

ВНУТРИВИДОВОЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЕЛИ СИБИРСКОЙ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ И В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ

С использованием в качестве молекулярно-генетических маркеров 15 изоферментных локусов установлены высокий уровень генетического разнообразия и значительная внутривидовая структурированность ели сибирской на Южном Урале и в Башкирском Предуралье. У вида в регионе выявлена большая доля редких аллелей, наибольшим генетическим разнообразием характеризовались горные и высокогорные популяции.

Ключевые слова: ель сибирская, популяция, генетическое разнообразие, дифференциация, изоферменты, локус.

Одним из эффективных методов познания биологического разнообразия является изучение внутривидовой изменчивости, дифференциации и популяционной структуры видов путем исследования наследственного биохимического разнообразия, оценка полиморфизма генов по изменчивости кодируемых ими белков. Исследование изоферментов является одним из косвенных приемов изучения активности отдельных генов, основанных на анализе контролируемых ими конечных продуктов. С начала 80-х годов XX века в мире начался этап интенсивных популяционно-генетических исследований основных лесобразующих видов с использованием методов биохимической генетики. Изучение внутривидового генетического разнообразия и популяционной структуры главных лесобразующих видов Урала позволяет прогнозировать динамику их генофондов, создает основу для долговременного рационального использования, охраны и воспроизводства лесных биологических ресурсов.

Объекты, материалы и методы исследований

Объектами исследований были природные популяции ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. на Южном Урале и в Башкирском Предуралье. В качестве молекулярно-генетических маркеров использовались 15 изоферментных локусов 8 ферментных систем: аспаратаминотрансферазы, глутаматдегидрогеназы, глицерат-2-дегидрогеназы, диафотазы, кислой фосфатазы, лейцинаминопептидазы, шикиматдегидрогеназы, НАДН-дегидрогеназы. Растительным материалом для исследований являлись сборы семян с отдельных взрослых деревьев. Лабораторные исследования проводили методом электрофоре-

тического разделения ферментов из экстрактов эндоспермов. Электрофорез проводили в вертикальных пластинах полиакриламидного геля.

На основе идентификации 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), общее генетическое разнообразие (H_T), среднее внутривидовое генетическое разнообразие (H_S). На основе F -статистик Райта и G -статистик Нея [3, 4, 5, 7] характеризовали внутривидовую генетическую подразделенность. Для количественной оценки генетической дифференциации популяций вычисляли генетическое расстояние Нея (D) [6].

Результаты и обсуждение

В популяциях ели сибирской на Южном Урале и по большинству полиморфных локусов преобладающие аллели были общими, хотя их частоты при этом существенно различались [2]. Выявлена значительная межпопуляционная гетерогенность в составах редких аллелей. В целом отмечено наличие в генотипах взрослых деревьев ели сибирской большого числа редких аллелей, что представляет собой обычное явление при перекрывании ареалов и интенсивной интрогрессивной гибридизации близких видов. Доля редких аллелей по отдельным выборкам изменялась от 16,2 до 30,8% от общего числа аллелей. Наименьшее число редких аллелей выявлено на севере Башкирского Предуралья в Уфимском плато на фоне в целом низкого аллельного разнообразия популяций, а наибольшая доля редких аллелей наблюдалась в популяции западного макросклона Южного Урала.

Анализ состава аллелей и их частот указывает на генетическую гетерогенность вида в регионе. Значительный вклад в формирование межпопуляционного аллельного разнообразия вносят как редкие, так и основные аллели. Достоверная межвыборочная аллельная гетерогенность ели сибирской установлена по большинству изменчивых локусов.

Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье характеризуется средней степенью популяционной генетической подразделенности, соответствующей уровню межпопуляционной географической дифференциации большинства видов *Picea* и других хвойных, в том числе, имеющих обширные ареалы: выявлено, что 92,9% всей генетической изменчивости приходится на внутривыборочный уровень и 7,1% – межвыборочный. Генетическое расстояние Нея между популяциями ели сибирской изменялось значительно – от 0,005 до 0,053 и составило в среднем высокое значение – 0,016. Наиболее удаленной от остальных в генетическом отношении оказалась популяция из северо-запада Башкирского Предуралья, наиболее интенсивно затронутая процессом интрогрессивной гибридизации. Группа ирмельских выборок показала внутри себя относительно меньший уровень генетической дивергенции, хотя среднее генетическое расстояние соответствовало уровню межпопуляционных генетических различий хвойных видов, а самая высокогорная выборка показала значительные расхождения в генетической структуре не только с удаленными популяциями Южного Урала, но и с близко расположенной выборкой, находящейся на меньшей высоте над уровнем моря. К группе ирмельских выборок также примыкала популяция из центральной горно-лесной части Южного Урала.

В целом можно констатировать, что среднее генетическое расстояние между изученными популяциями ели сибирской на Южном Урале соответствует средним значениям этого показателя для удаленных друг от друга популяций хвойных. При этом уровень генетической дивергенции популяции Уфимского плато приближается к дифференциации межрасового уровня, особенно в плане генетических расхождений с группой высокогорных выборок ирмельской популяции.

На дендрограмме выборки из центральной горно-лесной части образуют общий кластер, причем высокогорные участки выделяются в качестве самостоятельной подгруппы. Высокогорная ель на границе леса и тундры относительно дифференцирована от насаждений ели лесного высотного пояса. Популяции, принадлежащие к двум другим лесорастительным районам (южно-таежные елово-пихтово-широколиственные леса Уфимского плато и равнинные хвойно-широколиственные леса Башкирского Предуралья) достаточно однозначно выделяются и на дендрограмме. Генетическая дифференциация высокогорной ели из центральной горно-лесной части Южного Урала от насаждений, расположенных ниже по высоте над уровнем моря, может объясняться существенными различиями эколого-ценотических условий в этих местообитаниях, обусловившими их генетическую дивергенцию.

Характер генетической изоферментной дифференциации популяций в значительной степени подтвердил выявленную ранее Пугачевым В.П. [1] схему популяционной структуры вида в регионе на основе изменчивости морфологических признаков, т.е. фенотипические расхождения между популяциями подкреплены различием их генетической структуры.

Таким образом, обобщенный анализ генетических и морфологических параметров ели сибирской свидетельствуют о существовании на Южном Урале и в Башкирском Предуралье нескольких генетически различающихся популяций: высокогорная и центральная горная, принадлежащие к лесорастительной области елово-пихтовых лесов центральной горно-лесной зоны Южного Урала; плоскогорно-предгорная, соответствующая области широколиственно-темнохвойных лесов Уфимского плато и западного макросклона южноуральских гор и и равнинно-холмистая предуральская популяция, которая располагается в области хвойно-лиственных лесов Бельско-Камско-Уфимского междуречья и раздроблена на субпопуляции, являющиеся характерным компонентом предуральских всхолмленных и приречно-равнинных ландшафтов.

Уровень генетического разнообразия популяций ели сибирской на Южном Урале и в Башкирском Предуралье оказался выше, чем у боль-

шинства хвойных видов – $A = 2,57$; $P = 74,2$; $H_e = 0,274$; $H_o = 0,242$. Наиболее высоким уровнем генетического разнообразия отличались популяции из среднегорной и наиболее приподнятой частей Южного Урала, находящихся на границе лесной зоны и горной тундры. Наименьшей генетической изменчивостью характеризовались популяции из Башкирского Предуралья; Инзерская популяция с западного макросклона Южного Урала по уровню изменчивости занимает промежуточное положение.

Практически все изученные популяции являются краевыми – они расположены здесь на краю ареала ели сибирской, причем высокогорные – на верхнем рубеже лесной растительности, горные – на южной окраине таежной зоны, предуральские – на границе подзоны широколиственно-хвойных лесов и лесостепи. Главными особенностями внутривидовой генетической структуры ели сибирской на Южном Урале и в Башкирском Предуралье является то, что популяции сильно дифференцированы друг от друга в генетическом отношении, уровень внутрипопуляционного генетического разнообразия высок, но одновременно имеет место значительный дефицит гетерозигот (повышенный уровень инбридинга), относительно высока доля редких аллелей (характерная для зон интрогрессивной гибридизации), степень генетической изменчивости и частота встречаемости редких аллелей уменьшаются с продвижением в северо-западном направлении (в Башкирское Предуралье).

Однако результаты исследований ели сибирской в регионе на основе морфологических признаков [1] показали, что уровень фенотипического разнообразия нарастает от горных и высокогорных популяций к предгорным и предуральским, то есть в северо-западном направлении – вглубь зоны интрогрессивной гибридизации с елью европейской. То есть при повышенном уровне морфологического разнообразия предуральских интрогрессивно-гибридных популяций, степень их генетической изменчивости наименьшая; в горных и высокогорных популяциях, относительно однородных по формовому составу, генетическое разнообразие повышено. Следовательно, если характер генетической дифференциации популяций, с одной стороны, и схема фенотипической дивергенции, с другой стороны, в значительной степени со-

впадают, то распределение популяций по уровню генетической и фенотипической изменчивости противоположное.

Исходя из полученных нами данных о снижении изоферментной изменчивости в интрогрессивно-гибридных популяциях ели сибирской в Башкирском Предуралье в противоположность фенотипическому разнообразию, положение о соответствии уровней генетического и морфологического разнообразия в зонах интрогрессивной гибридизации, по всей видимости, не является всеобъемлющим – во всяком случае, для таких как Урал периферийных областей гибридных зон.

Для большинства популяций характерен недостаток гетерозигот (до 26,8%), что является подтверждением существенного дефицита фенотипов, выявленного в популяциях по морфологическим признакам [1] и свидетельствует о повышенной роли инбридинга в формировании генетической структуры популяций ели сибирской. Видимо, расположение вида на границе распространения, уменьшение размеров и изоляция большинства популяций, дробление их на еще более мелкие субпопуляции неизбежно приводит к ограничению панмиксии, гомозиготизации популяции, возможному участию дрейфа генов в микроэволюции вида, даже несмотря на протекающие здесь процессы интрогрессивной гибридизации.

Таким образом, можно заключить, что в районе исследований на Южном Урале и в Башкирском Предуралье популяционно-генетическая структура ели сибирской характеризуется определенным своеобразием. Интрогрессивная гибридизация, отчетливо проявляющаяся в предуральских популяциях по морфологическим признакам и приводящая к повышению фенотипической изменчивости, сопровождается параллельным снижением внутрипопуляционного генетического разнообразия по изоферментным маркерам. Следовательно, микроэволюционные процессы в малых изолированных популяциях, которыми представлены в основном предуральские еловые леса, приводят к снижению генетической изменчивости, причем даже в условиях интрогрессивной гибридизации. Скорее всего, это может быть характерным, в первую очередь, для окраинных территорий интрогрессивных

зон, тогда как в «эпицентре» интрогрессии, где процессы гибридного смешения протекают с высокой интенсивностью, повышенная изменчивость особей в популяциях будет проявляться по гораздо большему спектру особенностей. Возможны также компенсаторные механизмы формирования и поддержания генетической структуры и адаптивности краевых популяций

ели сибирской в регионе – относительно низкая фенотипическая изменчивость горных и высокогорных популяций имеет «противовесом» их более высокое генетическое разнообразие, и наоборот – уменьшение генетического разнообразия в предуральских популяциях в определенной степени компенсируется повышением морфологической изменчивости.

Список использованной литературы:

1. Путенихин В.П., Шигапов З.Х., Фарушкина Г.Г. Ель сибирская на Южном Урале и в Башкирском Предуралье: популяционно-генетическая структура. – М.: Наука, 2005. – 250 с.
2. Янбаев Ю.А., Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Бахтиярова Р.М. Дифференциация популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на Южном Урале // Генетика. – 1997. Т. 33. №9. – С. 1244-1249.
3. Chakraborty R. A note on Nei's measure of gene diversity in a substructured population // Humangenetik. – 1974. – V. 21. – P. 85-88.
4. Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1973. – V. 70. N 12. – P. 3321-3323.
5. Nei M. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations // Ann. Human Genetics. – 1977. – V. 41. N 2. – P. 225-233.
6. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. – 1972. – V. 106. – P. 283-292.
7. Nei M., Chesser R.K. Estimation of fixation indices and gene diversities // Ann. Hum. Genet. – 1983. – V. 47. – P. 253-259.