

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ СОСНЫ КЕДРОВОЙ СИБИРСКОЙ (*Pinus sibirica* Du Tour) В ПРЕДУРАЛЬЕ И НА УРАЛЕ

© 2025 г. Е. А. Петрова^{1,*}, М. М. Белоконь^{2,**}, Ю. С. Белоконь², Е. А. Мудрик²,
О. Е. Валуйских³, С. Н. Горошкович¹, Д. В. Политов²

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем Сибирского отделения Российской академии наук,
Томск, 634055 Россия

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук,
Москва, 119991 Россия

³Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
Сыктывкар, 167982 Россия
*e-mail: e_a_petrova@mail.ru
**e-mail: belokon@vigg.ru

Поступила в редакцию 11.07.2024 г.

После доработки 10.09.2024 г.

Принята к публикации 12.09.2024 г.

С помощью анализа аллозимных генотипов взрослых растений изучена генетическая изменчивость сосны кедровой сибирской, *Pinus sibirica* Du Tour, в западной части ареала. Установлено, что предуральские и уральские популяции обладают сходными паттернами генетической изменчивости и объединяются в две близкие группы, отличающиеся от популяции из Западной Сибири. Параметры внутрипопуляционного разнообразия изученных выборок в западной части ареала оказались ниже, чем в центральной, согласно ранее полученным данным. Клинальный характер изменчивости по некоторым аллозимным локусам, по-видимому, может отражать процессы расселения вида в северо-западном направлении из уральского рефугиума и быть результатом адаптации популяций к климатическим условиям Предуралья и Урала. Современная динамика ареала *P. sibirica* обусловлена антропогенным влиянием и климатическими изменениями, которые вызывают фрагментацию западной границы распространения вида и могут приводить к исчезновению отдельных островных популяций.

Ключевые слова: сосна кедровая сибирская, *Pinus sibirica*, аллозимы, генетическая изменчивость, дифференциация популяций.

DOI: 10.31857/S0016675825020054 **EDN:** UVNGSM

Большинство лесных древесных растений характеризуются высоким уровнем внутривидовой генетической изменчивости, более 90% которой сосредоточено в пределах популяций, а уровень их генетической дифференциации зависит от многих факторов, в том числе от положения популяции относительно границы ареала [1, 2]. Согласно гипотезе “центр–периферия”, маргинальные популяции генетически обеднены и более подвержены деградации (с последующим вымиранием) по сравнению с популяциями из центральной части ареала, так как они произрастают в менее благоприятных условиях и, как правило, имеют меньшую эффективную численность [3, 4]. Данную гипотезу подтверждают исследования хвойных растений, в частности сосны жесткой, *Pinus rigida* Mill

[5], сосны скрученной, *Pinus contorta* Douglas ex Loudon [3], и дугласии, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco [6]. Однако в ряде случаев периферические популяции сохраняют уровень изменчивости, свойственный популяциям из центральной части ареала, что продемонстрировано на примере ели европейской, *Picea abies* (L.) Karst [7], ольхи красной, *Alnus rubra* Bong [8], сосны веймутовой, *Pinus strobus* L. [9], и ели черной, *P. mariana* Mill. [10]. Это может объясняться особенностями репродуктивной системы видов, притоком генетического материала из основной части ареала в периферические популяции (неполная изоляция), их сравнительно молодым возрастом (расширение ареала) [11], а также различиями в происхождении маргинальных насаждений.

Сосна кедровая сибирская, или кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour), является одним из лесообразующих видов boreальной зоны Евразийского континента. Как и другие boreальные виды, кедр сибирский встречается в широком спектре эколого-фитоценотических условий. Его ареал простирается от горных систем Южной Сибири до Полярного круга и от границы вечной мерзлоты на востоке до Урала и северо-востока европейской части России на западе [12]. В отличие от северной, южной и восточной границ распространения кедра сибирского, за пределами которых климатические условия препятствуют росту и возобновлению вида, западная граница не является климатической в прямом смысле, поскольку культуры кедра растут и плодоносят в Предуралье и европейской части России [13–15]. Климатические и эдафические условия на севере Восточно-Европейской равнины благоприятны для произрастания кедра сибирского, однако его распространению препятствуют конкуренция с елью и другими хвойными и покрытосеменными древесными видами [16, 17]. В естественных насаждениях кедр сибирский встречается на Урале от зоны северной тайги до границы Среднего и Южного Урала (южная тайга). В Предуралье его ареал занимает территорию, ограниченную с севера 66°20' с. ш. (островное местонахождение в бассейне р. Усы), и охватывает почти всю таежную зону в пределах Республики Коми [18]. Западный предел сплошного распространения кедра сибирского ограничен верховьями р. Вычегды (около 53° в. д.), но в виде "островов" кедр встречается вплоть до ее низовий (около 47° в. д.) [19]. В горах Среднего Урала популяции кедра с высокой численностью обнаружены лишь в районе Висимского заповедника, около 57°30' с. ш. В горах Северного и Приполярного Урала *P. sibirica* может занимать доминирующее положение в составе насаждений, поскольку конкурирующие виды – ель и пихта – уступают кедру из-за своих биологических особенностей. Насаждения с преобладанием кедра находятся на территории Печоро-Илычского заповедника и Национального парка "Югыд ва". Для охраны мест произрастания вида близ северной и западной границ распространения создана сеть заказников и памятников природы регионального значения [20]. В Зауралье сибирская кедровая сосна часто встречается на заболоченных равнинах. Северная граница ареала в Зауралье проходит южнее Полярного круга (около 67° с. ш.). Южные пределы распространения кедра в Зауралье примерно совпадают с линией, разделяющей подзоны южной тайги и предлесостепных сосново-березовых лесов. В горах южная граница распространения кедра на Урале проходит вблизи г. Екатеринбурга (56°50' с. ш.) [18]. Одиночные деревья проникают на юг значительно дальше, до 55°47' с. ш. [21].

Несмотря на достаточно подробные популяционно-генетические исследования сибирской кедровой сосны из центральной части ареала (Западно-Сибирская равнина), горных и предгорных кедровников Алтая и Саян [22–28], популяции западной границы распространения вида остаются недостаточно изученными. Авторы недавних молекулярно-генетических исследований предполагают существование уральского плейстоценового рефугиума *P. sibirica* наряду с тремя другими (Кузнецкий Алатау, Алтай – Западный Саян, Восточный Саян) [29, 30]. Однако в перечисленных публикациях число изученных популяций из западной части ареала очень мало, что не позволило в достаточной мере оценить их генетическое разнообразие. Мы предприняли анализ генетической изменчивости, подразделенности и дифференциации популяций сосны кедровой сибирской в Предуралье и на Урале с целью выяснить, являются ли популяции западной границы ареала генетически гомогенными и наблюдается ли в них обеднение генетического разнообразия по сравнению с зоной оптимума.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования были девять выборок взрослых деревьев кедра сибирского Предуралья, Урала и Зауралья (рис. 1, табл. 1). В качестве внешней группы для сравнения популяционно-генетических параметров в исследование включили насаждение с юго-востока Западно-Сибирской равнины (Баталино). Места сбора представляли собой зрелые естественные насаждения тех типов леса, где доля кедра максимальная для данного региона. Материалом для генетического анализа послужили вегетативные ткани – покоящиеся почки деревьев, собранные в ходе экспедиционных исследований с 2001 по 2020 г.

Для получения информации о генетической изменчивости популяций проводили генотипирование особей методом электрофореза аллозимов в 13%-ном крахмальном геле с использованием двух буферных систем: морфолин-цитратной, pH 7.8 [31], и трис-ЭДТА-боратной, pH 8.6 [32]. Для электрофореза использовали экстракти покоящихся вегетативных почек, гомогенизованных в экстрагирующем буфере: 0.05 М трис-HCl, pH 7.7, с добавлением растворимого поливинилпирролидона-40 (3%), β-меркаптоэтанола (0.05%) и нерастворимого поливинилпирролидона (Polyclar AT, Serva) в объеме, равном объему пробы. Гистохимическое окрашивание проводили согласно стандартным методикам с незначительными модификациями [33]. В анализ были включены 24 локуса, кодирующих 15 изоферментных систем: алкогольдегидрогеназу (ADH, 1.1.1.1), формиатдегидрогеназу (FDH, 1.2.1.2), флуоресцентную эстеразу (FE, 3.1.1.1), глутаматдегидрогеназу (GDH, 1.4.1.2-4), глутаматоксалоацетаттрансаминазу (GOT, 2.6.1.1),

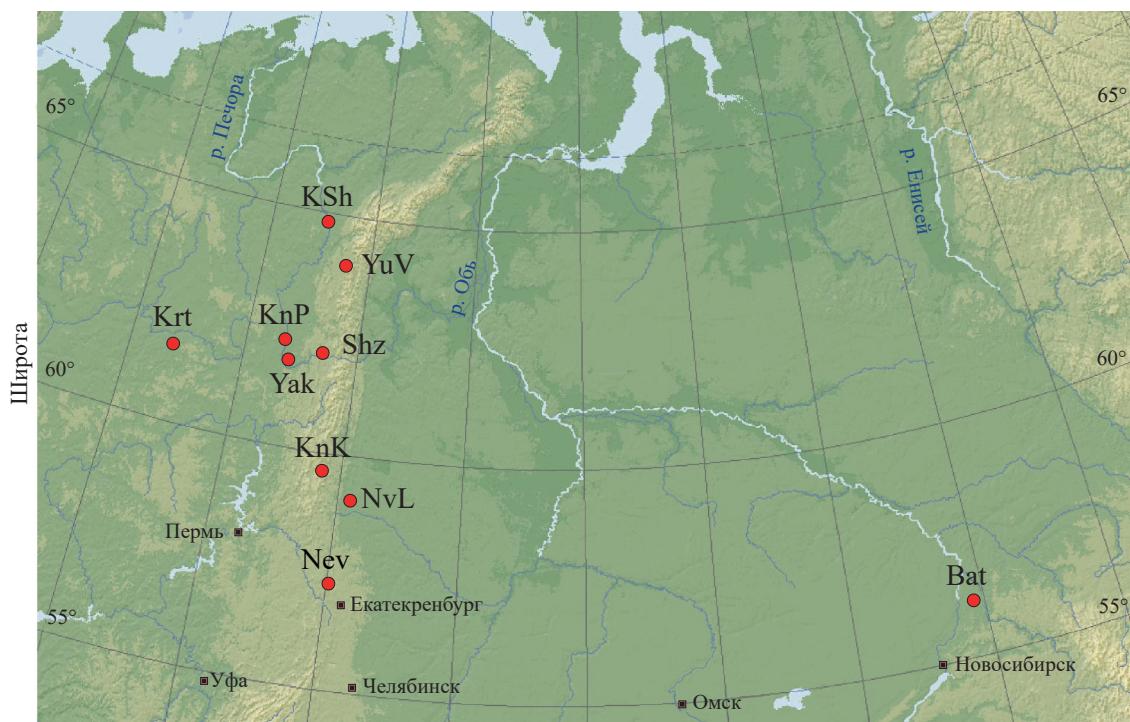


Рис. 1. Локализация изученных выборок сибирской кедровой сосны.

Таблица 1. Географическое положение, природные условия и численности исследованных выборок (N) сибирской кедровой сосны

Название выборки	Код выборки	N	Физико-географическая область	Природная зона	Высота над ур. моря, м	Географические координаты
Кедровый Шор	KSh	36	Предуралье	Предлесотундра	122	64°48' с. ш. 57°32' в. д.
Югыд ва	YuV	29	Приполярный Урал	Северная тайга	218	63°58' с. ш. 58°47' в. д.
Комсомольск-на-Печоре	KnP	31	Предуралье	Средняя тайга	113	62°14' с. ш. 56°36' в. д.
Шежим	Shz	61	>>	>>	173	62°05' с. ш. 58°25' в. д.
Якша	Yak	53	>>	>>	148	61°49' с. ш. 56°51' в. д.
Корткерос	Krt	35	>>	>>	175	61°37' с. ш. 51°50' в. д.
Конжаковский Камень	KnK	20	Северный Урал	Северная тайга	880	59°37' с. ш. 59°08' в. д.
Новая Ляля	NvL	17	Зауралье	Средняя тайга	100	59°05' с. ш. 60°28' в. д.
Невьянск	Nev	14	Средний Урал	>>	481	57°15' с. ш. 60°01' в. д.
Баталино	Bat	30	Западно-Сибирская равнина	Южная часть южной подзоны тайги	143	56°14' с. ш. 84°30' в. д.

изоцитратдегидрогеназу (IDH, 1.1.1.42), лейцинаминопептидазу (LAP, 3.4.11.1), малатдегидрогеназу (MDH, 1.1.1.37), менадионредуктазу (MNR, 1.6.99.2), фосфоенолпирваткарбоксилазу (PEPCA, 4.1.1.31), фосфоглюкоизомеразу (PGI, 5.3.1.9), 6-фосфоглюконатдегидрогеназу (PGD, 1.1.1.44), фосфоглюкомутазу (PGM, 5.4.2.2), шикиматдегидрогеназу (SKDH, 1.1.1.25) и супероксиддисмутазу (SOD, 1.15.1.1). Множественные зоны активности и соответствующие им генные локусы обозначались сокращенными названиями ферментов и нумеровались в порядке убывания электрофоретической подвижности белковых продуктов от анода к катоду. Аллели каждого локуса маркировали соответственно их подвижности относительно частого аллеля, который обозначался как 100. Генный контроль изоферментных систем сибирской кедровой сосны и близких видов сосен секции *Strobus* подробно описан ранее в ряде работ [26, 34–37].

На основании матрицы многолокусных генотипов особей в программе GenAlEx 6.502 [38, 39] были рассчитаны частоты аллелей изоферментных локусов и основные параметры генетической изменчивости популяций: среднее число аллелей на локус (N_A), значения ожидаемой (H_E) и наблюдаемой (H_O) гетерозиготности, доля полиморфных локусов по 99 и 95%-ным критериям (P_{99} и P_{95} соответственно) и индекс фиксации (коэффициент инбридинга) F . С помощью χ^2 -теста проведено сравнение наблюдаемого распределения генотипов с ожидаемым в соответствии с равновесием Харди–Вайнберга. Тест на гетерогенность аллельных частот между выборками проводили в программе POPGENE 1.32 [40].

Оценку подразделенности популяций (F -статистики [41]), межпопуляционную дифференцию (генетические дистанции Нея D_N [42]), а также корреляцию генетических дистанций с географическими (тест Мантела [43]) проводили в программе GenAlEx 6.502. Корреляционный анализ связь частот аллелей аллозимных локусов и значений главной координаты с географическими координатами выборки (коэффициент ранговой корреляции Спирмена, R) и построение дендрограммы генетических расстояний по методу невзвешенных парногрупповых средних (UPGMA) проводили в пакете Statistica 5.0 [44]. Популяционную структуру изученных выборок оценивали с помощью алгоритма байесовской кластеризации в программе STRUCTURE v2.3.4 [45]. Для каждого предполагаемого значения K (от 2 до 9) было проведено пять независимых реплик симуляций с количеством итераций 100000 и предшествующим периодом “разогрева” в 10000 итераций. Мы использовали модель происхождения Admixture и коррелированных частот аллелей (correlated allele frequency), что обусловлено типом исходных данных [46]. Оценку оптимального числа K по методу Эванно [47] и

визуализацию результатов осуществляли при помощи веб-сервиса CLUMPAK [48].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе исследования нами были установлены генотипы 326 деревьев кедра сибирского по 24 аллозимным локусам, кодирующими 15 ферментных систем. Полностью мономорфными в исследованных популяциях оказались локусы *Gdh*, *Got-3*, *Idh*, *Mdh-1*, *6-Pgd-2*, *6-Pgd-3*, *Pgi-1*, *Sod-2*, *Mnr* и *Perca*. Локус *Lap-2* мономорфен в популяциях Урала и Предуралья, полиморфизм выявлен только в популяции Баталино. Частоты аллелей изменчивых изоферментных локусов приведены в табл. 2. Частота редких аллелей по локусам *Fdh*, *Got-1*, *Got-2*, *Mdh-2* и *Skdh-2* в уральских популяциях не превышала 5%. Локусы *Adh-1*, *Fest-2*, *Lap-3*, *Pgi-2*, *Pgm-1* и *Skdh-1* характеризовались высокими частотами альтернативных аллелей и разнообразием генотипов. Доля полиморфных локусов по 99%-ному критерию для кедра сибирского, произрастающего в Уральском регионе, составила 58.33%, по 95%-ному критерию – 37.5%. Среднее число аллелей на локус (N_A) для вида в Уральском регионе составляло 1.36. В отдельных выборках N_A варьировало от 1.29 (KnK) до 1.42 в Yak и YuV.

Результат χ^2 -теста на гетерогенность аллельных частот девяти выборок Уральского региона показал, что они различаются по шести полиморфным локусам (*Adh-1*, *Fest-2*, *Pgi-2*, *Pgm-2*, *Skdh-2*, *Sod-3*). Для всех исследованных выборок χ^2 -тест выявил значимую гетерогенность аллельных частот по 10 полиморфным локусам, кроме *Got-1*, *Got-2*, *Lap-3* и *Pgm-1*.

В целом по полиморфным локусам, за исключением *Fest-2* и *Skdh-1*, наиболее распространенные аллели оказались общими для изученных популяций. При детальном рассмотрении разнообразия по локусу *Fest-2* обнаружилось, что аллель *Fest-2¹²⁷* преобладает в большинстве предуральских популяций и в Невьянске. В трех уральских популяциях, так же как в популяции Баталино, наиболее частым был аллель *Fest-2¹⁰⁰*. В популяции Югыд ва оба аллеля встречались с равной частотой. Аллель *Skdh-1¹⁰⁰*, частый во всех западных выборках, немного уступал по встречаемости аллелю *Skdh-1¹⁰⁴* в Баталино.

При анализе корреляций частот аллелей полиморфных локусов и пространственного положения популяций обнаружена достоверная связь частот аллелей локуса *Skdh-1* с географической широтой и долготой. Частота аллеля *Skdh-1¹⁰⁴* уменьшалась с продвижением на север ($R = -0.842$, $p = 0.002$) и увеличивалась с возрастанием восточной долготы места происхождения выборки ($R = 0.709$, $p = 0.022$). С увеличением северной широты возрастала частота аллеля *Skdh-1¹⁰⁰* ($R = 0.709$, $p = 0.022$). Также с

Таблица 2. Частоты аллелей полиморфных аллозимных локусов в популяциях сибирской кедровой сосны

Локус	Аллель	Кедровый Шор	Ютыда	Комсомольск-на-Печоре	Шежим	Якша	Корткерос	Конжаковский Камень	Новая Ляля	Невьянск	Батагино
<i>Adh-1</i>	100	0.764	0.804	0.731	0.829	0.800	0.571	0.775	0.500	0.821	0.717
	93	0.236	0.196	0.269	0.171	0.200	0.429	0.225	0.500	0.179	0.283
<i>Fdh</i>	100	1	0.982	0.981	1	1	1	1	1	1	0.933
	20	0	0.018	0.019	0	0	0	0	0	0	0.067
<i>Fest-2</i>	127	0.444	0.500	0.919	0.762	0.698	0.779	0.200	0.382	0.750	0.433
	100	0.556	0.500	0.081	0.238	0.302	0.221	0.800	0.618	0.250	0.567
<i>Got-1</i>	107	0	0	0	0	0.009	0	0	0	0	0
	100	1	1	1	1	0.991	1	1	1	1	1
<i>Got-2</i>	100	1	1	1	0.984	0.991	1	1	1	0.964	1
	75	0	0	0	0.016	0.009	0	0	0	0.036	0
<i>Lap-2</i>	105	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.150
	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.850
<i>Lap-3</i>	100	0.958	0.966	0.983	0.918	0.991	0.900	0.950	0.971	0.893	0.917
	87	0.042	0.034	0.017	0.082	0.009	0.100	0.050	0.029	0.107	0.083
<i>Mdh-2</i>	100	1	0.983	0.983	1	1	1	1	1	1	0.950
	95	0	0.017	0	0	0	0	0	0	0	0
	88	0	0	0.017	0	0	0	0	0	0	0.050
<i>Pgi-2</i>	126	0	0	0	0	0	0	0	0.029	0	0
	115	0.153	0.340	0.226	0.082	0.098	0.029	0.125	0.147	0.179	0.083
	100	0.847	0.660	0.774	0.918	0.902	0.971	0.875	0.824	0.821	0.917
<i>Pgm-1</i>	100	0.778	0.820	0.776	0.820	0.821	0.886	0.800	0.794	0.750	0.850
	96	0.222	0.180	0.224	0.180	0.179	0.114	0.200	0.206	0.250	0.150
<i>Pgm-2</i>	107	0	0.080	0	0	0	0	0	0	0	0
	100	1	0.920	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Skdh-1</i>	114	0	0	0	0	0.009	0	0	0	0.036	0.050
	104	0.097	0	0.074	0.112	0.170	0.086	0.125	0.206	0.393	0.433
	100	0.778	0.885	0.815	0.871	0.774	0.857	0.800	0.765	0.571	0.417
	95	0.125	0.115	0.111	0.009	0.047	0.057	0.075	0.029	0	0.100
	91	0	0	0	0.009	0	0	0	0	0	0
<i>Skdh-2</i>	110	0.031	0	0	0	0	0.023	0	0	0.036	0.117
	100	0.969	1	1	1	1	0.977	1	1	0.964	0.883
<i>Sod-3</i>	100	1	0.925	1	1	1	1	1	1	1	0.967
	60	0	0.075	0	0	0	0	0	0	0	0.033

возрастанием восточной долготы уменьшалась частота аллеля *Fest-2¹²⁷* ($R = -0.709, p = 0.021$).

Значения параметров генетической изменчивости в изученных популяциях приведены в табл. 3. Популяция из Западной Сибири (Bat) превосходила уральские популяции по всем показателям. Среднее число аллелей на локус (N_A) в западных популяциях варьировало от 1.29 до 1.42, доля полиморфных локусов по 99%-ному критерию (P_{99}) – от 25 до 41.7%. Максимальное значение P_{99} и N_A выявлено в популяции Югыда (YuV) из Приполярного Урала. Следует отметить, что только в этой выборке встречаются редкие аллели по локусам *Mdh-2*, *Pgm-2* и *Sod-3*. Самые низкие показатели аллельного разнообразия отмечены для выборки KnK.

Максимальное значение средней наблюдаемой гетерозиготности H_O (0.101) отмечено в популяции Невьянск (Nev), самой южной из уральских; минимальное (0.055) – для выборки Корткерос (Krt) с западной границы современного ареала сибирской кедровой сосны. Значения H_O выше среднего по Уралу (0.076) установлены для популяций

KSh (0.085), YuV (0.099) и Nev (0.101). Предуральские выборки (KnP, Shz, Yak) и среднеуральская выборка (NvL) характеризовались значениями наблюдаемой гетерозиготности от 0.062 до 0.079. Наблюдаемая гетерозиготность положительно связана с географической долготой популяции как при расчете исключительно для девяти популяций западной части ареала ($R = 0.667, p = 0.05$), так и для десяти популяций, включая Баталино ($R = 0.758, p = 0.01$).

Ожидаемая гетерозиготность (H_E) в северных популяциях (KSh, YuV, KnP и Shz) имела значения, близкие к значениям H_O , что свидетельствует о равновесном соотношении генотипов. Для самой западной выборки кедра сибирского изолята Корткерос (Krt) положительное значение коэффициента инбридинга ($F = 0.133$) может свидетельствовать о наличии близкородственных скрещиваний. Обратная ситуация наблюдалась в выборке Конжаковский Камень (KnK) – значение H_O преисходило значение H_E , коэффициент инбридинга составил $F = -0.147$, что может быть обусловлено

Таблица 3. Средние показатели генетической изменчивости изоферментных локусов в изученных выборках сибирской кедровой сосны

Выборка	N	P (%)	N_A	N_e	H_O	H_E	F
KSh	36	29.17	1.33 ± 0.12	1.13 ± 0.05	0.085 ± 0.035	0.082 ± 0.031	-0.005 ± 0.056
YuV	29	41.67	1.42 ± 0.10	1.14 ± 0.05	0.099 ± 0.038	0.091 ± 0.031	-0.006 ± 0.048
KnP	31	33.33	1.38 ± 0.12	1.10 ± 0.04	0.066 ± 0.029	0.069 ± 0.027	0.032 ± 0.067
Shz	61	29.17	1.38 ± 0.15	1.09 ± 0.03	0.065 ± 0.25	0.063 ± 0.023	-0.036 ± 0.029
Yak	53	33.33	1.42 ± 0.15	1.10 ± 0.04	0.062 ± 0.026	0.068 ± 0.028	0.072 ± 0.025
Krt	35	29.17	1.33 ± 0.12	1.10 ± 0.05	0.055 ± 0.023	0.065 ± 0.027	0.133 ± 0.045
KnK	20	25.00	1.29 ± 0.11	1.10 ± 0.04	0.079 ± 0.031	0.068 ± 0.026	-0.147 ± 0.021
NvL	17	25.00	1.33 ± 0.13	1.14 ± 0.06	0.076 ± 0.031	0.084 ± 0.034	0.083 ± 0.038
Nev	14	33.33	1.38 ± 0.12	1.15 ± 0.06	0.101 ± 0.036	0.091 ± 0.032	-0.032 ± 0.025
Среднее*	32.26 ± 1.01	31.02 ± 1.72	1.36 ± 0.04	1.12 ± 0.02	0.076 ± 0.010	0.076 ± 0.010	0.004 ± 0.015
Bat	30	45.83	1.54 ± 0.15	1.21 ± 0.08	0.126 ± 0.042	0.118 ± 0.036	-0.031 ± 0.036

Примечание. N – число особей, N_A – среднее число аллелей на локус, P – доля полиморфных локусов по 99%-ному критерию, N_e – эффективная численность популяции, H_O – наблюдаемая гетерозиготность, H_E – ожидаемая гетерозиготность, F – коэффициент инбридинга. * – средние значения для девяти западных популяций.

отбором в пользу гетерозигот в данной популяции. Значения ожидаемой гетерозиготности коррелировали с географической долготой расположения выборки для всех популяций, включая Баталино ($R = 0.758, p = 0.01$), и для девяти западных популяций ($R = 0.663, p = 0.037$).

Анализ F -статистик показал, что изоферментные локусы вносят различный вклад в генетическую подразделенность популяций сибирской кедровой сосны (табл. 4). Среднее значение коэффициента инбридинга особей относительно популяции F_{IS} значимо не отклонялось от нулевого значения. Однако по отдельным локусам в ряде выборок отмечался дефицит гетерозигот. В частности, недостаток гетерозигот на значимом уровне обнаружен по локусам *Skdh-1* (Krt и KnP), *Pgi-2* (KSh и Yak) и *Pgm-2* (YuV). Дефицит гетерозигот может быть связан с наличием нуль-allelей, которые в случае гетерозиготного генотипа не идентифицируются в диплоидной ткани.

Значения межпопуляционной подразделенности F_{ST} по отдельным локусам варьировали от 0.008 (*Got-1* и *Pgm-1*) до 0.202 (*Fest-2*). В среднем у сибирской кедровой сосны в западной части ареала на долю межпопуляционной изменчивости приходится 4.8% общего генетического разнообразия. Показатели подразделенности изученных популяций по локусам *Adh-1*, *Fest-2*, *Pgm-2* и *Skdh-1* превышают величину среднего значения более чем на величину ошибки среднего. По локусам *Fdh*, *Got-1*, *Got-2*, *Lap-2*, *Mdh-2*, *Pgm-1* и *Skdh-2* показатель подразделенности популяций ниже среднего.

Результат многомерного анализа на основании попарных значений F_{ST} иллюстрирует ординация популяций на плоскости главных координат (рис. 2). Первые две главные координаты объясняют около 60.5% общей вариации аллельных частот между изучаемыми выборками. Вклад первой координаты в вариацию составил около 41.7%, вклад второй координаты – 18.8%. По первой главной координате ($PC_1 > 0$) выделяется группа популяций из подзоны средней тайги Предуралья (KnP, Yak, Shz, Krt) и популяция Невьянск (Nev), представляющая южный предел распространения кедра на Урале. В другой части двумерного распределения ($PC_1 < 0$; $PC_2 > 0$) располагается популяция из Северного Предуралья (KSh) и горные популяции Приполярного (YuV), Северного (KnK) и Среднего Урала (NvL). Установлена связь между восточной долготой места происхождения выборки и значением первой координаты ($R = -0.709, p = 0.022$), а также между северной широтой и значением второй координаты ($R = 0.697, p = 0.025$).

По результатам кластерного анализа матрицы генетических расстояний Нея (D_N) методом UPGMA изученные выборки делятся на два кластера (рис. 3). Расположенные в верховьях р. Печоры

Таблица 4. Полокусные значения уровней внутри- и межпопуляционной подразделенности девяти уральских популяций сибирской кедровой сосны

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
<i>Adh-1</i>	-0.061	0.005	0.062
<i>Fdh</i>	-0.019	-0.004	0.014
<i>Fest-2</i>	-0.114	0.111	0.202
<i>Got-1</i>	-0.010	-0.001	0.008
<i>Got-2</i>	-0.027	-0.007	0.020
<i>Lap-3</i>	-0.014	0.009	0.023
<i>Mdh-2</i>	-0.017	-0.003	0.014
<i>Pgi-2</i>	0.039	0.092	0.055
<i>Pgm-1</i>	-0.066	-0.057	0.008
<i>Pgm-2</i>	0.457	0.496	0.072
<i>Skdh-1</i>	0.180	0.228	0.059
<i>Skdh-2</i>	-0.032	-0.010	0.021
<i>Sod-3</i>	-0.081	-0.008	0.067
Среднее	0.018 ± 0.031	0.065 ± 0.030	0.048 ± 0.011

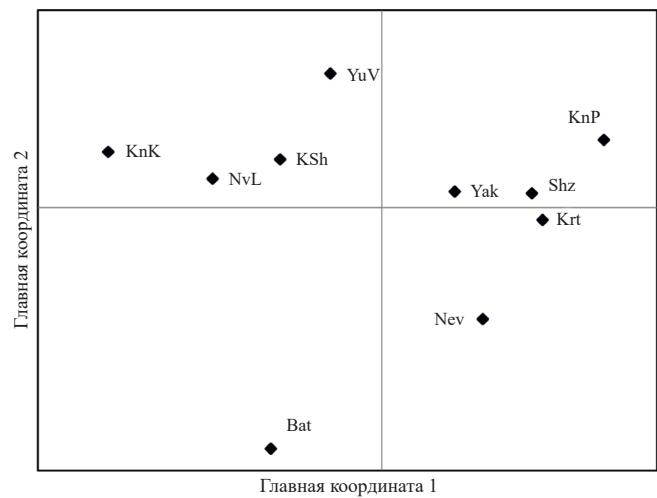


Рис. 2. Ординация популяций на плоскости главных координат.

популяции образуют кластер с генетическими расстояниями от 0.001 (между незначительно удаленными географически Shz и Yak) до 0.005 (между KnP и крайней западной Krt). К предуральским популяциям примыкает самая южная из уральских выборок Nev (от 0.009 до 0.016). Второй кластер образуют северные популяции KSh и YuV ($D_N = 0.003$) и близкорасположенные популяции Северного и Среднего Урала KnK и NvL ($D_N = 0.005$). Популяция KSh по генетическим дистанциям была

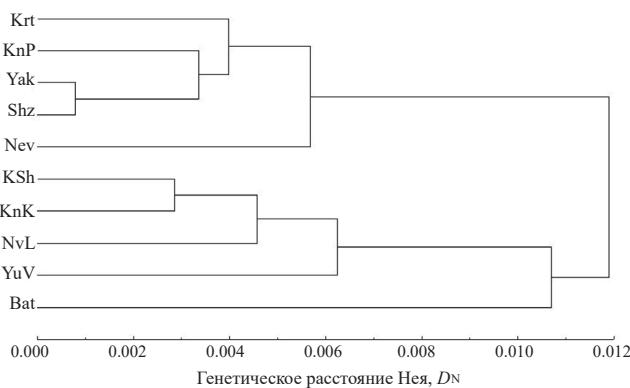


Рис. 3. UPGMA-дендограмма генетических расстояний D_N между популяциями *P. sibirica*.

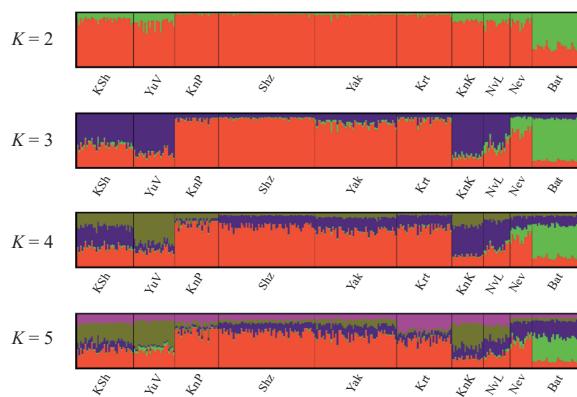


Рис. 4. Результаты анализа структуры популяций сибирской кедровой сосны при значениях K 2–5.

ближе к KnK и NvL (0.003, 0.004 соответственно), в то время как у YuV генетическое сходство с этими популяциями ниже ($D_N = 0.009$ – 0.011). К кластеру уральских популяций примыкает отдельной ветвью максимально географически удаленная от остальных выборка из Баталино. Генетические расстояния между Bat и уральскими популяциями находятся в пределах от 0.009 до 0.016, между Bat и популяциями из Предуралья – от 0.008 до 0.021. Генетические дистанции между популяциями Предуралья и Урала находятся в пределах от 0.003 между парами KSh – YuV и KSh – KnK до 0.024 между KnP и KnK. Значения бутстреп-поддержки кластеров не превышали 0.58, что подчеркивает незначительный уровень дифференциации и типично для аллозимных данных.

Тест Мантела показал соответствие генетических и географических расстояний как для девяти уральских выборок ($R = 0.953$, $p = 0.001$), так и для всех десяти изученных выборок ($R = 0.352$, $p = 0.03$).

Анализ индивидуальных генотипов в программе STRUCTURE при значении $K = 2$ выявил разделение на три группы (рис. 4). К первой группе можно отнести две географически близкие популяции из Северного Предуралья и Приполярного Урала KSh и YuV, популяции из Северного и Среднего Урала KnK, NvL и Nev. Вторая группа сформирована четырьмя популяциями, расположенными в верховьях р. Печоры. Третью, хорошо отличимую от остальных, образует западносибирская популяция Баталино. При значении $K = 3$, определенном как оптимальное, так и при более высоких значениях K это деление сохраняется, а в выборке Невьянск (Nev) проявляется генотипическое сходство как и с уральскими выборками, так и с Баталино (Bat).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты нашего исследования выявили, что аллозимная изменчивость в популяциях сибирской кедровой сосны из западной части ареала ниже значений, полученных ранее при исследовании аллозимного полиморфизма популяций из других частей ареала [22, 23, 25–28]. По данным К. В. Крутовского с соавт. [22], основанным на анализе девяти популяций *P. sibirica* из Западных Саян, Горного Алтая и Томской области, средняя наблюдаемая гетерозиготность (H_O) по 19 изоферментным локусам составила 0.163, ожидаемая (H_E) – 0.156. В исследовании девяти популяций из Казахстанского Алтая, Алтайского края, Томской и Тюменской областей по 20 изоферментным локусам H_O составила 0.154, H_E – 0.165 [25]. Ранее при исследовании 11 экотипов сибирской кедровой сосны, характеризующих широтный и долготный профили ареала, нами установлены средние значения параметров изменчивости, которые превосходят значения для предуральских и уральских популяций: $N_A = 1.45$, $P_{99} = 39.5$, $H_O = 0.110$ и $H_E = 0.104$ [27]. Генетическая изменчивость популяций *P. sibirica* на южном пределе распространения в Западной Сибири также оказалась выше, чем в Предуралье и на Урале: $N_A = 1.496$, $P_{99} = 41.6$, $H_O = 0.099$ и $H_E = 0.112$ [28].

Урал – горная страна, протянувшаяся от побережья Карского моря до степей Казахстана более чем на 2000 км. Кедр сибирский произрастает в широком диапазоне экологических условий, от лесотундры до границы средней и южной тайги, а также поднимается в горы, образуя верхнюю границу леса [49, 50]. В Предуралье он распространен в равнинных ландшафтах бассейна рек Печоры и Вычегды, встречается на Тиманском кряже [16, 51]. Следовательно, экологическая пластиность вида позволяет ему в случае конкретного экотопа приспособиться к определенным условиям и сформировать соответствующую им генетическую структуру. Выявленное нами генетическое сходство северных популяций Кедровый Шор и Югыд ва с горной

популяцией Конжаковский Камень может быть связано с односторонним действием естественного отбора в сходных экологических условиях предлесотундры, северной тайги и высокогорной тайги. В популяции КнК наблюдаемая гетерозиготность выше ожидаемой, что может свидетельствовать об отборе в пользу гетерозиготных генотипов. Генотипическая схожесть двух географически близких популяций, высокогорной Конжаковский Камень и равнинной Новая Ляля, объясняется их общей историей происхождения. На западном пределе обитания вида вследствие сокращения и фрагментации ареала наблюдается формирование отдельных относительно изолированных островных популяций. Классическим примером изолята является крайняя западная из изученных нами выборок сибирской кедровой сосны – Корткерос. Значение средней наблюдаемой гетерозиготности деревьев этой популяции ниже средней ожидаемой, а положительное значение коэффициента инбридинга свидетельствует о наличии близкородственных скрещиваний. Аналогичные признаки редукции генетического разнообразия выявлены при исследовании генетической изменчивости популяций кедра сибирского на южном пределе распространения в равнинной части Западной Сибири. В одном из изолятов (Красный Яр) наблюдались недостаток гетерозигот относительно равновесия Харди–Вайнберга и низкие относительно расположенных поблизости популяций из материковой части ареала значения среднего числа аллелей на локус, доли полиморфных локусов, наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности [28].

Дефицит гетерозигот в изолированных популяциях с низкой численностью вызван инбридингом вследствие частичного самоопыления и близкородственных скрещиваний. В норме последствия инбридинга выражены на ранних онтогенетических стадиях (зародыши и проростки), а с возрастом гетерозиготность насаждения возрастает [1, 5, 37, 52, 53]. Однако в ряде популяций частота близкородственных скрещиваний и самоопыления повышена, а отбор против инbredного потомства недостаточно сильный и не полностью сглаживает недостаток гетерозигот во взрослой части насаждения. Подобное явление в нашем исследовании наблюдалось только в популяции Корткерос, где кедр составляет до 10% первого яруса насаждения. Разлет пыльцы в настолько разреженных насаждениях затруднен из-за экранирования кронами деревьев других видов.

Генетическое расстояние между Корткеросом (Krt) и другими среднетаежными выборками из Предуралья не превышало 0.005. Такая близость может быть следствием их общего происхождения, а также сходных векторов отбора в равнинных условиях средней тайги бассейна р. Печоры. Значительные генетические различия между Корткеросом

и Конжаковским Камнем ($D_N = 0.018$), на наш взгляд, объясняются разнонаправленными генетическими процессами, которые сформировали различные паттерны генетического разнообразия. В первом случае они привели к преобладанию более гомозиготных, а во втором – более гетерозиготных растений. Следует отметить, что при сильном воздействии отбора гетерозиготность во взрослой части популяции поддерживается на высоком уровне даже при высокой частоте близкородственных скрещиваний и низкой эффективной численности, что было отмечено для сосны кедровой европейской [53].

В Невьянске – самой южной из исследованных уральских популяций, представляющей собой изолированное насаждение, значения параметров генетического разнообразия выше средних для западной части ареала, соотношение генотипов не отклоняется от равновесного ($H_O = 0.101$, $H_E = 0.091$). Данная популяция с невысокой численностью особей, по-видимому, в недавнем прошлом обменивалась генетической информацией с южными западносибирскими популяциями, о чем свидетельствуют результаты анализа STRUCTURE (рис. 4).

Что же могло послужить причиной фрагментации ареала кедра сибирского в Предуралье? Как правило, это антропогенное воздействие (пожары, рубки, перевод лесных земель в иные категории пользования) и климатические изменения, которые ведут к сокращению площадей, пригодных для естественного возобновления вида [54]. Антропогенный фактор оказал значительное влияние на структуру насаждений кедра сибирского, поскольку территория Предуралья стала осваиваться человеком уже в конце XV – начале XVI в. Например, первые упоминания о Корткеросе в писцовых книгах приходятся на 1608 г. К 1747 г. Корткерос стал центром волости, через год – селом. Во второй половине XVIII в. в Корткеросской волости были организованы рудники по добыче болотной железной руды, и село стало одним из центров металлургии. Еще 200 лет назад в Корткеросском районе кедр сибирский был распространен массово, сбор шишек являлся народным промыслом и источником дохода местных жителей, но нерациональное использование кедровых лесов привело к практически полному их исчезновению. Причину деградации кедровых лесов в своем путевом дневнике 1840 г. описал исследователь Коми края Василий Латкин. По его свидетельствам, местные жители применяли варварский способ сбора ореха – ежегодно тысячами пиляли вековые деревья [55]. В 1959 г. в Коми кедр сибирский был взят под охрану государства. В 1964 г. на территории Корткеросского района был создан государственный комплексный природный заказник “Сускаль-Локчимский” с целью сохранения островного

местонахождения кедра сибирского, удаленного от границы основного ареала к западу на 140 км, в котором был собран материал для генетического анализа.

Островные популяции сибирской кедровой сосны встречаются не только на западе, но и на севере Уральского региона. Самая северная из исследованных нами популяций произрастает возле поселка Кедровый Шор, расположенного на левом берегу р. Печоры в 70 км к западу от Уральских гор. Кедр сибирский в этом районе местами образует чистые насаждения, а также встречается в составе кедрово-еловых лесов. Данное местонахождение *P. sibirica* отделено от основного ареала расстоянием 70–100 км, а от ближайшей выборки из Приполярного Урала Югыда – около 150 км. Генетическое расстояние между ними составило $D_N = 0.003$, поэтому согласно шкале классификации, предложенной К. В. Крутовским с соавт. [22], эти выборки принадлежат к одной популяции, поскольку генетическое расстояние между ними менее 0.007. Возраст деревьев кедра в этой популяции – около 200 лет. Появление данного островного насаждения в большей мере связано с глобальными климатическими изменениями, в результате которых граница леса поднимается в горы и продвигается на север [56]. Генетическое разнообразие и средняя гетерозиготность приполярных популяций кедра сибирского выше средних по Уралу, но изменчивость в изоляте ниже, чем в популяции Югыда. Национальный парк “Югыд ва” – объект всемирного культурного и природного наследия ЮНЕСКО, самый большой (1.894 млн га) массив ненарушенных boreальных лесов в Европе, создан в 1994 г. с целью сохранения уникальных экосистем таежной, горнотаежной и лесотундровой зон западного склона Приполярного и Северного Урала. Кедр занимает незначительную по площади часть лесов парка – сотые доли процента, и встречается как примесь в еловых лесах, а также в виде зеленомошных кедровников [57]. Популяция Югыда характеризуется максимальными среди изученных уральских популяций долями полиморфных локусов и средним числом аллелей на локус. Сниженное, по сравнению с Югыд ва, генетическое разнообразие *P. sibirica* в северном изоляте Кедровый Шор может быть связано с происхождением этого насаждения от небольшого числа родительских особей (т. н. “эффектом основателя”) или с падением численности насаждения (эффект “бутылочного горышка”), а также с действием естественного отбора на северном пределе распространения вида.

Важным фактором, ограничивающим естественное распространение сибирской кедровой сосны на запад, является конкуренция с елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) [58]. Ель сибирская и кедр сибирский в ювенильный период развития

теневыносливые, но вместе с этим медленнорастущие [59, 60]. С увеличением возраста кедр сибирский становится более требовательным к солнечному свету [61]. Исследование смешанных культур в Невьянском лесничестве на южной границе распространения вида на Урале показало, что высота, диаметр ствола и проекция кроны сибирской кедровой сосны во втором десятилетии достоверно меньше, чем сосны обыкновенной и ели сибирской в одних и тех же условиях [62]. В мягких благоприятных условиях Европейской равнины быстрорастущие ель, сосна обыкновенная и лиственные породы, тем более, легко обгоняют в росте и затеняют кедр, который может успешно конкурировать с ними только в суровых условиях высокогорий и Приполярного Урала. По существу, для распространения сибирской кедровой сосны в западном направлении лимитирующим выступает климатический фактор, но действует он опосредованно, создавая благоприятные условия для роста быстрорастущих видов лесных древесных растений – успешных конкурентов кедра сибирского на Урале.

По результатам анализа изменчивости восьми ядерных микросателлитных локусов три уральские популяции и одна из западносибирских были отнесены к единому кластеру с незначительной дифференциацией внутри него [29]. Анализ mtДНК показал, что уральские популяции относятся к тому же митотипу, что и популяции Западно-Сибирской равнины, и, следовательно, объединены общим происхождением [30]. Наши данные также указывают на связь уральских и западносибирских популяций, что может быть объяснено как общим происхождением, так и обменом генетическим материалом между ними в недавнем прошлом.

История расселения лесных видов boreальной зоны Евразии в голоцене представляет собой их миграцию из плейстоценовых рефугиумов в северном направлении [63]. Существуют доказательства присутствия кедра сибирского в южной части Уральских гор 12 тыс. лет до н. э. [64]. По результатам споро-пыльцевого анализа озерно-болотных отложений установлено, что в ледниковое время кроме Алтае-Саянского и Прибайкальского также существовал Уральский рефугиум вида [65]. Существование рефугиума сосны кедровой сибирской на Урале подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями [29, 30]. Наши результаты не противоречат данной точке зрения. Предуральские и уральские популяции обладают сходными паттернами генетической изменчивости, которые объединяют их в две близкие группы, но вместе с этим отделяют от западносибирских популяций. Клиральный характер изменчивости по некоторым аллозимным локусам, по-видимому, отражает как расселение вида в северо-западном направлении

из уральского рефугиума, так и может быть результатом адаптации популяций к климатическим условиям Предуралья и Урала.

Современная динамика ареала сибирского кедра обусловлена общим потеплением климата. Для успешного роста кедру требуется определенный уровень относительной влажности воздуха и увлажненности почвы [66]. Изменение уровня осадков, возрастание засушливых периодов, вызывающее аридизацию на южных пределах распространения, ограничивает расширение ареала. С другой стороны, устойчивость к низким температурам позволяет кедру расселяться в северо-западном направлении [51]. Изолированные популяции в западной части ареала представляют ценность как источник генотипов кедра, приспособленных к условиям обитания, отличающимся от оптимальных. Такие популяции нуждаются в особом внимании и дальнейшем сохранении.

Авторы выражают искреннюю благодарность за помощь в экспедиционных исследованиях и предоставление растительного материала А.В. Подогасу, Е.А. Жук, Н.В. Танцыреву, М.С. Ямбурову, М.Г. Плишкиной.

Работа выполнена в рамках госзадания ИМКЭС СО РАН и ИОГен РАН.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hamrick J.L., Godt M.J., Sherman-Broyles S.L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // *New Forests*. 1992. V. 6. P. 95–124. <https://doi.org/10.1007/BF00120641>
2. Hamrick J.L., Godt M.J.W. Conservation genetics of endemic plant species // *Conservation Genetics: Case Histories from Nature* / Eds. Avise J., Hamrick J. N. Y.: Chapman & Hall, 1996. P. 281–304. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-2504-9_9
3. Aitken S.N., Libby W.J. Evolution of the pygmy-forest edaphic subspecies of *Pinus contorta* across an ecological staircase // *Evolution*. 1994. V. 48. № 4. P. 1009–1019. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1994.tb05289.x>
4. Ledig F.T. Founder effects and the genetic structure of Coulter pine // *J. Heredity*. 2000. V. 91. № 4. P. 307–315. <https://doi.org/10.1093/jhered/91.4.307>
5. Guries R.P., Ledig F.T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // *Evolution*. 1982. V. 36. № 2. P. 387–402. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1982.tb05055.x>
6. Li P., Adams W.T. Range-wide patterns of allozyme variation in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) // *Can. J. Forest Research*. 1989. V. 19. № 2. P. 149–161. <https://doi.org/10.1139/x89-022>
7. Muona O., Paule L., Szmidt A.E., Karkkainen K. Mating system analysis in a Central and Northern European population of *Picea abies* // *Scandinavian J. Forest Research*. 1990. V. 5. P. 97–102. <https://doi.org/10.1080/02827589009382596>
8. Hamann A., El-Kassaby Y.A., Koshy M.P., Namkoong G. Multivariate analysis of allozymic and quantitative trait variation in *Alnus rubra*: geographic patterns and evolutionary implications // *Can. J. Forest Research*. 1998. V. 28. № 10. P. 1557–1565. <https://doi.org/10.1139/x98-135>
9. Beaulieu J., Simon J.P. Genetic structure and variability in *Pinus strobus* in Quebec // *Can. J. Forest Research*. 1994. V. 24. № 8. P. 1726–1733.
10. Gamache I., Jaramillo-Correa J.P., Payette S., Bousquet J. Diverging patterns of mitochondrial and nuclear DNA diversity in subarctic black spruce: imprint of a founder effect associated with postglacial colonization // *Mol. Ecology*. 2003. V. 12. № 4. P. 891–901. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2003.01800.x>
11. Kramer A.T., Ison J.L., Ashley M.V., Howe H.F. The paradox of forest fragmentation genetics // *Conservation Biology*. 2008. V. 22. № 4. P. 878–885. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00944.x>
12. Семечкин И.В., Поликарпов Н.П., Ирошиников А.И. Кедровые леса Сибири. Новосибирск, 1985. 257 с.
13. Дроздов И.И., Янгутов А.И. Кедр сибирский в Нечерноземье // Лесное хозяйство. 1988. № 1. С. 45–46.
14. Игнатенко М.М. Сибирский кедр (биология, интродукция, культура). М.: Наука, 1988. 160 с.
15. Бродников С.Н., Лазарева С.М. Культуры сосны кедровой сибирской в лесах Среднего Поволжья // Вестник Поволжского гос. технологического ун-та. Серия Лес. Экология. Природопользование. 2016. № 3 (31). С. 19–29. <https://doi.org/10.15350/2306-2827.2016.3.19>
16. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.
17. Ирошиников А.И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедра сибирского / Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. С. 8–40.
18. Мамаев С. А. Виды хвойных на Урале и их использование в озеленении. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. 111 с.
19. Усольцев В.А., Курдышев В.В. Об экологии и географии кедра сибирского. Екатеринбург: УГЛТУ, 2011. С. 53–55.

20. Красная книга Республики Коми / Под ред. Дёгтевой С.В. Сыктывкар: ООО «Коми республиканская типография», 2019. 768 с.
21. Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорий Урала / Труды Института биологии АН СССР, Уральский филиал. Свердловск, 1966. 270 с.
22. Крутовский К.В., Политов Д.В., Алтухов Ю.П. и др. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. Т. 25. № 11. С. 2009–2032.
23. 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.
24. Подогас А.В. Генетическая дифференциация рода *Pinus* по аллозимным локусам: Дис. ... канд. бiol. наук. М.: ИОГен, 1993. 154 с.
25. Гончаренко Г.Г., Силин А.Е. Популяционная и эволюционная генетика сосен Восточной Европы и Сибири. Минск: Тэхналогія, 1997. 191 с.
26. Политов Д.В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии: Дис. ... докт. бiol. наук. М.: ИОГен, 2007. 432 с.
27. Петрова Е.А., Горошкевич С.Н., Белоконь М.М. и др. Генетическое разнообразие кедра сибирского *Pinus sibirica* Du Tour: распределение вдоль широтного и долготного профилей // Генетика. 2014. Т. 50. № 5. С. 538–553.
<https://doi.org/10.7868/S0016675814050105>
28. Петрова Е.А., Велисевич С.Н., Белоконь М.М. и др. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций кедра сибирского на южной границе ареала в равнинной части Западной Сибири // Экол. генетика. 2014. Т. 12. № 1. С. 48–61.
29. Shuvaev D.N., Ibe A.A. Genetic structure and postglacial recolonization of *Pinus sibirica* Du Tour in the West Siberian Plain, inferred from nuclear microsatellite markers // Silvae Genetica. 2021. V. 70. P. 99–107.
<https://doi.org/10.2478/sg-2021-0008>
30. Shuvaev D.N., Semerikov V.L., Kuznetsova G.V. et al. Late Quaternary history of Siberian stone pine as revealed by genetic and paleoecological data // Tree Genetics & Genomes. 2023. V. 19, 16.
<https://doi.org/10.1007/s11295-023-01592-z>
31. Clayton J.W., Tretiak D.N. Amino-citrate buffers for pH control in starch gel electrophoresis // J. Fisheries Res. Board Canada. 1972. V. 29. P. 1169–1172.
<https://doi.org/10.1139/f72-172>
32. Markert C.L., Faulhaber I. Lactate dehydrogenase isozyme patterns in fish // J. Exp. Zool. 1965. V. 159. № 2. P. 319–332.
<https://doi.org/10.1002/jez.1401590304>
33. Manchenko G.P. Handbook of Detection of Enzymes on Electrophoretic Gels. CRC Press, 1994. 574 p.
34. 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.
35. Politov D.V., Belokon M.M., Maluchenko O.P. et al. Genetic evidence of natural hybridization between Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, and dwarf Siberian pine, *P. pumila* (Pall.) Regel // Forest Genetics. 1999. V. 6. № 1. P. 41–48.
36. 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.
37. Белоконь М.М. Генетическая структура популяций сосны корейской и сосны кедровой европейской и родственные связи видов секции *Strobus* рода *Pinus*: Дис. ... канд. бiol. наук. М.: ИОГен, 2007. 154 с.
38. Peakall R., Smouse P.E. GenAIEx V6: Genetic analysis in excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecology Notes. 2006. V. 6. P. 288–295.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
39. Peakall R., Smouse P.E. GenAIEx V6.5: Genetic analysis in excel. Population genetic software for teaching and research—an update // Bioinformatics. 2012. V. 28. № 19. P. 2537–2539.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
40. Yeh F.C., Yang R., Boyle T. POPGENE (version 1.32): Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. Univ. Alberta, Center Int. Forest. Res.: Edmonton, 1999.
41. Wright S. Evolution and the genetics of population. Variability within and among natural populations. V. 4. Chicago, Illinois: Univ. Chicago Press, 1978. 580 p.
42. Nei M. Genetic distance between populations // The Am. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283–292.
43. Mantel N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // Cancer Res. 1967. № 27. P. 209–220.
44. StatSoft I. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 1998.
45. Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data // Genetics. 2000. V. 155. P. 945–959.
46. 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.
47. Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software

- STRUCTURE: A simulation study // Mol. Ecology. 2005. V. 14. P. 2611–2620.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>
48. Kopelman N.M., Mayzel J., Jakobsson M. et al. Clumpak: A program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K // Mol. Ecol. Resources. 2015. V. 15. № 5. P. 1179–1191.
<https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
49. Рысин Л.П. Кедровые леса России. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2011. 240 с.
50. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
51. Непомилуева Н.И. Кедр сибирский *Pinus sibirica* Du Tour на северо-востоке европейской части СССР. Л.: Наука, 1974. 184 с.
52. Политов Д.В., Крутовский К.В. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение V. Анализ системы скрещивания // Генетика. 1990. Т. 26. № 11. С. 2002–2011.
53. Политов Д.В., Пирко Н.Н., Пирко Я.В. и др. Система скрещивания и возрастная динамика уровней инбридинга в популяциях *Pinus cembra* L. Украинских Карпат // Наук. зап. Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: біологія. 2007. № 3 (33). С. 80–85.
54. Davis M.B., Shaw R.G. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change // Science. 2001. V. 292. P. 673–679.
<https://doi.org/10.1126/science.292.5517.673>
55. Латкин В.Н. Дневник Василия Николаевича Латкина, во время путешествия на Печору, в 1840 и 1843 годах. Импер. Академия наук, 1853. 305 с.
56. Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 215 с.
57. Дубровский Ю.А., Жангуров Е.В., Старцев В.В. и др. Хвойные леса южной части национального парка "Югыд ва" (Республика Коми, бассейны рек Щугор и Подчерьем) // Тр. Карельского науч. центра РАН. 2019. № 1. С. 22–43.
<https://doi.org/10.17076/bg883>
58. Мамаев С.А., Попов П.П. Ель сибирская на Урале: внутривидовая изменчивость и структура популяций. М.: Наука, 1989. 104 с.
59. Ларин В.Б. Кедр сибирский. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1980. 96 с.
60. Секерин Е.М., Залесов С.В., Юрьевских Е.В., Магасумова А.Г. Создание лесных культур кедра сибирского на заброшенных сельскохозяйственных угодьях // Лесотехнические университеты в реализации концепции возрождения инженерного образования: социально-экономические и экологические проблемы лесного комплекса: Материалы X межд. научно-техн. конф. Екатеринбург, 2015. С. 255–257.
61. Коновалова М.Е., Данилина Д.М., Назимова Д.И. Формирование кедровников рубками ухода в черневом поясе Западного Саяна // Лесоведение. 2017. № 5. С. 16–27.
<https://doi.org/10.7868/S0024114817050023>
62. Терехов Г.Г., Усольцев В.А., Луганский Н.А., Колтунова А.И. Состояние и рост культур кедра сибирского в подзоне южной тайги среднего Урала // Изв. ОГАУ. 2015. № 2 (52). С. 13–16.
63. Tarasov P.E., Volkova V.S., Webb T. et al. Last glacial maximum biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from Northern Eurasia // J. Biogeogr. 2000. V. 27 (3). P. 609–620.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00429.x>.
64. Kremenetski C.V., Sulerzhitsky L.D., Hantemirov R. Holocene history of the northern range limits of some trees and shrubs in Russia // Arctic and Alpine Research. 1998. V. 30. № 4. P. 317–333.
65. Бляхарчук Т.А. Последниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области: Дис. ... докт. биол. наук. 2010. Томск: ТГУ, 519 с.
66. Поликарпов Н.П., Назимова Д.И. Темнохвойные леса северной части Западного Саяна // Науч. тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. Т. 7. Красноярск: ИЛ СО АН СССР, 1963. С. 103–147.

Genetic Diversity and Differentiation of Siberian Stone Pine (*Pinus sibirica* Du Tour) Populations in the Cis-Urals and Urals

E. A. Petrova^{1,*}, M. M. Belokon^{2,**}, Y. S. Belokon², E. A. Mudrik²,
O. E. Valuyskikh³, S. N. Goroshkevich¹, D. V. Politov²

¹Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems Siberian Branch Russian Academy of Sciences,
Tomsk, 634055 Russia

²Vavilov Institute of General Genetics Russian Academy of Sciences,
Moscow, 119991 Russia

³Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar, 167982 Russia

*e-mail: e_a_petrova@mail.ru

**e-mail: belokon@vigg.ru

Genetic diversity in populations from the western part of the Siberian stone pine, *Pinus sibirica* Du Tour, range was studied using the analysis of allozyme genotypes of adult trees. It was found that the Cis-Urals and Urals populations have similar patterns of genetic variability and are combined into two close groups that differ from the population from Western Siberia. The parameters of intrapopulation diversity of the studied samples in the western part of the range were lower than in the central part, according to previously obtained data. The clinal nature of variability at some allozyme loci, apparently, reflects both the dispersal of the species in a northwestern direction from the Ural refugium, and may be the result of adaptation of populations to the climatic conditions of the Cis-Urals and the Urals. The current dynamics of the range are due to climatic changes and anthropogenic influences, which cause fragmentation of the western border of the species' distribution and can lead to the extinction of individual island populations.

Keywords: Siberian stone pine, *Pinus sibirica*, allozymes, genetic diversity, population differentiation.