

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ЛИСТВЕННИЦЫ СУКАЧЕВА НА УРАЛЕ

Приведены результаты изучения генетического разнообразия лиственницы Сукачева *Larix sukaczewii* Dyl. на Урале с использованием биохимических методов. Показано, что уровень генетического разнообразия лиственницы на Урале ниже, чем у большинства видов хвойных. Установлена закономерность повышения разнообразия популяций по направлению с Южного Урала на Полярный, а также при продвижении в высокогорья.

Ключевые слова: лиственница Сукачева, генетическая изменчивость, популяционная структура, изоферменты, локус.

Сохранение и воспроизводство биологического разнообразия является глобальной задачей современного мира. Очевидным фактом является то, что реальное сохранение биоразнообразия видов возможно лишь при сохранении системной организации популяций. Следовательно, одним из главных принципов неистощительного природопользования должно быть максимальное сохранение генетического разнообразия популяционных систем в процессе их использования и искусственного воспроизводства [1].

В работе приведены результаты изучения генетического разнообразия и популяционной структуры лиственницы Сукачева *Larix sukaczewii* Dyl. на Урале (от южной лесостепи до полярно-тундровой окраины) с использованием биохимических методов на основе изменчивости 20 изоферментных локусов 12 ферментных систем: аспаратаминотрансферазы, глутаматдегидрогеназы, глицерат-2-дегидрогеназы, кислот фосфатазы, лейцинаминопептидазы, малатдегидрогеназы, супероксиддисмутазы, формиатдегидрогеназы, диафоразы, 6-фосфоглюконатдегидрогеназы, шикиматдегидрогеназы.

Путем анализа аллельного состава по изоферментным электрофоретическим спектрам вычислялись частота встречаемости аллелей (r), среднее число аллелей на локус (A), доля полиморфных локусов (P), наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготность, коэффициент инбридинга (F) и другие показатели генетического разнообразия и дифференциации вида в регионе.

Анализ аллельного состава лиственницы Сукачева на Урале показал, что в трех из пяти наиболее изменчивых локусов основные аллели оказались разными по отдельным популяциям. Достоверная межвыборочная аллельная гетерогенность лиственницы Сукачева в целом по ре-

гиону установлена для основных изменчивых локусов. Существенные отличия между выборками обнаружены по составу и частоте встречаемости более редких вариантов аллелей. Большинство редких аллелей выявлялись в различных популяциях без какой-либо взаимосвязи с географическим положением выборок по всему исследуемому уральскому региону. В то же время установлен целый ряд специфических редких аллелей лиственницы Сукачева, характерных лишь для отдельных районов Урала, в особенности, для полярных и приполярных уральских популяций, что отражает процессы интрогрессивной гибридизации с лиственницей сибирской *Larix sibirica* Ledeb. в этом регионе.

Наблюдаемые распределения генотипов в полиморфных локусах взрослых деревьев в целом соответствовали ожидаемым при равновесии Харди-Вайнберга. Все выявленные случаи нарушения генотипической структуры в популяциях лиственницы являются следствием значительного дефицита гетерозигот, причем, как с участием редких аллельных вариантов, так и основных аллелей. При этом прослеживается четкая закономерность увеличения случаев отклонения от соотношения Харди-Вайнберга по мере продвижения с Южного Урала на Полярный. Следовательно, можно констатировать, что с продвижением в северном направлении микроэволюционные процессы в популяциях лиственницы Сукачева интенсифицируются. Видимо, более суровые экологические условия северных районов являются существенным фактором динамики популяционной структуры, приводящим к некоторым нарушениям генотипической структуры природных популяций лиственницы Сукачева на Полярном и Приполярном Урале.

Выявлена достаточно высокая степень популяционной генетической структурированности лиственницы Сукачева на Урале: 10,2% изменчивости приходится на межпопуляционный уровень. Значение генетического расстояния между выборками изменялось значительно – от 0,002 до 0,036. Ранее Путенихиным В.П. [3] было показано, что уровень фенотипической дифференциации лиственницы Сукачева в регионе достигает 23-24%, то есть фенотипическая дивергенция популяций выражена ещё сильнее, чем генетическая. Возможно, данное положение, когда фенотипические различия по полигенным морфологическим признакам в процессе микроэволюционного развития вида «опережают» генетические преобразования популяций по изоферментным локусам, является достаточно обычным явлением для древесных растений с широкими ареалами.

На дендрограмме, построенной на основании генетического расстояния, прослеживается определенная (хотя и неоднозначная) кластеризация выборок по районам исследования. В целом, генетическая структурированность лиственницы Сукачева на Урале соответствует истории расселения вида и географической подразделенности ареала. Так, большинство южноуральских популяций сосредоточено в общем кластере. Интересно, что популяция из Уфимского плато, обладающая своеобразной фенотипической структурой, демонстрирует также значительную генетическую дифференциацию от остальных южноуральских выборок. Средне- и североуральские выборки – концентрируются в отдельном кластере, подтверждая необходимость выделения этой группы популяций. Выборки Полярного Урала сформировали собственный кластер; в то же время в различных частях дендрограммы оказались выборки с Приполярного Урала и Печоро-Тиманского Предуралья, что может свидетельствовать о сложности популяционно-генетических микроэволюционных процессов, протекающих здесь на фоне интрогрессивной гибридизации с лиственницей сибирской. Подтверждением тому служит своеобразие генетической структуры выборки Казымская из Западной Сибири.

Для более точного определения внутривидовой популяционной дифференциации мы

провели комплексный анализ с использованием результатов исследований фенотипической изменчивости лиственницы Сукачева на Урале и в Приуралье [3]. Обобщенный анализ результатов генетической и фенотипической структурированности показал отсутствие серьезных расхождений между ними и позволил выделить несколько совокупностей выборок (популяций), достаточно однозначно соотносящихся с географическим и лесорастительным районированием региона: южноуральских, средне-североуральских, приполярно-уральских, полярно-уральских. В пределах этих крупных групп отчетливо разделялись подгруппы выборок в соответствии с их географическим расположением.

Средние показатели генетического разнообразия лиственницы Сукачева – $A=1,55$; $P=31,9$; $H_c=0,122$; $H_o=0,086$ – оказались ниже, чем у большинства других видов хвойных. В частности, при изучении популяций сосны обыкновенной с использованием тех же ферментных систем нами были получены параметры генетической изменчивости 1,5 – 2 раза превышающие изменчивость лиственницы Сукачева. Для большинства видов *Larix*, вероятно, характерен относительно низкий уровень генетического разнообразия: по литературным данным средняя гетерозиготность для видов сосны и ели составляет 17-20%, а для лиственниц – 9,1% [2].

Уральские популяции лиственницы Сукачева не только дифференцированы по своей генетической структуре, но различаются между собой и по степени внутривидовой популяционной генетического разнообразия. Южноуральские популяции, за исключением генетически достаточно изменчивой Ирмельской высокогорной популяции, а также маргинальной Зилаирской, обладают наименьшим генетическим разнообразием. Крайне низкая гетерозиготность – самая маленькая на всем Урале – выявлена в популяции Уфимского плато. В средне- и североуральских популяциях, и особенно в пермско-камской генетической изменчивость выше. На Среднем Урале и Северном Урале относительно высокий уровень генетического разнообразия выявлен в Тагильской популяции, несколько меньший – в Ивдельской и Сотринской. Приполярные и полярные популяции по уровню разнообразия различаются, при этом на Полярном Урале уровень гене-

тического разнообразия один из самых высоких во всем Уральском регионе.

При сравнительном анализе генетической структуры популяций по регионам Урала установлена закономерность повышения генетического разнообразия популяций лиственницы по мере продвижения с Южного Урала на Полярный (табл. 1). В целом, для уральской популяционной системы лиственницы Сукачева можно говорить о генетической природе повышения внутривидовой изменчивости в северном направлении, а также при продвижении в высокогорья.

Во всех популяциях лиственницы установлен значительный дефицит гетерозигот, одной из главных причин которого, по всей видимости, является высокий уровень самоопыления, характерный для многих видов лиственниц. Для популяций лиственницы Сукачева, представленных в районе исследований, как правило, многочисленными изолированными насаждениями, указанное объяснение недостатка гетерозигот, является, очевидно, также наиболее приемлемым.

Значительная роль в формировании генетической структуры популяций принадлежит, вероятно, генетическому дрейфу. Внося определенный вклад в формирование генетической структуры популяций, генетический дрейф тем самым оказывает влияние на развитие всей популяционной системы лиственницы Сукачева в регионе. Межпопуляционная генетическая дифференциация лиственницы Сукачева в разнообразных лесорастительных условиях района исследований, вероятно, связана с комплексом таких факторов как изоляция и естественный отбор.

Таблица 1. Генетическая изменчивость лиственницы Сукачева на Урале по регионам

Районы	A	P	H _o	H _e
Южный Урал	1,40	26,7	0,079	0,103
Средний Урал	1,50	30,0	0,075	0,109
Северный Урал	1,57	35,0	0,100	0,123
Приполярный Урал	1,53	28,3	0,083	0,125
Полярный Урал	1,67	35,0	0,083	0,131

Исследования морфологической изменчивости лиственницы Сукачева на Урале также свидетельствовали о значительном повышении полиморфизма в широтном направлении от южноуральских районов обитания к полярно-уральским и, особенно, в высокогорных местообитаниях [3]. Наименьшей фенотипической изменчивостью характеризовались южноуральские насаждения лиственницы Сукачева, особенно низкая изменчивость была характерна для небольших изолированных насаждений Уфимского плато. Ареал лиственницы Сукачева на Урале, образованный большим числом изолированных районов обитания, представляет собой генетически вариабельную структуру, которую можно определить как популяционную систему колониального типа. Установленная динамика изменчивости может быть обусловлена целым рядом причин – увеличением размеров популяций в северной части ареала, определенной адаптивностью лиственницы в этих суровых регионах, характером исторического развития лиственничных лесов Урала, а также интрогрессивной гибридизацией с лиственницей сибирской.

Список использованной литературы:

1. Алтухов Ю.П. Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. – 1995. Т. 31. № 10. – С. 1333-1357.
2. 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.
3. Путенихин В.П., Фарукшина Г.Г., Шигапов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. – М.: Наука, 2004. – 276 с.