факторами. Этот показатель положительно коррелирует со среднесуточным диапазоном и годовой амплитудой температур, сезонностью температуры и осадков, отрицательно – с годовым уровнем осадков, осадками в холодный сезон (октябрь – апрель).

Связи частот аллелей аллозимных локусов хвойных с биоклиматическими переменными изучаются давно. Были получены результаты для ряда ферментов. Например, у ели Энгельмана, *Picea engelmannii*, установлена связь частот локусов фосфоглюкомутазы PGM с влажностью в местах произрастания (Stutz, Mitton, 1988; Mitton *et al.*, 1989). Для пихты белой выявлена зависимость изменчивости изоцитратдегидрогеназы (IDH) и устойчивости к температурам (Bergman, Gregorius, 1993). В популяциях *Pinus edulis* частота аллеля глицератдегидрогеназы *Gly-3* отрицательно коррелировала ($r=-0.92$, $P<0.001$)

с уровнем осадков в летний период (апрель–август). Корреляции частоты этого аллеля ни с расположением выборки над уровнем моря, ни с типом почвы установлено не было (Mitton, Duran, 2004).

Современный уровень исследований с применением технологии полногеномного секвенирования, знаний о геномах и транскриптомах позволяет проводить более масштабные ассоциативные исследования полиморфизма однонуклеотидных замен (SNP) с привлечением биоклиматических данных. Для *Picea glauca* установлена предположительная связь SNP, ассоциированных с ферментами трех классов (оксидоредуктаз, трансфераз и гидролаз), с годовой температурой и уровнем осадков (Hornou *et al.*, 2015).

С накоплением информации о геномах и транскриптомах сосен станет возможным проведение более подробных исследований зависимостей распределения изменчивости изоферментных локусов от условий обитания и выявлением механизмов адаптации популяций к среде. Данное исследование может послужить основой для поиска ассоциаций с нуклеотидным полиморфизмом по адаптивно значимым локусам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Методом изоферментного анализа мегагаметофитов и зародышей семян, а также вегетативных тканей, проведен анализ генетического разнообразия кедрового стланика из восточной части ареала. Проанализировано распределение генетического разнообразия на ареале и изучены связи частот отдельных аллелей с географическим положением популяции и климатическими параметрами.

Pinus pumila Тихоокеанского региона обладает высокими уровнями генетической изменчивости, сопоставимыми с оценками, полученными для вида ранее в зоне Байкала, побережья Охотского моря, Чукотки и о. Сахалин. Поддержание высокого уровня аллозимного полиморфизма является адаптивной стратегией, за счет которой популяции кедрового стланика сохраняют возможность приспособиться к изменяющимся условиям среды на протяжении долгого периода жизненного цикла особей и в чередующихся поколениях. Высокое межпопуляционное разнообразие в восточной части ареала – результат формирования популяций в контрастных условиях обитания, истории формирования каждой из них и разнонаправленных внешних воздействий (вулканизм, пожары, деятельность человека). В условиях жесткого отбора выживают особи, обладающие высокой приспособленностью, которая реализуется через взаимодействие организма со средой. Индикатором приспособленности популяции к меняющимся условиям среды может служить ее генетическая изменчивость, выражаемая через гетерозиготность.

Система скрещивания *P. pumila* включает в себя как перекрестное, так и самоопыление. Отдельные популяции могут отличаться по уровням самоопыления. На систему скрещивания влияет не только родственная структура популяции, сомкнутость зарослей, но и климатические факторы. Отмечено возрастание гетерозиготности во взрослой части популяции, за счет элиминации инбредного потомства с возрастом, а также под воздействием балансирующего отбора в пользу гетерозигот.

Распределение генетической изменчивости (полиморфизма и частот аллелей) на ареале не равномерно и зависит, прежде всего, от климатических факторов. Это распределение не является случайным и может отражать историю расселения вида. На степень дифференциации популяций влияют почвенные и микроклиматические условия обитания. Важную роль играют дальность и возможности распространения пыльцы и семян. Генетическая дифференциация популяций кедрового стланика в восточной части ареала связана с историей формирования вида. Наши данные позволяют предполагать, что заселение Камчатки могло идти как с севера, так и с южных островов. На о-ва Кунашир и Сахалин стланик распространялся из южной континентальной части ареала.

Полученные данные представляют теоретический интерес, поскольку они позволяют подойти к познанию факторов формирования современного уровня генетического разнообразия видов и популяций, а также внутривидовой генетической дифференциации у хвойных. Результаты могут быть применены в практике охраны биоразнообразия растительных сообществ с присутствием кедрового стланика как основы экологического разнообразия сообществ растений и животных в неблагоприятных природно-климатических зонах.

ВЫВОДЫ

1. Популяционная структура кедрового стланика из восточной части ареала характеризуется высокими значениями полиморфности (процент полиморфных локусов $P_{99\%}=91.3\%$) и аллельного разнообразия ($N_A=3.9$, $N_E=1.5$) по аллозимным локусам. Среднее число аллелей на локус в выборках внутри каждого региона составило около 2.1, средняя ожидаемая гетерозиготность – 0.225. Эти оценки согласуются с полученными ранее для выборок из других частей ареала.

2. В северо-восточной части зоны симпатрии сибирской кедровой сосны и кедрового стланика происходит гибридизация с образованием гибридов первого и последующих поколений, при этом мтДНК у всех гибридов наследуется от кедрового стланика.

3. Популяции из разных географических регионов в пределах восточной части ареала значимо гетерогенны по частотам большинства аллелей при общем уровне пространственной подразделённости 8.9% от общей изменчивости ($F_{ST}=0.089$). Внутри регионов наблюдается менее выраженная гетерогенность, что отражает как общность происхождения, так и поток аллелей между локальными популяциями, а также общие векторы отбора.

4. В популяциях кедрового стланика наблюдается смешанная система скрещивания, с долей самоопыления от 6 до 43%. Уровень самоопыления зависит от плотности древостоя и наличия кластерной структуры, сформировавшейся вследствие распространения семян кедровкой и/или разрастания кустов с возрастом.

5. Среди зародышей семян *P. pumila* наблюдается дефицит гетерозигот, вызванный инбридингом в результате самоопыления и близкородственных скрещиваний. Во взрослой части популяций гетерозиготность близка к равновесной или наблюдается эксцесс гетерозигот, что свидетельствует об отборе против инбредного потомства и балансирующем отборе в пользу гетерозигот на протяжении жизненного цикла.

6. Выявлена сложная клоново-семенная структура насаждения кедрового стланика, включающая многоствольные формы в результате прорастания групп семян (как правило, роственных на уровне сибсов и полусибсов) из кладок кедровок. Отмечена также фрагментация кустов в ходе вегетативного размножения и укоренения частей родительского растения.

7. Генетические дистанции (D_N) между популяциями восточной части ареала варьируют от 0.002 до 0.039 в пределах Чукотки-Корякии – Камчатки, от 0.008 до 0.025 между популяциями о. Кунашир, от 0.009 до 0.024 между популяциями Амурской области. Популяция о. Парамушир максимально отличается от остальных (от 0.049 до 0.100) за счет значительного смещения частот аллелей, вероятно вызванного ее происхождением от малого числа родительских особей.

8. Выявлены связи значений частот аллелей 16 локусов с географическими координатами, отражающие паттерны расселения и экологическую дифференциацию в гетерогенных условиях среды: 18 аллелей с географической долготой и 24 аллелей с широтой ($p < 0.05$). Частоты аллелей шести локусов коррелировали с температурными биоклиматическими переменными и уровнем осадков с сентября по май – в период вегетационной паузы.

9. Генетическая структура популяций кедрового стланика в восточной части ареала сформировалась под действием комплекса факторов, как древних – истории расселения и адаптации к локальным условиям среды, так и современных – ветроопыления, зоохорного распространения семян, инбридинга на стадии зародышей, нарастания гетерозиготности во взрослой части популяции и адаптивных процессов отбора к современным экологическим условиям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю. П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1333-1357.
2. Алтухов Ю. П. Аллозимная гетерозиготность, скорость полового созревания и продолжительность жизни // Генетика. 1998. Т. 34. № 7. С. 908-919.
3. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 2003. 431 с.
4. Алтухов Ю. П. (под ред.). Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях. М.: Наука, 2004. 619 с.
5. Белоконь М. М. Генетическая структура популяций сосны корейской и сосны кедровой европейской и родственные связи видов секции *Strobus* рода *Pinus*. Дисс. ... канд. биол. наук. Москва: Ин-т общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН. 2007. 154 с.
6. Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. Аллозимный полиморфизм европейской кедровой сосны (*Pinus cembra* L.) в горных популяциях Альп и Восточных Карпат // Генетика. 2005. Т. 41. № 11. С. 1538-1551.
7. Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Петрова Е. А., Васильева Г. В., Ефимова А. П., Захаров Е. С., Горошкевич С. Н., Политов Д. В., Древняя и современная гибридизация сибирской кедровой сосны и кедрового стланика на Юге Якутии // Генетика. 2022. Т. 58. № 11. С. 1538-1551.
8. Белоконь М. М., Политов Д. В., Белоконь Ю. С., Крутовский К. В., Малюченко О. П., Алтухов Ю. П. Генетическая дифференциация сосен секции *Strobus*: данные изоферментного анализа // Доклады Академии наук. 1998. Т. 358. № 5. С. 699-702.
9. Белоконь М. М., Политов Д. В., Мудрик Е. А., Полякова Т. А., Шатохина А. В., Белоконь Ю. С., Орешкова Н. В., Путинцева Ю. А., Шаров В. В., Кузмин Д. А., Крутовский К. В. Разработка микросателлитных маркеров сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) по результатам полногеномного *de novo* секвенирования // Генетика. 2016. Т. 52. № 12. С. 1418-1427.
10. Берман Д. И., Важенин Б. П. Бессмертен ли кедровый стланик? // Природа. 2014. № 9. С. 38-47.

11. Билоконь С. Ю., Петрова Е. А., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М. Анализ происхождения межвидовых гибридов сибирского кедра и кедрового стланика из Прибайкалья // Леса Евразии - Подмосковные вечера: Материалы X Международной конференции молодых учёных, посвященной 90-летию со дня основания Московского государственного университета леса и 170-летию со дня рождения профессора М.К. Турского. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2010. С. 168-170.
12. Бондар Е. И. Аннотация генома и предсказание сайтов начала транскрипции для лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Красноярск: 2023. 21 с.
13. Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Москва: Наука, 1978. 190 с.
14. Важенин Б. П. Принципы, методы и результаты палеосейсмогеологических исследований на Северо-Востоке России. Магадан, 2000.
15. Васильева Г. В., Жук Е. А., Попов А. Г. Фенология цветения кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) и гибридов между ними // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2010. № 1(9). С. 61–67.
16. Великов А. В., Потенко В. В. Генетические ресурсы сосны корейской на Дальнем Востоке России: теоретические основы и прикладные аспекты. Москва: Наука, 2006. 174 с.
17. Ветрова В. П. Фенотипическая изменчивость *Pinus pumila* (Pinaceae) на Камчатке // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т. 30, № 1–2. С. 39–45.
18. Генофонд и геногеография народонаселения. Том II. Геногеографический атлас населения России и сопредельных стран / Под ред. Ю.Г. Рычкова. СПб: Наука, 2003. 671 с.
19. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Пауле Л. Геносистематика и эволюционная филогения хвойных Палеарктики. II. Геносистематика и филогения пятихвойных сосен // Проблемы лесоведения и лесоводства: Сб. науч. тр. Гомель: Ин-т леса НАН Б, 2000. С. 115-136.
20. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Поджарова З. С., Крутовский К. В. Генетическая изменчивость у кедровой сосны сибирской // Доклады Академии наук БССР. 1987. Т. 31. № 9. С. 848-851.

21. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Потенко В. В. Руководство по исследованию древесных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. Гомель: Белорус. НИИ лесн. хоз-ва, 1989. 162 с.
22. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Силин А. Е. Степень генетической подразделенности и дифференциации в природных популяциях кедровых сосен // Доклады Академии Наук СССР. 1991. Т. 317. № 6. С. 1477-1483.
23. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Силин А. Е. Генетическая изменчивость и дифференциация у *Pinus pumila* (Pall.) Regel в популяциях Чукотки и Сахалина // Генетика. 1992а. Т. 28. № 7. С. 107-119.
24. Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Силин А. Е. Генетическая структура, изменчивость и дифференциация в популяциях *Pinus sibirica* Du Tour // Генетика. 1992б. Т. 28. № 10. С. 114-128.
25. Гончаренко Г. Г., Силин А. Е. Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири. Минск: Тэхналогія, 1997. 191 с.
26. Гончаренко Г. Г. Геносистематика и эволюционная филогения лесообразующих хвойных Палеарктики. Минск: Тэхналогія, 1999. 192 с.
27. Горошкевич С.Н. О возможности естественной гибридизации *Pinus sibirica* и *Pinus pumila* в Прибайкалье // Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 9. С. 48–57.
28. Горошкевич С. Н. О межвидовых взаимоотношениях российских видов *Pinus* из группы *Sembrae* в зонах перекрытия их ареалов // Проблемы вида и видообразования. 2000. С. 36-38.
29. Горошкевич С. Н. Всё о сибирском кедре, его близких и дальних родственниках : сайт. Томск. URL: http://kedr.forest.ru/kedr_kunashir.html (дата обращения: 16.09.2024).
30. Горошкевич С. Н., Петрова Е. А., Политов Д. В., Зотикова А. П., Хуторной О. В., Бендер О. Г., Велисевич С. Н., Белоконь М. М., Попов А. Г., Кузнецова Е. А., Васильева Г. В. Эколого-географическая дифференциация и интеграционные процессы в группе близкородственных видов с трансконтинентальным ареалом (на примере 5-хвойных сосен северной и восточной Азии) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2-3. С. 167-173.

31. Гришин С. Ю., Нечаев В. А., Верещага Е. М., Витер И. В. Находка кедрового стланика на острове Матуа (Курильские острова) // Вестник ДВО РАН. 2011. № 4. С. 97-100.
32. Гроссет Г. Э. Кедровый стланик. М.: Изд-во Моск. общ-ва испыт. природы, 1959. С. 140.
33. Евсюков А. Н., Жукова О. В., Папков В. Е., Сигнеев В. И., Шереметьева В. А., Шнейдер Ю. В., Рычков Ю. Г. География генетических процессов в народонаселении. Генные миграции в Северной Евразии (Европейский регион) // Генетика. 1997. Т. 33. № 11. С. 1539–1550.
34. Кабанов Н. Е. Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М.: Наука, 1977. 175 с.
35. Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатки. Л., 1927. Т.1. 339 с.
36. Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений. Новосибирск: Гео, 2006. 233 с.
37. Кошель С.М. Геоинформационные технологии в геногеографии // Современная географическая картография / под ред. И.К.Лурье и В.И.Кравцовой. М: Дата+, 2012. С. 158–166.
38. Крестов П. В., Баркалов В. Ю., Омелько А. М., Якубов В. В., Накамура Ю., Сато К. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии // Комаровские чтения. 2009. Вып. LVI. С. 5-63.
39. Крылов Г. В., Таланцев Н. К., Козакова Н. Ф. Кедр. М.: Лесная промышленность, 1983. 216 с.
40. Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. сообщение I. Механизмы генного контроля изоферментных систем // Генетика. 1987. Т. 23. № 12. С. 2216-2228.
41. Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. Межвидовая генетическая дифференциация кедровых сосен Евразии по изоферментным локусам // Генетика. 1990. Т. 26. № 4. С. 694–707
42. Малюченко О. П., Алтухов Ю. П. Влияние индивидуальной гетерозиготности на характеристики плодоношения у кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel // Доклады Академии наук. 2002. Т. 384. № 3. С. 418–421.

43. Малюченко О. П., Политов Д. В., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М. Генетическая дифференциация кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel в Прибайкалье // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 38–45.
44. Моложников В.Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. Ленинград: Наука, 1975. 203 с.
45. Мудрик Е. А., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Жулина Е. В., Политов Д. В. Генетическая изменчивость и доля перекрестного опыления *Pinus sembra* L. в Украинских Карпатах и Австрийских Альпах по аллозимным и микросателлитным локусам // Лесной вестник. 2012. Т. № 1. С. 112–117.
46. Мудрик Е. А., Полякова Т. А., Шатохина А. В., Бондаренко Г. Н., Политов Д. В. Пространственное распределение гаплотипов второго интрона гена *nad1* в популяциях ели комплекса *Picea abies* – *P. obovata* // Генетика. 2015. Т. 51. № 10. С. 1117–1125. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0016675815100124>.
47. Наконечная О. В., Холина А. Б., Корень О. Г., Janeček V., Kohutka A., Gebauer R., Журавлев Ю. Н. Характеристика генофондов трех популяций *Pinus pumila* (Pall.) Regel на границах ареала // Генетика. 2010. Т. 46. № 12. С. 1609–1618.
48. Нечаев В. А. Биоценотические связи птиц с кедровым стлаником // Вестник СВНЦ. 2013. Вып. I. С. 49–59.
49. Николин Е. Г., Якшина И. А. Распространение некоторых древесных видов на северном пределе в Усть-Ленском заповеднике (Якутия). Сообщение I. Лиственница Каяндера *Larix sajanensis* Mayr // Сибирский лесной журнал. 2019. № 2. С. 16–31.
50. Орешкова, Н. В. Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П. Генетическая структура и дифференциация болотных и суходольных популяций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) по ядерным микросателлитным локусам // Генетика. 2014. Т. 50. № 9. С. 1059–1066. DOI: <https://doi.org/10.7868/S0016675814090100>.
51. Орешкова Н. В., Ветрова В. П., Горошкевич С. Н., Петрова Е. А. Изменчивость ядерных микросателлитных локусов в популяциях кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) из Российской части ареала // Генетика. 2017. Т. 53. № 3. С. 324–333.

52. Орлова Л. В. О сосне мелкоцветковой (*Pinus parviflora* Sieb. Et Zucc.) в России // *Turczaninowia*. 2000. Т. 3. № 1. С. 25-29.
53. Орлова Л. В., Фирсов Г. А., Трофимук Л. П., Карамышева А. В. Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel, Pinaceae) – история изучения, современное состояние в ботанических садах Санкт-Петербурга и перспективы его использования в озеленении на Северо-Западе России // *Hortus bot.* 2019. Т. 14. С. 100 – 123. URL:<http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=6445>. DOI: <https://doi.org/10.15393/j4.art.2019.6445>.
54. Петрова Е. А., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Политов Д. В. Генетическая изменчивость индивидуального и группового подроста кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на юге лесной зоны Западной Сибири // *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*. 2022. Т. 21. № 2. С. 141-145.
55. Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Политов Д. В., Белоконь М. М., Попов А. Г., Васильева Г. В. Семенная продуктивность и генетическая структура популяций в зоне естественной гибридизации кедра сибирского и кедрового стланика // *Хвойные бореальной зоны*. 2007. Т. 24. № 2-3. С. 329-335.
56. Петрова Е. А., Горошкевич С. Н., Белоконь М. М., Белоконь Ю.С., Политов Д.В. Естественная гибридизация кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) и кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) в южном Забайкалье // *Хвойные бореальной зоны*. 2012. Т. XXX. № 1-2. С. 152-156.
57. Пирко Я. В., Коршиков И. И. Генетический контроль изоферментов сосны кедровой европейской (*Pinus cembra* L.) Украинских Карпат // *Цитология и генетика*. 2001. № 4. С. 33-37.
58. Подогас А. В. Генетическая дифференциация рода *Pinus* по аллозимным локусам. Диссертация канд. биол. наук. Москва: Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова, 1993. 154 с.
59. Подогас А. В., Шурхал А. В., Семериков А. В., Животовский Л. А. Оценка генетической дифференциации между двумя видами сосен *Pinus sibirica* подвид *Strobus* и *Pinus sylvestris* подвид *Pinus* в выборках из ботанического сада и из природных популяций // *Генетика*. 1991а. Т. 27. № 4. С. 758-762.

60. Подогас А. В., Шурхал А. В., Семериков В. Л., Ракицкая Т. А. Генетическая изменчивость ферментов хвои сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) // Генетика. 1991b. Т. 27. № 4. С. 695-703.
61. Поздняков Л. К. Древовидная форма кедрового стланика // Ботанический журнал. 1952. Т. 37. № 5. С. 688-691.
62. Политов Д. В. 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, 1989. 190 с.
63. Политов Д. В. 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. 2007. 432 с.
64. Политов Д. В., Крутовский К. В., Алтухов Ю. П. Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов // Генетика. 1992. Т. 28. № 1. С. 93–114.
65. Политов Д. В., Белоконь М. М., Малюченко О. П., Белоконь Ю. С., Крутовский К. В. Генетические доказательства естественной гибридизации между сибирской кедровой сосной *Pinus sibirica* и кедровым стлаником *Pinus pumila* (Pinaceae) // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тезисы докладов, представленных II (X) съезду Русского ботанического общества, 26–29 мая 1998 г. Санкт-Петербург, 1998. С.180.
66. Политов Д. В., Белоконь Ю. С. Современные методы анализа и визуализации пространственной генетической структуры лесных популяций // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием “Научные основы устойчивого управления лесами”, посвященной 30-летию ЦЭПЛ РАН 25–29 апреля 2022 г., Москва, Россия. М.: ЦЭПЛ РАН, 2022. С. 87-89.
67. Полякова Т. А., Белоконь М. М., Белоконь Ю. С., Игнатенко Е. В., Игнатенко С. Ю., Политов Д. В. Генетическое разнообразие кедрового стланика, *Pinus pumila* (Pall.) Regel, Амурской области по микросателлитным локусам // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: тезисы докладов научной конференции (г.

- Ростов-на-Дону, 25 - 29 марта 2013 г.). Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. С. 80.
68. Серов О. Л., Корочкин Л. И., Манченко Г. П. Электрофоретические методы исследования изоферментов // Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. С. 23 - 64.
 69. Состояние лесных генетических ресурсов в мире. Страновой доклад: Российская федерация. 2012 [Электронный ресурс] / FAO : официальный сайт. URL: <https://www.fao.org/forest-genetic-resources/assessments/first-report-on-the-state-of-world-forest-genetic-resources/country-reports/ru/>
<https://www.fao.org/4/i3825e/i3825e57.pdf> (дата обращения: 21.08.2024).
 70. Сукачев В. Н. Предварительный отчет о Байкальской экспедиции АН в 1926 г. // Отчеты о деятельности АН СССР. – Л., 1929. – Т. II.
 71. Титов Е. В. Опыт скрещивания кедра сибирского с другими соснами в условиях северо-восточного Алтая // Лесоведение. 1977. Т. 4. С. 81-87.
 72. Титов Е. В. Межвидовая гибридизация кедровых сосен // Гибридизация лесных древесных пород. Воронеж: Гос. ком. СССР по лесу, ЦНИИЛГиС, 1988. С. 76-84.
 73. Тихомиров Б. А. Кедровый стланик, его биология и использование. Москва: Изд-во Моск. общ-ва испыт. природы, 1949. 106 с.
 74. Третьякова И. Н. Эмбриология хвойных. Новосибирск: Наука, 1990. 156 с.
 75. Удра И. Ф. О возникновении *Pinus pumila* (Pall) Regel (Pinaceae) и формировании его ареала // Ботанический журнал. 1978. Т. 63. Вып. 9. С. 1337 - 1340.
 76. Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: Наукова Думка, 1988. 200 с.
 77. Урусов В. М., Чипизубова М. Н. Растительность Курил: вопросы динамики и происхождения. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, Научный совет «Комплексные проблемы охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов, 2000. 303 с.
 78. Холина А. Б., Наконечная О. В., Корень О. Г. Аллозимная изменчивость кедрового стланика *Pinus pumila* на Дальнем Востоке России / Состояние лесов Дальнего Востока и актуальные проблемы лесоправления // Материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 70-летию образования Дальневосточного научно-

исследовательского института лесного хозяйства. Хабаровск, 06–08 октября 2009 г. Хабаровск: Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства. 2009. С. 68-70.

79. Хоментовский П. А. Экология кедрового стланика *Pinus pumila* (Pallas) Regel на Камчатке (общий обзор). Владивосток: Дальнаука, 1995. 226 с.
80. Шретер А. И. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М: Медицина, 1975. 328 с.
81. Шурхал А. В., Подогаз А. В., Животовский Л. А. Филогенетический анализ рода *Pinus* по аллозимным локусам. Генетическая дифференциация подродов // Генетика. 1991. Т. 27. № 5. С. 1193-1205.
82. Ahuja M. R., Neale D. B. Evolution of genome size in conifers // *Silvae Genetica*. 2005. V. 54. P. 126–137.
83. Andresen J. W., Steinhoff R. J. The taxonomy of *Pinus flexilis* and *P. strobiformis* // *Phytologia*. 1971. V. 22. P. 57-70.
84. Anderson E. C., Thompson E. A. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // *Genetics*. 2002. V. 160. P. 1217-1229. DOI: <https://doi.org/10.1093/genetics/160.3.1217>.
85. Bergmann F., Gregorius H.-R. Ecogeographical distribution and thermostability of isocitrate dehydrogenase (IDH) alloenzymes in European silver fir // *Biochemical Systematics and Ecology*. 1993. V. 21. I. 5. P. 597–605.
86. Bingham R. T. Taxonomy, crossability, and relative blister rust resistance of 5-needled white pines // *Biology of Rust Resistance in Forest Trees*. Washington, DC: U.S. Department of Agriculture, 1972. P. 271-280.
87. Bingham R. T., Hoff R. J., Steinhoff R. J. Genetics of western white pine. Washington, DC: USDA Forest Service, 1972. 28 p.
88. Binney H. A., Willis K. J., Edwards M. E., Bhagwat Sh. A., Anderson P. M., Andreev A. A., Blaauw M., Damblon F., Haesaerts P., Kienast F., Kremenetski K. V., Krivonogov S. K., Lozhkin A.V., MacDonald G. M., Novenko E. Y., Oksanenm P., Sapelko T. V., Väliiranta M., Vazhenina L. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database // *Quaternary Science Reviews*. 2009. V. 28. P. 2445–2464. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2009.04.016>.
89. Blada I. Analysis of genetic variation in a *Pinus strobus* x *P. griffithii* F1-hybrid population // *Silvae Genetica*. 1992. V. 41. №. 4-5. P. 282-289.

90. Blada I. Interspecific hybridization of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) // *Silvae Genetica*. 1994. V. 43. №. 1. P. 14-20.
91. Blada I. Genetic variation in blister rust resistance and growth traits in *Pinus strobus* x *P. peuce* hybrid at age 17 (experiment 1) // *Forest Genetics*. 2000. V. 7. №. 2. P. 109-120.
92. Bower A. D., Aitken S. N. Changes in genetic diversity of whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) associated with inbreeding and white pine blister rust infection // *Silvae Genetica*. 2011. V. 60. № 3–4. P. 113-123. DOI:10.1515/sg-2011-0016.
93. Carsey K. S., Tomback D. F. Growth form distribution and genetic relationships in tree clusters of *Pinus flexilis*, a bird-dispersed pine // *Oecologia*. 1994. V. 98. P. 402-411.
94. Cheliak W. M., Pitel J. A. Techniques for starch gel electrophoresis of enzymes from forest tree species. Chalk River, Ontario: Petawawa National Forestry Institute, 1984. 49 p.
95. Critchfield W. B., Little E. L. Geographic distribution of the pines of the world. Washington, D. C.: U. S. Department of Agriculture Misc. Publ. 991, 1966. 98 p.
96. Critchfield W. B. Hybridization and classification of the white pines (*Pinus* section *Strobus*) // *Taxon*. 1986. V. 35. №. 4. P. 647-656.
97. Critchfield W. B., Kinloch B. B. Sugar pine and its hybrids // *Silvae Genetica*. 1986. V. 35. №. 4. P. 138-145.
98. Conkle M. T. Isozyme variation and linkage in six conifer species // *Proceedings of the Symposium on Isozymes in the North American Forest Trees and Forest Insects* (Berkeley, California, 1979). Berkeley, California: Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, USDA Forest Service General Technical Report PSW-48 1981. P. 11-17.
99. Clayton J. W., Tretiak D. N. Amino-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis // *Journal of Fisheries Research Board Canada*. 1972. V. 29. P. 1169-1172.
100. Delgado P., Cuenca A., Escalante A. E., Molina-Freaner F., Piñero D. Comparative genetic structure in pines: evolutionary and conservation consequences // *Revista Chilena de Historia Natural*. 2002. V. 75. P. 27-37.
101. Demesure B., Sodzi M., Petit R. J. A set of universals primers for amplification of polymorphic non-coding regions of mitochondrial and

- chloroplast DNA in plants // *Mol. Ecol.* 1995. V. 4. P. 129-131. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1995.tb00201.x>.
102. Doyle J. J., Doyle J. L. Isolation of plant DNA from fresh tissue // *Focus*. 1990. V. 12. P. 12-15.
103. Dzialuk A., Chybicki I., Gout R., Maczka T., Fleischer P., Konrad H., Curtu A.L., Sofletea N., Valadon A. No reduction in genetic diversity of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) in Tatra Mountains despite high fragmentation and small population size // *Conservation Genetics*. 2014. V. 15 (6). P. 1433–1445. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0628-6>. hal-02638112
104. Echt C. S., May-Marquardt P., Hsieh M., Zahorchak R. Characterization of microsatellite markers in eastern white pine // *Genome*. 1996. V. 39. P. 1102–1108.
105. Echt C. S., Vendramin G. G., Nelson C. D., Marquardt P. Microsatellite DNA as shared genetic markers among conifer species // *Canadian Journal of Forest Research*. 1999. V. 29. P. 365–371.
106. Enzyme Nomenclature. Nomenclature Committee of the International Union of Biochemistry and Molecular Biology. London, 2024 : официальный сайт. URL: <https://iubmb.qmul.ac.uk/enzyme/> (дата обращения: 27.08.2024).
107. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study // *Molecular Ecology*. 2005. V. 14. P. 2611-2620. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>.
108. Falush D., Stephens M., Pritchard J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies // *Genetics*. 2003. V. 164. № 4. P. 1567-1587.
109. Farjon A. *Pines: Drawings and descriptions of the genus Pinus*. Leiden: Brill, Buckhuiys, 1984. 220 p.
110. Felsenstein J. PHYLIP - Phylogeny Inference Package (Version 3.2) // *Cladistics*. 1989. V. 5. P. 164-166.
111. Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*. 2017. V. 37. № 12. P. 4302-4315.
112. Fowler D. P., Heimburger C. C. Genetic improvement of red pine and eastern white pine // *Forestry Chronicle*. 1969. V. 45. №. 6. P. 414-420.

113. Feng F. J., Sui X., Chen M.-M., Zhao D., Han S.-J., Li M.-H. Mode of pollen spread in clonal seed orchard of *Pinus koraiensis* // *Journal of Biophysical Chemistry*. 2010. V.1, N.1. P. 33-39. DOI: <https://doi.org/10.4236/jbpc.2010.11004>.
114. Fukui K., Sone T., Yamagata K., Otsuki Y., Sawada Y., Vetrova V., Vyatkina M. Relationships between permafrost distribution and surface organic layers near Esso, Central Kamchatka, Russian Far East // *Permafrost and Periglacial Process*. 2008. V. 19. P. 85–92. DOI: <https://doi.org/10.1002/ppp.606>.
115. Furnier G. R., Knowles P., Aleksiuk M. A., Dancik B. P. Inheritance and linkage of allozymes in seed tissue of whitebark pine // *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. 1986. V. 28. №. 4. P. 601-604.
116. Gernandt D.S., López G.G., Garcia S.O., Liston A. Phylogeny and classification of *Pinus* // *Taxon*. 2005. V. 54. № 1. P. 29–42.
117. Gömöry D., Longauer R., Liepelt S., Ballian D., Brus R., Kraigher H., Parpan V. I., Parpan T. V., Paule L., Stupar V. I., Ziegenhagen B. Variation patterns of mitochondrial DNA of *Abies alba* Mill. in suture zones of postglacial migration in Europe // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2004. V. 73. N 30. P. 203-206.
118. Goncharenko G. G., Padutov V. E., Silin A. E. Population structure, gene diversity, and differentiation in natural populations of cedar pines (*Pinus subsect Cembrae*, Pinaceae) in the USSR // *Plant Systematics and Evolution*. 1992. V. 182. №. 3-4. P. 121-134.
119. Goncharenko G. G., Padutov V. E., Silin A. E. Allozyme variation in natural populations of Eurasian pines. I. Population structure, genetic variation in *Pinus pumila* (Pall.) Regel from Chukotsk and Sakhalin // *Silvae Genetica*. 1993. V. 42. №. 4-5. P. 237-246.
120. Goroshkevich S. N. Natural hybridization between Russian stone pine (*Pinus sibirica*) and Japanese stone pine (*Pinus pumila*) // *Breeding and Genetic Resources of Five-needle Pines: Growth, Adaptability, and Pest Resistance*. IUFRO Working Party 2.02.15. Proc. RMRSP-32. Medford: Fort Collins, U.S. Forest Service, 2004. P. 169–171.
121. Goroshkevich S. N., Popov A. G., Vasilyeva G. V. Ecological and morphological studies in the hybrid zone between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* // *Annals Forest Research*. 2008. V. 51. P. 43–52. DOI: <https://doi.org/10.15287/afr.2008.144>.

122. Gugerli F., Rüegg M., Vendramin G. G. Gradual decline in genetic diversity in Swiss stone pine populations (*Pinus cembra*) across Switzerland suggests postglacial re-colonization into the Alps from a common eastern glacial refugium // *Botanica Helvetica*. 2009. V. 119. P.13–22. DOI 10.1007/s00035-009-0052-6.
123. Gugerli F., Senn J., Anzidei M., Madaghiele A., Buchler U., Sperisen C., Vendramin G. G. Chloroplast microsatellites and mitochondrial nad1 intron 2 sequences indicate congruent phylogenetic relationships among Swiss stone pine (*Pinus cembra*), Siberian stone pine (*Pinus sibirica*), and Siberian dwarf pine (*Pinus pumila*) // *Mol. Ecol.* 2001. V. 10. P. 1489-1497. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01285.x>.
124. Hao Z., Liu Y., Nazaire M., Wei X., Wang X. Molecular phylogenetics and evolutionary history of sect. *Quinquefoliae* (*Pinus*): Implications for Northern Hemisphere biogeography // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015. V. 87. P. 65–79.
125. Hijmans R. J. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.6-26. 2023. DOI: <https://CRAN.R-project.org/package=raster>
126. Hijmans R. J., Barbosa M., Ghosh A., Mandel A. geodata: Download Geographic Data. R package version 0.6-2. 2024. <https://CRAN.R-project.org/package=geodata>
127. Hornoy B., Pavy N., Gerardi S., Beaulieu J., Bousquez J. Genetic adaptation to climate in white spruce involves small to moderate allele frequency shifts in functionally diverse genes // *Genome Biol. Evol.* 2015. V. 7. I. 12. P. 3269–3285. DOI: <https://doi.org/10.1093/gbe/evv218>.
128. Höhn M., Gugerli F., Abran P., Bisztray G., Buonamici A., Cseke K., Hufnagel L., Sebastiani F., Quintela-Sabaris S., Vendramin G. G. Variation in the chloroplast DNA of Swiss stone pine (*Pinus cembra* L) reflects contrasting postglacial history of populations from the Carpathians and the Alps // *Journal of Biogeography*. 2009. V. 36. P.1798–1806.
129. Hutchins H. E., Lanner R. M. The central role of Clark's nutcracker in the dispersal and establishment of whitebark pine // *Oecologia*. 1982. V. 55. №. 6. P. 192-201.
130. Jin W.-T., Gernandt D. S., Wehenkel C., Xia X.-M., Wei X. X., Wang X.-Q. Phylogenomic and ecological analyses reveal the spatiotemporal evolution of

- global pines // PNAS. 2021. V. 118. No. 20. e2022302118. P. 1-11
<https://doi.org/10.1073/pnas.2022302118>.
131. Kalinowski S. T., Wagner A. P., Taper M. L. ML-RELATE: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship // *Molecular Ecology Notes*. 2006. V. 6. P. 576–579. DOI:10.1111/J.1471-8286.2006.01256.X.
 132. Konnert M., Maurer W. Isozymic investigations on Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and European silver fir (*Abies alba* Mill.): a practical guide to separation methods and zymogram evaluation. Gottingen German Federal-State Working Group. Conservation of Forest Gene Resources., 1995. p.
 133. Kopelman N. M., Mayzel J., Jakobsson M., Rosenberg N. A., Mayrose I. CLUMPAK: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K // *Molecular Ecology Resources*. 2015. V. 15. № 5. P. 1179-1191. DOI: <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>.
 134. Kremenetski C. V., Liu K., MacDonald G. M. The late Quaternary dynamics of pines in northeast Asia / In: Richardson D. M. (ed.). *Ecology and biogeography of Pinus*. 1998. Cambridge University Press, Cambridge.
 135. Krestov P. V. Forest vegetation of easternmost Russia (Russian Far East) / In: Kolbek J., Šrutek M., Box E. O. (eds). *Forest vegetation of northeast Asia. Geobotany*, vol. 28, 2003. Kluwer, Dordrecht, P. 93–180.
 136. Kriebel H. B. *Pinus strobus* and introduced Asian and European species // *White pines in North and Central America*. U.S. Department of Agriculture, Miscellaneous Publication 1221. Washington, D C: 1972. P. 201-214.
 137. Krutovskii K. V., Politov D. V., Altukhov Y. P. Study of genetic differentiation and phylogeny of stone pine species using isozyme loci // *Proceedings - International workshop on subalpine stone pines and their environment: The status of our knowledge*. Ogden, Utah: USDA Forest Service Intermountain Research Station, 1994. P. 19-30.
 138. Krutovskii K. V., Politov D. V., Altukhov Y. P. 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*. Amsterdam, the Netherlands: SPB Academic Publishing, 1995. P. 279-304.

139. Lanner R. M. Establishment of a Nucifraga - Pinus mutualism in Finland // *Ornis Fennica*. 1990a. V. 67. №. 6. P. 24-27.
140. Lanner R. M. Biology, taxonomy, evolution and geography of stone pines of the world // *Proceedings.- Symposium on Whitebark Pine Ecosystems: Ecology and Management of a High-Mountain Resource*. 1990b. P. 14-24.
141. Lanner R. M. *Made for each other: A symbiosis of birds and pines*. New York, Oxford: Oxford University Press, Inc., 1996. 160 p.
142. Lea M. V., Syring J., Jennings T., Cronn R., Bruderle L. P., Neal J. R., Tomback D. F. Development of nuclear microsatellite loci for *Pinus albicaulis* Engelm. (Pinaceae), a conifer conservation concern // *PLoS ONE*. 2018. V. 13(10): e0205423. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205423>.
143. Liston A., Robinson W. A., Pinero D., Alvarez-Buylla E. R. Phylogenetics of *Pinus* (Pinaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 1999. V. 11. №. 1. P. 95-109.
144. Liston A., Gernandt D. S., Vining T. F., Campbell C. S., Pinero D. Molecular phylogeny of Pinaceae and *Pinus* // *International Conifer Conference. International Society for Horticultural Science, Brugge.*[*Acta Hort. No.615.*], 2003. P. 107-114.
145. Manchenko G. P. *Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels*. CRC Press, Inc., USA, 1994. 574 p.
146. Markert C. L., Faulhaber I. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish // *Journal of Experimental Zoology*. 1965. V. 159. №. 2. P. 319-332.
147. Marquardt P. E., Epperson B. K. Spatial and population genetic structure of microsatellites in white pine // *Molecular Ecology*. 2004. V. 13. P. 3305–3315.
148. Mehes M., Nkongolo K. K., Michael P. Assessing genetic diversity and structure of fragmented populations of eastern white pine (*Pinus strobus*) and western white pine (*P. monticola*) for conservation management // *Journal of Plant Ecology*. 2009. V. 2. №. 3. P. 143–151. Doi: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtp016>.
149. Mirov N. T. *The genus Pinus*. New York: The Ronald Press Company, 1967. 602 p.

150. Mitton J.B., Duran K.L. Genetic variation in piñon pine, *Pinus edulis*, associated with summer precipitation // *Molecular Ecology*. 2004. V. 13. P. 1259-1264. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02122.x>.
151. Mitton, J.B., Stutz, H.P., Schuster, W.S.F., Shea, K.L. Genotypic differentiation at PGM in Engelmann spruce from wet and dry sites // *Silvae Genet*. 1989. V. 38. P. 217–221.
152. Mogensen H. L. The hows and whys of cytoplasmic inheritance in seed plants // *American Journal of Botany*. 1996. V. 83. P. 383–404. DOI: <https://doi.org/10.2307/2446172>.
153. Morris R. W., Spieth P. T. Sampling strategies for using female gametophytes to estimate heterozygosities in conifers // *Theoretical and Applied Genetics*. 1978. V. 51. P. 217-222.
154. Neale D. B., Sederoff R. R. Paternal inheritance of chloroplast DNA and maternal inheritance of mitochondrial DNA in loblolly pine // *Theoretical and Applied Genetics*. 1989. V. 77(2). P. 212-216. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00266189>.
155. Nei M. Genetic distance between populations // *The American Naturalist*. 1972. V. 106. P. 283-292.
156. Nei M. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations // *Annals of Human Genetics*. 1977. V. 41. P. 225-233.
157. Nei M. *Molecular evolutionary genetics*. N. Y.: Columbia Univ. press, 1987. 512 p.
158. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx V6: Genetic Analysis in Excel. Population Genetic Software for Teaching and Research // *Molecular Ecology Notes*. 2006. V. 6. №. 1. P. 288-295.
159. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update // *Bioinformatics*. 2012. V. 28. P. 2537-2539.
160. Petit R. J., Vendramin G. G. Phylogeography of organelle DNA in plants: an introduction / In: Weiss S, Ferrand N (eds) *Phylogeography of Southern European Refugia*. New York, USA: Springer. 2007. P. 23-97. ISBN 978-1-4020-4904-0.
161. Petrova E. A., Goroshkevich S. N., Politov D. V., Belokon M. M., Belokon Y. S. Population genetic structure and mating system in the hybrid zone

- between *Pinus sibirica* Du Tour and *Pinus pumila* (Pall.) Regel at the Eastern Baikal Lake shore // *Annals of Forest Research*. 2008. V. 51. P. 19–30.
162. Petrova E. A., Zhuk E. A., Popov A. G., Bondar A.A., Belokon M. M., Goroshkevich S. N., Vasilyeva G.V. Asymmetric introgression between *Pinus sibirica* and *Pinus pumila* in the Aldan plateau (Eastern Siberia) // *Silvae Genetica*. 2018. V. 67. P. 66–71. DOI: <https://doi.org/10.2478/sg-2018-0009>.
163. Politov D. V. Coniferous forests of Baikal Lake region: native population genetic structure and human impact. UNESCO Program on Man and the Biosphere (MAB), MAB Young Scientist Research Award Scheme - Final Scientific Report, 1998.
164. Politov D. V., Krutovskii K. V. Allozyme polymorphism, heterozygosity, and mating system of stone pines (*Pinus*, subsection *Cembrae*) // *Proceedings - International workshop on subalpine stone pines and their environment: The status of our knowledge*. Ogden, Utah: USDA Forest Service Intermountain Research Station, 1994. P. 36-42.
165. Politov D. V., Belokon M. M., Maluchenko O. P., Belokon Yu. S., Molozhnikov V. N., Mejnartowicz L. E., Krutovskii, K. V. Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian stone pine, *P. pumila* (Pall.) Regel // *Forest Genetics*. 1999. V. 6. № 1. P. 41–48.
166. Price R., Liston A., Strauss S. H. Phylogeny and systematics of *Pinus* // *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, 1998. P. 49-68.
167. Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. 2000. V. 155. P. 945-959.
168. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. 2022. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>
169. Rajora O. P., Rahman M. H., Buchert G. P., Dancik B. P. Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in old-growth eastern white pine (*Pinus strobus*) in Ontario, Canada // *Molecular Ecology*. 2000. V. 9. P. 339-348.
170. Richardson B. A., Brunfeldt S. J., Klopfenstein N. B. DNA from bird-dispersed seed and wind-disseminated pollen provides insights into

- postglacial colonization and population genetic structure of whitebark pine (*Pinus albicaulis*) // *Molecular Ecology*. 2002. V. 11. P. 215-227.
171. Ridgeway Y. J., Sherburne S. W., Lewis R. D. Polymorphisms in the esterases of Atlantic herring // *Transactions of the American Fisheries Society*. 1970. V. 99. P. 147-151.
172. Ritland K. Estimation of mating systems // *Isozymes in Plant Genetics and Breeding*. Amsterdam: Elsevier Science Publ., 1983. P. 289–302.
173. Ritland, K. Extensions of models for the estimation of mating systems using *n* independent loci // *Heredity*. 2002. V. 88. № 4. P. 221-228. Doi: <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800029>
174. Ritland K., Jain S. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using *n* independent loci // *Heredity*. 1981. V. 47. № 1. P. 35–52.
175. Rogers D. L., Millar C. I, Westfall R.D. Fine-scale genetic structure of whitebark pine (*Pinus albicaulis*): Associations with watershed and growth form // *Evolution*. 1999. V. 53 (1). P. 74-90.
176. Salzer K., Sebastiani F., Gugerli F., Buonamici A., Vendramin G. G. Isolation and characterization of polymorphic nuclear microsatellite loci in *Pinus cembra* L. // *Molecular Ecology Resources*. 2009. V. 9. P. 858–861.
177. Sambrook J., Fritsch E. R., Maniatis T. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual* (2nd ed.) Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989.
178. Sato T. Morphological variation of cones and ovuliferous scales in *Pinus* Subgenus *Haploxylon* on Mt. Tateyama, Toyama Pref., Japan // *J. Jpn. Bot.* 1993a. V. 68. P. 277-288.
179. Sato T. Seed morphology of *Pinus* Subgenus *Haploxylon* on Mt. Tateyama, Toyama Prefecture, Japan // *Journal Phytogeography & Taxon*. 1993b. V. 41. P. 7-13.
180. Sato T. Multivariate analysis of needle size and its anatomical traits of *Pinus* Subgenus *Haploxylon* (soft pines) on Mt. Tateyama, Toyama Prefecture, Japan // *J. Jpn. Bot.* 1995. V. 70. P. 253-259.
181. Semerikov V. L., Semerikova S. A., Polezhaeva M. A., Kosintsev P. A., Lascoux M. Southern montane populations did not contribute to the recolonization of West Siberian Plain by Siberian larch (*Larix sibirica*): a range-wide analysis of cytoplasmic markers // *Molecular Ecology*. 2013. V. 22 (19). P. 4958–4971. <https://doi.org/10.1111/mec.12433>.

182. Semerikov V. L., Semerikova S. A., Putintseva Y. A., Oreshkova N. V., Krutovsky K. V. Mitochondrial DNA in Siberian conifers indicates multiple postglacial colonization centers // *Canadian Journal of Forest Research*. 2019. V. 49(8). P. 875–883. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2018-0498>.
183. Semerikov V. L., Semerikova S. A., Putintseva Y. A., Tarakanov V. V., Tikhonova I. V., Vidyakin A. I., Oreshkova N. V., Krutovsky K. V. Colonization history of Scots pine in Eastern Europe and North Asia based on mitochondrial DNA variation // *Tree Genetics & Genomes*. 2018. V. 14(8). DOI: <https://doi.org/10.1007/s11295-017-1222-0>.
184. Semerikova S. A., Semerikov V. L., Lascoux M. Post-glacial history and introgression in *Abies* (Pinaceae) species of the Russian Far East inferred from both nuclear and cytoplasmic markers // *Journal of Biogeography*. 2011. V. 38. № 2. P. 326-340. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02394.x>.
185. Senjo M., Kimura K., Watano Y., Ueda K., Shimizu T. Extensive mitochondrial introgression from *Pinus pumila* to *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae) // *Journal of Plant Research*. 1999. V. 112. № 1105. P. 97–105.
186. Shurkhal A., Podogas A., Zhivotovsky L. Allozyme differentiation in the genus *Pinus* // *Silvae Genetica*. 1992. V. 41. № 2. P. 105-109.
187. Shuvaev D. N., Semerikov V. L., Kuznetsova G. V., Putintseva Y. A. Late Quaternary history of Siberian stone pine as revealed by genetic and paleoecological data // *Tree Genetics & Genomes*. 2023. V. 19, 16. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11295-023-01592-z>.
188. Smithies O. Zone electrophoresis in starch gels: group variation in the serum proteins of normal human adults // *Biochem. J*. 1955. V. 61. P. 629 - 641.
189. StatSoft I. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 1998.
190. Stutz H. P., Mitton J. B. Genetic variation in Engelmann spruce associated with variation in soil moisture // *Arctic and Alpine Research*. 1988. V. 20. P. 461–465.
191. Syring J., Farrell K., Businsky R., Cronn R., Liston A. Widespread genealogical nonmonophyly in species of *Pinus* subgenus *Strobus* // *Systematic Biology*. 2007. V. 56(2). P. 163–181. DOI: <https://doi.org/10.1080/10635150701258787>.

192. Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // *Journal of Heredity*. 1981. V. 72. P. 281-283.
193. Tani N., Tomaru N., Araki M., Ohba K. Genetic diversity and differentiation in populations of Japanese stone pine (*Pinus pumila*) in Japan // *Canadian Journal of Forest Research*. 1996. V. 26. №. 8. P. 1454-1462.
194. Tani N., Tomaru N., Tsumura Y., Araki M., Ohba K. Genetic structure within a Japanese stone pine (*Pinus pumila* Regel) population on Mt. Aino-Dake in Central Honshu, Japan // *Journal of Plant Research*. 1998. V. 111. № 1101. P. 7–15. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02507145>.
195. Tollefsrud M. M., Latalowa M., van der Knaap W. O., Brochmann C., Sperisen C. Late Quaternary history of North Eurasian Norway spruce (*Picea abies*) and Siberian spruce (*Picea obovata*) inferred from macrofossils, pollen and cytoplasmic DNA variation // *Journal of Biogeography*. 2015. V. 42(8). P.1431–1442. <https://doi.org/10.1111/jbi.12484>.
196. Tomaru N., Tsumura Y., Ohba K. Inheritance of isozyme variants in Korean pine (*Pinus koraiensis*) // *Journal of Japanese Forestry Society*. 1990. V. 72. P. 194-200.
197. Tomback D., Hoffmann L., Sund S. Coevolution of whitebark pine and nutcrackers: implications for forest regeneration // *Proceedings of Symposium on Whitebark Pine Ecosystems: Ecology and Management of a High-Mountain Resource*. U. S. Department of Agriculture, Forest Service Intermountain Research Station, 1990. P. 118-129.
198. Tomback D., Schuster S. Genetic population structure and growth form distribution in bird-dispersed pines // *Proceedings - International workshop on subalpine stone pines and their environment: The status of our knowledge*. Ogden, Utah: USDA Forest Service Intermountain Research Station, 1994. P. 43-50.
199. Tomback D. F. How nutcrackers find their seed stores // *The Condor*. 1982. V. 82. P. 10-19.
200. Tsutsui K., Suwa A., Sawada K.S., Kato T., Ohsawa T.A., Watano, Y. Incongruence among mitochondrial, chloroplast and nuclear gene trees in *Pinus* subgenus *Strobus* (Pinaceae) // *Journal of Plant Research*. 2009. № 122. P. 509–521.

201. Ulber M., Gugerli F., Bozic G. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservation and use for Swiss stone pine (*Pinus cembra*) // Rome, Italy: International Plant Genetic Resources Institute, 2004. 6 p.
202. Vasilieva G.V., Goroshkevich S.N. Artificial crosses and hybridization frequency in five-needle pines // *Dendrobiology*. 2018. V. 80. P. 123–130. DOI: <https://doi.org/10.12657/denbio.080.012>.
203. Vetrova V. P. Geometric Morphometric Analysis of Shape Variation in the Cone-Scales of *Pinus pumila* (Pall.) Regel (Pinaceae) in Kamchatka // *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 2013. V. 2. № 1. P. 19–26.
204. Villalobos-Arámbula A. R., Pérez de la Rosa J. A., Arias A., Rajora O. P. Cross-species transferability of eastern white pine (*Pinus strobus*) nuclear microsatellite markers to five Mexican white pines // *Genetics and Molecular Research*. 2014. V. 13. I. 3. P. 7571–7576. DOI: <https://doi.org/10.4238/2014.September.12.24>.
205. Walter R., Epperson B. K. Microsatellite analysis of spatial structure among seedlings in populations of *Pinus strobus* (Pinaceae) // *American Journal of Botany*. 2004. V. 91. P. 549–557.
206. Wang, B., Wang, X.-R., Mitochondrial DNA capture and divergence in *Pinus* provide new insights into the evolution of the genus // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2014. V. 80. P. 20–30.
207. Wang J. An estimator for pairwise relatedness using molecular markers // *Genetics*. 2002. V. 160. № 3. P. 1203–1215. DOI: <https://doi.org/10.1093/genetics/160.3.1203>.
208. Wang J. COANCESTRY: A program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients // *Molecular Ecology Resources*. 2011. V. 11(1). P. 141–145. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02885.x>.
209. Watano Y., Imazu M., Shimizu T. Chloroplast DNA typing by PCR-SSCP in the *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* complex (Pinaceae) // *Journal of Plant Research*. 1995. V. 108. № 4. P. 493–499.
210. Watano Y., Imazu M., Shimizu T. Spatial distribution of cpDNA and mtDNA haplotypes in a hybrid zone between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae) // *Journal of Plant Research*. 1996. V. 109. P. 403–408.

211. Watano Y., Kanai A., Tani N. Genetic structure of hybrid zones between *Pinus pumila* and *P. parviflora* var. *pentaphylla* (Pinaceae) revealed by molecular hybrid index analysis // *American Journal of Botany*. 2004. V. 91. № 1. P. 65–72. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.91.1.65>.
212. Wright S. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating // *Evolution*. 1965. V. 19. P. 355-420.
213. Wright S. *Evolution and the genetics of population. Variability within and among natural populations*. V. 4. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1978. 580 p.
214. Yang Y. P., Wang S. L., Yin R. X. Genetic variation of isoenzymes within and among populations of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) // *Scientia Silvae Sinicae*. 1989. V. 25. №. 3. P. 201-208.
215. Yeh F. C., Yang R. C., Boyle T. PopGene Version 1.31. Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. 1998. p.
216. Yu J.H., Chen C.M., Tang Z.H., Yuan S.S., Wang C.J., Zu Y.G. Isolation and characterization of 13 novel polymorphic microsatellite markers for *Pinus koraiensis* (Pinaceae) // *American Journal of Botany*. 2012: e421-e424. DOI: <https://doi.org/10.3732/abj.1200145>.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Продолжение Приложения А

Локус/Аллель	ВЕК	ГЗК	БОК	КПК	ББК	КУН	КВС	ОХС	ОБЛ	СНЖ	АМ1	ЗЕ1	ЗЕ2	ЗЕ3	АМ5
<i>Mdh-4_150</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.074	0.048	0.028	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh-4_120</i>	0.000	0.000	0.063	0.091	0.056	0.050	0.000	0.000	0.056	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh-4_110</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.278	0.143	0.514	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh-4_100</i>	0.587	0.543	0.563	0.614	0.685	0.688	0.481	0.429	0.292	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh-4_85</i>	0.391	0.435	0.375	0.295	0.259	0.263	0.167	0.381	0.111	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh-4_40</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mdh-4_25</i>	0.022	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mnr-1_103</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Mnr-1_100</i>	0.435	0.522	0.469	0.432	0.500	0.363	0.648	0.452	0.333	0.300	0.438	0.613	0.760	0.758	0.707
<i>Mnr-1_90</i>	0.543	0.478	0.406	0.500	0.407	0.538	0.352	0.548	0.667	0.544	0.438	0.371	0.240	0.177	0.276
<i>Mnr-1_73</i>	0.022	0.000	0.125	0.068	0.093	0.100	0.000	0.000	0.000	0.156	0.125	0.016	0.000	0.065	0.017
<i>Pepca_118</i>	0.109	0.152	0.063	0.091	0.130	0.113	0.222	0.333	0.361	0.214	0.483	0.553	0.579	0.581	0.603
<i>Pepca_100</i>	0.891	0.848	0.938	0.909	0.870	0.888	0.778	0.667	0.639	0.786	0.517	0.447	0.421	0.419	0.397
<i>6Pgd-2_112</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024	0.014	0.011	0.000	0.065	0.083	0.000	0.121
<i>6Pgd-2_100</i>	0.913	0.935	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.976	0.986	0.924	0.818	0.717	0.896	0.935	0.862
<i>6Pgd-2_84</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.182	0.217	0.021	0.065	0.017
<i>6Pgd-2_null</i>	0.087	0.065	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.065	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>6Pgd-3_135</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.221	0.061	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>6Pgd-3_100</i>	0.978	0.957	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.976	0.958	0.640	0.924	0.833	0.740	1.000	1.000
<i>6Pgd-3_95</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>6Pgd-3_90</i>	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024	0.028	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>6Pgd-3_null</i>	0.000	0.043	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.140	0.000	0.167	0.260	0.000	0.000
<i>Pgi-1_100</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Pgi-1_null</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgi-2_130</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024	0.000	0.011	0.106	0.032	0.019	0.081	0.000
<i>Pgi-2_118</i>	0.152	0.217	0.125	0.182	0.093	0.175	0.093	0.310	0.153	0.213	0.318	0.306	0.241	0.210	0.172
<i>Pgi-2_100</i>	0.804	0.783	0.875	0.818	0.907	0.825	0.889	0.667	0.847	0.766	0.576	0.661	0.741	0.710	0.810
<i>Pgi-2_85</i>	0.043	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.019	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017

Продолжение Приложения А

Локус/Аллель	MP	МЙ	ПЕ	ВЧ	КБ	ЭС	К1	К2	К3	К4	К5	К9	К10	К22	К27	ПАР
<i>Pgm-1_103</i>	0.000	0.000	0.045	0.000	0.000	0.074	0.000	0.000	0.033	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-1_100</i>	0.478	0.689	0.614	0.512	0.648	0.382	0.600	0.600	0.250	0.433	0.583	0.556	0.478	0.630	0.783	0.667
<i>Pgm-1_95</i>	0.370	0.196	0.273	0.345	0.352	0.441	0.400	0.400	0.367	0.500	0.417	0.306	0.370	0.185	0.133	0.000
<i>Pgm-1_90</i>	0.152	0.115	0.068	0.143	0.000	0.103	0.000	0.000	0.350	0.050	0.000	0.139	0.152	0.185	0.083	0.333
<i>Pgm-1_85</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_116</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_106</i>	0.021	0.020	0.023	0.083	0.111	0.118	0.050	0.050	0.250	0.083	0.033	0.139	0.217	0.167	0.000	0.000
<i>Pgm-2_100</i>	0.979	0.980	0.977	0.917	0.889	0.868	0.950	0.950	0.750	0.917	0.967	0.861	0.761	0.833	1.000	1.000
<i>Pgm-2_95</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.022	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_87</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_80</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_null</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sdh_103</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sdh_100</i>	0.000	0.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_113</i>	0.000	0.007	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_105</i>	0.043	0.093	0.023	0.012	0.056	0.015	0.083	0.083	0.000	0.167	0.117	0.167	0.130	0.222	0.000	0.483
<i>Skdh-1_100</i>	0.957	0.900	0.977	0.988	0.944	0.985	0.917	0.917	1.000	0.833	0.850	0.833	0.870	0.778	0.917	0.517
<i>Skdh-1_98</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.033	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_90</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_null</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.083	0.000
<i>Skdh-2_113</i>	0.031	0.048	0.045	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.056	0.000	0.000
<i>Skdh-2_100</i>	0.969	0.952	0.955	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.944	1.000	1.000
<i>Skdh-2_90</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sod-2_130</i>	0.000	0.000	0.023	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sod-2_100</i>	0.896	0.831	0.886	0.893	0.685	0.735	0.733	0.733	0.833	0.950	0.883	0.806	0.783	0.963	0.917	0.417
<i>Sod-2_60</i>	0.104	0.169	0.091	0.107	0.315	0.265	0.267	0.267	0.167	0.050	0.117	0.194	0.217	0.037	0.083	0.583
<i>Sod-3_100</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Sod-4_150</i>	0.646	0.250	0.386	0.417	0.185	0.147	0.150	0.150	0.167	0.217	0.200	0.111	0.196	0.370	0.269	0.500
<i>Sod-4_130</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sod-4_100</i>	0.354	0.750	0.614	0.583	0.815	0.853	0.850	0.850	0.833	0.783	0.800	0.889	0.804	0.630	0.731	0.500

Продолжение Приложения А

Локус/Аллель	ВЕК	ГЗК	БОК	КПК	ББК	КУН	КВС	ОХС	ОБЛ	СНЖ	АМ1	ЗЕ1	ЗЕ2	ЗЕ3	АМ5
<i>Pgm-1_103</i>	0.043	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.016	0.016	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-1_100</i>	0.696	0.652	0.625	0.682	0.722	0.838	0.537	0.619	0.625	0.436	0.500	0.355	0.321	0.532	0.397
<i>Pgm-1_95</i>	0.196	0.239	0.250	0.273	0.241	0.138	0.241	0.286	0.278	0.457	0.371	0.323	0.411	0.274	0.466
<i>Pgm-1_90</i>	0.065	0.109	0.094	0.023	0.037	0.025	0.222	0.095	0.097	0.106	0.113	0.306	0.268	0.194	0.138
<i>Pgm-1_85</i>	0.000	0.000	0.031	0.023	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_116</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.103
<i>Pgm-2_106</i>	0.065	0.065	0.094	0.000	0.019	0.025	0.037	0.071	0.083	0.064	0.150	0.065	0.018	0.129	0.052
<i>Pgm-2_100</i>	0.870	0.891	0.906	0.955	0.852	0.875	0.944	0.833	0.875	0.904	0.850	0.935	0.982	0.871	0.845
<i>Pgm-2_95</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_87</i>	0.065	0.043	0.000	0.045	0.130	0.100	0.019	0.071	0.028	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_80</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.011	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_null</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sdh_103</i>	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sdh_100</i>	0.978	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.983	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_113</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_105</i>	0.239	0.239	0.219	0.023	0.130	0.125	0.259	0.071	0.083	0.191	0.000	0.032	0.089	0.000	0.069
<i>Skdh-1_100</i>	0.761	0.739	0.781	0.977	0.870	0.875	0.741	0.905	0.917	0.809	1.000	0.968	0.911	1.000	0.914
<i>Skdh-1_98</i>	0.000	0.022	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.017
<i>Skdh-1_90</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.024	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_null</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-2_113</i>	0.022	0.000	0.156	0.068	0.222	0.063	0.037	0.000	0.000	0.000	0.028	0.065	0.000	0.016	0.093
<i>Skdh-2_100</i>	0.978	1.000	0.844	0.932	0.778	0.938	0.963	1.000	1.000	1.000	0.972	0.935	1.000	0.984	0.907
<i>Skdh-2_90</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sod-2_130</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.032	0.000
<i>Sod-2_100</i>	0.848	0.870	0.563	0.591	0.593	0.688	0.852	0.952	0.694	0.734	0.912	0.887	0.897	0.774	0.810
<i>Sod-2_60</i>	0.152	0.130	0.438	0.409	0.407	0.313	0.148	0.048	0.306	0.266	0.088	0.113	0.103	0.194	0.190
<i>Sod-3_100</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Sod-4_150</i>	0.348	0.435	0.563	0.727	0.741	0.825	0.407	0.452	0.403	0.340	0.000	0.403	0.429	0.435	0.310
<i>Sod-4_130</i>	0.065	0.022	0.000	0.000	0.000	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sod-4_100</i>	0.587	0.543	0.438	0.273	0.259	0.163	0.593	0.548	0.597	0.660	0.000	0.597	0.571	0.565	0.690

Окончание Приложения А

Локус/Аллель	БГЯ	ЖИЯ	БВЯ	СКЯ	ТПЯ	ОЙЯ	АЛЯ	БТЯ	БОЗ	СХЗ	ММЗ
<i>Pgm-1_103</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-1_100</i>	0.667	0.500	0.570	0.439	0.676	0.614	0.538	0.515	0.537	0.368	0.341
<i>Pgm-1_95</i>	0.225	0.472	0.400	0.485	0.270	0.273	0.350	0.294	0.370	0.066	0.227
<i>Pgm-1_90</i>	0.109	0.028	0.030	0.076	0.054	0.091	0.088	0.191	0.093	0.566	0.432
<i>Pgm-1_85</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_116</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.007	0.000
<i>Pgm-2_106</i>	0.036	0.042	0.070	0.045	0.068	0.295	0.012	0.044	0.093	0.441	0.136
<i>Pgm-2_100</i>	0.957	0.958	0.930	0.955	0.932	0.682	0.988	0.779	0.907	0.551	0.864
<i>Pgm-2_95</i>	0.007	0.000	0.000	0.000	0.000	0.023	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_87</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_80</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Pgm-2_null</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.176	0.000	0.000	0.000
<i>Sdh_103</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sdh_100</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	1.000	1.000
<i>Skdh-1_113</i>	0.000	0.056	0.000	0.030	0.000	0.023	0.000	0.015	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_105</i>	0.000	0.264	0.220	0.030	0.041	0.023	0.113	0.061	0.037	0.038	0.045
<i>Skdh-1_100</i>	1.000	0.681	0.780	0.939	0.959	0.955	0.888	0.924	0.963	0.962	0.955
<i>Skdh-1_98</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_90</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-1_null</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Skdh-2_113</i>	0.015	0.083	0.010	0.000	0.014	0.000	0.000	0.061	0.075	0.359	0.045
<i>Skdh-2_100</i>	0.985	0.917	0.990	1.000	0.973	1.000	1.000	0.939	0.900	0.641	0.955
<i>Skdh-2_90</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000	0.000
<i>Sod-2_130</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.041	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sod-2_100</i>	0.710	0.792	0.860	0.667	0.865	0.886	0.841	0.882	0.889	0.919	0.750
<i>Sod-2_60</i>	0.290	0.208	0.140	0.333	0.095	0.114	0.159	0.118	0.111	0.081	0.250
<i>Sod-3_100</i>	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
<i>Sod-4_150</i>	0.449	0.306	0.400	0.485	0.365	0.000	0.476	0.426	0.000	0.579	0.364
<i>Sod-4_130</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Sod-4_100</i>	0.551	0.694	0.600	0.515	0.635	0.000	0.524	0.574	0.000	0.421	0.636

Приложение Б. Попарные значения F_{ST} для 29 выборок кедрового стланика восточной части ареала

Выборки	MP	МЙ	ПЕ	ВЧ	КБ	К1	К2	К3	К4	К5	К9	К10	К22	К27	ПАР
MP	0.000														
МЙ	0.020	0.000													
ПЕ	0.015	0.017	0.000												
ВЧ	0.041	0.042	0.033	0.000											
КБ	0.041	0.038	0.031	0.019	0.000										
К1	0.040	0.033	0.024	0.047	0.027	0.000									
К2	0.032	0.029	0.020	0.048	0.031	0.004	0.000								
К3	0.042	0.047	0.037	0.046	0.040	0.045	0.045	0.000							
К4	0.039	0.036	0.028	0.015	0.024	0.044	0.045	0.046	0.000						
К5	0.031	0.034	0.023	0.029	0.022	0.017	0.016	0.043	0.023	0.000					
К9	0.028	0.037	0.027	0.042	0.031	0.024	0.019	0.042	0.040	0.016	0.000				
К10	0.041	0.030	0.032	0.039	0.040	0.052	0.047	0.044	0.032	0.041	0.034	0.000			
К22	0.043	0.035	0.029	0.040	0.035	0.044	0.041	0.042	0.031	0.026	0.027	0.029	0.000		
К27	0.044	0.040	0.036	0.026	0.035	0.059	0.057	0.054	0.031	0.042	0.051	0.053	0.047	0.000	
ПАР	0.106	0.100	0.087	0.121	0.117	0.102	0.094	0.130	0.113	0.104	0.105	0.117	0.123	0.109	0.000
ВЕК	0.040	0.036	0.038	0.025	0.036	0.053	0.053	0.048	0.029	0.039	0.034	0.032	0.034	0.027	0.087
ГЗК	0.034	0.034	0.029	0.029	0.041	0.043	0.042	0.058	0.031	0.035	0.030	0.036	0.038	0.040	0.084
БОК	0.069	0.055	0.047	0.045	0.054	0.056	0.052	0.080	0.051	0.057	0.056	0.053	0.070	0.062	0.082
КПК	0.051	0.037	0.032	0.039	0.048	0.050	0.046	0.074	0.049	0.055	0.058	0.045	0.077	0.053	0.088
ББК	0.048	0.039	0.038	0.044	0.045	0.055	0.048	0.075	0.048	0.054	0.046	0.047	0.067	0.047	0.079
КВС	0.039	0.040	0.035	0.029	0.038	0.051	0.046	0.064	0.031	0.029	0.025	0.034	0.036	0.041	0.109
ОХС	0.028	0.034	0.029	0.046	0.045	0.050	0.049	0.052	0.038	0.032	0.029	0.033	0.036	0.048	0.126
ОБЛ	0.030	0.035	0.026	0.030	0.029	0.038	0.037	0.043	0.032	0.028	0.022	0.022	0.032	0.037	0.089
СНЖ	0.032	0.040	0.037	0.050	0.051	0.053	0.049	0.052	0.042	0.038	0.030	0.036	0.046	0.052	0.094
АМ1	0.029	0.026	0.028	0.037	0.042	0.048	0.045	0.047	0.037	0.038	0.034	0.022	0.034	0.050	0.136
ЗЕ1	0.040	0.035	0.042	0.037	0.041	0.045	0.047	0.050	0.041	0.035	0.038	0.036	0.039	0.056	0.145
ЗЕ2	0.045	0.047	0.042	0.048	0.050	0.036	0.038	0.064	0.050	0.026	0.032	0.053	0.047	0.069	0.143
ЗЕ3	0.034	0.036	0.036	0.034	0.032	0.039	0.036	0.058	0.047	0.031	0.025	0.034	0.041	0.054	0.145
АМ5	0.033	0.037	0.030	0.030	0.025	0.034	0.032	0.051	0.034	0.026	0.026	0.030	0.028	0.052	0.137

Окончание Приложения Б

Выборки	ВЕК	ГЗК	БОК	КПК	ББК	КВС	ОХС	ОБЛ	СНЖ	АМ1	ЗЕ1	ЗЕ2	ЗЕ3	АМ5
МР														
МЙ														
ПЕ														
ВЧ														
КБ														
К1														
К2														
К3														
К4														
К5														
К9														
К10														
К22														
К27														
ПАР														
ВЕК	0.000													
ГЗК	0.010	0.000												
БОК	0.034	0.029	0.000											
КПК	0.040	0.035	0.018	0.000										
ББК	0.036	0.034	0.020	0.017	0.000									
КВС	0.024	0.025	0.040	0.043	0.035	0.000								
ОХС	0.038	0.038	0.066	0.053	0.051	0.028	0.000							
ОБЛ	0.025	0.026	0.033	0.029	0.031	0.020	0.023	0.000						
СНЖ	0.032	0.032	0.051	0.049	0.041	0.031	0.033	0.022	0.000					
АМ1	0.042	0.043	0.067	0.050	0.054	0.035	0.024	0.029	0.035	0.000				
ЗЕ1	0.045	0.042	0.070	0.060	0.062	0.044	0.043	0.038	0.044	0.022	0.000			
ЗЕ2	0.057	0.046	0.080	0.073	0.074	0.046	0.045	0.043	0.043	0.038	0.016	0.000		
ЗЕ3	0.044	0.042	0.065	0.052	0.050	0.029	0.032	0.026	0.043	0.016	0.024	0.032	0.000	
АМ5	0.041	0.040	0.058	0.057	0.049	0.034	0.040	0.029	0.045	0.026	0.024	0.031	0.018	0.000

Приложение В. Значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, и коэффициента инбридинга в выборках взрослых деревьев кедрового стланика

Выборка Локус	Пенжина (N=22)			Кабан (N=26)			Вачкажец (N=39)			Эссо (N=34)		
	H_O	H_E	F_{IS}	H_O	H_E	F_{IS}	H_O	H_E	F_{IS}	H_O	H_E	F_{IS}
<i>Adh-1</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Adh-2</i>	0.364	0.505	0.280	0.731	0.647	-0.129	0.462	0.473	0.025	0.529	0.494	-0.073
<i>Fdh</i>	0.045	0.044	-0.023	0.000	0.000	-	0.026	0.025	-0.013	0.000	0.000	-
<i>Fe-2</i>	0.364	0.376	0.033	0.769	0.618	-0.244	0.462	0.611	0.245	0.559	0.506	-0.105
<i>Gdh</i>	0.409	0.416	0.017	0.500	0.493	-0.013	0.590	0.499	-0.183	0.471	0.472	0.004
<i>Got-1</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Got-2</i>	0.045	0.044	-0.023	0.038	0.038	-0.020	0.231	0.282	0.181	0.147	0.136	-0.079
<i>Got-3</i>	0.182	0.621	0.707***	0.808	0.613	-0.317	0.538	0.567	0.050	0.647	0.500	-0.294
<i>Idh</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Lap-2</i>	0.409	0.404	-0.013	0.115	0.174	0.336	0.513	0.440	-0.164	0.531	0.447	-0.188
<i>Lap-3</i>	0.318	0.334	0.046	0.038	0.038	-0.020	0.051	0.097	0.473*	0.176	0.163	-0.082
<i>Mdh-1</i>	0.045	0.044	-0.023	0.000	0.000	-	0.051	0.050	-0.026	0.000	0.000	-
<i>Mdh-2</i>	0.500	0.572	0.126	0.577	0.552	-0.046	0.308	0.412	0.253	0.618	0.721	0.143
<i>Mdh-3</i>	0.182	0.165	-0.100	0.269	0.286	0.059	0.205	0.184	-0.114	0.029	0.029	-0.015
<i>Mnr-1</i>	0.409	0.520	0.213	0.692	0.473	-0.463*	0.590	0.479	-0.231	0.647	0.493	-0.312
<i>Pepca</i>	0.318	0.416	0.236	0.385	0.488	0.212	0.282	0.311	0.092	0.500	0.489	-0.022
<i>6Pgd-2</i>	0.136	0.129	-0.056	0.038	0.038	-0.020	0.051	0.050	-0.026	0.118	0.111	-0.063
<i>6Pgd-3</i>	0.000	0.000	-	0.038	0.038	-0.020	0.128	0.120	-0.068	0.000	0.000	-
<i>Pgi-1</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.029	0.029	-0.015
<i>Pgi-2</i>	0.318	0.375	0.152	0.269	0.233	-0.156	0.128	0.120	-0.068	0.353	0.327	-0.079
<i>Pgm-1</i>	0.500	0.542	0.078	0.538	0.453	-0.190	0.667	0.587	-0.135	0.647	0.643	-0.006
<i>Pgm-2</i>	0.091	0.088	-0.035	0.231	0.204	-0.130	0.179	0.163	-0.099	0.176	0.233	0.243
<i>Skdh-1</i>	0.045	0.129	0.648**	0.115	0.109	-0.061	0.026	0.025	-0.013	0.029	0.029	-0.015
<i>Skdh-2</i>	0.091	0.087	-0.048	0.038	0.038	-0.020	0.000	0.000	-	0.029	0.029	-0.015
<i>Sod-2</i>	0.206	0.206	0.116	0.577	0.440	-0.311	0.179	0.204	0.121	0.412	0.389	-0.058
<i>Sod-3</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Sod-4</i>	0.500	0.474	-0.054	0.346	0.286	-0.209	0.462	0.426	-0.083	0.294	0.251	-0.172
Среднее	0.203	0.240	0.108	0.263	0.232	-0.082	0.227	0.227	0.010	0.250	0.234	-0.056
ст. ош.	±0.035	±0.042	±0.047	±0.055	±0.045	±0.042	±0.043	±0.042	±0.037	±0.046	±0.043	±0.026

Примечание. Значения наблюдаемой (H_O) и ожидаемой (H_E) гетерозиготности; F_{IS} – коэффициент инбридинга, отклонения даны полужирным шрифтом; звездочками отмечены уровни значимости: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

Продолжение Приложения В

Выборка	Уксичан К1 (N=30)			Авача К4 (N=30)			Узон К5 (N=30)			Парамушир ПАР (N=30)		
	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>									
<i>Adh-1</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.033	0.033	-0.017
<i>Adh-2</i>	0.200	0.420	0.524**	0.667	0.531	-0.257	0.667	0.620	-0.075	0.400	0.444	0.100
<i>Fdh</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Fe-2</i>	0.400	0.338	-0.184	0.667	0.569	-0.171	0.400	0.380	-0.053	0.133	0.124	-0.071
<i>Gdh</i>	0.367	0.375	0.022	0.467	0.491	0.050	0.500	0.499	-0.001	0.133	0.231	0.423*
<i>Got-1</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.100	0.096	-0.040	0.000	0.000	-
<i>Got-2</i>	0.067	0.064	-0.034	0.000	0.000	-	0.033	0.033	-0.017	0.000	0.000	-
<i>Got-3</i>	0.633	0.473	-0.340	0.733	0.566	-0.295	0.467	0.499	0.066	0.733	0.509	-0.439*
<i>Idh</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Lap-2</i>	0.267	0.516	0.483**	0.300	0.259	-0.156	0.267	0.420	0.365*	0.267	0.320	0.167
<i>Lap-3</i>	0.033	0.033	-0.017	0.133	0.124	-0.071	0.133	0.124	-0.071	0.000	0.000	-
<i>Mdh-1</i>	0.000	0.000	-	0.033	0.033	-0.017	0.000	0.000	-	0.700	0.455	-0.538**
<i>Mdh-2</i>	0.667	0.706	0.056	0.533	0.528	-0.009	0.700	0.656	-0.067	0.133	0.124	-0.071
<i>Mdh-3</i>	0.000	0.000	-	0.033	0.033	-0.017	0.100	0.095	-0.053	0.000	0.000	-
<i>Mnr-1</i>	0.400	0.358	-0.118	0.633	0.499	-0.268	0.367	0.406	0.097	0.600	0.420	-0.429*
<i>Peuca</i>	0.200	0.491	0.593**	0.367	0.339	-0.080	0.467	0.491	0.050	0.000	0.000	-
<i>6Pgd-2</i>	0.000	0.000	-	0.133	0.124	-0.071	0.033	0.033	-0.017	0.033	0.033	-0.017
<i>6Pgd-3</i>	0.000	0.000	-	0.100	0.095	-0.053	0.167	0.153	-0.091	0.000	0.000	-
<i>Pgi-1</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Pgi-2</i>	0.500	0.375	-0.333	0.200	0.180	-0.111	0.300	0.255	-0.176	0.000	0.000	-
<i>Pgm-1</i>	0.600	0.480	-0.250	0.667	0.559	-0.192	0.433	0.486	0.109	0.533	0.444	-0.200
<i>Pgm-2</i>	0.100	0.095	-0.053	0.167	0.153	-0.091	0.067	0.064	-0.034	0.000	0.000	-
<i>Skdh-1</i>	0.167	0.153	-0.091	0.200	0.278	0.280	0.300	0.263	-0.142	0.700	0.499	-0.402*
<i>Skdh-2</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Sod-2</i>	0.533	0.391	-0.364*	0.100	0.095	-0.053	0.233	0.206	-0.132	0.633	0.486	-0.303
<i>Sod-3</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Sod-4</i>	0.300	0.255	-0.176	0.233	0.339	0.313	0.400	0.320	-0.250	0.724	0.500	-0.448*
Среднее	0.201	0.205	-0.018	0.236	0.215	-0.067	0.227	0.226	-0.027	0.213	0.171	-0.160
ст. ош.	±0.044	±0.043	±0.076	±0.049	±0.042	±0.036	±0.042	±0.042	±0.029	±0.055	±0.041	±0.054

Окончание Приложения В

Выборка	Кварциты КВС (N=27)			Охотское ОХС (N=21)			Кунашир (N=40)		
	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>
<i>Adh-1</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Adh-2</i>	0.778	0.676	-0.151	0.381	0.609	0.374	0.600	0.610	0.016
<i>Fdh</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Fe-2</i>	0.259	0.308	0.158	0.048	0.046	-0.024	0.200	0.180	-0.111
<i>Gdh</i>	0.519	0.466	-0.112	0.476	0.408	-0.167	0.450	0.399	-0.129
<i>Got-1</i>	0.000	0.000	-	0.048	0.046	-0.024	0.000	0.000	-
<i>Got-2</i>	0.296	0.252	-0.174	0.095	0.091	-0.050	0.325	0.272	-0.194
<i>Got-3</i>	0.593	0.593	0.001	0.476	0.541	0.119	0.575	0.599	0.040
<i>Idh</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Lap-2</i>	0.185	0.313	0.408*	0.476	0.391	-0.217	0.225	0.245	0.080
<i>Lap-3</i>	0.519	0.565	0.083	0.619	0.520	-0.190	0.400	0.492	0.187
<i>Mdh-1</i>	0.000	0.000	-	0.095	0.091	-0.050	0.025	0.025	-0.013
<i>Mdh-2</i>	0.519	0.473	-0.097	0.714	0.599	-0.193	0.575	0.613	0.063
<i>Mdh-3</i>	0.148	0.137	-0.080	0.048	0.046	-0.024	0.000	0.000	-
<i>Mnr-1</i>	0.407	0.456	0.107	0.619	0.495	-0.249	0.600	0.570	-0.053
<i>Pepca</i>	0.370	0.346	-0.071	0.476	0.444	-0.071	0.225	0.200	-0.127
<i>6Pgd-2</i>	0.000	0.000	-	0.048	0.046	-0.024	0.000	0.000	-
<i>6Pgd-3</i>	0.000	0.000	-	0.048	0.046	-0.024	0.000	0.000	-
<i>Pgi-1</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Pgi-2</i>	0.222	0.201	-0.106	0.238	0.459	0.481*	0.325	0.305	-0.067
<i>Pgm-1</i>	0.593	0.604	0.019	0.476	0.526	0.095	0.275	0.279	0.015
<i>Pgm-2</i>	0.111	0.106	-0.045	0.286	0.295	0.031	0.200	0.224	0.106
<i>Skdh-1</i>	0.444	0.384	-0.157	0.190	0.176	-0.084	0.250	0.219	-0.143
<i>Skdh-2</i>	0.074	0.071	-0.038	0.000	0.000	-	0.075	0.117	0.360*
<i>Sod-2</i>	0.222	0.252	0.120	0.095	0.091	-0.050	0.325	0.430	0.244
<i>Sod-3</i>	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-	0.000	0.000	-
<i>Sod-4</i>	0.741	0.483	-0.534**	0.524	0.495	-0.057	0.250	0.289	0.134
Среднее	0.259	0.248	-0.037	0.240	0.239	-0.019	0.219	0.225	0.023
ст. ош.	±0.049	±0.044	±0.045	±0.046	±0.045	±0.039	±0.041	±0.042	±0.035

Приложение Г. Значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности, и коэффициент инбридинга в выборках зародышей кедрового стланика

Выборка Локус	Пенжина				Кабан				Вачкажец				Эссо			
	<i>N</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>												
<i>Adh-1</i>	129	0.000	0.000	-	223	0.000	0.000	-	244	0.000	0.000	-	269	0.000	0.000	-
<i>Fdh</i>	128	0.016	0.016	-0.008	222	0.009	0.009	-0.005	243	0.012	0.012	-0.006	267	0.000	0.000	-
<i>Fe-2</i>	121	0.207	0.377	0.453***	206	0.417	0.615	0.321***	224	0.299	0.638	0.531***	264	0.458	0.505	0.093
<i>Gdh</i>	128	0.438	0.465	0.059	218	0.358	0.483	0.259***	242	0.376	0.500	0.248***	267	0.367	0.494	0.257***
<i>Got-1</i>	126	0.000	0.000	-	220	0.000	0.000	-	244	0.000	0.000	-	269	0.000	0.000	-
<i>Got-2</i>	120	0.042	0.041	-0.016	216	0.046	0.045	-0.024	244	0.135	0.254	0.468***	265	0.068	0.066	-0.035
<i>Got-3</i>	100	0.500	0.598	0.163	210	0.452	0.609	0.258***	232	0.267	0.564	0.526***	259	0.456	0.509	0.106
<i>Idh</i>	129	0.000	0.000	-	224	0.000	0.000	-	244	0.000	0.000	-	267	0.000	0.000	-
<i>Lap-3</i>	122	0.279	0.305	0.086	217	0.046	0.045	-0.021	244	0.074	0.150	0.510***	262	0.118	0.123	0.035
<i>Mdh-1</i>	131	0.008	0.008	-0.004	222	0.000	0.000	-	244	0.045	0.060	0.243***	269	0.000	0.000	-
<i>Mdh-2</i>	131	0.496	0.584	0.151	216	0.421	0.531	0.206**	244	0.287	0.447	0.359***	266	0.632	0.723	0.127*
<i>Mnr-1</i>	125	0.456	0.500	0.087	211	0.393	0.480	0.181**	241	0.357	0.484	0.263***	267	0.506	0.496	-0.019
<i>Perca</i>	125	0.384	0.465	0.174	212	0.358	0.480	0.254***	243	0.210	0.278	0.244***	266	0.489	0.497	0.016
<i>6Pgd-2</i>	124	0.169	0.172	0.015	217	0.018	0.036	0.492***	242	0.045	0.075	0.397***	266	0.124	0.131	0.050
<i>6Pgd-3</i>	123	0.016	0.016	-0.008	216	0.023	0.032	0.274***	244	0.070	0.067	-0.036	267	0.022	0.022	-0.010
<i>Pgi-1</i>	130	0.000	0.000	-	217	0.000	0.000	-	244	0.000	0.000	-	269	0.011	0.011	-0.006
<i>Pgi-2</i>	127	0.346	0.344	-0.008	216	0.199	0.236	0.156*	244	0.074	0.086	0.143*	268	0.280	0.320	0.124*
<i>Pgm-1</i>	129	0.450	0.563	0.201*	223	0.323	0.434	0.256***	244	0.406	0.612	0.337***	267	0.558	0.634	0.120*
<i>Pgm-2</i>	125	0.072	0.070	-0.028	215	0.126	0.165	0.239***	244	0.135	0.174	0.223***	266	0.237	0.269	0.119
<i>Skdh-1</i>	123	0.081	0.094	0.134	211	0.071	0.077	0.081	238	0.034	0.033	-0.017	267	0.045	0.051	0.121*
<i>Skdh-2</i>	124	0.081	0.077	-0.042	199	0.050	0.049	-0.026	240	0.004	0.004	-0.002	267	0.019	0.019	-0.009
<i>Sod-2</i>	126	0.175	0.174	-0.002	171	0.444	0.448	0.009	228	0.193	0.215	0.104	269	0.316	0.336	0.060
<i>Sod-3</i>	130	0.000	0.000	-	188	0.000	0.000	-	244	0.000	0.000	-	268	0.000	0.000	-
Среднее	125.043	0.183	0.212	0.078	212.6	0.163	0.208	0.171**	241.1	0.131	0.202	0.252***	266.565	0.205	0.226	0.068
ст. ош.	±0.1.318	±0.040	±0.047	±0.026	2.551	±0.038	±0.049	±0.036	±0.1.156	±0.029	±0.047	±0.045	±0.494	±0.046	±0.051	±0.018

Примечания. *N* – Число проанализированных семян. Значения наблюдаемой (*H_O*) и ожидаемой (*H_E*) гетерозиготности; *F_{IS}* – коэффициент инбридинга, отклонения даны полужирным шрифтом; звездочками отмечены уровни значимости: * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$.

Продолжение Приложения Г

Выборка Локус	Уксичан К1				Авача К4				Узон К5				Парамушир ПАР			
	<i>N</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>N</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>N</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>N</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>
<i>Adh-1</i>	182	0.000	0.000	-	240	0.000	0.000	-	197	0.000	0.000	-	180	0.000	0.000	-
<i>Fdh</i>	182	0.000	0.000	-	240	0.000	0.000	-	197	0.000	0.000	-	180	0.000	0.000	-
<i>Fe-2</i>	145	0.310	0.318	0.024	238	0.504	0.570	0.115	197	0.299	0.361	0.170*	180	0.094	0.158	0.403***
<i>Gdh</i>	182	0.407	0.413	0.015	238	0.466	0.490	0.049	197	0.431	0.495	0.128	180	0.150	0.210	0.287***
<i>Got-1</i>	182	0.005	0.005	-0.003	240	0.004	0.004	-0.002	197	0.061	0.079	0.225**	180	0.000	0.000	-
<i>Got-2</i>	182	0.077	0.114	0.323***	240	0.000	0.000	-	197	0.025	0.025	-0.013	180	0.000	0.000	-
<i>Got-3</i>	182	0.445	0.485	0.082	231	0.455	0.572	0.206**	196	0.398	0.488	0.185**	180	0.522	0.528	0.012
<i>Idh</i>	182	0.011	0.011	-0.006	240	0.000	0.000	-	197	0.000	0.000	-	180	0.000	0.000	-
<i>Lap-3</i>	182	0.022	0.022	-0.011	240	0.192	0.202	0.051	196	0.087	0.102	0.152*	180	0.000	0.000	-
<i>Mdh-1</i>	182	0.000	0.000	-	240	0.021	0.021	-0.011	197	0.000	0.000	-	180	0.411	0.458	0.103
<i>Mdh-2</i>	182	0.615	0.705	0.127	240	0.554	0.547	-0.013	197	0.467	0.661	0.293***	180	0.233	0.278	0.160*
<i>Mnr-1</i>	182	0.407	0.372	-0.092	240	0.513	0.504	-0.018	197	0.416	0.442	0.059	172	0.349	0.416	0.162*
<i>Perca</i>	182	0.374	0.473	0.211**	239	0.301	0.316	0.047	197	0.396	0.498	0.205**	180	0.011	0.011	-0.006
<i>6Pgd-2</i>	182	0.033	0.033	-0.013	240	0.104	0.106	0.021	197	0.015	0.015	-0.008	180	0.006	0.006	-0.003
<i>6Pgd-3</i>	182	0.000	0.000	-	240	0.129	0.137	0.056	197	0.117	0.155	0.247***	180	0.000	0.000	-
<i>Pgi-1</i>	182	0.016	0.016	-0.008	240	0.000	0.000	-	197	0.000	0.000	-	180	0.000	0.000	-
<i>Pgi-2</i>	182	0.390	0.396	0.015	240	0.158	0.167	0.049	195	0.272	0.304	0.107	180	0.000	0.000	-
<i>Pgm-1</i>	182	0.467	0.493	0.053	240	0.500	0.565	0.114	197	0.487	0.498	0.022	180	0.339	0.438	0.227**
<i>Pgm-2</i>	182	0.115	0.137	0.160*	240	0.125	0.193	0.353***	197	0.086	0.101	0.145*	180	0.006	0.006	-0.003
<i>Skdh-1</i>	182	0.137	0.174	0.210**	240	0.275	0.331	0.168**	196	0.179	0.225	0.206**	180	0.472	0.486	0.029
<i>Skdh-2</i>	182	0.016	0.016	-0.008	240	0.038	0.037	-0.019	196	0.000	0.000	-	180	0.000	0.000	-
<i>Sod-2</i>	182	0.363	0.372	0.026	240	0.067	0.064	-0.034	197	0.264	0.272	0.030	180	0.483	0.483	0.000
<i>Sod-3</i>	182	0.000	0.000	-	240	0.000	0.000	-	197	0.000	0.000	-	180	0.000	0.000	-
Среднее	180.391	0.183	0.198	0.061	239.391	0.192	0.210	0.067	196.739	0.174	0.205	0.135	179.652	0.134	0.151	0.114
ст. ош.	±0.1.609	±0.043	±0.046	±0.025	±0.401	±0.043	±0.047	±0.024	±0.113	±0.038	±0.045	±0.022	±0.348	±0.040	±0.043	±0.039

Выборка	Кварциты КВС				Охотское ОХС				Кунашир			
	Локус	<i>N</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>N</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	<i>F_{IS}</i>	<i>N</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>
<i>Adh-1</i>	171	0.000	0.000	-	127	0.031	0.031	-0.016	320	0.000	0.000	-
<i>Fdh</i>	171	0.006	0.006	-0.003	127	0.008	0.008	-0.004	320	0.003	0.003	-0.002
<i>Fe-2</i>	171	0.175	0.218	0.195*	127	0.134	0.128	-0.049	320	0.166	0.182	0.092
<i>Gdh</i>	171	0.322	0.464	0.307***	127	0.394	0.432	0.088	320	0.372	0.408	0.089
<i>Got-1</i>	171	0.006	0.006	-0.003	127	0.031	0.031	-0.016	320	0.003	0.003	-0.002
<i>Got-2</i>	171	0.193	0.245	0.214**	127	0.157	0.172	0.084	320	0.278	0.326	0.146**
<i>Got-3</i>	170	0.565	0.613	0.078	127	0.496	0.579	0.143	298	0.487	0.557	0.126*
<i>Idh</i>	171	0.000	0.000	-	127	0.000	0.000	-	320	0.000	0.000	-
<i>Lap-3</i>	171	0.368	0.480	0.232**	125	0.328	0.422	0.223**	281	0.295	0.401	0.263***
<i>Mdh-1</i>	171	0.018	0.017	-0.009	127	0.118	0.111	-0.063	320	0.016	0.028	0.437***
<i>Mdh-2</i>	171	0.544	0.556	0.021	127	0.559	0.590	0.053	320	0.528	0.611	0.136*
<i>Mnr-1</i>	171	0.392	0.493	0.206**	126	0.341	0.495	0.310***	313	0.473	0.562	0.159**
<i>Perca</i>	171	0.281	0.311	0.099	126	0.381	0.379	-0.005	320	0.150	0.170	0.117*
<i>6Pgd-2</i>	171	0.006	0.006	-0.003	127	0.039	0.039	-0.020	320	0.000	0.000	-
<i>6Pgd-3</i>	171	0.000	0.000	-	127	0.024	0.023	-0.009	320	0.003	0.003	-0.002
<i>Pgi-1</i>	171	0.000	0.000	-	127	0.000	0.000	-	320	0.000	0.000	-
<i>Pgi-2</i>	171	0.175	0.255	0.312***	126	0.373	0.368	-0.013	317	0.259	0.299	0.135*
<i>Pgm-1</i>	171	0.561	0.602	0.068	127	0.457	0.555	0.178*	320	0.300	0.320	0.062
<i>Pgm-2</i>	171	0.135	0.138	0.028	127	0.228	0.286	0.201*	320	0.172	0.209	0.179**
<i>Skdh-1</i>	171	0.298	0.406	0.266***	127	0.236	0.249	0.051	320	0.163	0.180	0.097
<i>Skdh-2</i>	171	0.047	0.057	0.176*	127	0.024	0.023	-0.012	320	0.056	0.084	0.328***
<i>Sod-2</i>	171	0.240	0.254	0.055	127	0.087	0.097	0.108	318	0.447	0.447	0.000
<i>Sod-3</i>	171	0.000	0.000	-	127	0.000	0.000	-	317	0.000	0.000	-
Среднее	170.957	0.188	0.223	0.124	126.783	0.193	0.218	0.062	316.696	0.181	0.208	0.131*
ст. ош.	±0.043	±0.041	±0.047	±0.027	±0.108	±0.038	±0.044	±0.023	±0.1.899	±0.039	±0.044	±0.028