

УДК 630*165.3:582.475

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ФЕНОТИПИЧЕСКОГО И ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ СЕВЕРОТАЕЖНЫХ МАЛОНАРУШЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ЕЛИ ФИНСКОЙ (*PICEA X FENNICA*)

**А. А. ИЛЬИНОВ,¹ Б. В. РАЕВСКИЙ,¹ О. А. РУДКОВСКАЯ,¹
Л. В. ТОПЧИЕВА²**

¹ Институт леса Карельского научного центра РАН

² Институт биологии Карельского научного центра РАН

В результате сравнительного анализа внутривидового разнообразия малонарушенных популяций ели финской северотаежной подзоны обнаружено, что большим уровнем фенотипического разнообразия по интегральному показателю отличаются прибалтийские популяции ($C_{vob} = 5,9\%$) в сравнении с популяциями НП «Паанаярви» ($C_{vob} = 4,7\%$). Оценка формового разнообразия исследованных популяций по типу семенных чешуй показала, что их можно отнести к ели гибридной или финской, близкой к ели сибирской. Влияние ели европейской минимально и возрастает от паанаярвских ельников к прибалтийским. Генетический анализ, проведенный с помощью ПЦР-метода, показал, что использованные микросателлитные локусы полиморфны, для каждого из них обнаружено по 6 аллелей. Уровень генетического разнообразия прибалтийских популяций оказался ниже по сравнению с паанаярвскими, что противоречит результатам анализа фенотипической изменчивости. В целом уровень генетического разнообразия северокарельских популяций ели финской, оцененный с помощью микросателлитных маркеров, оказался невысоким и сравнимым с таковым, выявленным ранее по изоферментным локусам для карельских популяций ели финской.

Ключевые слова: малонарушенные популяции, фенотипическое разнообразие, генетическая структура, генетическое разнообразие, ПЦР, микросателлиты.

**A. A. Ilyinov, B. V. Raevskiy, O. V. Rudkovskaya, L. V. Topchieva.
COMPARATIVE ASSESSMENT OF THE PHENO- AND GENOTYPE
DIVERSITY OF OLD-GROWTH NORTHERN TAIGA (*PICEA X FENNICA*)
POPULATIONS**

It was found that the level of phenotype variability for the White Sea coastal populations was higher ($C_v = 5,9\%$) than for Paanajarvi ones. This integrated coefficient of phenotype variability was calculated using all characters involved in the investigation. Paanajarvi populations were closely similar to each other in this respect, with this characteristic ($C_v = 4,7\%$) being at a minimum value compared to other spruce populations in Karelia. These north Karelian spruce populations should be classified as the introgressive hybrid *P x fennica* (Regel. Kom.) shifted closely to *Picea obovata* Ledeb. The influence of *Picea abies* (L.) Karst was minor, slightly growing from Paanajarvi towards White Sea coast (Pongoma populations). Genetic analysis carried out with polymerase chain reaction showed that microsatellite loci applied were polymorphic, each having 6 alleles per locus. In contrast with phenotype variability, the

level of genetic diversity for *Picea* populations was lower compared with Paanajarvi ones. On the whole, the level of genetic variability for spruce populations in the northern taiga subzone of Karelia revealed using microsatellite markers was low, and comparable with that found for Karelian *P. x fennica* populations using isozyme loci.

Key words: intact populations, phenotype variability, genetic structure, PCR, microsatellites.

Введение

Территория Республики Карелия входит в состав обширной зоны интрогрессивной гибридизации *Picea abies* L. Karst и *P. obovata* Ledeb. [Бобров, 1978]. Здесь преобладает в основном ель гибридная или финская *P. x fennica* (Regel) Kom. с примесью на севере и северо-востоке Карелии деревьев с признаками ели сибирской, а на юге и юго-западе – ели европейской [Бакшаева, 1966; Щербакова, 1975]. Это обстоятельство, а также важная средообразующая роль и высокое хозяйственное значение ели способствуют поддержанию устойчивого интереса исследователей к этому виду в регионе.

Ель отличается сравнительно высокой требовательностью к почвенно-гидрологическим условиям. Еловые леса в Карелии вследствие этого распространены крайне неравномерно – они сосредоточены в основном в южных и юго-восточных районах [Виликайнен, 1953]. На севере Карелии ельники произрастают, главным образом, в отрогах хребта Маанселькя и в Прибеломорье. Здесь сохранились малонарушенные еловые массивы, минимально затронутые хозяйственной деятельностью человека. Изучение подобных объектов имеет фундаментальное значение, поскольку позволяет получить информацию о генетических процессах в нативных популяциях древесных растений.

Цель исследования – провести сравнительную оценку фенотипического и генетического разнообразия, а также описать генетическую структуру нативных популяций ели финской, произрастающих на севере Карелии.

Материалы и методы исследования

Объектами исследования служили малонарушенные еловые массивы северной подзоны тайги Республики Карелия (рис. 1). Для изучения фенотипической и генетической структуры были заложены по две пробы на территории национального парка «Паанаярви» (Паанаярви 1 и 2) и в прибеломорских ельниках, вблизи с. Поньгома (Поньгома 1 и 2). Кроме этого, до-

полнительно был взят материал для генетического анализа ели на границе леса и тундры на горе Кивакка (Кивакка 1 и 2, НП «Паанаярви») и на о. Пезжостров в Белом море (Пезжостров).

Пробные площади закладывались в соответствии с ОСТ 56-69-83 [1993]. На каждой ПП производилась нумерация деревьев с отметкой диаметра на высоте груди. Перечет насаждения осуществлялся по породам, ступеням толщины, а ели – по возрастным поколениям и типу ветвления. Диаметры замерялись мерной вилкой с точностью до 1 мм. На каждой пробной площади отбирали по 30 модельных деревьев ели, у которых с помощью высотомера ВН-1 с технически доступной для него точностью замерялась высота ствола, а также возрастным буром брался керн у шейки корня для точного определения возраста.

На каждой ПП проводили описание напочвенного покрова: выявляли видовой состав травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, оценивали проективное покрытие видов в процентах (табл. 1). На участке Поньгома 1 из числа видов, имеющих высокое проективное покрытие (больше 5 %), черника доминирует с небольшим отрывом в отличие от трех других исследованных проб. Сложившаяся на данной ПП структура травяно-кустарничкового яруса обусловлена контрастностью свойств почв, характером их увлажнения, что в свою очередь определяется варьированием условий микрорельефа в пределах пробной площади. Более низкие значения общего проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса в Паанаярви 2 и Поньгоме 2 (тип леса ельник черничный влажный) обусловлены повышенным увлажнением, о чем свидетельствует высокая доля участия видов рода *Sphagnum* в сложении мохово-лишайникового яруса обеих проб. Все выявленные виды напочвенного покрова типичны для ельников черничной группы, расположенных в северотаежной подзоне Карелии.

Для изучения особенностей фенотипического разнообразия исследовали изменчивость количественных признаков, характеризующих размеры и форму шишек и семенных чешуй, и чаще всего используемых в качестве диагностических

параметров для оценки внутривидового фенотипического разнообразия хвойных видов [Путенихин, 1993]. Оценку уровня фенотипического разнообразия проводили с помощью интегрального показателя – обобщенного коэффициента вариации $S_{\text{об}}$, предложенного Л. А. Животовским [1980] и учитывающего весь комплекс ис-

следуемых признаков. В качестве дополнительного критерия фенотипического разнообразия использовали анализ формовой структуры популяций по типу ветвления и типу семенной чешуи [Правдин, 1975], для чего на пробных площадях в проекции кроны отбирали шишки для анализа, в том числе и с модельных деревьев.

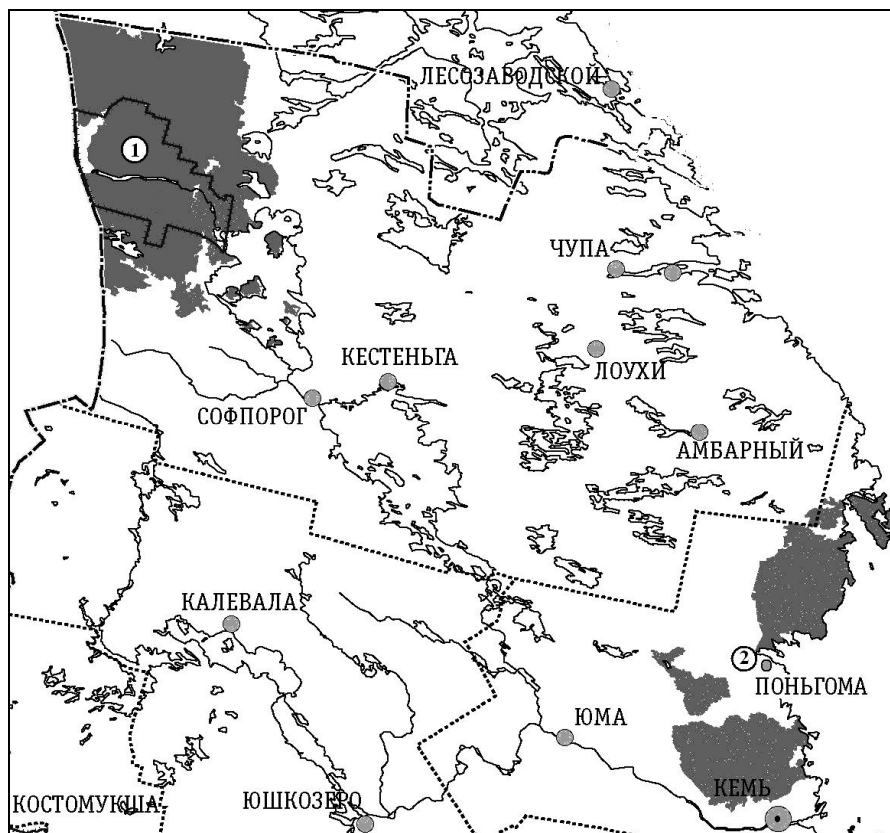


Рис. 1. Малонарушенные лесные массивы северной подзоны тайги Республики Карелия: 1 – национальный парк «Паанаярви»; 2 – прибеломорские ельники

Таблица 1. Проективное покрытие доминирующих видов напочвенного покрова исследованных ельников

Виды	Паанаярви 1	Паанаярви 2	Поньгома 1	Поньгома 2
	ПП, %	ПП, %	ПП, %	ПП, %
Травяно-кустарничковый ярус				
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	70	40	30	40
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.		5	20	10
<i>Ledum palustre</i> L.			5	
<i>Empetrum nigrum</i> L.			15	
<i>Vaccinium uliginosum</i> L.			5	
<i>Rubus chamaemorus</i> L.				10
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drej.	7			
Общее ПП травяно-кустарничкового яруса	75	45	70	55
Мохово-лишайниковый ярус				
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.)	75	15	60	60
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	20	30	20	
<i>Sphagnum</i> ssp.		55		15
Общее ПП мохово-лишайникового яруса	95	95	80	80

Примечание. ПП – проективное покрытие.

Применение традиционных генетических маркеров, таких как изоферменты, при изучении внутривидового генетического разнообра-

зия ограничено в связи с низким уровнем межпопуляционного генетического разнообразия хвойных древесных видов. Проблему позволяет

решить микросателлитный анализ, основанный на применении в качестве маркеров коротких повторяющихся последовательностей ДНК – микросателлитов (SSR, single sequence repeats). Среди преимуществ этого метода – относительная простота в использовании и высокая информативность, позволяющая идентифицировать отдельные генотипы.

Изучение генетической структуры малонарушенных популяций ели проводили с использованием образцов хвои текущего года, собранных с модельных деревьев. Анализ генетической структуры и оценку уровня генетического разнообразия исследованных популяций проводили с использованием 2 микросателлитных праймеров, характеризующихся высоким уровнем полиморфизма [Hodgetts et al., 2001; Scotti et al., 2002]. Фрагментный анализ ПЦР-продуктов проводили с помощью капиллярного электрофореза на приборе SEQ 8000 фирмы Beckman Coulter (США).

Основные показатели генетической изменчивости (число аллелей на локус A , эффективное число аллелей n_e , полиморфность P , на-

блюдаемая H_o и ожидаемая H_e гетерозиготность), а также анализ подразделенности AMOVA (analysis of molecular variance) и дифференциации (D_N) определяли с помощью программы GenAlEx 6.2 [Peakall, Smouse, 2006].

Результаты и обсуждение

Таксационные показатели коренных ельников. Паанаярвские и прибеломорские ельники произрастают в очень суровых климатических условиях [Громцев, 2003]. В то же время типы ландшафтов, элементами которых они являются, резко контрастируют по комплексу геоморфологических и почвенно-гидрологических показателей, что находит свое отражение в структуре лесного покрова. На территории НП «Паанаярви» пробные площади закладывались в пределах елового массива в низкогорном североажном ландшафте. На побережье Белого моря исследования проводились в массиве ельников в равнинном сильнозаболоченном приморском ландшафте. Таксационные характеристики пробных площадей приведены в табл. 2.

Таблица 2. Таксационная характеристика пробных площадей

Показатели	Паанаярви 1	Паанаярви 2	Поньгома 1	Поньгома 2
Широта, град. с. ш.	66,36	66,30	65,34	65,35
Долгота, град. в. д.	30,44	30,46	34,48	34,37
Высота над у. м., м	208	213	3	12
Общий состав	9,2E 0,8B 0,2Oc	9,3E 0,7B	7,6E 0,4C 2B	6,6E 3,4B
Возрастная структура еловой части	0,7E ₁₄₀ 4,6E ₁₈₀ 3,9E ₂₂₀	1,0E ₁₄₀ 3,9E ₁₈₀ 4,4E ₂₂₀	0,2E ₆₀ 3,9E ₁₀₀ 3,0E ₁₄₀ 0,4E ₁₈₀	0,2E ₆₀ 3,9E ₁₀₀ 3,0E ₁₄₀ 0,4E ₁₈₀
Тип возрастной структуры	относительно разновозр.	относительно разновозр.	абсолютно разновозр.	абсолютно разновозр.
Тип леса	черничный	черничный влажный	воронично-черничный	черничный влажный
Средний возраст, лет	194	194	120	125
Средний диаметр, см	25,9	22,6	17,7	16,8
Средняя высота, м	18,7	16,9	11,4	12,8
Запас, м ³ /га	179,1	157,8	68,4	134,9
Число стволов, шт./га	590	585	940	1505
Относительная полнота	0,68	0,46	0,56	0,88
Число стволов ели, шт./га	560	555	455	740
Относительная полнота елового яруса	0,63	0,41	0,38	0,52
Бонитет	IV	V	Va	Va

Анализ возрастной структуры (относительная и абсолютная разновозрастность, большой возраст деревьев ели) и других таксационных параметров рассматриваемых древостоев показывает, что они не испытали заметного антропогенного влияния, относятся к одному или очень близким типам леса и являются достаточно типичными в структуре лесного покрова соответствующих типов ландшафта. Таким образом, отобранные насаждения в наилучшей степени могут служить объектами для сравнительного изучения особенностей фенотипической и генотипической структуры коренных малонарушенных ельников.

Фенотипическое разнообразие. Исследование фенотипического разнообразия проведено с привлечением комплекса количественных параметров, характеризующих размеры и форму шишек и семенных чешуй. Результаты анализа внутривидовой изменчивости на индивидуальном уровне (табл. 3) показали, что большинство количественных признаков ели характеризуются низкой и средней степенью варьирования по шкале С. А. Мамаева [1973]. Паанаярвские ельники отличаются минимальными средними значениями параметров шишек и семенных чешуй по сравнению с прибеломорскими и водлозерскими, а также с другими ранее исследу-

дованными ельниками Карелии [Ильинов, 1998]. Паанаярви 1 по этим признакам уступает даже популяциям Мурманской области, расположенным значительно севернее [Ильинов и др., 2006]. Здесь, скорее всего, проявляется влияние суровых климатических условий. Паанаярви 2 по большинству признаков шишек и чешуй достоверно превосходит Паанаярви 1, что, по нашему мнению, связано с более благоприятными условиями освещенности крон вследствие низкой полноты древостоя и не-

равномерного распределения деревьев на пробе. В Прибеломорье также выявлены различия между ценопопуляциями в размерах шишек и семенных чешуй. В то же время по относительным показателям (коэффициент формы шишки, относительная длина семенной чешуи и коэффициент Бакшаевой) достоверных различий между ельниками в пределах каждого региона не обнаружено, что может свидетельствовать о генетической близости ценопопуляций.

Таблица 3. Индивидуальная изменчивость количественных характеристик шишек и семенных чешуй в исследованных ценопопуляциях ели финской

Признаки	Паанаярви 1		Паанаярви 2		Поньгома 1		Поньгома 2		Водлозеро	
	M±m	Cv	M±m	Cv	M±m	Cv	M±m	Cv	M±m	Cv
Диаметр шишки (D), мм	17,41±0,30	12,97	18,30±0,23	11,43	18,45±0,26	11,98	18,73±0,20	11,05	21,13±0,20	13,53
Длина шишки (L), мм	58,98±1,26	16,29	62,96±1,14	16,30	64,46±1,19	15,62	68,70±0,99	14,73	85,57±1,15	9,76
Коэфф. формы шишки (D/L)	0,30±0,01	12,03	0,30±0,01	14,89	0,30±0,01	13,58	0,28±0,01	12,09	0,25±0,01	11,83
Длина семенной чешуи, мм	16,48±0,27	12,45	17,30±0,19	9,96	17,82±0,25	12,13	18,08±0,19	10,72	20,78±0,22	10,60
Ширина семенной чешуи, мм	12,38±0,16	9,85	13,11±0,17	11,59	13,22±0,19	12,10	13,27±0,14	10,47	14,76±0,14	9,28
Относительная длина чешуи	0,76±0,01	7,59	0,76±0,01	7,66	0,75±0,01	10,36	0,74±0,01	10,78	0,71±0,01	8,31
Длина верхней части чешуи, мм	5,45±0,09	12,64	5,79±0,08	12,75	6,00±0,11	15,51	6,08±0,09	14,84	7,71±0,13	17,12
Коэффициент Бакшаевой*	0,88±0,01	10,78	0,89±0,01	13,98	0,91±0,02	16,33	0,92±0,01	13,92	1,07±0,01	11,20

Примечание. *по: [Правдин, 1975].

Сравнение паанаярвских и прибаломорских ельников, напротив, показало достоверность различий по всем признакам, в том числе и относительным. Обнаруживается определенная тенденция – при переходе к Поньгоме 1 и Поньгоме 2 увеличиваются абсолютные показатели шишек и семенных чешуй, шишки характеризуются более вытянутой формой с более вытянутыми верхушками семенных чешуй. Можно сказать, что прибаломорские популяции характеризуются усилением признаков ели европейской.

При исследовании внутривидовой структуры в качестве диагностических признаков с определенной долей условности могут быть использованы и некоторые габитуальные, в том числе тип ветвления. Они также могут использоваться при оценке фенотипической структуры популяции.

В популяциях ели описаны следующие формы по типу ветвления: 1) плоская; 2) щетковидная; 3) компактная; 4) гребенчатая; 5) неправильно-гребенчатая. Следует отметить, что паанаярвские древостои отличаются узкой формой кроны, когда ветви первого порядка опускаются вниз и тесно прижимаются к стволу, что сильно затрудняет описание деревьев по типу ветвления. Тем не менее, в ельниках НП удалось выделить две формы по типу ветвления (рис. 2). В обеих популяциях доминируют плосковетвистые формы. В Паанаярви 1 на долю щетковидных елей приходится не более 5 %. В

Паанаярви 2 представленность щетковидных елей выше (10 %). По-видимому, это связано с лучшими условиями освещенности в данном ельнике вследствие неравномерного распределения деревьев на пробе. Другие формы елей по типу ветвления в паанаярвских популяциях не обнаружены.

Прибаломорские популяции характеризуются большим уровнем разнообразия по этому показателю. Здесь встречаются все четыре типа ветвления, причем в Поньгоме 1 преобладает плоский тип (40 %), а в Поньгоме 2 – уже щетковидный (50 %). Компактный тип ветвления максимально представлен в Поньгоме 1 – 22 %, в Поньгоме 2 этот тип ветвления встречается единично. Гребенчатый тип ветвления составляет 8 и 9 % от общего числа деревьев для Поньгомы 1 и 2 соответственно. Таким образом, прибаломорские ельники характеризуются большим по сравнению с паанаярвскими ельниками уровнем формового разнообразия, оцененного по типу ветвления.

Форма семенных чешуй является главным диагностическим признаком, используемым при изучении внутривидового разнообразия и идентификации ели европейской, сибирской и их гибрида – ели финской [Правдин, 1975]. Поэтому представляется важным проанализировать формовую структуру популяций на основе различия между деревьями по типу семенных чешуй. Для большей точности был использован количественный показатель, характеризующий

вытянутость верхнего края семенной чешуи (коэф. Бакшаевой). Анализ показал (рис. 3), что исследованные малонарушенные ценопопуляции близки по формовой структуре и представлены в исследованных популяциях главным образом гибридами, близкими к ели

сибирской – от 87 % в Паанаярви 1 до 73 % в Поньгоме 2. Гибриды, близкие к ели европейской, составили в изученных популяциях от 13,5 до 24 %. Формы с четкими признаками чешуй родительских видов (ели сибирской и ели европейской) встречались редко, от 1 до 2 %.

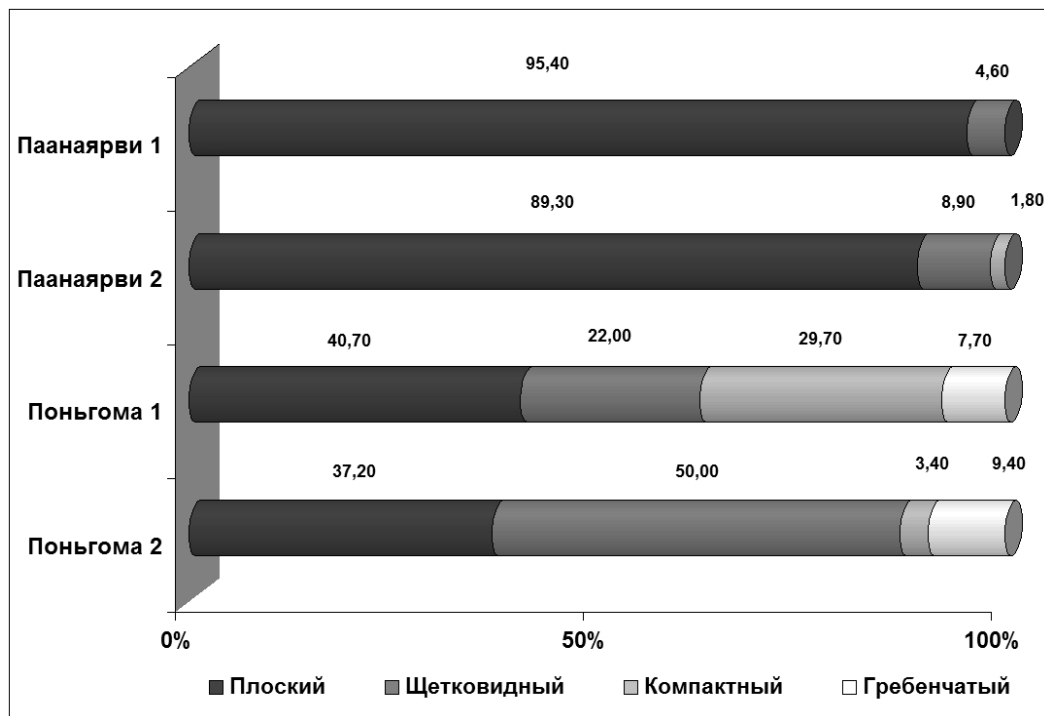


Рис. 2. Формовая структура популяций ели финской по типу ветвления

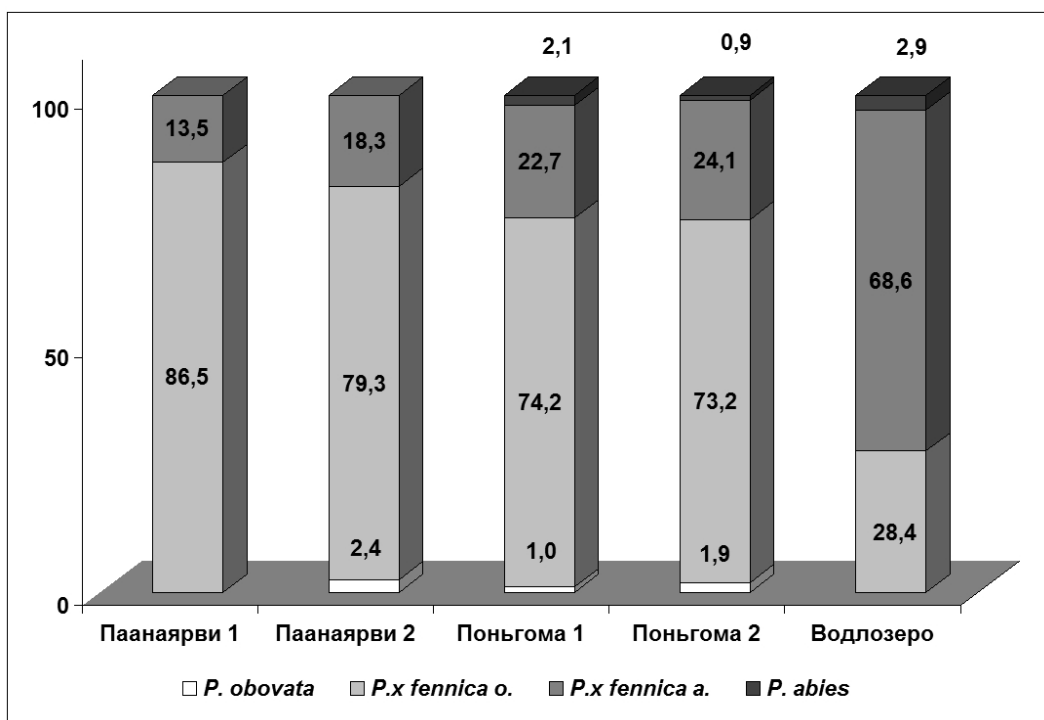


Рис. 3. Формовая структура популяции ели финской по типу семенных чешуй в сравнении с популяцией из НП «Водлозерский»

В сравнении, в малонарушенной популяции из средней подзоны тайги (НП «Водлозерский»), уже доминируют гибриды, близкие к ели европейской (69 %). Следовательно, малонарушенные северокарельские популяции можно отнести к ели гибридной или финской, близкой к ели сибирской. Влияние ели европейской минимально и возрастает от паанаярвских ельников к прибеломорским и далее к водлозерским, что не противоречит обнаруженной ранее закономерности [Бакшаева, 1966; Щербакова, 1975; Ильинов, 1998].

Представляется важным рассмотреть, каким образом характеризуются исследованные популяции ели финской с точки зрения ее разнообразия на внутривидовом уровне по всему комплексу рассмотренных количественных признаков. С этой целью для каждой популяции были определены обобщенные коэффициенты вариации $C_{\text{воб}}$. Оказалось, что паанаярвские ельники близки по этому показателю (рис. 4) и характеризуются минимальным уровнем фенотипического разнообразия (4,7 %). Сравнительно большими значениями интегрального показателя отличаются прибеломорские популяции, особенно Поньгома 1 ($C_{\text{воб}} = 5,9$ %), оказавшаяся близкой по этому показателю с популяцией из НП «Водлозерский».

Ранее с помощью обобщенного коэффициента вариации были изучены популяции ели финской в Карелии и смежных регионах [Ильинов, 1998; Ильинов и др., 2006]. Минимальные значения показателя были выявлены для мурманских популяций ели ($C_{\text{воб}} = 2,5$ %), а также для кестеньгской популяции ($C_{\text{воб}} = 4,4$ %), на-

ходящейся в непосредственной близости от НП «Паанаярви». В то же время максимальными значениями характеризовались калевальская (Карелия, северная подзона тайги) и подпорожская (Ленинградская обл., южная подзона тайги) популяции – $C_{\text{воб}} = 9,3$ и $9,4$ % соответственно. Таким образом, не было обнаружено какой-либо закономерности в изменении уровня индивидуального варьирования по комплексу количественных признаков у ели финской со сменой районов обитания. По мнению М. А. Khalil [1974], интегральный показатель $C_{\text{воб}}$ отражает в определенной степени условия местообитания (особенности микрорельефа, микроклимата, почвы и т. п.). В нашем случае несомненный вклад в общий уровень фенотипического разнообразия вносят процессы интрогрессивной гибридизации.

Таким образом, анализ фенотипической изменчивости северных малонарушенных популяций ели финской позволил выявить определенную тенденцию – усиление влияния ели европейской от паанаярвских ельников к прибеломорским. В этом же направлении (с северо-запада на юго-восток) зафиксировано повышение уровня формового разнообразия по габитуальным признакам. Обнаруженные особенности фенотипического разнообразия ели указывают на существенную роль процессов интрогрессивной гибридизации в дифференциации на фенотипическом уровне исследованных малонарушенных популяций ели финской.

Генетическое разнообразие малонарушенных популяций ели. Анализ генетической структуры показал (табл. 4), что оба использованных

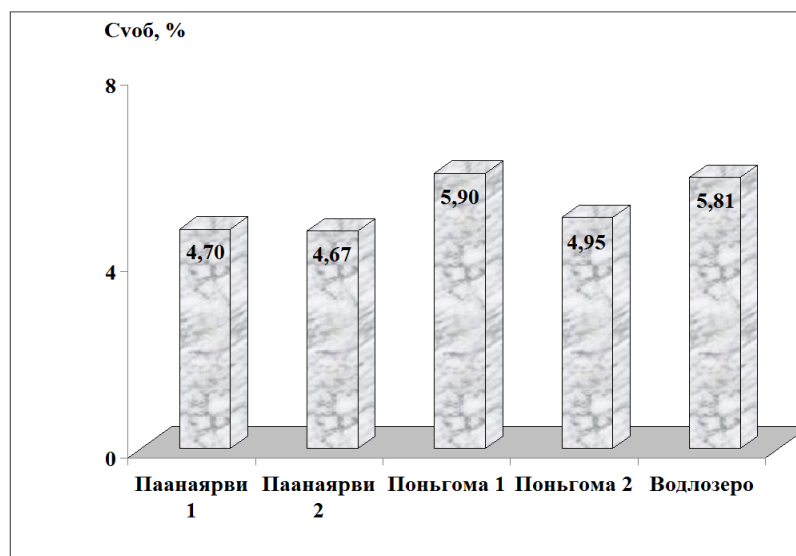


Рис. 4. Уровень фенотипического разнообразия по обобщенному коэффициенту вариации $C_{\text{воб}}$ популяций ели финской в сравнении с популяцией из НП «Водлозерский»

микросателлитных локуса, UAPsTG25 и EATC2C06, оказались полиморфны только в паанаярвских ценопопуляциях ели финской. Для каждого из них обнаружено по 6 аллелей. В то же время прибаломорские ценопопуляции характеризовались меньшим аллельным разнообразием – по локусу UAPsTG25 они оказались мономорфными, а Поньгома 1 – и по локусу EATC2C06. Как в паанаярвских, так и в прибаломорских ельниках большинство генотипов представлено гомозиготами по одному основному аллелю: 104/104 и 139/139 по локусу UAPsTG25 и EATC2C06 соответственно. В то же время в одной прибаломорской и трех паанаярвских ценопопуляциях выявлены уникальные аллели (см. табл. 4).

Результаты анализа генетического разнообразия малонарушенных популяций ели финской представлены в табл. 5. Практически по

всем параметрам генетической изменчивости паанаярвские популяции превосходят прибаломорские. Особенно высоким уровнем генетического разнообразия отличается популяция, расположенная на горе Кивакка на границе леса и тундры (Кивакка 1). Напротив, немногочисленная группа низкорослых деревьев, произрастающих на вершине горы Кивакка в горной тундре на высоте 400–450 м н. у. м. (Кивакка 2), характеризуется минимальными для паанаярвских ельников показателями генетической изменчивости, что можно объяснить крайне суровыми, экстремальными даже для самого холодного климатического района Карелии условиями произрастания, когда выживают лишь единичные экземпляры. Из прибаломорских популяций наибольшим уровнем генетической изменчивости характеризуется Поньгома 1.

Таблица 4. Генетическая структура малонарушенных популяций ели финской, выраженная в частотах аллелей микросателлитных локусов UAPsTG25 и EATC2C06

Аллели	Популяции						
	Паанаярви 1	Паанаярви 2	Кивакка 1	Кивакка 2	Поньгома 1	Поньгома 2	Пезостров
	UAPsTG25						
n	30	31	29	10	30	30	30
100*	0,050	0,016					
104	0,950	0,952	0,845	0,900	1,000	1,000	1,000
110				0,050			
112			0,017				
114		0,016	0,138	0,050			
116		0,016					
	EATC2C06						
n	30	31	29	10	30	30	30
136	0,133	0,065	0,138		0,117		0,017
139	0,733	0,839	0,724	0,950	0,800	1,000	0,933
151							0,017
154			0,034	0,050	0,017		0,033
157	0,133	0,081	0,103		0,067		
160		0,016					

Примечание. n – количество проанализированных генотипов; * аллели обозначены по длине фрагмента ДНК.

Таблица 5. Уровень генетического разнообразия в популяциях ели финской в Карелии, выявленный с помощью микросателлитных локусов UAPsTG25 и EATC2C06

Популяции	Кол-во генотипов	Среднее число аллелей на локус, (A)	Эффективное число аллелей (n_e)	Число уникальных аллелей	Полиморфность (P), %	Гетерозиготность	
						ожидаемая (H_e)	наблюдаемая (H_s)
НП «Паанаярви»							
Паанаярви 1	30	2,5±0,5	1,42±0,32	–	100	0,26±0,17	0,28±0,17
Паанаярви 2	31	4,0±0,1	1,25±0,15	2	100	0,19±0,10	0,18±0,10
Кивакка 1	29	3,5±0,5	1,58±0,22	1	100	0,36±0,09	0,24±0,09
Кивакка 2	10	2,5±0,5	1,17±0,06	1	100	0,14±0,05	0,15±0,05
Прибаломорье							
Поньгома 1	30	2,5±1,5	1,26±0,26	–	50	0,17±0,17	0,15±0,15
Поньгома 2	30	1,0±0,0	1,00±0,01	–	0	–	–
Пезостров	30	2,5±1,5	1,07±0,07	1	50	0,06±0,06	0,07±0,06

Ранее при изучении двух ценопопуляций ели финской из НП «Водлозерский» с помощью изоферментного анализа нами было обнаружено, что лучшим условиям произрастания соответствует более высокий уровень аллозимного внут-

рипопуляционного разнообразия. С. Н. Велисевич с соавт. [2008] на основе анализа изоферментов сосны кедровой сибирской в Томской обл. выявили снижение уровня гетерозиготности в популяциях при ухудшении почвенно-

гидрологических условий. В. А. Путенихин с соавт. [2005], изучая с помощью аллозимного анализа генетическую структуру популяций ели сибирской на Южном Урале, связали снижение уровня внутривидовой генетической изменчивости в направлении от горных к равнинным популяциям с усилением процессов интрогрессивной гибридизации, сопровождающимся возрастанием влияния ели европейской.

Таким образом, различия в уровне генетического разнообразия паанаярвских и прибеломорских ценопопуляций можно объяснить как особенностями условий произрастания в исследованной части ареала ели финской, так и различным соотношением микроэволюционных процессов в популяциях, среди которых, несомненно, одно из главных мест принадлежит интрогрессивной гибридизации. В целом уровень генетического разнообразия в исследованных популяциях ели финской, выраженный показателями гетерозиготности *He* и *Ho*, оказался достаточно высоким и сравнимым с таковыми, выявленными по изоферментным локусам для других популяций *P. x fennica*

[Потенко и др., 1993], а также других видов хвойных, в том числе и елей [Nevo et al., 1984; Алтухов и др., 1989].

Представляет интерес анализ подразделенности – изучение структуры всей генетической изменчивости, выявленной для северокарельских популяций. Результаты анализа AMOVA представлены в табл. 6. На долю индивидуальной (между отдельными генотипами) изменчивости приходится наибольшая доля (более 89 %). Интересно, что примерно одинаковыми оказались доли экологической (различия между пробами в регионах) и географической (различия между районами исследования) составляющих общей генетической изменчивости. Таким образом, уровень генетической дифференциации между исследованными малонарушенными северокарельскими популяциями оказался невысоким, большая часть выявленного генетического разнообразия приходится на внутривидовую составляющую, что свидетельствует о генетической близости популяций и характерно для популяций большинства хвойных видов таежной зоны.

Таблица 6. Результаты AMOVA (Analysis of Molecular Variance) анализа общего генетического разнообразия в северокарельских малонарушенных популяциях ели финской

Источник разнообразия	Число степеней свободы df	Сумма квадратов отклонений SSD	Среднее квадр. откл. MSD=SSD/df	Доля в общей дисперсии, абс. значения	Доля в общей дисперсии в %
Между регионами (географическая изменчивость)	1	3,273	3,273	0,023	5,3
Между популяциями (экологическая изменчивость)	5	5,112	1,022	0,024	5,4
Внутри популяций (индивидуальная изменчивость)	183	71,825	0,392	0,392	89,3
Общая генетическая изменчивость	189	80,211		0,439	100,0

Уровень межпопуляционной генетической дифференциации количественно оценивали с помощью вычисления генетических дистанций *Nei* [Nei, 1975]. Более наглядно результаты этих вычислений можно представить в виде дендрограммы сходства, построенной на основе матрицы расстояний с помощью метода UPGMA. На дендрограмме (рис. 5) выделяется Кивакка 1 наибольшей обособленностью от остальных северокарельских популяций. Представляет интерес генетическая близость между популяциями Паанаярви 2 и Поньгома 1, а также пробы Кивакка 2 с прибеломорскими популяциями. За этим исключением, выявленная популяционная структура не противоречит географическому расположению северокарельских малонарушенных популяций ели финской. Обособленность популяции Кивакка 1 объясняется, вероятно, ее положением на границе леса и тундры. Согласно существующим данным относительно соответствия генетического

расстояния внутривидовому статусу [Алтухов и др., 1989], значения дистанций *Nei* до 0,007 соответствуют генетическому расстоянию между субпопуляциями, от 0,008 до 0,013 – между локальными популяциями. Таким образом, выборки из НП «Паанаярви» и Прибеломорья соответствуют субпопуляциям, входящим в состав двух локальных популяций – паанаярвской и прибеломорской. Отсутствие изоляционных барьеров с другими паанаярвскими субпопуляциями не позволяет отнести Кивакка 1 к отдельной локальной популяции, несмотря на ее генетическую обособленность.

Заключение

Своеобразие популяционной структуры ели финской в исследованной части ареала может быть следствием ряда факторов, среди которых, несомненно, главную роль играют процессы интрогрессивной гибридизации ели

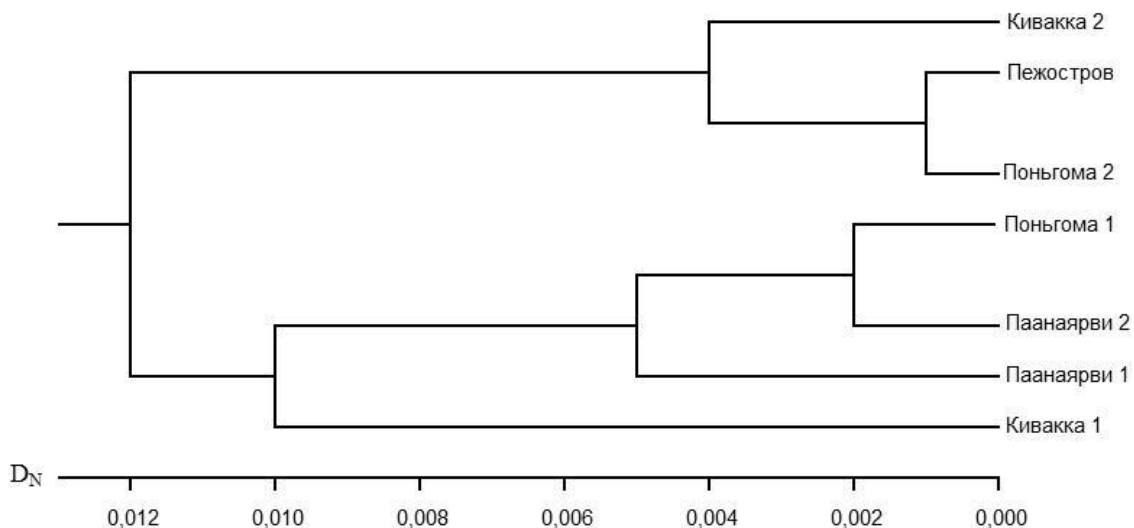


Рис. 5. Дендрограмма сходства северокарельских популяций ели финской по генетическим расстояниям Неи (D_N)

сибирской и ели европейской. Для более обоснованных выводов необходимы дальнейшие исследования с привлечением большего количества микросателлитных локусов. Однако несмотря на то, что в работе были использованы только два полиморфных микросателлитных праймера, они позволили выявить особенности генетической структуры, обнаружить неоднородность внутривидового генетического разнообразия изученных популяций ели финской, оценить степень их дифференциации. Следовательно, микросателлитные локусы могут с успехом применяться в изучении внутривидового разнообразия лесных древесных видов, в том числе и ели европейской, включая ее гибриды с елью сибирской.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

Алтухов Ю. П., Крутовский К. В., Духарев В. А. и др. Биохимическая генетика популяций лесных древесных растений // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Материалы Международ. симп. Воронеж, 1989. С. 16–24.

Бакшаева В. И. Изменчивость и формовое разнообразие ели в Карелии: автореф. дис. ...канд. Петрозаводск, 1966. 22 с.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.

Велисевич С. Н., Петрова Е. А., Бендер О. Г., Зотикова А. П. Формирование структуры популяций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в заболоченных экотопах юга Томской области // Вестник Томск. гос. унив. Биология. 2008. № 1 (2). С. 13–22.

Виликайнен М. И. Еловые леса Карело-Финской ССР и характеристика их флористического состава: автореф. дис. ...канд. Петрозаводск, 1953. 22 с.

Громцев А. Н. Ландшафтные эталоны коренных лесов // Разнообразие биоты Карелии: условия формирования, сообщества, виды. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. С. 55–60.

Животовский Л. А. Меры популяционной изменчивости комплекса количественных признаков // Журнал общей биологии. 1980. Т. ХLI. № 2. С. 177–191.

Ильинов А. А. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура ели финской *Picea x ferrica* (Regel) Kom. в Карелии: автореф. дис. ...канд. Петрозаводск, 1998. 25 с.

Ильинов А. А., Политов Д. В., Исаева Л. В. Фенотипическая и генетическая структура популяций ели финской в условиях промышленного загрязнения в Мурманской обл. // Матер. Междунар. конф. «Соврем. эколог. пробл. Севера». Апатиты, 2006. С. 123–128.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1999. 316 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 282 с.

Потенко В. В., Ильинов А. А., Гончаренко Г. Г. Изучение генетической дифференциации популяций ели в Карелии с использованием метода изоферментного анализа // Селекция и семеноводство в Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1993. С. 66–76.

Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 180 с.

Путенихин В. П. Лиственница Сукачева на Южном Урале (изменчивость, популяционная структура и сохранение генофонда). Уфа: УНЦ РАН, 1993. 195 с.

Путенихин В. П., Шигапов З. Х., Фарукшина Г. Г. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье (популяционно-генетическая структура). Ботанический сад-институт Уфимского НЦ РАН. М.: Наука, 2005. 180 с.

ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. Порядок рассмотрения

и утверждения возрастов рубок главного пользования лесом. Приказ Рослесхоза от 28.05.93 № 134.

Щербакова М. А. Генэкологические особенности ели в северо-западной части ее ареала // Вопр. лесовед. и лесоводства в Карелии. Петрозаводск, 1975. С. 154–177.

Hodgetts R. B., Aleksyuk M. A., Brown A. et al. Development of microsatellite markers for white spruce (*Picea glauca*) and related species // Theor. Appl. Genet. 2001. Vol. 102. P. 1252–1258.

Khalil M. A. Genetics of cone morphology in white spruce (*Picea glauca*) // Can. J. Bot. 1974. V. 52, N 1. P. 15–21.

Nei M. Molecular population genetics and evolution. Amsterdam: Holland Press, 1975. 278 p.

Nevo E., Beilis A., Ben-Shlomo R. The evolutionary significance of genetic diversity: ecological, demographic and life history correlates // Evolutionary Dynamics of Genetic Diversity. Springer, 1984. P. 13–213.

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

Scotti I., Magni F., Pagila G. P., Morgante M. Trinucleotide microsatellites in Norway spruce (*Picea abies*): their features and development of molecular markers // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 106. P. 40–50.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ильинов Алексей Алексеевич

научный сотрудник, к. с.-х. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: ialexa33@yandex.ru
тел.: (8142) 768160

Раевский Борис Владимирович

старший научный сотрудник, к. с.-х. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: raevski@drevlanka.ru
тел.: (8142) 768160

Рудковская Оксана Алексеевна

младший научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: karolina@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Топчиева Людмила Владимировна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: topchieva67@mail.ru
тел.: (8142) 571879

Ilyinov, Alexey

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: ialexa33@yandex.ru
tel.: (8142) 768160

Raevskiy, Boris

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: raevski@drevlanka.ru
tel.: (8142) 768160

Rudkovskaya, Oksana

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: karolina@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Topchieva, Lyudmila

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: topchieva67@mail.ru
tel.: (8142) 571879