

УДК 674.09+674.093

С. Н. Санников*, И. В. Петрова*, Т. В. Филиппова*,
С. Н. Санникова*, Т. В. Парпан**, Е. В. Егоров*

*Ботанический сад Уральского отделения РАН, Екатеринбург

**Украинский НИИ горного лесоводства им. П. С. Пастернака

ПОЛИМОРФИЗМ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

Проанализированы и обобщены основные результаты исследований аллозимной структуры, полиморфизма и степени географической дифференциации системы разновысотных горных популяций-изолятов сосны обыкновенной в Украинских Карпатах. Выявлена значительная генетическая вариабельность предгорных и горных популяций *Pinus sylvestris* L., а также средняя генетическая дистанция между группами этих популяций. Дифференциация между группами популяций, изолированных отрогами хребтов, соответствует рангу географических групп популяций. На основании полученных результатов имеются достаточные аргументы для выделения карпатской горной географической расы *Pinus sylvestris* L. – var. *carpatica* Klika.

С. Н. Санніков*, І. В. Петрова*, Т. В. Філіппова*,
С. Н. Саннікова*, Т. В. Парпан**, Є. В. Єгоров*

*Ботанічний сад Уральського відділення РАН, Єкатеринбург

**Український науково-дослідний інститут гірського лісівництва ім. П. С. Пастернака

ПОЛИМОРФИЗМ І ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЙ *PINUS SYLVESTRIS* В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ

Проаналізовано та узагальнено основні результати досліджень алозимної структури, поліморфізму та ступеня географічної диференціації системи різновисотних гірських популяцій-ізолятів сосни звичайної в Українських Карпатах. Виявлено значну генетичну варіабельність передгірських і гірських популяцій *Pinus sylvestris* L., а також середню генетичну дистанцію між групами цих популяцій. Диференціація між групами популяцій, ізольованих відрогами хребтів, відповідає рангу географічних груп популяцій. На основі отриманих результатів є достатні підстави для виділення карпатської гірської географічної раси *Pinus sylvestris* L. – var. *carpatica* Klika.

S. N. Sannikov*, I. V. Petrova*, T. V. Filippova*,
S. N. Sannikova*, T. V. Parpan**, E. V. Egorov*

*Botanical Garden, Ural Branch RAS, Ekaterinburg

**P. S. Pasternak Ukrainian Research Institute for Mountain Forestry

POLYMORPHISM AND DIFFERENTIATION IN POPULATIONS OF *PINUS SYLVESTRIS* IN THE UKRAINIAN CARPATHIANS

The analysis and synthesis of the data on allozyme structure, polymorphism and degree of geo-geographic differentiation of mountain populations of Scots pine isolated in the Ukrainian Carpathians showed considerable genetic variability of foothill and mountain populations of *Pinus sylvestris* L., as well as

the average genetic distance between these groups of populations. The differentiation between these groups of populations isolated by the ridges corresponds to the rank of geographic groups of populations. On the basis of our results there are sufficient grounds to separate the Carpathian mountain geographical race of *Pinus sylvestris* L. – var. *carpatica* Klika.

Вступление

В синтетической теории эволюции постулировано, что различия в условиях среды, демографической структуре, фенологии и репродуктивной изоляции популяций и, как следствие, в направлении и интенсивности отбора и других микроэволюционных факторов должны приводить к дифференциации их генетической структуры [19; 26; 30].

Генетическая структура горных популяций хвойных растений в гетерогенных условиях среды различных высотных поясов, экспозиций склонов, микроклиматических инверсий, петрографических и почвенных разностей и т. п. наиболее вариабельна [17; 28; 31; 34; 35]. Однако на количественном уровне степень и факторы генетической дифференциации разновысотных поселений древесных растений, в частности *Pinus sylvestris* L., изучены недостаточно.

Уникальный объект для экогеноеографического изучения представляет серия длительно обособленных горной, фенологической и дистанционной репродуктивной изоляцией небольших (площадью до нескольких десятков га) изолятов *P. sylvestris* в Украинских Карпатах, между которыми нет проводников генов (даже отдельных деревьев этого вида). Некоторые параметры их аллозимной структуры ранее рассмотрены в серии наших публикаций [2; 5; 11; 12; 16; 17; 27] и работах других авторов [9; 14; 20]. Однако целостное, общее представление о генетической структуре и хорологической дифференциации карпатских изолятов *P. sylvestris* еще не разработано.

Цель настоящей статьи – анализ и обобщение основных результатов наших исследований аллозимной структуры, полиморфизма и степени геногеографической дифференциации системы разновысотных горных популяций-изолятов сосны обыкновенной в Украинских Карпатах.

Материал и методы исследований

В качестве объектов выбраны 10 небольших по площади (0,3–22 га) горных и предгорных и одна более крупная предгорная (Турова дача, около 2500 га) популяция-изолят *P. sylvestris* (рис. 1, табл. 1), резко обособленные друг от друга расстоянием (8–99 км) и лесами с доминированием других видов (*Picea abies*, *Abies alba*, *Fagus sylvatica* и др.).

Изоимный анализ вегетативных тканей (терминальных почек латеральных побегов) 30–48 деревьев 35–50-летнего возраста в каждой выборке выполнен общепринятыми методами [8]. Определены частоты аллелей в 17 белковых локусах (в том числе 13 полиморфных) 11 ферментных систем. На их основе с помощью пакета программ BYOSIS [37] вычислены параметры внутривнутрипопуляционного полиморфизма: число аллелей на локус (A), доля полиморфных локусов (P), ожидаемая (H_e) и наблюдаемая (H_o) гетерозиготности, а также F -статистики Райта [38] и генетические дистанции Неи [32; 33]. Кластерный анализ выполнен по методу УПГМА [36].

Геногеографический анализ хорологических изменений аллельной структуры популяций проведен с помощью оригинального метода градиентов генетических дистанций (ГГД) [12], вычисленных как отношения генетических дистанций Неи между двумя выборками к расстоянию (в км) между ними. Метод позволяет выявить местонахождение перепадов и границ в аллельной структуре генофонда и количественно оценить их на трансектах, пересекающих ареал.

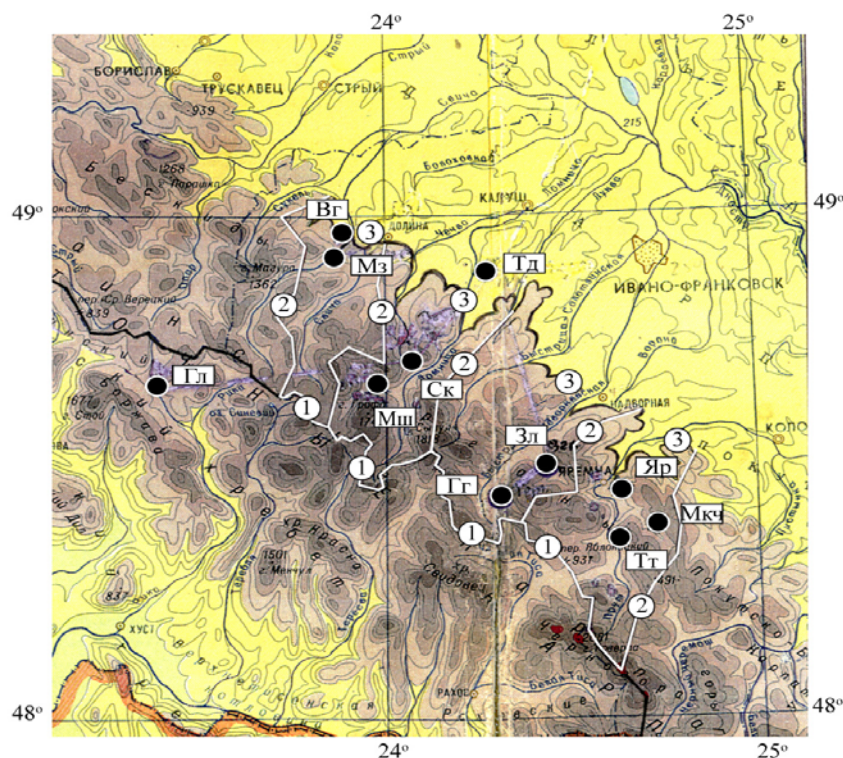


Рис. 1. Схема размещения популяционных выборок *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах: шифры выборок см. в табл. 1; 1 – граница между группами популяций северо-восточного и юго-западного макросклонов Карпат, 2 – границы бассейнов рек; 3 – граница между группами разновысотных популяций (500 м над уровнем моря)

Таблица 1

Географическое местоположение и номенклатура популяционных выборок *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах

Местоположение и наименование	Шифр	Высота над уровнем моря, м	Координаты	
			широта	долгота
Горганы	Гг	1100	48° 26'	24° 15'
Голятин	Гл	800	48° 46'	23° 00'
Зеленская	Зл	830	48° 22'	24° 20'
Татаров	Тг	860	48° 22'	24° 36'
Микуличин	Мкч	820	48° 20'	24° 34'
Яремча	Яр	630	48° 24'	24° 20'
г. Сокол	Ск	900	48° 42'	24° 12'
Мшана	Мш	850	48° 39'	23° 57'
Турова Дача	Тд	420	48° 53'	24° 14'
Выгода	Вг	480	48° 56'	23° 54'
Мизунь	Мз	470	48° 56'	23° 53'

Результаты и их обсуждение

Параметры полиморфизма. Наибольшими различиями частот аллелей между предгорной (Тд, 420 м н. у. м.) и горной (Ск, 850–900 м н. у. м.) изолированными популяциями характеризуются локусы 6-Pgd, Skdh-1, Adh-2, Pgm, Dia, Got-2. Не менее чем в два–три раза различаются и частоты аллелей Skdh-1 (4), Adh-1 (2), Adh-1 (2), Pgm (3), Dia (3), Got-2 (3, 5). Анализ показывает, что для локуса Got-2 в разновысотных выбор-

ках Тд и Ск, а также для аллелей Gdh (3), Skdh-1 (4), Pgm (1, 3), Dia (4), Got-1 (1, 2), Got-2 (2, 3, 4), Got-3 (2, 3, 4) в предгорной и горной популяциях Тд и Яр характерны почти обратные величины.

Значения аллозимного полиморфизма в предгорных выборках близки: ожидаемая гетерозиготность $H_e = 0,251-0,274$ (средняя – $0,255 \pm 0,003$), наблюдаемая гетерозиготность $H_o = 0,241-0,258$ (средняя – $0,252 \pm 0,005$). В горных популяциях наблюдаются пониженные величины, но большая изменчивость этих параметров: H_o колеблется от 0,214 до 0,283 (в среднем – $0,233 \pm 0,011$), тогда как в предгорьях – в узких пределах 0,241–0,257 (в среднем – $0,252 \pm 0,006$) (табл. 2). Вероятно, в сильно изолированных мелких дизъюнкциях сосны Карпат уменьшение гетерозиготности популяций связано с длительным действием инбридинга и самоопыления, которые и вызывают дефицит гетерозигот (эффект Валунда). Максимальная разница между ожидаемой и фактической гетерозиготностью отмечена в Голятинской популяции – небольшом изоляте на южном склоне Украинских Карпат. Значительное снижение (на 25 %) уровня наблюдаемой гетерозиготности по сравнению с другими разновысотными изолятами в Карпатах установлено в Мшанской лесокультурной популяции ($H_o = 0,191$).

«Редкие» аллели (встречающиеся с частотой не более 1 %) выявлены по трем локусам (GDH-3, ADH-1, GOT-1), в том числе «маркерными» (обнаруженными только в одной популяции) являются 4 аллеля (в выборках Яр, Вг, Гл и Ск). Г. Г. Гончаренко с соавторами [2] обнаружили 8 маркерных аллелей в предгорной болотной популяции Мизунь (470 м н. у. м.), по два маркерных аллеля – в предгорной Выгодской (480 м) и горной Зеленской (850 м) и один в – Горганской (1200 м).

В предгорной группе популяций частота встречаемости гетерозигот ни в одном из рассмотренных локусов не превышает ожидаемой, за исключением Выгодской выборки. Повышенной долей полиморфных локусов (75,0 %) отличается Мизунская популяция на верховом вересково-сфагновом болоте (с *Calluna vulgaris*).

Таблица 2

Уровни аллозимной изменчивости популяций *Pinus sylvestris*

Популяция	N	H_o	H_e	P_{95}	A
Горные					
Горганская	29	$0,224 \pm 0,060$	$0,245 \pm 0,064$	62,5	$2,0 \pm 0,3$
Голятинская	35	$0,214 \pm 0,049$	$0,280 \pm 0,061$	62,5	$2,2 \pm 0,3$
Мшанская	35	$0,191 \pm 0,053$	$0,221 \pm 0,053$	62,5	$1,9 \pm 0,2$
Яремчанская	43	$0,283 \pm 0,064$	$0,274 \pm 0,060$	68,8	$2,3 \pm 0,3$
Зеленская	48	$0,254 \pm 0,060$	$0,241 \pm 0,055$	67,7	$2,1 \pm 0,2$
Татаровская	48	$0,227 \pm 0,051$	$0,230 \pm 0,051$	72,2	$2,2 \pm 0,3$
г. Сокол	48	$0,238 \pm 0,058$	$0,244 \pm 0,060$	63,0	$2,0 \pm 0,3$
$M_x \pm m_x$	40	$0,233 \pm 0,011$	$0,247 \pm 0,008$	65,6	$2,1 \pm 0,1$
Предгорные					
Мизунская	42	$0,241 \pm 0,048$	$0,256 \pm 0,050$	75,0	$2,1 \pm 0,3$
Выгодская	33	$0,258 \pm 0,058$	$0,251 \pm 0,057$	63,0	$2,3 \pm 0,3$
Турова дача	48	$0,257 \pm 0,060$	$0,260 \pm 0,057$	68,8	$2,2 \pm 0,3$
$M_x \pm m_x$	41	$0,252 \pm 0,006$	$0,255 \pm 0,003$	68,9	$2,2 \pm 0,1$

Примечания: N – число деревьев в выборке, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая гетерозиготность, P_{95} – доля полиморфных локусов (%) на уровне вероятности 95 %, A – среднее число аллелей на локус.

Ранее отмечена повышенная частота гетерозигот в некоторых типах экстремальных экотопов, в частности, в высокогорных местообитаниях Южного Урала, на боло-

тах Русской равнины и Западной Сибири [6; 12; 22]. Однако эта тенденция не проявилась в маргинальных популяциях на южной границе ареала *P. sylvestris* и на сфагновых болотах Западной Сибири [1] и, как показано выше, в Украинских Карпатах. Напротив, в результате сравнительного аллозимного анализа 26 маргинальных островных и 20 популяций *P. sylvestris* в центральной части ареала установлено резкое уменьшение среднего числа аллелей на локус и гетерозиготности изолятов при сокращении их площади ниже 15–20 км² [7]. Таким образом, на уровне вида подтверждена гипотеза Э. Майра [30] о гомозиготизации мелких изолированных природных популяций на границах ареалов.

Уровни генетического полиморфизма и подразделенности популяций оценивались также с помощью *F*-статистик Райта (табл. 3). Для различных локусов значения коэффициента инбридинга особей в своей выборке (F_{IS}) колеблются в пределах от 0,008 (Got-2) до 0,246 (Est-f), в среднем составляя 0,061, что означает явный дефицит гетерозигот. Коэффициент инбридинга относительно всех популяций Карпат в три раза выше ($F_{IT} = 0,129$). Это свидетельствует о весьма значительном общем инбридинге на региональном уровне.

Таблица 3

**Параметры *F*-статистик Райта в разновысотных
изолированных популяциях *Pinus sylvestris* в Карпатах**

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
6-Pgd	-0,027	0,012	0,037
Gdh	0,088	0,106	0,019
Skdh-1	0,096	0,152	0,062
Adh-1	0,021	0,088	0,068
Adh-2	0,069	0,150	0,087
Pgm	0,027	0,058	0,032
Pgm-2	-0,024	-0,003	0,020
Dia	0,100	0,164	0,071
Got-1	-0,104	0,062	0,150
Got-2	0,008	0,042	0,034
Got-3	0,034	0,145	0,114
Est-f	0,283	0,378	0,133
M_x	0,061	0,129	0,072

Для хвойных характерна относительно низкая межпопуляционная генетическая подразделенность. Подавляющая доля изменчивости, как правило, относится к внутривидовой. Так, у *Pinus sylvestris* на долю межпопуляционной изменчивости (F_{IS}) приходится в среднем лишь 2,0–3,0 % [17; 21; 24], у *P. sibirica* – 1,8–2,1 % [13], у *P. banksiana*, *P. contorta* и *P. rigida* – 1,6–2,4 % [25], у *P. mugo* – 3,6–6,9 % [7]. Степень генетической подразделенности (F_{IT}) в родах *Picea* и *Larix* несколько выше: у *Picea abies* и *P. obovata* – 3,9–7,5 % [15], у *Larix decidua* – 4,0–5,0 % [29]. Вероятно, это во многом обусловлено меньшей «летательной» способностью пыльцы этих родов.

Средняя межпопуляционная подразделенность (F_{ST}) изолятов *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах максимальна среди всех изучавшихся нами групп популяций в Северной Евразии – 7,2 % [17]. По-видимому, в условиях сильно дизъюнктивного ареала обмен генами между популяциями (по крайней мере, в течение последних нескольких тысяч лет) здесь был крайне затруднен. Величина генного потока между ними ($N_{em} = 3,2$, т. е. всего около трех мигрантов на поколение) в два–три раза ниже средних величин по ареалу вида [4]. Вероятно, это обусловлено тем, что они длительно и

надежно разобщены сообществами с доминированием других хвойных (*Picea abies*, *Abies alba*) и широколиственных видов (*Fagus sylvatica* и др.). В предгорьях Карпат межпопуляционная подразделенность в 2,5 раза ниже ($F_{ST} = 2,0\%$), чем на высоте 650–1 200 м над уровнем моря.

Генетическая дифференциация популяций

Генетические дистанции. Аллельная структура популяций *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах отчетливо дифференцирована по высотным поясам – предгорному (высота – 420–480 м н. у. м. – Выгода, Мизунь, Турова Дача) и горному (высота от 630 до 1100–1200 м н. у. м. – г. Сокол, Зеленская, Горганы, Голятин, Микуличин, Татаров, Яремча).

Карпатские горные изолированные популяции характеризуются весьма высокими индексами «интегральной репродуктивной изоляции»: 2,0–4,5, в том числе балл «горно-механической изоляции» – до 3,0 [16]. Это обусловлено совместным действием фенологической, горно-механической и дистанционной (в сочетании с «фитоценотической») форм изоляции [12].

Генетические дистанции Неи DN_{78} [33] между небольшими горными изолятами *P. sylvestris*, разобщенными хребтами и их отрогами (на расстоянии 20–100 км друг от друга), весьма значительны. Они колеблются в широких пределах – 0,015–0,054 (табл. 4), в среднем по 15 парам выборок составляя $0,021 \pm 0,005$. Этот уровень дифференциации аллелофонда популяций сосны обыкновенной примерно вдвое выше его подразделенности на равнинах Восточной Европы и Западной Сибири [2; 21]. По нашей шкале внутривидовых популяционно-генетических категорий *P. sylvestris* [17] он соответствует рангу географических групп популяций или даже географических рас. Близкие величины DN_{72} (0,015–0,032) между горными (750–1250 м н. у. м.) и предгорными (450–500 м) популяциями этого вида в том же регионе ранее получили Г. Г. Гончаренко с соавторами [20]. Следует, однако, учитывать, что подобные межпопуляционные градиенты на горных склонах, в отличие от таковых между болотными и суходольными сосняками на равнинах [12], носят характер не границы, а лишь резко выраженного «эстафетного» клина, не имеющего определенного положения на местности [10].

Межпопуляционная генетическая дифференциация предгорных изолятов *P. sylvestris* (420–450 м н. у. м.), не разобщенных горными массивами, втрое ниже ($DN_{78} = 0,006–0,007$; в среднем – $0,007 \pm 0,001$) по сравнению с горными (см. табл. 4). Это обусловлено почти полным отсутствием между ними горно-механической и фенологической изоляции, а также их на порядок меньшей, чем в горах, дистанционной (8–28 км) и интегральной (всего – 0,13–0,22) репродуктивной изоляцией.

Генетические дистанции Неи [33] между группами разновысотных предгорных (420–450 м над уровнем моря) и горных (650–1100 м) колеблются в пределах 0,010–0,027, в среднем составляя $0,017 \pm 0,004$. Эта разница несколько меньше, чем между горными популяциями, но в среднем как минимум в полтора–два раза выше, чем между стоящими на сотни и тысячи километров друг от друга популяциями сосны на Русской равнине [2; 7] или в Западной Сибири [17]. Столь значительная (во многом обусловленная фенологической репродуктивной изоляцией) дифференциация разновысотных популяций сосны сохраняется и в районе исследования, несмотря на установленный факт гидрохорного расселения по течению реки Ломницы [18].

Как показал иерархический межгрупповой анализ, средние величины дистанций Неи [33] между группами популяциями *P. sylvestris* Украинских Карпат и смежных географических стран составляют: с группами популяций Средиземноморья – 0,022,

Крыма и Западного Кавказа – 0,025, Русской равнины – 0,018, Центральной Европы – 0,014; а в среднем – 0,019. Это соответствует уровню дифференциации географических групп популяций [17]. В целом от всех других групп популяций в пределах ареала группа карпатских популяций дифференцирована на уровне географической расы ($DN_{78} = 0,025$). Ранее была установлена также разносторонняя фенотипическая специфика горных карпатских и смежных равнинных популяций *P. sylvestris* [23].

Таблица 4

Генетические дистанции Неи между популяциями *Pinus sylvestris*

Популяции (альтитуды)	Расстояние между выборками, км	DN_{72}	DN_{78}
Предгорные популяции			
Вг (480) – Мз (470)	8	0,011	0,007
Мз (470) – Тд (420)	28	0,011	0,007
Тд (420) – Вг (480)	28	0,011	0,006
$M_x \pm m$	$21,3 \pm 8,9$	$0,011 \pm 0$	$0,007 \pm 0,001$
Горные популяции			
Гг (1100) – Гл (800)	75	0,034	0,029
Гг (1100) – Зл (830)	8	0,040	0,036
Гг (1100) – Тг (860)	25	0,030	0,025
Гг (1100) – Мкч (820)	26	0,023	0,018
Гг (1100) – Яр (630)	19	0,025	0,020
Гл (800) – Зл (830)	79	0,022	0,018
Гл (800) – Тг (860)	90	0,030	0,025
Гл (800) – Мкч (820)	99	0,036	0,029
Гл (800) – Яр (630)	91	0,024	0,017
Зл (800) – Тг (860)	16	0,021	0,015
Зл (800) – Яр (630)	12	0,029	0,025
Зл (800) – Мкч (820)	15	0,029	0,023
Тг (860) – Мкч (820)	8	0,015	0,008
Тг (860) – Яр (630)	14	0,019	0,015
Яр (630) – Мкч (820)	13	0,022	0,015
$M_x \pm m$	$39,3 \pm 3,2$	$0,027 \pm 0,006$	$0,021 \pm 0,005$
Разновысотные популяции			
Тд (420) – Гг (1100)	49	0,029	0,025
Тд (420) – Яр (630)	51	0,015	0,011
Тд (420) – Гл (800)	73	0,022	0,016
Тд (420) – Тг (860)	64	0,011	0,008
Тд (420) – Зл (830)	59	0,014	0,011
Вг (480) – Гг (1100)	61	0,018	0,014
Вг (480) – Яр (630)	70	0,015	0,011
Вг (480) – Гл (800)	50	0,024	0,019
Вг (480) – Зл (830)	61	0,026	0,022
Мз (470) – Гг (1100)	65	0,024	0,020
Мз (470) – Зл (830)	64	0,028	0,024
Мз (470) – Яр (630)	71	0,023	0,019
Мз (470) – Гл (800)	50,0	0,034	0,027
$M_x \pm m$	$60,6 \pm 6,9$	$0,021 \pm 0,005$	$0,017 \pm 0,004$

Примечания: DN_{72} – по Nei [32]; DN_{78} – по Nei [33]; в скобках – высота над уровнем моря (м).

Кластерный анализ по методу UPGMA (рис. 2) выявил две группы популяций, которые обладают специфичным генофондом и отчетливо дифференцированы. К первой группе относятся «микроэволюционно молодые», по-видимому, появившиеся

лишь в среднем голоцене (всего 6–8 тыс. лет назад) горные изоляты – Гг, Гл, Зл, Ск, занимающие верхние высотные уровни (850–1100 м над уровнем моря). В другую группу входят «коренные», пережившие фазу Валдая [31], предгорные популяции (Вг, Мз, Тд), расположенные на высоте от 450 до 630 м над уровнем моря (см. рис. 1). Остальные популяции (Яр, Мкч, Тт) занимают как по рельефу, так и по аллельной структуре промежуточное положение.

Одним из ведущих факторов столь значительной дивергенции разновысотных изолятов *P. sylvestris* в Украинских Карпатах, наряду с механическим задержанием потоков пыльцы сосны горными хребтами (в сочетании с лесным покровом на них), является фенологическая репродуктивная изоляция. Она достигает 100 % при разности высот местообитаний сосны свыше 400 м [17]. По-видимому, меньшую роль на сравнительно небольших расстояниях, характерных для региона Карпат (10–100 км), играет фактор дистанционной изоляции. Множественный корреляционный анализ показал, что коэффициент общей корреляции R генетической дистанции DN_{78} с дистанционной, фенологической и горно-механической репродуктивной изоляцией всех 11 изучавшихся карпатских популяций *P. sylvestris* составил 0,80 ($p < 0,001$). Большая часть общей дисперсии DN_{78} приходится на долю фактора горно-механической изоляции ($r_m = 0,65$), меньшая – на фенологическую ($r_{ph} = 0,49$), а влияние дистанционной изоляции на данном объекте не выявляется ($r_d = -0,09$).

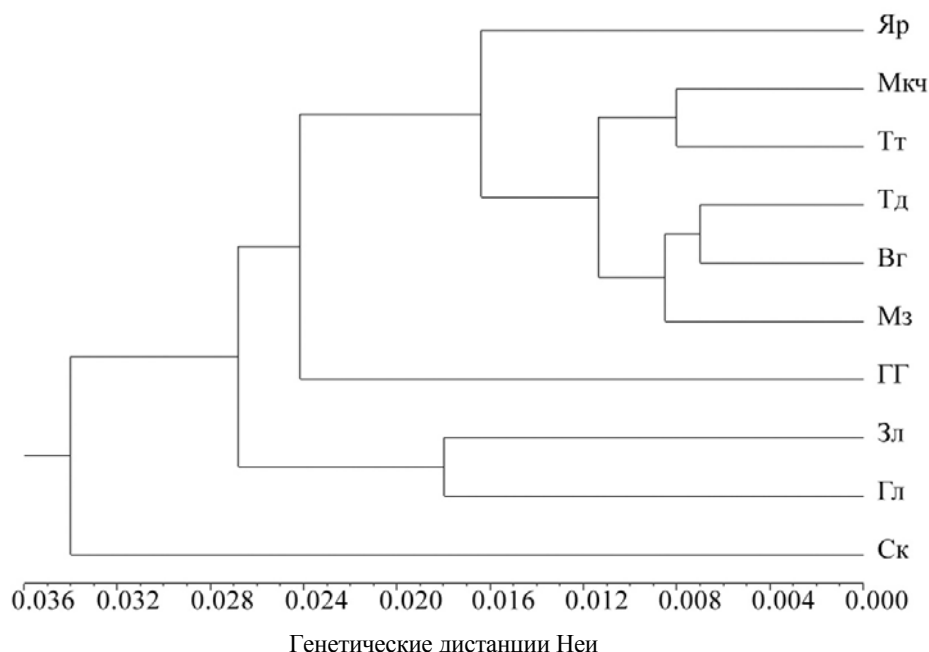


Рис. 2. Дендрограмма генетических дистанций Неи [33]:
цифры популяционных выборок см. в табл. 1

Градиент генетической дистанции Неи (ГГД), [32] между двумя предгорными выборками (Тд и Вг), расположенными на высоте 420–450 м н. у. м. на расстоянии 28 км друг от друга, составляет $28 \cdot 10^{-5}$ (рис. 3). В то же время ГГД между предгорной Туровой Дачей и находящейся на таком же расстоянии от нее небольшой (22 га) изолированной популяцией на горе Сокол (около 900 м н. у. м.), отражающий скорость изменения структуры генофонда популяций вдоль высотного градиента, в три раза больше ($87 \cdot 10^{-5}$).

Популяции смежных речных бассейнов. Разновысотные популяции сосны обыкновенной, произрастающие в пределах одного речного бассейна, обладают значительной общностью генофонда. В долинах рек происходит непрерывная миграция семян в направлении от истоков рек к устью. Большая часть семян сосны с крылатками удерживается на плаву как минимум до 6–7 суток, а свыше 20 % – 12 суток [3; 18]. Теоретически за это время при средней скорости течения 1–2 м/с они могут уплыть на расстояние до 500–700 км. Наши наблюдения в пойме р. Ломницы выявили факт гидрохорной миграции семян *Pinus sylvestris* и *Picea abies* по течению этой реки на расстояние не менее 17–20 км [18].

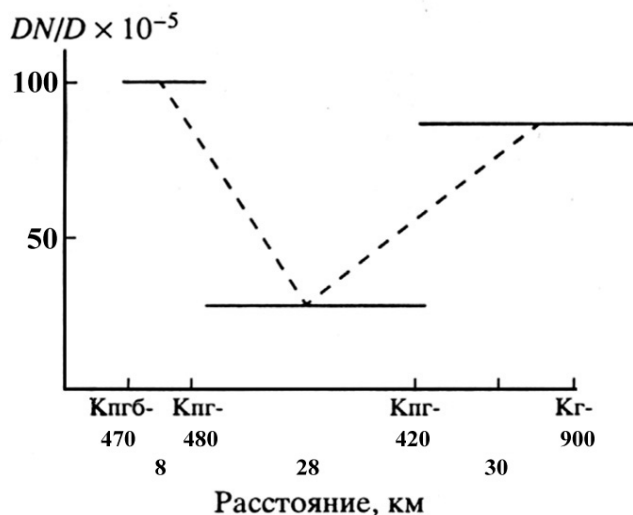


Рис. 3. Градиенты генетических дистанций Неи [32] между популяциями *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах: Кпгб-470 – Мизунская предгорная болотная; Кпг-480 – Выгодская предгорная; Кпг-420 – предгорная Турова дача; Кг-900 – горная, г. Сокол

В то же время в различных даже смежных близко расположенных (10–20 км) бассейнах горных рек гидрохорные потоки генов резко изолированы водоразделами. При этом в поймах горных рек с глубоко врезанными каньонообразными долинами гидрохорная изоляция миграционных потоков семян сочетается с действием горно-механической репродуктивной изоляции (потоков пыльцы).

На северо-восточном макросклоне Карпат группы популяций сосны обыкновенной, произрастающие в смежных долинах рек Свичи, Ломницы, Быстрицы-Надворнянской и Прута, разделены отрогами хребтов высотой от 100 до 800–1 000 м. Средняя генетическая дистанция DN_{78} между горными популяциями бассейнов этих рек (Ск, Зл, Тт), расположенными примерно на одной высоте над уровнем моря (850–900 м), составляет 0,025, а между предгорными (Тд, Вг) – 0,007 (см. табл. 4), между группами выборок из разных речных бассейнов – 0,017. По нашей шкале [17] это соответствует рангу географических групп популяций. При этом междолинная дифференциация популяций *P. sylvestris*, связанная с их горно-механической репродуктивной изоляцией (в сочетании с водораздельной изоляцией гидрохорных миграционных потоков семян), в среднем равна генетической дистанции Неи 0,017 (см. табл. 4). Иногда она может превышать их высотную дифференциацию (например, 0,008–0,016 между Туровой Дачей – Выгодой и Татаровым – Микуличиным), обусловленную главным образом фенологической репродуктивной изоляцией.

Выводы

1. Длительно обособленные друг от друга горно-механической и фенологической (в меньшей мере дистанционной) репродуктивной изоляцией мелкие горные популяции *Pinus sylvestris* L. в Украинских Карпатах характеризуются пониженной гетерозиготностью, в 2,5 раза большей генетической подразделенностью ($F_{ST} = 7,2\%$) по сравнению с предгорными, и дефицитом гетерозигот, что свидетельствует об их инбридинге.

2. В связи с различиями в репродуктивной изоляции горных популяций генетические дистанции Ней между ними широко варьируемы (0,008–0,036), в среднем составляя $0,021 \pm 0,005$, что в три раза больше, чем между предгорными популяциями ($0,007 \pm 0,001$).

3. Кластерный анализ показал отчетливое геногеографическое подразделение карпатских популяций *P. sylvestris* на две группы: горную (на высоте 630–1 100 м н. у. м.) и предгорную (420–480 м н. у. м.), границу между которыми можно условно провести на высоте 500 м н. у. м.

4. Средняя генетическая дистанция между группами горных и предгорных популяций составляет $0,017 \pm 0,004$, что в полтора–два раза больше, чем между предгорными популяциями в Карпатах и удаленными на сотни километров друг от друга популяциями на Русской равнине.

5. Дифференциация между группами популяций, произрастающих в смежных долинах рек северо-восточного макросклона Украинских Карпат, изолированных отрогами хребтов ($DN_{78} = 0,017$), равна, а иногда выше таковой между разновысотными группами популяций, соответствуя рангу географических групп популяций.

6. В связи с выявленными особенностями аллозимно-генетической структуры, полиморфизма и дифференциации популяций *P. sylvestris* в Украинских Карпатах, а также с учетом их фенотипической специфики, имеются достаточные основания для выделения карпатской горной географической расы *P. sylvestris* L. – var. *carpatica* Klika.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 08-04-00007 и Программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Список литературы

1. **Генетическая** дифференциация болотных и сухолюбивых популяций сосны обыкновенной в Западной Сибири / И. В. Петрова, С. Н. Санников, С. М. Рябоконь и др. // Экология. – 1989. – № 6. – С. 39–44.
2. **Генетическая** дифференциация популяций сосны обыкновенной в Карпатах и на Русской равнине / С. Н. Санников, В. Л. Семериков, И. В. Петрова, Т. В. Филиппова // Экология. – 1997. – № 3. – С. 139–142.
3. **Геногеографическая** дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. на Русской равнине / С. Н. Санников, И. В. Петрова, Е. В. Егоров и др. // Наука о лесе XXI века. Матер. междунар. науч.-практич. конф., посвящ. 80-летию Ин-та леса НАН Беларуси. – Гомель, 2010. – С. 29–32.
4. **Гончаренко Г. Г.** Исследование генетической структуры и уровня дифференциации у *Pinus sylvestris* L. в центральных и краевых популяциях Восточной Европы и Сибири / Г. Г. Гончаренко, А. Е. Силин, В. Е. Падутов // Генетика. – 1993. – Т. 29, № 12. – С. 2019–2037.
5. **Градиентный** геногеографический анализ популяций *Pinus sylvestris* L. в Европе / С. Н. Санников, И. В. Петрова, Н. С. Санникова, Т. В. Филиппова // Экология. – 2005. – № 6. – С. 415–420.
6. **Духарев В. А.** Распределение деревьев по аллельному составу // Особенности формирования популяций сосны обыкновенной. – М.: АН СССР, 1984. – С. 81–86.
7. **Инсуляризация** и полиморфизм островных маргинальных популяций *Pinus sylvestris* L. / С. Н. Санников, И. В. Петрова, Н. С. Санникова и др. // Экология. – 2011. – (в печати).

8. **Корочкин Л. И.** Генетика изоферментов / Л. И. Корочкин, О. Л. Серов, А. И. Пудовкин. – М. : Наука, 1977. – 275 с.
9. **Коршиков И. И.** Высотная дифференциация горных популяций видов семейства Pinaceae в Украинских Карпатах и Крыму // Ботан. журн. – 2005. – Т. 90, № 9. – С. 1412–1420.
10. **Малиновский К. А.** О границах природных популяций растений / К. А. Малиновский, И. В. Царик, Г. Г. Жилиев // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 1. – С. 46–58.
11. **О фенологической** изоляции и генетической дифференциации разновысотных популяций сосны обыкновенной в Карпатах / С. Н. Санников, И. В. Петрова, В. А. Духарев и др. // Лесная генетика, охрана, воспроизводство и рациональное использование генетических ресурсов. Матер. междунар. симпоз. – Уфа, 1994. – Ч. 1. – С. 47–57.
12. **Петрова И. В.** Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной / И. В. Петрова, С. Н. Санников. – Екатеринбург : УрО РАН, 1996. – 159 с.
13. **Политов Д. В.** Характеристика генофондов популяций кедровых сосен по совокупности изоферментных локусов / Д. В. Политов, К. В. Крутовский, Ю. П. Фалтухов // Генетика. – 1992. – Т. 28, № 1. – С. 93–114.
14. **Популяционно-генетическая** изменчивость сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в основных лесорастительных районах Украины / И. И. Коршиков, Л. А. Калафат, Я. В. Пирко и др. // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 2. – С. 216–228.
15. **Путенихин В. П.** Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье. Популяционно-генетическая структура / В. П. Путенихин, З. Х. Шигапов, Г. Г. Фарукшина. – М. : Наука, 2005. – 180 с.
16. **Санников С. Н.** Изоляция и типы границ популяций у сосны обыкновенной // Экология. – 1993. – № 1. – С. 4–11.
17. **Санников С. Н.** Дифференциация популяций сосны обыкновенной / С. Н. Санников, И. В. Петрова. – Екатеринбург : УрО РАН, 2003. – 248 с.
18. **Санников С. Н.** Гипотеза гидрохорного раселения популяций хвойных древесных растений / С. Н. Санников, Н. С. Санникова // Экология. – 2007. – № 2. – С. 83–87.
19. **Тимофеев-Ресовский Н. В.** Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. – М. : Наука, 1973. – 278 с.
20. **Уровень** генетической изменчивости и дифференциации у сосны обыкновенной в природных популяциях Украинских Карпат / Г. Г. Гончаренко, Р. Т. Волосянчук, А. Е. Силян, Р. М. Яцык // Докл. АН Белоруссии. – 1995. – Т. 39, № 1. – С. 71–76.
21. **Феногеногеография** популяций сосны обыкновенной на Урале / Т. В. Филиппова, С. Н. Санников, И. В. Петрова, Н. С. Санникова. – Екатеринбург : УрО РАН, 2006. – 123 с.
22. **Янбаев Ю. А.** Анализ генетической структуры природных популяций сосны обыкновенной Южного Урала: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Минск, 1989. – 16 с.
23. **Яцык Р. М.** О популяционной изменчивости сосны обыкновенной реликтового происхождения // Лесоводство и агролесомелиорация. – К., 1977. – Вып. 48. – С. 21–25.
24. **Allozyme variation** in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Sweden / U. Gullberg, R. Yazdani, D. Rudin, N. Ryman // Silvae Genet. – 1985. – Vol. 34, N 6. – P. 193–201.
25. **Dancik B. P.** Allozyme variability and evolution of lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *latifolia*) in Alberta / B. P. Dancik, F. C. Yeh // Canad. J. Genet. Cytol. – 1983. – Vol. 25. – P. 57–64.
26. **Dobzhansky N.** Genetics of the evolutionary process. – New York : Columbia Univ. Press, 1970. – 505 p.
27. **Genetic** differentiation of populations of *Pinus mugo* Turra and *Pinus sylvestris* L. in the Ukrainian Carpathians and Swiss Alpen / S. Sannikov, F. Schweingruber, E. Egorov, T. Parpan // Russian Ecology. – 2011. – (in press).
28. **Hamrick J. L.** Relationships between life hystory characteristics and electro-phoretically detectable genetic variation in plants / J. L. Hamrick, Y. B. Linhart, J. B. Mitton // Am. Rev. Ecol. Syst. – 1979. – Vol. 10. – P. 173–200.

29. **Lewandowski A.** Levels and patterns of allozyme variation in some European larch (*Larix decidua*) populations / A. Lewandowski, L. Meinartowicz // *Hereditas* (Landskrona). – 1991. – Vol. 115, N 3. – P. 221–226.
30. **Mayr E.** Animal species and evolution. – New York : Harvard Univ. Press, 1963. – 797 p.
31. **Meinartowicz L.** Genetic differentiation among Scots pine populations from the lowland and the mountains in Poland / L. Meinartowicz, F. Bergmann // *Lecture Notes in Biomathematics, population Genetics in Forestry* / Ed. H. R. Gregorius. – New York : Springer Verlag, 1985. – Vol. 60. – P. 253–256.
32. **Nei M.** Genetic distance between populations // *Amer. Naturalist*. – 1972. – Vol. 106. – P. 283–292.
33. **Nei M.** Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. – 1978. – Vol. 89. – P. 583–590.
34. ***Pinus sylvestris* L.** populations from the Rodopi mountains / P. Zhelev, R. Longauer, L. Paule, D. Gömory // *Nauka-Zagorata*. – 1994. – Vol. 31, N 3. – P. 68–76.
35. **Shuster V. S.** Gene flow in limber pine: Evidence from pollination phenology and genetic differentiation along an elevational transect / V. S. Shuster, D. L. Alles, J. B. Mitton // *Am. J. Bot.* – 1989. – Vol. 76, N 9. – P. 1395–1403.
36. **Sneath P. H.** Numerical taxonomy / P. H. Sneath, R. R. Sokal. – San Francisco : W. H. Freeman and Co, 1973. – 573 p.
37. **Swofford D. L.** Biosys-1: a Fortran program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics / D. L. Swofford, R. B. Selander // *Heredity*. – 1981. – Vol. 72. – P. 281–283.
38. **Wright S.** Variability within and among natural populations // *Evolution and the Genetics of Populations*. – Chicago; London : Chicago University Press, 1978. – Vol. 4. – P. 89–103.

Надійшла до редколегії 21.01.2011