

УДК 575.174.015.3+581.41

## ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СЕВЕРНЫХ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

М. В. Грицких, Т. С. Николаевская, Л. В. Топчиева,  
О. М. Федоренко

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Проведена оценка уровня генетического и морфофизиологического разнообразия природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., произрастающего в северной части его ареала (Карелия). Изучена варибельность 12 морфофизиологических признаков и 100 RAPD-локусов в двух островных и четырех континентальных популяциях. Выявлено не характерное для самоопыляющихся видов растений значительное генетическое разнообразие ( $P = 45,96\%$ ;  $H_{\text{exp}} = 0,138$ ). Показано, что на межпопуляционную изменчивость приходится немалая часть (39,4 %) общего генетического разнообразия, что является типичным для самоопылителей. Уровень внутривидового и межвидового разнообразия морфофизиологических признаков также оказался достаточно высоким, причем наиболее существенны различия между группами континентальных и островных популяций. Предполагается, что высокий популяционный полиморфизм арабидопсиса в Карелии может быть связан с экстремальными условиями произрастания на северной границе ареала вида.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; природные популяции; генетическое разнообразие; RAPD-маркеры; морфофизиологическое разнообразие.

### М. V. Gritskikh, T. S. Nikolaevskaya, L. V. Topchieva, O. M. Fedorenko. GENETIC AND MORPHOPHYSIOLOGICAL FEATURES OF NATURAL NORTHERN POPULATIONS OF *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

In natural populations of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., occupying northern limits of the species range (Karelia), the level of genetic and morphophysiological diversity was evaluated. Variability of 12 morphophysiological quantitative traits and 100 RAPD loci was tested in two insular and four mainland populations. The considerable genetic diversity revealed ( $P = 45.96\%$ ;  $H_{\text{exp}} = 0.138$ ) was not typical of self-pollinating plant species. It was demonstrated that genetic differentiation among the populations was rather high (39.4 %), as expected of self-pollinating species. The level of within- and among-population variation of morphophysiological traits was high too, the most essential differences being between insular and mainland populations. It was suggested that the high level of *Arabidopsis* population polymorphism in Karelia could be associated with extreme growing conditions at the northern limits of the species range.

Key words: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; natural populations; genetic diversity; RAPD-markers; morphophysiological diversity.

## Введение

Проблема биоразнообразия живой природы тесно связана с резервами внутривидовой изменчивости видов. Генетическое разнообразие природных популяций несет важный биологический смысл, являясь, с одной стороны, основой адаптивных и эволюционных изменений, а с другой – одним из важнейших механизмов их устойчивости.

Понимание генетических и экологических механизмов формирования внутривидового полиморфизма, распределение его внутри и между популяциями – одна из важнейших проблем, стоящих перед популяционной генетикой. Эти характеристики часто связаны с такими факторами, как величина ареала и система воспроизведения видов. Тип размножения вида является главной детерминантой в распределении генетической изменчивости внутри- и между популяциями [Allard et al., 1968] и, таким образом, влияет на большинство эволюционных процессов.

Для решения фундаментальных задач популяционной генетики наиболее информативны исследования, проводимые на модельных организмах. Одним из самых изученных объектов генетики растений является *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae). Это один из лучших объектов для исследований среди высших растений благодаря короткому жизненному циклу, малому размеру генома, высокой плодовитости, небольшому габитусу. Тем не менее о природных популяциях этого вида известно не так много.

Резушка Таля (*A. thaliana*) – высокосамофертильная модельная система. У таких видов уровень панмиксии и, соответственно, генетического разнообразия значительно снижен по сравнению с аутбредными видами, при этом большая часть его приходится на долю межпопуляционного разнообразия. Предполагается, что самоопыление снижает нуклеотидное разнообразие, по крайней мере, наполовину от величины, получаемой при случайном скрещивании, увеличивая, таким образом, относительную долю межпопуляционного разнообразия ( $F_{ST}$ ) [Allard et al., 1968]. Тем не менее широкое распространение и процветание многих видов самоопыляющихся растений подтверждает устоявшееся к настоящему времени мнение, что они имеют свои оригинальные способы поддержания генетической гетерогенности. Отбор и ограничение рекомбинации у самоопылителей способствуют организации генотипа у них на основе коадаптированных комплексов генов [Weir et al., 1972; Животовский, 1984].

*A. thaliana* имеет обширный ареал распространения. Территория Карелии принадлежит к крайней северной границе ареала вида. Самые северные популяции обнаружены в Карелии на широте 62°54'. В таких приграничных районах популяции испытывают давление неблагоприятных для вида экологических условий. В результате селективных процессов происходят индуцированные сдвиги в распределениях аллельных частот за счет изменения приспособленностей генотипов и популяции приобретают генетическое своеобразие.

Ранее с использованием аллозимного анализа было показано, что континентальные карельские популяции арабидопсиса имеют повышенный ферментный полиморфизм [Федоренко и др., 2001]. В современном мире для изучения генетического разнообразия популяций широкое распространение получили молекулярно-генетические методы. Они дают более точные и объективные представления о генетической структуре популяций по сравнению с аллозимным анализом. Один из таких методов – метод полимеразной цепной реакции с участием произвольных праймеров (RAPD-анализ) позволяет выявлять полиморфные состояния в большом числе локусов, сканируя весь геном в целом, а также анализировать и некодирующие последовательности ДНК.

Северные условия произрастания растений на границе ареала вида являются жесткими и зачастую экстремальными (резкие колебания температур и пониженная инсоляция). Развитие растений в существенной степени зависит как от интенсивности, так и от качества световой энергии, что напрямую связано с широтой и климатическими условиями региона их распространения. Фотоморфогенез у высших растений включает процессы развития и дифференцировки, в том числе и оптимизацию структуры растений, обеспечивающей максимальное использование света в фотосинтезе. Под контролем генов фитохромов формируются морфофизиологические особенности растений, определяющие такие признаки, как прорастание семян, время цветения, количество розеточных листьев, удлинение генеративного побега, увеличение площади листа и другие. В связи с этим фенотипические особенности, сформировавшиеся в ходе эволюции у растений северных краевых популяций, являются характерными и отражают своеобразие генетической структуры.

Изолированные популяции арабидопсиса, произрастающие на островах Онежского озера, представляют собой удобную модель для изучения микроэволюционных процессов и возможных путей адаптивной эволюции.

Особенности этих процессов в островных популяциях (уменьшение скорости миграции генов, усиление роли дрейфа генов и др.) способствуют снижению уровня панмиксии и генетического разнообразия, изменению соотношения внутри- и межпопуляционных компонент разнообразия. Подобные исследования расширяют представления о значении потока генов в эволюции видов [Хедрик, 2005].

В этой связи целью нашей работы было изучить генетическую структуру двух островных и четырех континентальных природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) с использованием RAPD-анализа и оценить особенности морфофизиологических признаков этих популяций.

## Материал и методы

Семена арабидопсиса были собраны в шести популяциях во время экспедиции 2005 г. по Карелии. Популяции Радколье (62°00' с. ш., 35°11' в. д.) и Климецкий (61°49' с. ш., 35°10' в. д.) произрастают на островах Онежского озера. Остальные исследованные нами популяции – континентальные, названы в соответствии с близлежащими населенными пунктами: Шуйская (62°00' с. ш., 34°07' в. д.), Царевичи (62°01' с. ш., 34°07' в. д.), Косалма (62°01' с. ш., 34°07' в. д.) и Кончезеро (62°08' с. ш., 34°01' в. д.).

Собранные семена проращивали в чашках Петри на агаризованной питательной среде по Гихнеру-Велеминскому [Иванов и др., 1966] под люминесцентными лампами. Затем проростки пересаживали в почву (смесь земли и песка, 2 : 1) и выращивали при температуре 21 °С в люминестате. Анализировали по 30 растений, случайно выбранных из каждой популяции. Для изучения физиологических признаков – энергии прорастания и всхожести семян – семена проращивали в четырех повторностях в чашках Петри по 50 штук. Количество семян, взошедших на пятый день, составило энергию прорастания, а на десятый день – всхожесть семян. Учет морфологических признаков проводили по семьям: у четырех потомков каждого из 30 материнских растений измеряли диаметр розетки, количество розеточных листьев, длину и ширину листа, длину черешка, а также вычисляли индекс листа (отношение ширины к длине листа).

Выделение ДНК из листьев 30 взрослых растений каждой популяции (в вегетативной фазе) проводили по протоколу Мёллера с соавторами [Möller et al., 1992]. Полимеразную цепную реакцию осуществляли в термоциклере Robocycler® («Stratagene», США). Амплификация ДНК шла в реакционной смеси объемом 30 мкл, содержащей 2,5 мкл 10 × Taq буфера, 0,2 мМ каждого

dNTP, 1 ед. Taq полимеразы («Силекс», Россия), соответствующий праймер 100 пМ и 50 нг геномной ДНК. Для RAPD-анализа использовали следующие олигонуклеотидные праймеры («Синтол», Россия): № 2 (5'-GTGTCGAGTC-3'), № 4 (5'-AGGTCTGACG-3'), № 8 (5'-CGAGCCGATC-3'), № OPC-5 (5'-GATGACCGCC-3'), № P-01D (5'-AGCAGCGTTCG-3'). ПЦР проводили по следующей программе: первичная денатурация – 2 мин при 94 °С; далее 35 циклов: денатурация – 1 мин при 94 °С, отжиг – 40 с при 35 °С, синтез – 40 с при 72 °С; достраивание фрагментов – 10 мин при 72 °С. Продукты амплификации выявляли методом электрофореза в 2%-м агарозном геле в TBE буферном растворе с добавлением бромистого этидия и фотографировали в УФ-свете. Анализ молекулярной массы фрагментов осуществляли относительно маркера молекулярной массы (100 бп – 1 Kb) («Силекс», Россия).

Статистическую обработку полученных результатов проводили, используя стандартные подходы, принятые в популяционно-генетических исследованиях [Животовский, 1983], и пакеты программ POPGENE [Yeh, Boyle, 1997] и PHYLIP (<http://evolution.genetics.washington.edu>). Для определения частот фрагментов ДНК были составлены бинарные матрицы, в которых присутствие или отсутствие в спектре одинаковых фрагментов обозначали как «1» или «0». Для определения уровня генетического разнообразия популяций вычисляли показатели генетического разнообразия: долю полиморфных локусов при 95%-м критерии ( $P_{95\%}$ ) и ожидаемую гетерозиготность ( $H_{exp}$ ). Генетическую подразделенность характеризовали с помощью статистик генного разнообразия Нея [Nei, 1973]. Генетическую дифференциацию популяций определяли по коэффициентам генетического сходства ( $I_N$ ) и генетической дистанции Нея ( $D_N$ ) [Nei, 1972]. Кластерный анализ с формированием ветвей дендрограммы производили невзвешенным парно-групповым методом UPGMA (пакет программ PHYLIP).

## Результаты и обсуждение

Анализ жизнеспособности и выживаемости растений (энергия прорастания и всхожесть) показал, что их значения колебались у изученных популяций в пределах 60–95 и 74–95 % соответственно. Это является достаточно высоким уровнем для природных популяций. Островные популяции по сравнению с континентальными отличались более высокой жизнеспособностью и выживаемостью растений, что характеризует более высокую их приспособленность (табл. 1).

Таблица 1. Изменчивость морфофизиологических признаков у растений природных (островных и континентальных) популяций *A. thaliana* (L.)

Морфофизиологические признаки	Популяции			
	Островные		Континентальные	
	$\bar{x} \pm s_x$	V	$\bar{x} \pm s_x$	V
Диаметр розетки, мм	<b>70,25</b> ± 0,86	19,8	60,83 ± 0,79	18,18
Количество розеточных листьев	18 ± 0,31	18,81	<b>19</b> ± 0,36	18,95
Длина листа, мм	<b>25,68</b> ± 0,73	44,85	22,42 ± 0,39	24,51
Ширина листа, мм	10,11 ± 0,16	23,84	10,33 ± 0,15	20,01
Индекс листа	0,42 ± 0,01	20,79	<b>0,48</b> ± 0,01	20,90
Длина черешка, мм	<b>13,35</b> ± 0,23	26,85	10,55 ± 0,21	28,63
Высота растений, мм	109,61 ± 7,06	40,69	110,34 ± 6,87	40,22
Длина соцветия, мм	56,27 ± 4,39	49,32	57,04 ± 3,84	47,44
Длина стручка, мм	8,54 ± 0,24	24,93	9,03 ± 0,21	18,79
Плодовитость	<b>22,98</b> ± 2,05	55,91	17,32 ± 1,58	54,74
Энергия прорастания семян, %	<b>94,94</b> ± 0,84	9,62	73,69 ± 2,27	32,76
Всхожесть семян, %	<b>95,96</b> ± 0,72	8,25	85,92 ± 1,52	19,11

Примечание. Плодовитость – количество стручков на одно растение.

Фенотипические особенности континентальных и островных популяций проявились в разной величине морфологических признаков. Выделены три группы признаков (табл. 1). В одной значения показателей у растений островных популяций выше, чем у континентальных. Это диаметр розетки, длина листа и черешка. Другая группа, наоборот, показывает большие значения показателей у континентальных (количество розеточных листьев и индекс листа). В третьей группе признаков те и другие популяции не различались (ширина листа, высота растений, длина соцветия и стручка). Сравнение отдельных популяций позволило выявить, что у двух континентальных популяций (Шуйская и Царевичи) величина морфологических признаков, как правило, меньше, чем у островных популяций (Климецкий и Радколье). В других континентальных популяциях (Косалма и Кончезеро) величина признаков была несколько больше или на том же уровне.

Континентальные популяции отличаются друг от друга почти по всем морфологическим признакам, однако популяции Шуйская и Царевичи наиболее схожи между собой. Растения островных популяций значительно отличались между собой лишь по трем признакам: диаметр розетки и длина листа (крупнее в популяции Климецкий), индекс листа (выше в популяции Радколье) (табл. 1). Возможно, выявленные различия по степени развития морфологических признаков связаны с микроклиматическими особенностями мест произрастания растений исследуемых популяций.

Уровень варьирования признаков во всех популяциях оказался высоким. Значения коэффициентов вариации находятся в пределах 13–29 %, за исключением популяции Царевичи, проявившей наибольший уровень варьирования (25 < V > 43 %).

Действие естественного отбора (стабилизирующая форма) на экспрессию морфофизиологических признаков, выраженное в виде отклонений их значений от средней арифметической, было одинаково сильным и в островных, и в континентальных популяциях. Исключение составила популяция Царевичи, где оно наименее выражено, вследствие того что здесь оказался высоким уровень фенотипического разнообразия изученных признаков (рис. 1). В этой популяции выявлен и высокий уровень отклонений развития (карликовость, многорозеточность, положительный геотропизм, этиолированные проростки, пигментные мутации, потенциальные летали).

Таким образом, в карельских природных популяциях арабидопсиса выявлен достаточно высокий уровень внутривидовой и межвидовой изменчивости морфофизиологических признаков, а также повышенное фенотипическое разнообразие в одной из континентальных популяций – Царевичи. Как представляется, формирование морфофизиологических признаков связано с особенностями экологических условий (световых и температурных) произрастания растений на северной границе ареала вида и условиями мест обитания (континентальные – островные).

В предварительных экспериментах на ДНК *A. thaliana* из 15 проанализированных праймеров было отобрано пять, позволяющих воспроизводить наиболее полиморфные RAPD-спектры в исследуемых популяциях. В результате были получены амплифицированные фрагменты ДНК, число которых варьировало от 18 до 22 на праймер и от 68 до 87 на популяцию. Популяции различались по относительному количеству полиморфных фрагментов ДНК ( $P_{95\%}$ ) от 25,25 до 69,70 %. Достоверность различий популяций по частотам RAPD-фрагментов подтверждена статистически с помощью  $\chi^2$ -критерия ( $\chi^2 = 521,96$ , d.f. = 260,  $p < 0,001$ ).

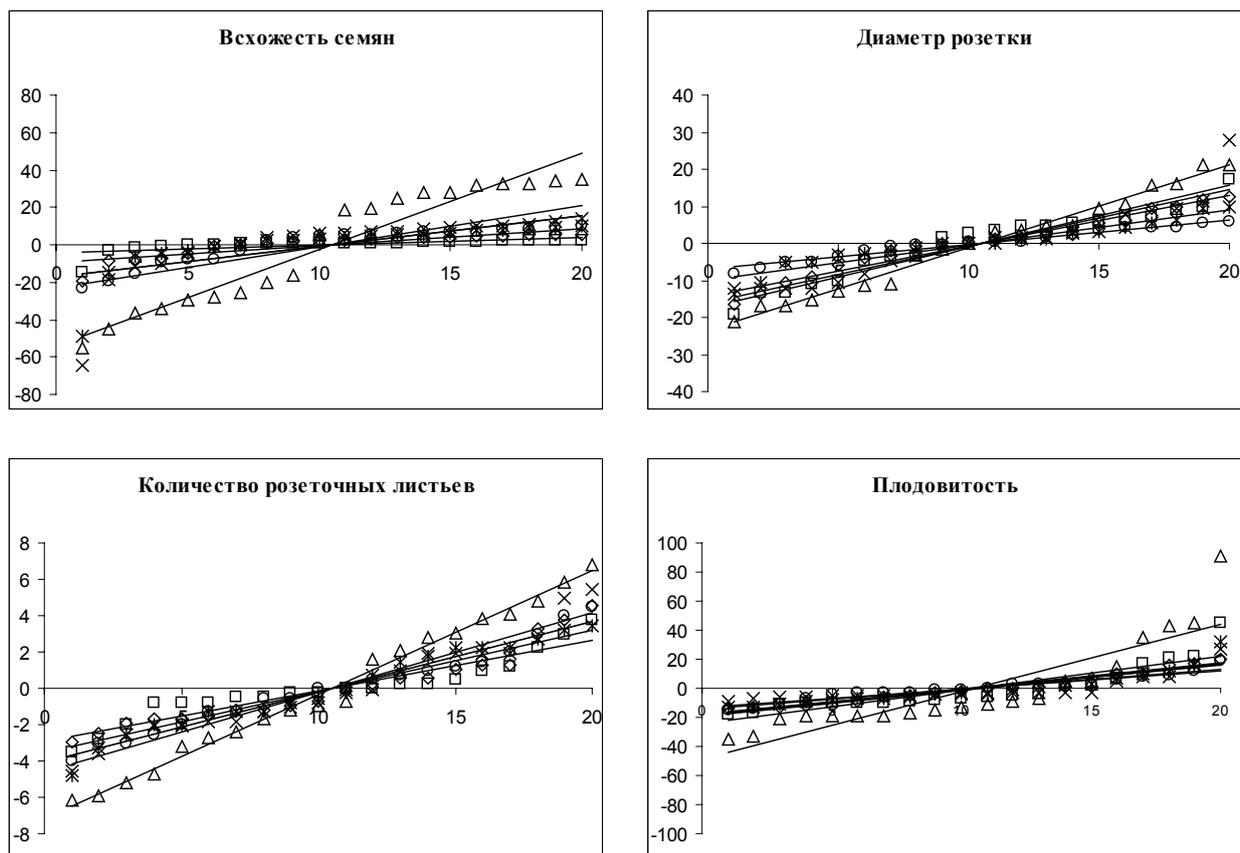


Рис. 1. Морфофизиологические признаки в популяциях *A. thaliana* в форме ранжированных отклонений от средней арифметической:

популяции:  $\diamond$  – Климецкий,  $\square$  – Радколье,  $\Delta$  – Царевичи,  $\times$  – Шуйская,  $\circ$  – Косалма,  $*$  – Кончезеро. По оси ординат – значения признаков, по оси абсцисс – количество исследованных образцов

В табл. 2 представлены значения показателей, характеризующих уровень генетического разнообразия проанализированных популяций. Карельские популяции показали значительный уровень генетического разнообразия, не свойственный самоопыляющимся видам растений. Средние популяционные характеристики инбредных видов растений, полученные с использованием аллозимного анализа, составили  $P_{95\%} = 18,3\%$ ,  $H_{obs} = 0,001$  [Gottlieb, 1981]. Правомерность подобных сравнений основана на анализе данных литературы [Torres et al., 2003; Артюкова и др., 2004], в которых показано, что аллозимный и RAPD-анализы дают сходные результаты в отношении генетической структуры и уровня генетического разнообразия популяций. Полученные данные согласуются с представлениями Левонтина о популяционно-генетической структуре краевых популяций. Он подчеркивал временную неустойчивость условий существования на периферии ареала, в связи с чем отбор благоприятствует разным генотипам и генетическое разнообразие поддерживается на высоком уровне [Левонтин, 1978].

Таблица 2. Показатели генетической изменчивости в карельских популяциях *A. thaliana*

Популяция	Количество полиморфных фрагментов	$P_{95\%}$ , %	$H_{exp}$
Радколье	69	69,70	$0,214 \pm 0,019$
Климецкий	46	46,46	$0,152 \pm 0,019$
Царевичи	52	52,53	$0,161 \pm 0,018$
Шуйская	46	46,46	$0,144 \pm 0,019$
Косалма	35	35,35	$0,103 \pm 0,017$
Кончезеро	25	25,25	$0,052 \pm 0,012$
Среднее		45,96	$0,138 \pm 0,017$

Примечание.  $P_{95\%}$  – доля полиморфных локусов при 95% критерии,  $H_{exp}$  – средняя ожидаемая гетерозиготность по всем локусам.

В среднем островные популяции оказались более полиморфными по сравнению с континентальными: доля полиморфных локусов составила 58,08 % и 39,89 %; ожидаемая гетерозиготность – 0,183 и 0,115 соответственно. Неожиданно высокое генное разнообразие было выявлено в островной популяции Радколье. Доля полиморфных локусов в этой популяции оказалась самой высокой из всех

исследованных популяций и составила 69,70 %; ожидаемая гетерозиготность ( $H_{exp}$ ) также самая высокая – 0,214 (табл. 2). Повышенное разнообразие островных популяций не укладывается в традиционные представления о генетической структуре изолированных популяций, в которых важными факторами распределения частот аллелей являются изолированность и случайный дрейф генов. Ослабление миграционных процессов, дрейф генов и в некоторых случаях малая численность популяций способствуют снижению уровня генетического разнообразия и способны привести к формированию уникальных особенностей генофонда таких популяций [Хедрик, 2005]. По-видимому, природные условия настолько сложны и многогранны, что популяционно-генетические характеристики видов не всегда укладываются в рамки установленных закономерностей. Поэтому необходимо проведение независимого исследования каждого вида в конкретных условиях среды его обитания [Torres et al., 2003].

Остров Радколье небольшой (~0,5 га) и расположен вблизи побережья Заонежского полуострова. По всей вероятности, полной изоляции популяции Радколье нет. Остров характеризуется уникальными природными особенностями и образован скальным блоком с выходами коренных пород на поверхность и с широким распространением шунгитовых сланцев. В результате процессов выветривания такие породы обогащают почвы калием и различными микроэлементами, такими, как ванадий, молибден, медь, никель, бор, вольфрам, мышьяк, иногда кобальт и др. [Соколов, 1956]. Северо-восточный берег острова высотой 6–8 м, почти вертикально обрывается в озеро. Почвенный покров маломощный и сильнокаменистый. Наличие скальных обнажений и шунгитовых пород обусловили своеобразие микроклиматических и почвенных условий острова Радколье. Вероятно, вследствие этого флора здесь представлена очень большим числом видов растений – 125, в том числе целым рядом редких для территории Карелии видов [Кузнецов, 1993].

На основе частот RAPD-фрагментов ДНК определены значения генетического сходства ( $I_N$ ) и генетических расстояний ( $D_N$ ) ис-

следованных популяций по коэффициентам Нея [Nei, 1972]. Результаты вычислений представлены в табл. 3. Наибольшее генетическое сходство проявили две островные популяции Климецкий и Радколье:  $I_N = 0,939$ ,  $D_N = 0,080$ . Существенное сходство у пары континентальных популяций Царевичи и Шуйская:  $I_N = 0,924$ ,  $D_N = 0,093$ . Средняя генетическая идентичность между всеми парами популяций оказалась равной 0,898, а среднее генетическое расстояние – 0,128. Полученные данные согласуются с популяционными характеристиками генетической идентичности британских популяций арабидопсиса –  $I_N = 0,897$  [Abbott, Gomes, 1989], однако ниже средних значений этого показателя для популяций самоопылителей:  $I_N = 0,975$  [Gottlieb, 1981].

Для характеристики генетических взаимоотношений карельских популяций был проведен кластерный анализ методом UPGMA на основе значений дистанций Нея ( $D_N$ ) (рис. 2). На дендрограмме четко выделяются два основных кластера. Популяции, проявившие наименьшее генетическое разнообразие – Косалма и Кончезеро, образуют самостоятельный кластер. Остальные популяции, группирующиеся вместе, в свою очередь подразделяются на два подкластера. Один из них включает две островные популяции, а другой – две континентальные. То, что островные популяции Радколье и Климецкий, имеющие наибольшую величину  $I_N$ , формируют отдельный кластер, свидетельствует о сходстве их генетической структуры. Таким образом, генетические различия северных природных популяций связаны, по-видимому, с условиями мест произрастания растений на островах и материке и, следовательно, с особенностями микроэволюционных процессов в них.

Оценка степени генной дифференциации внутри и между исследуемыми популяциями, произведенная с помощью статистик генного разнообразия Нея [Nei, 1973], показала, что распределение разнообразия внутри и между изученными популяциями типично для самоопылителей: на межпопуляционную изменчивость приходится значительная доля общего генетического разнообразия – 39,4 % (табл. 4).

Таблица 3. Генетическое сходство ( $I_N$ ) и генетические расстояния ( $D_N$ ) между карельскими популяциями *A. thaliana*

Популяция	Климецкий	Радколье	Царевичи	Шуйская	Косалма	Кончезеро
Климецкий	–	0,939	0,901	0,900	0,880	0,887
Радколье	0,080	–	0,905	0,925	0,894	0,897
Царевичи	0,130	0,123	–	0,924	0,862	0,874
Шуйская	0,130	0,095	0,093	–	0,872	0,903
Косалма	0,154	0,132	0,170	0,157	–	0,907
Кончезеро	0,142	0,126	0,154	0,117	0,110	–

Примечание.  $I_N$  – верхняя часть матрицы над диагональю,  $D_N$  – нижняя часть матрицы под диагональю.

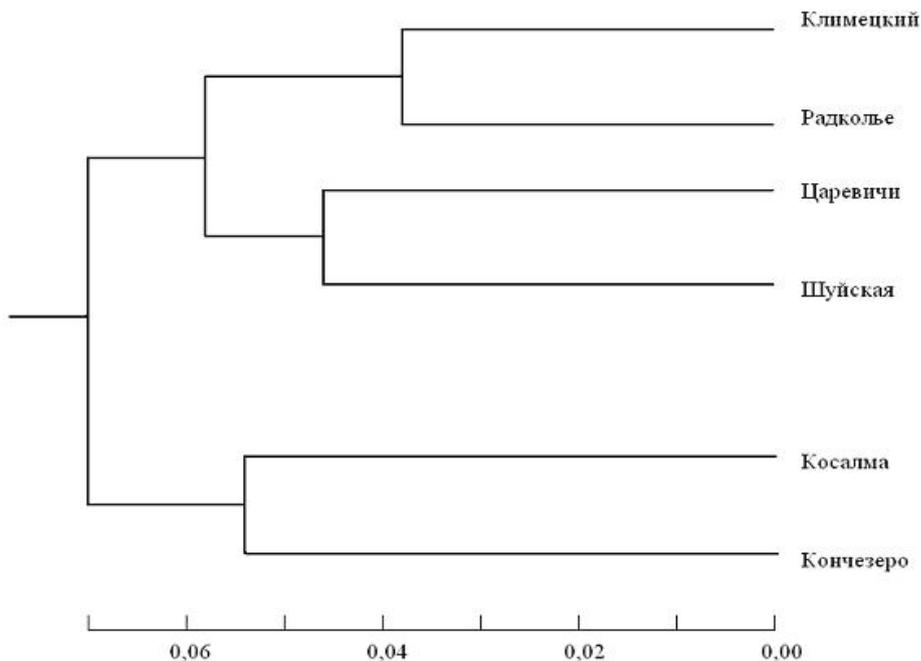


Рис. 2. Дендрограмма генетических различий северных природных популяций *A. thaliana*

Таблица 4. Показатели генного разнообразия (статистики Нея) в популяциях *A. thaliana*

Праймер	$H_T$	$H_S$	$D_{ST}$	$G_{ST}$
2	0,218	0,098	0,119	0,548
4	0,177	0,104	0,073	0,413
8	0,239	0,165	0,074	0,310
OPC-5	0,249	0,147	0,102	0,410
P-01D	0,241	0,171	0,069	0,289
Среднее	0,225	0,137	0,087	0,394

Примечание.  $H_T$  – общее генное разнообразие,  $H_S$  – внутри-популяционное разнообразие,  $D_{ST}$  – генное разнообразие между популяциями,  $G_{ST}$  – относительная величина межпопуляционной дифференциации.

Таким образом, в северных природных популяциях *A. thaliana* выявлен высокий уровень генетического и морфофизиологического разнообразия, не характерный для самоопылителей. Предполагается, что высокий популяционный полиморфизм арабидопсиса в Карелии может быть связан с экстремальными условиями произрастания на северной границе ареала вида. Особенности микроэволюционных процессов в островных популяциях – ослабление миграционного потока генов, усиление роли дрейфа генов – обусловили своеобразие их генетической и морфофизиологической структуры.

## Литература

Артюкова Е. В., Козыренко М. М., Корень О. Г. и др. RAPD- и аллозимный анализ генетической изменчивости *Panax ginseng* С. А. Meyer и *P. quinquefolius* L. // Генетика. 2004. Т. 40, № 2. С. 239–247. (Artyukhova E. V., Kozyrenko M. M., Koren' O. G. et al. RAPD and allozyme analysis of genetic diversity *Panax ginseng* С. А. Meyer и *P. quinquefolius* L. // Rus. J. Genetics. 2004. Т. 40, № 2. Р. 178–185.)

Животовский Л. А. Статистические методы анализа частот генов в природных популяциях // Итоги науки и техники. Общая генетика. М.: ВИНТИ, 1983. Т. 8. С. 76–104.

Животовский Л. А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984.

Иванов В. И., Касьяненко А. Г., Санина А. В., Тимофеева-Ресовская Е. А. Опыты по радиационной генетике *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Сообщ. I // Генетика. 1966. № 8. С. 55–70.

Кузнецов О. Л. Флора и растительность кижских шхер // Растительный мир Карелии и проблемы его охраны. Петрозаводск, 1993. С. 107–141.

Левонтин Р. С. Генетические основы эволюции. М.: Мир, 1978. 351 с.

Соколов В. А. Карельские агрономические труды. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1956. С. 22–29.

Федоренко О. М., Савушкин А. И., Олимпиенко Г. С. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в Карелии // Генетика. 2001. Т. 37, № 2. С. 223–229. (Fedorenko O. M., Savushkin A. I., Olimpienko G. S. Genetic diversity in natural populations of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. from Karelia // Rus. J. Genetics. 2001. Vol. 37, № 2. P. 162–167.)

Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2005. 588 с.

Abbott R. J., Gomes M. F. Population genetic structure and outcrossing rate of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Heredity. 1989. Vol. 62. Part 3. P. 411–418.

Allard R. W., Jain S. K., Workman P. The genetics of inbreeding species // Adv. Genetics. 1968. N 14. P. 55–131.

Gottlieb L. D. Electrophoretic evidence and plant populations // Prog. Phytchem. 1981. V. 7. P. 1–46.

Möller E. M., Bahnweg G., Sandermann H., Geiger H. H. A simple and efficient protocol for isolation of high molecular weight DNA from filamentous fungi, fruit

bodies, and infected plant tissues // Nucl. Acids Res. 1992. Vol. 20, N 22. P. 6115–6116.

*Nei M.* Genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. Vol. 106. P. 283–292.

*Nei M.* Analysis of gene diversity in subdivided populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1973. Vol. 70. P. 3321–3323.

*Torres E., Iriondo J. M., Perez C.* Genetic structure of an endangered plant, *Antirrhinum microphyllum*

(Scrophulariaceae): allozyme and RAPD analysis // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90, N 1. P. 85–92.

*Weir B. S., Allard R. W., Kahler A. L.* Analysis of complex allozymes polymorphisms in barley population // Genetics. 1972. Vol. 72, N 3. P. 505–523.

*Yeh F. C., Boyle T. J. B.* Population genetic analysis of codominant and dominant markers and quantitative traits // Belgian J. Bot. 1997. Vol. 129. P. 157.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### **Грицких Марина Витальевна**

аспирантка, стажер-исследователь  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,  
Республика Карелия, Россия, 185910  
эл. почта: genmg@mail.ru  
тел. (8142) 769810

### **Николаевская Татьяна Сергеевна**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: nikol@bio.krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 573107

### **Топчиева Людмила Владимировна**

руководитель группы мол. биологии, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: topchieva@krc.karelia.ru  
тел. (8142) 571879

### **Федоренко Ольга Михайловна**

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: fedorenko\_om@mail.ru  
тел. (8142) 783622

### **Gritskikh, Marina**

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: genmg@mail.ru  
tel. (8142) 769810

### **Nikolaevskaya, Tatyana**

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: nikol@bio.krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 573107

### **Topchieva, Lyudmila**

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: topchieva@krc.karelia.ru  
tel. (8142) 571879

### **Fedorenko, Olga**

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Science  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: fedorenko\_om@mail.ru  
tel. (8142) 783622