

Генетическое разнообразие популяций кедр сибирского (*Pinus sibirica*) в Южной Сибири и Монголии

Genetic diversity in Siberian Stone Pine populations in Southern Siberia and Mongolia

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

Petrova E. A.¹, Goroshkevich S. N.¹, Belokon M. M.², Belokon Yu. S.², Politov D. V.²

¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, Томск, Россия. E-mail: e_a_petrova@mail.ru

¹ Institute of monitoring of climatic and ecological systems of SB RAS, Tomsk, Russia

² Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, Москва, Россия. E-mail: yuri_b@vigg.ru

² Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia

Реферат. Целью исследования являлся сравнительный анализ генетической изменчивости популяций кедр сибирского на юге распространения, в регионах с плейстоценовыми рефугиумами, и эволюционно более молодых популяций из центральной части ареала. На основании анализа 23 аллозимных локусов, кодирующих 15 ферментных систем, определены генотипы 314 деревьев кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) из 10 популяций. Впервые получены данные о генетическом разнообразии популяций кедр сибирского, произрастающих на территории Монголии: $P_{99} = 28\%$, $N_A = 1,391$, $H_O = 0,089$, $H_E = 0,090$. Генетическое разнообразие современных популяции кедр сибирского Алтае-Саянской горной страны ($P_{99} = 40,8\%$, $N_A = 1,496$, $H_O = 0,086$, $H_E = 0,087$), не велико по сравнению с равнинными южно-таежными кедровниками Западной Сибири ($P_{99} = 40,48\%$, $N_A = 1,522$, $H_O = 0,110$, $H_E = 0,115$). Наиболее редуцировано генотипическое разнообразие в крайних южных и восточной популяциях *P. sibirica* – в Хангае, Хэнтэе и Восточном Саяне. Данные о генотипической структуре популяций необходимо использовать при планировании мероприятий по сохранению и возобновления кедровых лесов в Южной Сибири и Монголии.

Ключевые слова. Аллозимы, гетерозиготность, кедр сибирский, плейстоценовый рефугиум.

Summary. The aim of the study was a comparative analysis of the genetic variability of Siberian Stone Pine populations in the south of the range, in regions with Pleistocene refuges, and evolutionarily younger populations from the central part of the range. Genotypes of 314 Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) trees from 10 populations were detected on 23 allozyme loci coding for 15 enzyme systems. It was the first data on genetic diversity of *Pinus sibirica* in Mongolia: $P_{99} = 28\%$, $N_A = 1,391$, $H_O = 0,089$, $H_E = 0,090$. Genetic diversity of the modern Siberian Stone Pine populations of Altai-Sayan mountains ($P_{99} = 40,8\%$, $N_A = 1,496$, $H_O = 0,086$, $H_E = 0,087$), is not great compared with the lowland Siberian Stone Pine forests from southern taiga zone of Western Siberia ($P_{99} = 40,48\%$, $N_A = 1,522$, $H_O = 0,110$, $H_E = 0,115$). The genotypic diversity is most reduced in the extreme southern and eastern populations of *P. sibirica* – in Khangai, Khentei and Eastern Sayan mountains. Data on the genotypic structure of populations should be used when planning measures for the reforestation and conservation of Siberian Stone Pine forests in Southern Siberia and Mongolia.

Key words. Allozyme, heterozygosity, *Pinus sibirica* Du Tour, Pleistocene refuge, Siberian Stone Pine.

Современная пространственная структура генофондов большинства видов Северной Америки и Евразии сформирована динамикой ареалов в четвертичный период, обусловленной климатическими колебаниями – виды, сохранившиеся в плейстоценовых рефугиумах на юге, расселялись в северном направлении (Hewitt, 2000, 2004). Существование рефугиумов третичной растительности в горах Южной Сибири подтверждается ботаническими и палинологическими исследованиями (Кумина, 1957; Положий, Крапивкина, 1985; Бляхарчук, 2010). Сосна кедровая сибирская, или кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), является одним из основных эдификаторов лесных экосистем бореальной зоны Евразии. Современный ареал кедр сибирского охватывает районы северо-востока европейской части СССР, Урала, Западной и Восточной Сибири и Северной Монголии (Крылов и др., 1983). В горах Южной Сибири располагались плейстоценовые убежища кедр сибирского, которые стали основой

формирования современного ареала, и генофонда вида (Земляной, 2010; Бляхарчук, 2010). Насколько велико генотипическое разнообразие в южно-сибирских популяциях кедров сибирского в наше время? Решение этого вопроса стало целью нашего исследования.

Проведен генетический анализ растительного материала 314 деревьев кедров сибирского из 10 популяций: две популяции из Монголии (1 – Хангай, 2 – Хэнтэй), три популяции из Горного Алтая (3 – Джазатор, 4 – Чекрыский, 5 – Кыга), две популяции из Саян (6 – Большой Он, 7 – Столбы). Также в исследование включены выборки кедров сибирского с юга Западно-Сибирской равнины – две из них характеризуют южную границу равнинного распространения кедров сибирского (8 – Базой, 9 – Кинда), а третья – популяция из центральной части ареала (10 – Боталино) (табл. 1, рис. 1).

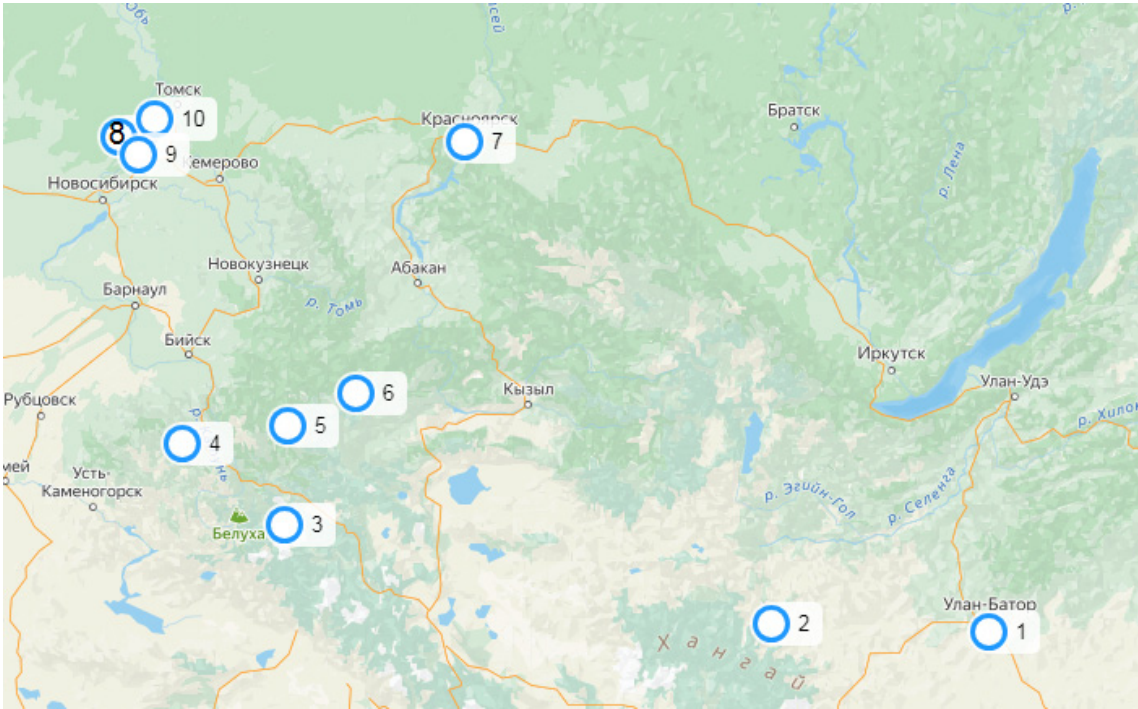


Рис. 1. Местоположение исследованных популяций кедров сибирского. Нумерация популяций приведена соответственно таблице 1.

С помощью горизонтального электрофореза изоферментов в крахмальном геле установлены индивидуальные генотипы деревьев по 23 аллозимным локусам, кодирующим 15 ферментных систем: алкогольдегидрогеназа (ADH, КФ 1.1.1.1), формилдегидрогеназа (FDH, КФ 1.2.1.2), флуоресцентная эстераза (FEST, КФ 3.1.1.1), глутаматдегидрогеназа (GDH, КФ 1.4.1.2), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, КФ 2.6.1.1), изоцитратдегидрогеназа (IDH, КФ 1.1.1.42), лейцинаминопептидаза (LAP, КФ 3.4.11.1), малатдегидрогеназа (MDH, КФ 1.1.1.37), менадионредуктаза (MNR, КФ 1.6.99.2), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD, КФ 1.1.1.44), фосфоглюкоизомераза (PGI, КФ 5.3.1.9), фосфоглюкомутаза (PGM, КФ 2.7.5.1), фосфоенолпируваткарбоксилаза (PEPCK, КФ 4.1.1.31), шикиматдегидрогеназа (SKDH, КФ 1.1.1.25), супероксиддисмутаза (SOD, КФ 1.15.1.1). Обработку генетических данных проводили в программе GenAlEx V6.502 (Peakall, Smouse, 2006; 2012). Полностью мономорфными в исследованных популяциях оказались локусы *Gdh*, *Got-3*, *Idh*, *Mdh-1*, *6-Pgd-2*, *6-Pgd-3*, *Pgi-1*, *Pgm-2*, *Sod-2*, *Mnr-1*.

Таблица 1

Генетическое разнообразие в популяциях кедров сибирского Южной Сибири и Монголии

№	Название	<i>N</i>	<i>P</i> ₉₉	<i>N</i> _A	<i>N</i> _E	<i>I</i>	<i>H</i> _O	<i>H</i> _E	<i>F</i>
1	Хангай	50	30,43	1,435 ± 0,164	1,124 ± 0,067	0,125 ± 0,053	0,069 ± 0,030	0,070 ± 0,031	-0,016 ± 0,012
2	Хэнтэй	23	26,09	1,348 ± 0,135	1,209 ± 0,086	0,170 ± 0,065	0,109 ± 0,043	0,109 ± 0,042	-0,007 ± 0,043

Продолжение табл. 1

№	Название	N	P_{99}	N_A	N_E	I	H_O	H_E	F
3	Джазатор	47	43,48	$1,522 \pm 0,152$	$1,182 \pm 0,101$	$0,168 \pm 0,061$	$0,081 \pm 0,026$	$0,094 \pm 0,034$	$0,035 \pm 0,041$
4	Чекрырский	22	43,48	$1,522 \pm 0,152$	$1,156 \pm 0,067$	$0,162 \pm 0,055$	$0,099 \pm 0,036$	$0,094 \pm 0,033$	$-0,029 \pm 0,039$
5	Кыга	45	43,48	$1,565 \pm 0,164$	$1,146 \pm 0,085$	$0,149 \pm 0,056$	$0,071 \pm 0,028$	$0,079 \pm 0,031$	$0,058 \pm 0,028$
6	Большой Он	22	47,83	$1,565 \pm 0,138$	$1,144 \pm 0,061$	$0,165 \pm 0,050$	$0,095 \pm 0,030$	$0,092 \pm 0,030$	$-0,050 \pm 0,022$
7	Столбы	25	26,09	$1,304 \pm 0,117$	$1,131 \pm 0,062$	$0,125 \pm 0,053$	$0,083 \pm 0,035$	$0,077 \pm 0,033$	$-0,077 \pm 0,010$
8	Базой	25	34,48	$1,478 \pm 0,165$	$1,215 \pm 0,093$	$0,186 \pm 0,065$	$0,103 \pm 0,038$	$0,113 \pm 0,040$	$0,162 \pm 0,083$
9	Кинда	25	43,48	$1,565 \pm 0,164$	$1,190 \pm 0,076$	$0,188 \pm 0,059$	$0,099 \pm 0,033$	$0,111 \pm 0,036$	$0,114 \pm 0,048$
10	Боталино	30	43,48	$1,522 \pm 0,152$	$1,212 \pm 0,084$	$0,200 \pm 0,061$	$0,129 \pm 0,044$	$0,120 \pm 0,037$	$-0,031 \pm 0,039$

Примеч.: N – число проанализированных деревьев; P_{99} – доля полиморфных локусов по 99%-му критерию; N_A – среднее число аллелей на локус; N_E – эффективное число аллелей; I – индекс Шеннона; H_O – средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_E – средняя ожидаемая гетерозиготность (генетическое разнообразие); F – коэффициент инбридинга. В таблице приведено среднее значение $\pm$ стандартная ошибка среднего.

Южная граница произрастания кедр сибирского проходит на территории Монголии. Здесь *P. sibirica* встречается в составе подгольцовых кедрово-лиственничных редколесий в верхней части лесного пояса в Прихубсугулье, северном Хангае и Монгольском Алтае; горно-таежные кедровые и кедрово-лиственничные леса распространены на северных склонах Хэнтэя, в северном Хангае и на северо-западе Монгольского Алтая (Карамышева, 1981).

В нашем сообщении впервые рассматривается генетическое разнообразие популяций кедр сибирского, произрастающих на территории Монголии. Согласно ботанико-географическому районированию Палеарктики (Камелин, 2010), изучаемые нами популяции относятся к разным провинциям Бореального подцарства – Тувинско-Монгольской (Хангай) и Байкало-Джугджурской (Хэнтэй). Расстояние между этими популяциями более 400 км. «Хангай» характеризуется минимальными значениями средней наблюдаемой гетерозиготности и генетического разнообразия (ожидаемой гетерозиготности) среди южных популяций кедр сибирского (табл. 1). В то же время аллельное разнообразие и доля полиморфных локусов в этой выборке выше, чем в популяции с Хэнтэй-Чикойского нагорья. В среднем, в монгольских популяциях кедр сибирского генетическое разнообразие относительно низкое: $P_{99} = 28 \%$, $N_A = 1,391$, $N_E = 1,166$, $I = 0,148$, $H_O = 0,089$, $H_E = 0,090$. На долю межпопуляционной изменчивости приходится 5,6 % ($F_{ST} = 0,056$).

Среди популяций кедр сибирского, произрастающих на территории Алтае-Саянской горной страны, минимальным аллельным разнообразием (P_{99} , N_A) характеризуется популяция с северо-западных отрогов Восточного Саяна (Столбы). Заповедник «Столбы», на территории которого был собран материал для исследования, расположен в границах среднего высотного пояса Восточных Саян, где преобладают темнохвойные леса, а также нижнего пояса с преобладанием светлохвойных и лиственничных лесов. Территория заповедника не богата кедром – чистых кедровников или насаждений с преобладанием кедр здесь практически нет, в составе первого яруса кедр участвует единично, в виде примеси к пихте и ели. В сосновых насаждениях кедр часто встречается в виде подроста (Ширская, 1958). Таким образом, в среднем горном поясе Восточных Саян возобновление под пологом леса даже при наличии достаточного количества подроста кедр не обеспечивает формирования кедровых насаждений. Лесорастительные условия данного района не способствуют сохранению в популяции кедр высокого уровня генотипического разнообразия.

Популяция кедр сибирского с Западного Саяна территориально близка к популяциям Алтая (рис. 1) и имеет близкий с ними уровень генотипического разнообразия (табл. 1). Среди алтайских по-

пуляций выделяется «Кыга» – генетическое разнообразие и гетерозиготность ее деревьев относительно низки, а коэффициент инбридинга – положительный. В уникальном «Кыгинском рефугиуме» третичной флоры, в сохранившемся благодаря смягчающему климат глубоководному Телецкому озеру и защищенности горными хребтами, сформировались аутохтонные разновозрастные кедровники. Здесь у деревьев кедрового дерева наблюдается значительное содержание в шишках недоразвитых и пустых семян, предположительно в результате повышения частоты опыления близкородственными растениями. Орографическая изоляция и фенологическая обособленность этого кедровника также могут способствовать уменьшению генетического разнообразия популяции (Земляной, 2010). Наши результаты подтверждают данное предположение – в популяции, очевидно, имеют место близкородственные скрещивания.

В среднем, в популяциях кедрового дерева сибирского Алтае-Саянской горной страны параметры генетического разнообразия следующие: $P_{99} = 40,8 \%$, $N_A = 1,496$, $N_E = 1,152$, $I = 0,154$, $H_O = 0,086$, $H_E = 0,087$. Уровень межпопуляционной подразделенности F_{ST} между популяциями Алтае-Саянской горной страны варьирует от 0,011 до 0,034, генетические отличия популяции из Восточного Саяна от остальных максимальны.

Популяции *P. sibirica*, произрастающие на юге Западно-Сибирской равнины, являются эволюционно более молодыми, «дочерними» по отношению к популяциям гор Южной Сибири. В настоящее время равнинное распространение кедрового дерева в Западной Сибири ограничено южной границей таежной зоны и от кедровых лесов Алтая отделено зоной лесостепи (Бех, 1972). «Боталино» – высокопродуктивный кедровник из южной подзоны тайги – экологического оптимума для кедрового дерева сибирского. В этой популяции генетическое разнообразие, значение средней гетерозиготности деревьев, а также информационный индекс Шеннона, имеют максимальные значения (табл. 1). Генетическое разнообразие популяций с южной границы равнинного распространения кедрового дерева (Базой и Кинда) несколько ниже, чем в «Боталино», однако выше, чем в популяциях, произрастающих на юге Сибири и в Монголии. Вероятно, это объясняется тем, что перемещение зоны лесостепи в северном направлении – это современный процесс (Чебакова и др., 2003), только затронувший и незначительно изменивший генетическую структуру популяций лесных древесных растений. В среднем, в популяциях *P. sibirica* с юга Западно-Сибирской равнины параметры генетического разнообразия следующие: $P_{99} = 40,48 \%$, $N_A = 1,522$, $N_E = 1,206$, $I = 0,191$, $H_O = 0,110$, $H_E = 0,115$. Генетическая подразделенность популяций незначительна (F_{ST} от 0,008 до 0,014). Доля полиморфных локусов и количество аллелей на локус в Западно-Сибирских популяциях кедрового дерева имеет сходный уровень с популяциями Алтае-Саянской горной страны, однако наблюдаемая гетерозиготность и генетическое разнообразие первых очевидно выше. На наш взгляд, это связано с тем, что лесорастительные условия южной тайги благоприятны для роста кедрового дерева сибирского и способствуют более полному проявлению его генотипического разнообразия.

Таким образом, генотипическое разнообразие современных популяций кедрового дерева сибирского из зоны плейстоценовых рефугиума не велико по сравнению с равнинными таежными кедровниками Западной Сибири. Наиболее редуцировано генотипическое разнообразие в популяциях *P. sibirica* в Хангае, Хэнтэе и Восточном Саяне. Данные о генотипической структуре популяций необходимо использовать при планировании мероприятий по сохранению и возобновлению кедровых лесов в Южной Сибири и Монголии.

Благодарности. Авторы выражают благодарность В. В. Тараканову и В. Л. Семерикову за помощь в сборе материала для исследований. Исследование было поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание ИМКЭС СО РАН, регистрационный номер проекта 1022042600048-9-1.5.1).

ЛИТЕРАТУРА

- Бех И. А. О южной границе распространения кедрового дерева в Приобье // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1972. – Вып. 2. – С. 20–27.
- Бляхарчук Т. А. Послеледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области: Дис... доктора биол. наук, 2010. – Томск: ТГУ. – 519 с.
- Земляной А. И. Девственные кедровники Кыгинского рефугиума – перспективный объект для генетико-селекционных исследований // Хвойные бореальной зоны, 2010 – Т. 27, № 1–2. – С. 73–76.
- Камелин Р. В. Монголия на карте ботанико-географического районирования Палеарктики // Turczaninowia, 2010. – Т. 13, № 5. – С. 5–11.
- Карамышева З. В. Карта растительности Монгольской Народной Республики // Геоботаническое картографирование. – Л., 1981. – С. 3–22.

Крылов Г. В., Таланцев Н. К., Козакова Н. Ф. Кедр. – М.: Лесн. Пром-сть, 1983. – 216 с.

Куминова А. В. Телецкий рефугиум третичной растительности // Изв. Вост. филиалов АН СССР, 1957. – № 2. – С. 104.

Положий А. В., Крапивкина Э. Д. Реликты третичных широколиственных лесов во флоре Сибири – Томск: Томский гос. университет, 1985. – 159 с.

Чебакова Н. М., Рейфельдт Д., Парфенова Е. И. Перераспределение растительных зон и популяций лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в Средней Сибири при потеплении климата // Сибирский экологический журнал, 2003. – Т. 6. – С. 677–686.

Ширская М. Н. Материалы по естественному возобновлению кедра сибирского в среднегорном поясе Восточных Саян // Тр. заповед. «Столбы» / отв. ред. З. И. Семигук. – Красноярск: Красноярское книжное изд-во, 1958. – Вып. 2. – С. 101–151.

Hewitt G. M. The genetic legacy of the Quaternary ice ages // Nature, 2000. – Vol. 405. – P. 907–913.

Hewitt G. M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary // Phil. Trans. R. Soc. Lond., 2004. – Vol. 359. – P. 183–195.

Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update // Bioinformatics, 2012. – Vol. 28. – P. 2537–2539.

Peakall R., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular Ecology Notes, 2006. – Vol. 6. – P. 288–295.

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.