

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 575.17: 582.475(571.5)

АЛЛОЗИМНАЯ ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *Pinus sylvestris* L. В СРЕДНЕЙ СИБИРИ И ЗАБАЙКАЛЬЕ

Е. В. Егоров

Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: 31051978@mail.ru

Поступила в редакцию 30.10.2015 г.

Кратко проанализированы и обобщены основные результаты аллозимно-географического изучения полиморфизма, дифференциации и происхождения природных популяций *Pinus sylvestris* L. в шести филогеографических регионах – Среднесибирском плато, Лено-Ангарском плато, горах Южной Сибири, Прибайкалье, Западном Забайкалье и Северной Монголии. Выявлена относительная однородность параметров полиморфизма популяций в этих регионах, за исключением маргинальных (Тура, Улан-Батор). Генетические дистанции М. Неи (Nei, 1978) D_{N78} между крайне удаленными популяциями в изучавшихся регионах достигают уровня географической расы, но в пределах регионов в несколько раз ниже и не превышают геносистематического уровня среднеподразделенных локальных популяций ($D_{N78} = 0.010–0.012$). На основе анализа генетических дистанций и геносистематической шкалы (Санников, Петрова, 2012) в геогеографической структуре *P. sylvestris* отчетливо обособляется географическая группа популяций гор Южной Сибири ($D_{N78} = 0.018 \pm 0.004$). На остальной территории выделяются селенгинская группа (в ранге локальных популяций, $D_{N78} = 0.013$), а также ангаро-енисейская и северобайкальская группы популяций (на уровне субпопуляций $D_{N78} = 0.004–0.008$). Градиентный анализ генетических дистанций позволил выявить границы между филогеографическими группами популяций сосны на Лено-Ангарском и Среднесибирском плато, с одной стороны, в горах Южной Сибири, Прибайкалья и Забайкалья – с другой, и важную роль оз. Байкал как барьера миграции и дифференциации популяций. В результате анализа минимальных генетических дистанций М. Неи между 25 популяциями *P. sylvestris* южной «внеледниковой» зоны и группой из восьми популяций «ледниковой» зоны выявлено 4 основных (Южно-Прибайкальский, Южно-Уральский, Верхне-Витимский и Верхне-Олекминский) и несколько второстепенных гипотетических плейстоценовых рефугиумов вида *P. sylvestris*.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., популяция, аллозимы, генетическая дистанция, рефугиум, Средняя Сибирь, Забайкалье.

DOI: 10.15372/SJFS20160501

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время не только в Европе, но и на Урале, и в Сибири почти все доступные леса либо уже пройдены рубками (иногда неоднократно), либо могут быть пройдены в ближайшие десятилетия. Таким образом, возникла и возрастает угроза неопределенного и, возможно, необратимого антропогенного нарушения их сбалансированного природного генофонда. Его сохранение и рациональное использование

стали приоритетной проблемой устойчивого лесного хозяйства России. Залогом ее решения является разностороннее исследование популяционно-генетической структуры главных лесобразующих видов, в частности сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.

Ранее в Средней Сибири изучение аллозимной структуры популяций *P. sylvestris* в отдельных регионах проводили многие авторы (Ларионова и др., 1988, 2007; Семериков и др., 1993; Петрова, Санников, 2001; Ларионова, 2002; Пет-

рова, 2002; Санников, Петрова, 2003, 2012; Егоров и др., 2007, 2011; Ларионова, Экарт, 2010; Егоров и др., 2010; Егоров, 2013; Егоров, Санников, 2013; Санников и др., 2014; Зацепина, 2014; Санников, Егоров, 2015а, б). Выявлены основные особенности геногеографической структуры популяций *P. sylvestris* в Средней Сибири, горах Южной Сибири и Забайкалья по сравнению с другими частями ареала вида (Санников и др., 2011; Petrova et al., 2011). Однако в целом фрагментарное изучение популяций *P. sylvestris* в тех или иных регионах Средней Сибири еще недостаточно для выявления особенностей их хорогенетической структуры и дифференциации на ее обширной и экологически гетерогенной территории.

Изучение аллозимной структуры популяций сосны обыкновенной в различных филогеографических регионах (ФГР) выполнено нами в общем плане их систематизированных эколого-генетических исследований в пределах всего

ареала вида, проводимых в лаборатории популяционной биологии растений и динамики леса Ботанического сада УрО РАН в последние 25 лет.

Цель данной статьи – краткий анализ и обобщение основных результатов изучения аллозино-географической структуры и дифференциации природных популяций в различных ФГР Средней Сибири и Забайкалья.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Аллозимный анализ 27 популяционных выборок сосны обыкновенной проведен в филогеографических группах популяций (ФГП) шести ФГР: Среднесибирского плато (ССП), Лено-Ангарского плато (ЛАП), гор Южной Сибири (ГЮС) – Алтае-Саянской горной страны, Прибайкалья (ПБ), Западного Забайкалья (ЗБ) и Северной Монголии (СМ) – Улан-Батор (рис. 1).

Основанием для их выделения служили особенности типа рельефа и степени диффе-

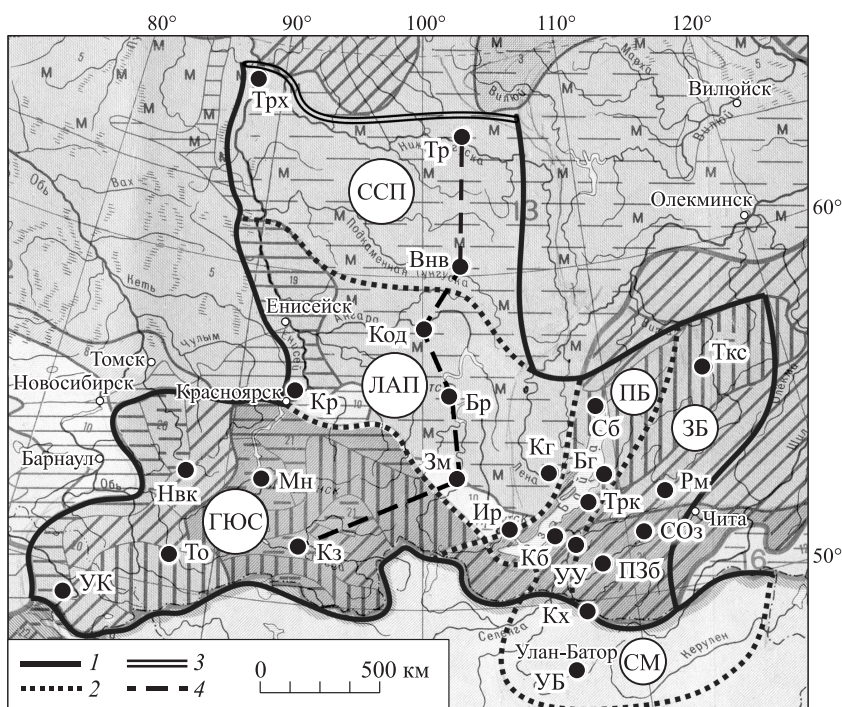


Рис. 1. Карта-схема размещения популяционных выборок *Pinus sylvestris* L. на территории ФГР: Среднесибирского плато (ССП), Лено-Ангарского плато (ЛАП), гор Южной Сибири (ГЮС), Прибайкалья (ПБ), Западного Забайкалья (ЗБ) и Северной Монголии (СМ).

1 – внешние границы ФГР; 2 – внутренние границы ФГР; 3 – северная граница ареала *P. sylvestris*; 4 – трансекта Тура–Кызыл.

Шифры выборок: Бг – Баргузин, Бр – Братск, Внв – Ванавара, Зм – Зима, Ир – Иркутск, Кб – Кабанск, Кг – Качуг, Код – Кодинск, Кр – Красноярск, Кз – Кызыл, Кх – Кяхта, Мн – Минусинск, Нвк – Новокузнецк, ПЗб – Петровск-Забайкальский, Рм – Романовка, Сб – Северобайкальский, СОз – Сосново-Озерское, Ткс – Таксимо, То – Телецкое озеро, Тр – Тура, Трк – Турка, Трх – Туруханск, УБ – Улан-Батор, УУ – Улан-Удэ, УК – Усть-Каменогорск.

ренциации от смежных ландшафтных регионов горными и водными барьерами (в том числе водоразделами крупных рек). Аллозимная структура популяций проанализирована общепринятыми методами (Корочкин и др., 1977) по 16 локусам (в том числе 14 полиморфным), кодирующим 10 ферментных систем: GOT, 6-PGDH, SKDH, GDH, ADH, FDH, PGM, DIA, EST-f, SOD. Генетические дистанции М. Неи (Nei, 1978) D_{N78} вычислены в программе BIOSYS (Swofford, Selander, 1981), а их кластерный анализ проведен по методу невзвешенных попарно-групповых средних (UPGMA) при помощи программного пакета NTSYS (Rohlf, 1988). Оценка аллозимных различий между популяциями и их группами дана по геносистематической шкале (Санников, Петрова, 2012), а градиенты генетических дистанций (ГГД) определены как отношения D_{N78} к расстоянию (км) между выборками. Поиск и выявление плейстоценовых рефугиумов для группы из восьми популяций северной («ледниковой») зоны (Туруханск, Тура, Ванавара, Красноярск, Кодинск, Братск, Зима, Качуг) проведены в 13 гипотетических популяциях вида в маргинальной южной зоне ареала (Санников, Егоров, 2015а, б), а также в 12 «авангардных» популяциях более северной части предположительно «внеледниковой» зоны Средней Сибири. К рефугиумам I ранга отнесены те, которые характеризуются минимальными D_{N78} с северной («ледниковой») группой популяций (до 0.008), т. е. максимальным сходством генофонда с ними на уровне субпопуляций, а к рефугиумам II ранга – с D_{N78} от 0.008 до 0.015.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Параметры полиморфизма популяций.

В пределах большей части регионов Средней Сибири, Прибайкалья, Западного Забайкалья и Северной Монголии выявлена значительная од-

нородность параметров аллозимного полиморфизма (табл. 1).

Среднее число аллелей на локус для различных ФГР изменяется от 2.13 ± 0.22 до 2.42 ± 0.04 . Минимальными значениями отличаются маргинальные выборки – Тура (1.8 ± 0.20) и Улан-Батор (2.2 ± 0.03). Доля полиморфных локусов колеблется от 0.76 до 0.82; ее минимальное (0.56; Тура) и максимальное (0.88; Петровск-Забайкальский) значения также отмечены вблизи северной и южной границ ареала. Различия между средними значениями ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности ФГП в большинстве случаев статистически недостоверны (см. табл. 1). В среднем популяции гор Южной Сибири отличаются от ФГП остальной части ареала некоторым избытком гетерозигот (6.5 %).

Генетические дистанции и их градиенты. Анализ генетических дистанций М. Неи D_{N78} выявил значительные различия между наиболее удаленными популяциями в пределах изучавшихся ФГР. По геносистематической шкале (Санников, Петрова, 2012) они достигают уровня географической расы (Усть-Каме-ногорск–Северобайкальск, $D_{N78} = 0.039$).

Средняя D_{N78} между той или иной группой популяций и смежными окружающими, отражающая резкость ее дифференциации в региональном ареале, максимальна в ФГП гор Южной Сибири (0.018 ± 0.0041), где достигает геносистематического ранга географической группы популяций. Все остальные ФГП почти в 2 раза менее дифференцированы от пограничных, а именно на уровне $D_{N78} = 0.009–0.011$, т. е. локальных географически удаленных популяций одной ландшафтной страны (Санников, Петрова, 2003) (табл. 2).

В пределах отдельных ФГР средние D_{N78} между выборками в несколько раз ниже, чем между регионами, в среднем составляя всего 0.002 на Лено-Ангарском плато, но резко воз-

Таблица 1. Средние параметры полиморфизма групп популяций *P. sylvestris*

ФГР	A	P	H_o	H_e
ССП	2.13 ± 0.22	68.8 ± 8.3	0.236 ± 0.020	0.235 ± 0.026
ЛАП	2.42 ± 0.09	76.1 ± 1.8	0.268 ± 0.011	0.271 ± 0.012
ГЮС	2.40 ± 0.04	75.0	0.271 ± 0.025	0.266 ± 0.016
ПБ	2.40 ± 0.09	78.6 ± 4.1	0.282 ± 0.016	0.286 ± 0.009
ЗБ	2.40 ± 0.00	79.2 ± 2.8	0.293 ± 0.009	0.288 ± 0.014
СМ	2.20 ± 0.03	75.0	0.219	0.235

Примечание. A – среднее число аллелей на локус; P – доля полиморфных локусов, % ($p \leq 0.01$); H_e – ожидаемая гетерозиготность; H_o – наблюдаемая гетерозиготность. Шифры ФГР здесь и далее в таблицах и на рис. 2 см. на рис. 1.

Таблица 2. Средние генетические дистанции D_{N78} между филогеографическими группами популяций *P. sylvestris*

ФГР	ССП	ЛАП	ГЮС	ПБ	ЗБ	СМ
ССП	0.012	–	–	–	–	–
ЛАП	0.007	0.002	–	–	–	–
ГЮС	0.017	0.017	0.008	–	–	–
ПБ	0.012	0.009	0.017	0.008	–	–
ЗБ	0.013	0.008	0.021	0.011	0.01	–
СМ	0.011	0.008	0.019	0.015	0.012	***

растая (до 0.010–0.011) в Забайкалье и на Среднесибирском плато. Дифференциация популяций обусловлена здесь, прежде всего, влиянием внутренних горно-механических (Егоров и др., 2011), фитоценологических и других миграционных барьеров.

На дендрограмме попарно-групповой кластеризации (рис. 2) в пределах изучавшихся регионов выделяются две обособленные группы выборок на уровне географических групп популяций ($D_{N78} = 0.016–0.025$): 1) компактная группа гор Южной Сибири и 2) группа, включающая все остальные изучавшиеся популяции. Последние, в свою очередь, можно подразделить на три подгруппы: селенгинскую, ангаро-енисейскую и северобайкальскую (см. рис. 2).

Кроме того, особняком от остальных расположены маргинальные популяции: Тура на севере ареала, Улан-Батор на его юге, а также забайкальская популяция Таксимо, изолированная от Прибайкалья горными хребтами и массивами.

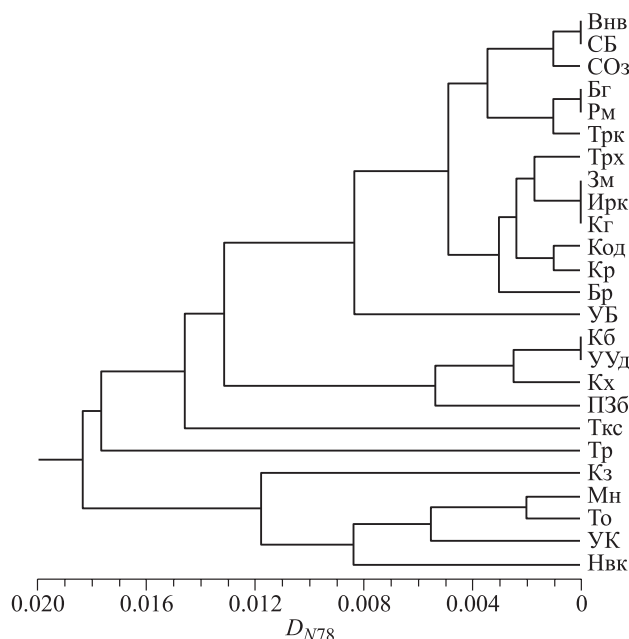


Рис. 2. Дендрограмма попарно-групповой кластеризации популяций на основе генетических дистанций М. Неи (D_{N78}). Шифры выборок см. в примечании к рис. 1.

Обособленность и в то же время внутренняя гетерогенность популяций сосны обыкновенной в горах Южной Сибири, вероятно, обусловлены тремя группами факторов: 1) горно-механической изоляцией того или иного ФГР; 2) гетерогенностью рельефа внутри него; 3) высокой степенью дизъюнктивности популяций (средние расстояния между ними 150–250 км).

Анализ генетических дистанций и их градиентов вдоль субмеридиональной трансекты Тура–Ванавара–Кодинск–Братск–Зима–Кызыл (см. рис. 1) выявил их резкое (почти на порядок) увеличение при переходе через Восточные Саяны: D_{N78} – с 0.001–0.002 до 0.009, а ГГД – $(0.2–0.6) \times 10^{-5}$ до 1.8×10^{-5} (рис. 3).

В пределах остальной совокупности популяций *P. sylvestris* на популяционном уровне ($D_{N78} = 0.011$) выделяется весьма компактная селенгинская группа выборок (Улан-Удэ, Кяхта, Кабанск, Петровск-Забайкальский), слабо подразделенная внутри ($D_{N78} = 0.005$). Все другие

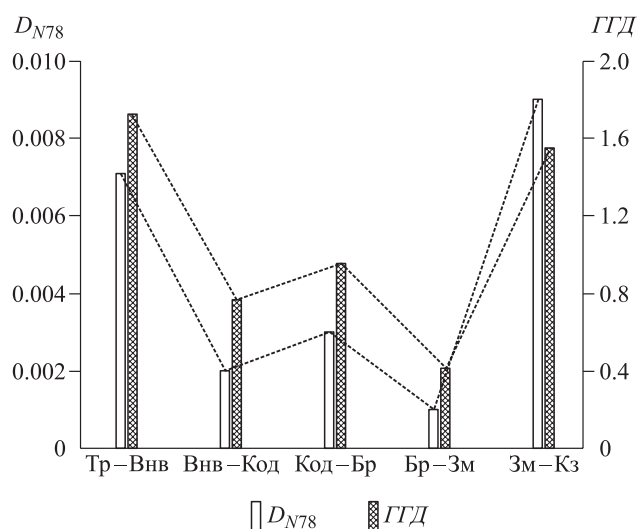


Рис. 3. Географические тренды генетических дистанций (D_{N78}) и их градиентов ($ГГД = D_{N78}/D \times 10^{-5}$) на трансекте Тура–Кызыл.

выборки образуют большую относительно однородную группу, отчетливо подразделенную на две подгруппы – ангаро-енисейскую и северобайкальскую, расположенную к северу от хр. Улан-Бургасы (с тяготеющей к ней выборкой Ванавара).

Относительная однородность генофонда селенгинской группы популяций ($D_{N78} = 0.005$), вероятно, связана с гидрохорной миграцией семян сосны по течению р. Селенги и ее притоков (Санникова, Санников, 2007). Аналогичным образом можно интерпретировать высокую общность генофонда, характерную для ангаро-енисейской группы выборок, приуроченных к долинам р. Ангары, ее притоков и Енисея и слабо подразделенных лишь на уровне субпопуляций (D_{N78} до 0.003). При этом в блоке выборок Иркутск–Зима–Качуг D_{N78} вообще равны нулю, что дает основание отнести их к одной метапопуляции.

Градиенты генетических дистанций между популяциями Приангарья также близки к нулю, что в целом характеризует исключительную однородность генофонда этой ФГП. К этой же подгруппе на уровне ($D_{N78} = 0.002–0.003$) тяготеют две гидрохорно связанные приенисейские популяции – красноярская (Дивногорск) и туруханская.

И, наконец, столь же слабая дифференциация выявляется в северо-байкальской группе выборок (Баргузин, Романовка, Северобайкальск, Сосново-Озерское, Турка), расположенной преимущественно в Северном Прибайкалье и Западном Забайкалье, к северу от хр. Улан-Бургасы.

Барьерная роль оз. Байкал. Особый интерес в плане изучения влияния миграционной изоляции (потоков семян) на дифференциацию популяций *P. sylvestris* представляет выявление роли оз. Байкал. Ранее было показано резкое увеличение ГГД в районе Байкала на трансконтинентальной трансекте Упсала–Чумикан и сделано предположение о его связи с барьерным влиянием озера (Санников, Петрова, 2003). С целью проверки этой гипотезы мы изучили ГГД между 13 популяциями на семи трансектах Лено-Ангарское плато–Забайкалье, пересекающих Байкал (Егоров и др., 2011) (рис. 4). В общей сложности определены ГГД в 20 парах популяций (табл. 3).

Генетические дистанции на Лено-Ангарском плато оказались на крайне низком уровне (в среднем $D_{N78} = 0.0008 \pm 0.0010$), вероятно обусловленном не только отсутствием горных барьеров, но и гидрохорными связями популяций в бассейне р. Ангары. В то же время они в 6–7 раз больше в зоне Байкала (0.0054 ± 0.0029) и в 5 раз больше в Западном Забайкалье (0.0040 ± 0.0025). При этом ГГД в Прибайкалье ($(2.43 \pm 1.22) \times 10^{-5}$) почти в 9 раз, а в Забайкалье ($(1.84 \pm 0.90) \times 10^{-5}$) в 6–7 раз больше, чем в Предбайкалье ($(0.28 \pm 0.34) \times 10^{-5}$) (см. табл. 3). Таким образом, максимальная степень аллозимной дифференциации популяций сосны выявляется между группами поселений Западного и Восточного Прибайкалья. Можно предположить, что это обусловлено влиянием их длительной миграционной и репродуктивной изоляции акваторией Байкала, которая препят-

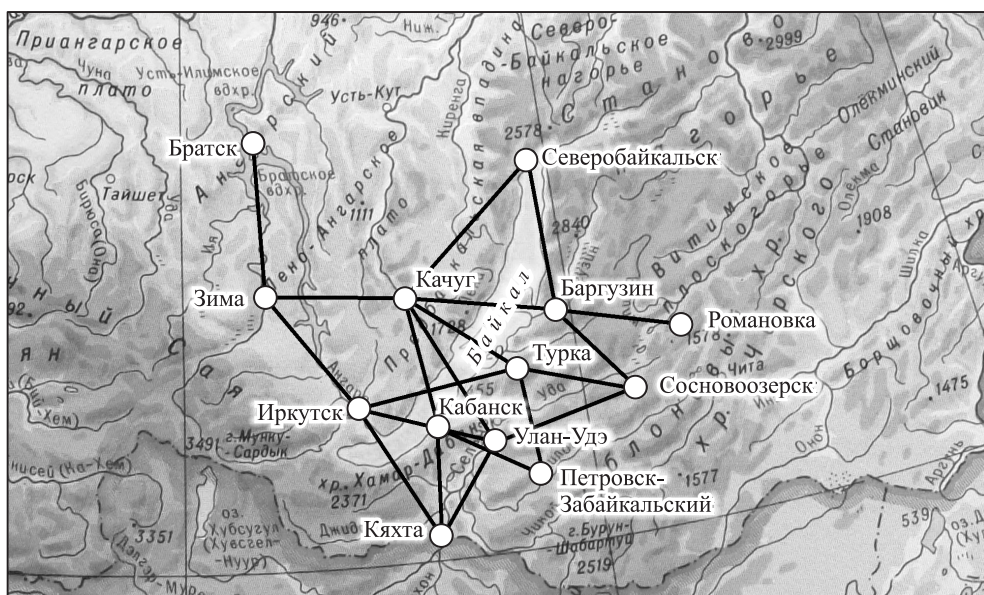


Рис. 4. Карта-схема размещения популяционных выборок *P. sylvestris* и трансект между ними в Прибайкалье и смежных регионах.

Таблица 3. Генетические дистанции M . Неи и их градиенты между популяциями *P. sylvestris* в Прибайкалье и смежных регионах

Трансекта	Дистанция, км	D_{N78}	Градиент D_{N78}
<i>Предбайкалье</i>			
Зима–Качуг	260	0.000	0.00×10^{-5}
Зима–Братск	260	0.001	0.38×10^{-5}
Зима–Иркутск	230	0.000	0.00×10^{-5}
Качуг–Братск	205	0.000	0.00×10^{-5}
Качуг–Северобайкальск	290	0.003	1.03×10^{-5}
$M_x \pm t$	249 ± 25.2	0.0008 ± 0.0010	$(0.28 \pm 0.34) \times 10^{-5}$
<i>Прибайкалье</i>			
Северобайкальск–Баргузин	240	0.003	1.25×10^{-5}
Качуг–Баргузин	225	0.003	1.33×10^{-5}
Качуг–Турка	175	0.003	1.71×10^{-5}
Качуг–Улан-Удэ	240	0.008	3.33×10^{-5}
Качуг–Кабанск	200	0.004	2.00×10^{-5}
Иркутск–Турка	290	0.001	3.45×10^{-5}
Иркутск–Улан-Удэ	240	0.009	3.75×10^{-5}
Иркутск–Кабанск	175	0.007	4.00×10^{-5}
Иркутск–Кяхта	265	0.011	4.15×10^{-5}
$M_x \pm t$	228 ± 30.2	0.0054 ± 0.0029	$(2.43 \pm 1.22) \times 10^{-5}$
<i>Забайкалье</i>			
Баргузин–Романовка	220	0.000	0.00×10^{-5}
Баргузин–Сосново-Озерское	180	0.002	1.11×10^{-5}
Турка–Сосново-Озерское	230	0.005	2.17×10^{-5}
Турка–Петровск-Забайкальский	190	0.005	2.63×10^{-5}
Кабанск–Кяхта	180	0.002	1.11×10^{-5}
Кабанск–Петровск-Забайкальский	175	0.003	1.71×10^{-5}
Улан-Удэ–Сосново-Озерское	280	0.012	4.29×10^{-5}
Улан-Удэ–Кяхта	180	0.003	1.67×10^{-5}
$M_x \pm t$	204 ± 29.2	0.0040 ± 0.0025	$(1.84 \pm 0.90) \times 10^{-5}$

ствовала их эффективному обмену пыльцой и семенами.

Интересно, что минимальные величины D_{N78} найдены в центральной части Байкала (Иркутск–Турка, 0.001; Качуг–Турка, 0.003; Качуг–Баргузин, 0.003). Вероятно, это связано главным образом с «анемогидроохорией» семян сосны, которые при скорости ветра 5 м/с распространяются по озеру со скоростью до 8.5 км/сут (Санников и др., 2012). Таким образом, за 5 дней, в течение которых, по данным наших экспериментов (Егоров и др., 2010), 90 % семян сосны удерживаются на плаву, они могут переплыть с одного берега Байкала на другой, особенно в районе о-ва Ольхон, где ширина озера не превышает 40 км.

Несколько меньшие D_{N78} (в среднем 0.004), чем в зоне Байкала, установлены между выборками *P. sylvestris* в Забайкалье (см. табл. 3), несмотря на барьерную роль нескольких горных хребтов, с индексами горно-механической изо-

ляции которых выявлена достоверная связь D_{N78} ($R^2 = 0.47$; $p \leq 0.05$).

Плейстоценовые рефугиумы популяций Средней Сибири. Анализ минимальных D_{N78} восьми популяций *P. sylvestris* Среднесибирского и Лено-Ангарского плато «ледниковой» зоны с 25 популяциями гипотетических рефугиумов в южной «внеледниковой» зоне всего ареала вида позволил в первом приближении выявить 4 его основных и несколько второстепенных рефугиумов (Санников, Егоров, 2015б) (рис. 5). Судя по минимальным D_{N78} (менее 0.008), отражающим максимальное сходство генофонда, наиболее близкородственными для популяций Средней Сибири являются Южно-Прибайкальский (Иркутск, $D_{N78} = 0.003$) и Южно-Уральский (0.004) рефугиумы. Несколько менее близки к ним Верхне-Олекминский (Тында, 0.006) и Верхне-Витимский (Романовка, 0.007) рефугиумы, расположенные в верховьях рек Олекмы и Витима

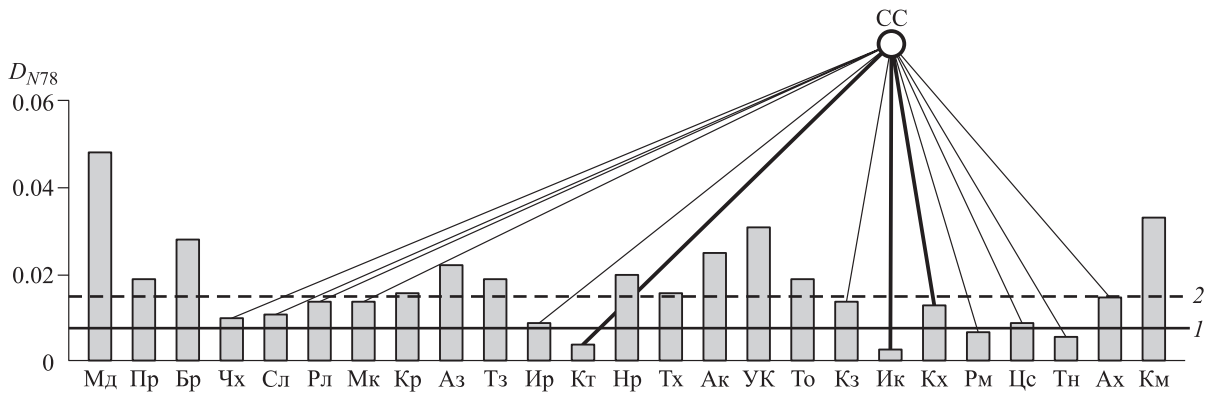


Рис. 5. Выявление системы гипотетических плейстоценовых рефугиумов филогеографической группы популяций *Pinus sylvestris* L. Средней Сибири (СС) (Туруханск, Тура, Ванавара, Красноярск, Козинск, Братск, Зима, Качуг).

Шифры популяций южной «внеледниковой» зоны ареала: Аз – Архыз, Ак – Актогай, Ах – Архара, Бр – Бергамо, Ик – Иркутск, Ир – Иремель, Кз – Кызыл, Км – Комсомольск-на-Амуре, Кр – Крым, Кт – Крыктытау, Кх – Кяхта, Мд – Мадрид, Мк – Микуличин, Нр – Наурзум, Пр – Пиренеи, Рл – Рила, Рм – Романовка, Сл – Словакия, Тз – Тауз, Тн – Тында, То – Телецкое озеро, Тх – Тахтаброд, УК – Усть-Каменогорск, Цс – Нижний Цасучей, Чх – Чехия.

1 – уровень $D_{N78} \leq 0.008$ (гипотетический рефугиум первого ранга), 2 – уровень $0.008 < D_{N78} \leq 0.015$ (гипотетический рефугиум второго ранга).

соответственно. Вероятно, из них была возможна наиболее быстрая гидрохорная реколонизация на север семян сосны по течению этих рек, пересекающих Становой хребет. Подтвердился также значительный вклад в генофонд популяций Средней Сибири Южно-Уральского рефугиума, выявленный нами ранее (Санников и др., 2014) (см. рис. 5).

Однако пути и сроки миграций сосны обыкновенной в Среднюю Сибирь с Урала еще предстоит уточнить с помощью ДНК-методов анализа генетической структуры и полиморфизма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В итоге изучения аллозимно-географической структуры и дифференциации природных популяций *Pinus sylvestris* L. в филогеографических регионах Средней Сибири, гор Южной Сибири, Прибайкалья, Западного Забайкалья и Северной Монголии получены следующие основные результаты.

Параметры полиморфизма популяций сосны обыкновенной на этой территории характеризуются относительной однородностью и мало отличаются от средних для вида, за исключением крайне маргинальных выборок на севере и юге ареала.

Генетические дистанции М. Неи между крайне удаленными популяциями в изучавшихся регионах достигают уровня географической расы, но в пределах регионов в несколько раз ниже и не превышают геносистематического

уровня среднеподразделенных локальных популяций ($D_{N78} = 0.010-0.012$). От генофонда *P. sylvestris* Средней Сибири отчетливо обособляется географическая группа популяций гор Южной Сибири ($D_{N78} = 0.018$). В остальной части изучавшейся территории выделяются: в ранге локальных популяций – селенгинская, а на субпопуляционном уровне – ангаро-енисейская и северобайкальская группы.

Градиентный анализ генетических дистанций выявил границы между филогеографическими группами популяций сосны на Лено-Ангарском и Среднесибирском плато, с одной стороны, и в горах Южной Сибири, Прибайкалья и Забайкалья – с другой, а также важную роль оз. Байкал как барьера миграции и дифференциации популяций. Сходство генофонда популяций сосны обыкновенной на противоположных берегах оз. Байкал позволяет предположить вероятность «анемогидрохории» ее семян, особенно в районе о-ва Ольхон.

В результате анализа минимальных генетических дистанций М. Неи между 25 популяциями *P. sylvestris* южной «внеледниковой» зоны и группой популяций «ледниковой» зоны Средней Сибири выявлено 4 основных и несколько второстепенных гипотетических плейстоценовых рефугиумов вида *P. sylvestris* L.

Работа выполнена при поддержке Комплексной программы Уральского отделения РАН (проект № 15-12-4-21) и гранта РФФИ (проект № 16-04-00-948 а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Егоров Е. В. Аллозимная структура и дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. в Средней Сибири и Прибайкалье // Изв. Оренбургск. гос. аграрн. ун-та. 2013. № 2 (40). С. 17–20.
- Егоров Е. В., Абдуллина Д. С., Немченко Е. Л. Особенности генетической структуры популяций сосны обыкновенной Средней Сибири и Забайкалья // Новые методы в дендрэкологии. Иркутск: Изд-во Ин-та геогр. СО РАН, 2007. С. 93–96.
- Егоров Е. В., Санников С. Н. Аллозимный полиморфизм и дифференциация популяций сосны обыкновенной в Средней Сибири и Забайкалье // Вісник Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника. Івано-Франківськ, 2013. С. 8–12.
- Егоров Е. В., Санников С. Н., Абдуллина Д. С., Черепанова О. Е. Экспериментальное изучение плавательной способности семян хвойных // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. С. 33–37.
- Егоров Е. В., Санников С. Н., Санникова Н. С. Градиентный геногеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. в Прибайкалье // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии. Улан-Удэ, 2011. Т. 3. С. 106–108.
- Зацепина К. Г. Дифференциация популяций и клонов сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в южной части азиатского ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2014. 17 с.
- Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 256 с.
- Ларионова А. Я. Генетическая изменчивость сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Генетика. 2002. Т. 38. № 12. С. 1641–1647.
- Ларионова А. Я., Кравченко А. Н., Экарт А. К., Орешкова Н. В. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лесообразующих видов хвойных в Средней Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 235–242.
- Ларионова А. Я., Ларионова Н. А., Милютин И. Л., Минина Е. Г., Муратова Е. Н. Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1988. 150 с.
- Ларионова А. Я., Экарт А. К. Генетическое разнообразие и дифференциация болотных популяций сосны // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII. № 1–2. С. 120–126.
- Петрова И. В. Изоляция, дифференциация и хорологическая структура популяций сосны обыкновенной (на примере Северной Евразии): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2002. 49 с.
- Петрова И. В., Санников С. Н. Изоляция и феногенетическая дифференциация равнинных и горных популяций сосны обыкновенной в Северной Евразии // Генетические и экологические исследования в лесных экосистемах. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. С. 4–72.
- Санников С. Н., Егоров Е. В. Альтернативные пути миграций *Pinus sylvestris* L. из Южной Сибири в Европу и Малую Азию // Изв. РАН. Сер. биол. 2015a. № 5. С. 461–467.
- Санников С. Н., Егоров Е. В. Выявление и оценка вклада системы плейстоценовых рефугиумов в генофонд *Pinus sylvestris* L. // Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: мат-лы 4-го Междунар. совещ. 24–29 августа 2015 г., Барнаул. Барнаул, 2015b. С. 152–154.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Филогеногеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2012. № 4. С. 252–260.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Егоров Е. В., Санникова Н. С. Выявление системы плейстоценовых рефугиумов *Pinus sylvestris* L. в южной маргинальной зоне ареала // Экология. 2014. № 3. С. 174–181.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С., Егоров Е. В., Абдуллина Д. С. Геногеография структуры и дифференциации популяций *Pinus sylvestris* L. в Сибири и Центральном Казахстане // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2011. С. 112–114.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. 270 с.
- Санникова Н. С., Санников С. Н. Гидрохория как фактор генетической интеграции и дифференциации хвойных древесных растений // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. XXIV. № 2–3. С. 297–307.
- Семериков В. Л., Подогас А. В., Шурхал А. В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 18–25.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. P. 583–590.
- Petrova I. V., Sannikov S. N., Isayev A. P., Filippova T. V., Egorov E. V., Sannikova N. S., Abdullina D. S., Nemchenko E. L. Genogeography of

- Scots pine populations in Siberian forest // For. Genet. 2011. 13 (3). P. 123–131.
- Rohlf F. J. NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Ver. 2.02. New York: Exeter Publ. [Computer progr.] Ltd., 1988. 85 p.
- Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // Heredity. 1981. V. 72. P. 281–283.

ALLOZYME GEOGRAPHICAL DIFFERENTIATION OF *Pinus sylvestris* L. POPULATIONS IN CENTRAL SIBERIA AND TRANS-BAIKALIA

E. V. Egorov

Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation

E-mail: 31051978@mail.ru

Main results of allozyme-geographical study of the polymorphism, differentiation and origin of natural *Pinus sylvestris* L. populations in 6 phylogeographical regions – Middle Siberian Tableland, Lena-Angara Tableland, South Siberia Mountains, Near-Baikalia, Western Trans-Baikalia and Northern Mongolia – have been briefly analyzed and generalized. A relative homogeneity of the population polymorphism in these regions has been revealed, with the exception of marginal ones (Tura, Ulan-Bator). Genetic distances of M. Nei (1978, D_{N78}) between the extremely remote populations in the investigated regions reach the level of the geographical race, but they are several times lesser in the regions' limits – not more of the genosystematic level of the middle differentiated local populations ($D_{N78} = 0.010–0.012$). The geographical group of the South Siberia Mountains stand apart distinctly ($D_{N78} = 0.018 \pm 0.004$) in the genogeographical structure of *P. sylvestris* on the basis of Nei's genetic distances analysis and of the genosystematic scale (Sannikov, Petrova, 2012). Besides the Selenga population group (in the rank of local population, $D_{N78} = 0.013$), also as well the Angara-Yenisei and North-Baikal population group (in the rank of subpopulation, $D_{N78} = 0.004–0.008$) stand apart on the rest of the territory. Gradient-analysis of the genetic distances revealed the borders between the phylogeographical groups of pine populations on the Lena-Angara and Central-Siberian plateaus, on the one hand, in the South Siberia Mountains, Near-Baikal and Trans-Baikalia, on the other hand, and an important role of l. Baikal as a barrier of the migration and differentiation of the populations. As an analysis result of minimal genetic distances between 25 *P. sylvestris* populations in the south «non-glacial» zone and the group of 8 populations in the «glacial» zone 4 main refugia (South-Near-Baikal, South-Ural, Upper-Vitim and Upper-Olekma) and several secondary refugia have been revealed.

Keywords: *Pinus sylvestris* L. population, allozymes, genetic distance, refugium, Central Siberia, Trans-Baikalia.

How to cite: Egorov E. V. Allozyme geographical differentiation of *Pinus sylvestris* L. populations in Central Siberia and Trans-Baikalia // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 5: 12–20 (in Russian with English abstract).