

УДК 630*232: 582.475.4: 575.174.015.3

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КЕДРА СИБИРСКОГО ПРИ ИНТРОДУКЦИИ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ И В БАШКИРСКОМ ПРЕДУРАЛЬЕ

З. Х. Шигапов, К. В. Путенихина, А. И. Шигапова,
К. А. Уразбахтина, В. П. Путенихин

Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН
450080, Уфа, ул. Менделеева, 195, корп. 3

E-mail: shigapov@anrb.ru, cat8778@mail.ru, botsad@anrb.ru,
karima-urazbahtina@mail.ru, vpp99@mail.ru

Поступила в редакцию 21.10.2015 г.

На основе анализа семи ген-ферментных систем изучен аллозимный полиморфизм кедр сибирского *Pinus sibirica* Du Tour в 14 искусственных насаждениях в условиях интродукции на Южном Урале и в Башкирском Предуралье. Установлены следующие показатели генетического разнообразия: среднее число аллелей на локус (A) – 1.69 ± 0.08 ; доля полиморфных локусов (P_{99}) – 50.0 %; средняя ожидаемая гетерозиготность (H_e) – 0.121 ± 0.015 ; средняя наблюдаемая гетерозиготность (H_o) – 0.127 ± 0.017 . Уровень генетической изменчивости в искусственных насаждениях кедр сибирского в регионе несколько уступает таковому в природных популяциях вида. Наиболее высокая гетерозиготность генотипов установлена в высокопродуктивных лесных культурах 110-летнего возраста на Южном Урале (участок Белорецкий-2), а также в Уфимском и Мишкинском участках в Башкирском Предуралье, а самая низкая – в Бирском и Туймазинском участках лесных культур, характеризующихся ослабленным жизненным состоянием особей. В целом можно говорить о сохранении существенной части генетического полиморфизма вида при интродукции, особенно в отдельных насаждениях. По своей генетической структуре изученные лесные культуры довольно близки: межвыборочная составляющая общего генетического разнообразия (F_{ST}) равна 2.2 %, среднее генетическое расстояние Нея (D) – 0.0033 ± 0.00023 , что характерно и для естественных популяций кедр сибирского в ареале вида. Полученные данные об уровне генетической изменчивости искусственных насаждений в комплексе с лесоводственными характеристиками свидетельствуют об успешности интродукции вида в регионе и необходимости возобновления работ по созданию лесных культур кедр сибирского на Южном Урале и в Башкирском Предуралье в промышленных масштабах.

Ключевые слова: кедр сибирский, лесные культуры, интродукция, генетическое разнообразие, Южный Урал, Башкирское Предуралье.

DOI: 10.15372/SJFS20160514

ВВЕДЕНИЕ

Сосна кедровая сибирская, или кедр сибирский *Pinus sibirica* Du Tour, на Урале в естественных сообществах произрастает севернее $56^{\circ}30'$ с. ш.: южная граница ареала проходит между Средним и Южным Уралом (Соловьев, 1955; Горчаковский, 1956). Одиночные деревья известны в северной части Южного Урала в пределах Челябинской области (Горчаковский, 1956; Меркер, 2009). На территории Республи-

ки Башкортостан (Южный Урал и Башкирское Предуралье) деревья кедр сибирского естественного происхождения не встречаются. Вид произрастал в южно-уральских горных лесах вплоть до начала второго тысячелетия, но затем был вытеснен из состава насаждений другими лесообразующими породами (Панова, 1980).

Впервые кедр сибирский интродуцирован в регионе в 1904–1906 гг., когда в районе г. Белорецка, что в центральной части Южного Урала, были созданы лесные культуры на площади бо-

лее 2 га (Рябчинская, 1961; Кучеров, Федорако, 1968). Сегодня площадь участка этих культур, достигших 110-летнего возраста и являющихся ботаническим памятником природы, составляет 1.4 га (Реестр..., 2006). В 1940–1970-е гг. предприятиями лесного хозяйства Башкирии проведены масштабные работы по закладке культур кедров сибирского как в горно-лесной зоне Южного Урала, так и в равнинно-холмистом Башкирском Предуралье. К началу 1960-х гг. площадь культур составила 170 га, к середине 1970-х гг. доведена до 543 га (Рябчинская, 1961; Хусаинов, 1967). Инвентаризация, проведенная в 2006–2009 гг., показала, что в настоящее время в Республике Башкортостан имеются 219 пунктов произрастания кедров сибирского на общей площади 345 га, в том числе культур с преобладанием кедров сибирского в составе древостоя 62 участков на площади 232 га (Путенихин, Фарукшина, 2009).

Возраст культур к настоящему моменту достиг 40–110 лет. Каких-либо подробных исследований, нацеленных на изучение биологических особенностей, генетического разнообразия и интродукционной устойчивости кедров сибирского, на Южном Урале и в Башкирском Предуралье до последнего времени не проводилось. В середине прошлого века были кратко охарактеризованы некоторые фенотипические особенности старовозрастного участка кедров под Белорецком (Кучеров, Федорако, 1968), в 1980-х гг. выполнены таксационные описания некоторых культур (Ситдииков, 1997). В последние годы начаты работы по оценке особенностей роста, жизненного состояния, репродуктивных качеств кедров сибирского в регионе (Путенихин, Фарукшина, 2009; Путенихина, 2013; Путенихина, Шигапов, 2014; Путенихина и др., 2014). Генетические исследования лежат в русле этого комплексного направления в изучении интродуцированных популяций данного вида.

Следует отметить, что лесные культуры и интродукционные посадки кедров сибирского, широко представленные в России как в пределах естественного ареала вида, так и вне его (Ширская, 1964; Ларин, 1980; Таланцев, 1981; Игнатенко, 1988; Дроздов, Дроздов, 2000; Братилова, Калинин, 2012; Еремин и др., 2014), мало задействованы в качестве объектов генетических исследований (Подогас и др., 1991a; Шурхал и др., 1991), тогда как генетическое разнообразие и дифференциация природных популяций кедров сибирского на основе оценки полиморфизма аллозимов изучены довольно подробно (Крутов-

ский и др., 1987, 1988, 1989; Гончаренко и др., 1988, 1991, 1992; Подогас и др., 1991b; Политов и др., 1992; Петрова и др., 2010). При этом для сосны кедровой сибирской по совокупности аллозимных локусов выявлены высокий уровень внутривидового генетического разнообразия и низкая степень дифференциации по всему ареалу, что характерно для большинства видов хвойных, имеющих обширные непрерывные ареалы и высокую численность популяций.

Несмотря на появление и широкое применение в последние десятилетия методов прямого молекулярно-генетического анализа растений на основе ДНК-маркеров, в том числе в работах с кедром сибирским (Орешкова и др., 2014), традиционные подходы с использованием фенотипического и изоферментного методов анализа по-прежнему остаются действенным средством популяционно-генетических исследований (Путенихин и др., 2004; Шигапов, 2005; Филиппова и др., 2006; Великов, Потенко, 2006; Петрова и др., 2010; Зацепина, 2014). Генетический анализ искусственных насаждений, особенно в условиях интродукции, позволяет оценить, в какой степени природный генофонд вида сохраняется в лесных культурах. Поскольку основные работы генетического плана в ареале кедров сибирского выполнены с использованием изоферментного анализа (см. выше), данный подход применительно к лесокультурным объектам представляется высокоактуальным, позволяющим эффективно сопоставлять популяционно-генетические показатели в природе и при интродукции.

Результаты генетических исследований в сочетании с лесоводственной оценкой насаждений дают возможность охарактеризовать биологический потенциал вида и определить высокопродуктивные лесокультурные участки с наибольшим уровнем генетического разнообразия. Такие участки в первую очередь могут использоваться в качестве объектов лесосеменной базы для более широкого введения вида-интродуцента в культуру. Цель нашей работы – изучение аллозимного генетического полиморфизма кедров сибирского в интродукционных культурах на Южном Урале и в Башкирском Предуралье.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала для генетического анализа кедров сибирского проводили в 2013–2014 гг. на 14 участках лесных культур, которые названы нами по наименованию административных рай-

Таблица 1. Таксационные показатели лесных культур кедров сибирского на Южном Урале и в Башкирском Предуралье

Участок лесных культур	Район*	Год посадки	Таксационные показатели**				
			Состав древостоя	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Класс бонитета	Запас, м ³ /га
Бакалинский	БП	1956	9К1Е+Б	9.6	15.3	IV	142
Белорецкий-1	ЮУ	1958	8К2С+Б	13.9	21.7	III	163
Белорецкий-2	ЮУ	1904	10К	21.7	30.1	III	443
Бирский	БП	1967	7К3С ед.КлБ	10.9	13.3	III	159
Бурзянский	ЮУ	1964	3К2С2Б2Ос1Лп+Д ед.Кл	11.5	11.1	III	228
Караидельский	БП	1962	9К1Б+С	11.2	16.2	III	226
Мишкинский	БП	1964	6К4С ед.Вз	11.4	15.5	III	249
Салаватский	ЮУ	1962	6К2С2Б	13.4	15.2	II	259
Стерлитамакский	БП	1963	10К	15.4	13.6	II	280
Татышлинский	БП	1963	6К3Е1Ив+БП ед.ЛпОс	12.7	17.7	II	260
Туймазинский	БП	1948	9К1Кл+Лп ед. Д	13.9	16.6	II	146
Уфимский	БП	1961	10К	15.3	20.1	II	229
Учалинский	ЮУ	1960	7К1С2Б ед.Ос	11.4	12.3	III	128
Янаульский	БП	1971	9К1С+Е ед.Б	11.4	16.3	III	141

Примечание. * ЮУ – Южный Урал, БП – Башкирское Предуралье; ** таксационные описания выполнены нами в 2006–2009 гг. (на Уфимском участке в 2013 г.).

онов Республики Башкортостан. Таксационные характеристики исследуемых объектов приведены в табл. 1. Объем случайной выборки на каждом участке составил 28–32 дерева; образцы хвои брали на высоте 4–5 м с освещенной стороны кроны.

Образцы транспортировали в переносном автохолодильнике и до проведения анализа сохраняли в морозильной камере. Всего проанализированы генотипы 431 взрослого дерева.

В качестве молекулярно-генетических маркеров использовали аллозимы (изоферменты) аспаргатаминотрансферазы (ААТ, КФ 2.6.1.1), глутаматдегидрогеназы (GDH, 1.4.1.2), кислой фосфатазы (АСР, 3.1.3.2), лейцинаминопептидазы (LAP, 3.4.11.1), малатдегидрогеназы (MDH, 1.1.1.37), 6-фосфоглюконат-дегидрогеназы (6-PGD, 1.1.1.44) и шикиматдегидрогеназы (SKDH, 1.1.1.25) – ферментных систем, наиболее часто применяемых нами в исследованиях природных популяций хвойных видов (Шигапов и др., 1995, 1998; Янбаев и др., 1997; Шигапов, 2005). Генетический контроль использованных ферментов подробно описан в литературе (Крутовский и др., 1987, 1988; Политов и др., 1989; Подогас и др., 1991б; Гончаренко и др., 1992). Локусы и аллели обозначали согласно номенклатуре, предложенной С. Пракашем с соавторами (Prakash et al., 1969). Для удобства анализа аллели нумеровали также арабскими цифрами

по мере уменьшения электрофоретической подвижности аллельных вариантов. Лабораторные исследования проводили методом электрофоретического разделения ферментов в вертикальных пластинах полиакриламидного геля с последующим гистохимическим выявлением аллозимов (Корочкин и др., 1977; Гончаренко и др., 1989; Davis, 1964; Ornstein, 1964).

Вычисление параметров генетического полиморфизма кедров сибирского в лесных культурах проводили на основе идентификации аллельного состава отдельных деревьев по аллозимным электрофоретическим спектрам. Анализировали основные показатели генетического разнообразия: состав и частоту встречаемости аллелей, среднее число аллелей на локус (A), долю полиморфных локусов по 99%-му критерию (P_{99}), наблюдаемую и ожидаемую гетерозиготность (H_o и H_e соответственно), F – коэффициент инбридинга в популяции, коэффициент инбридинга особи относительно популяции (F_{IS}) и вида (F_{IT}), показатель межвыборочного разнообразия (F_{ST}), или коэффициент инбридинга популяции относительно вида (Chakraborty, 1974; Nei, 1977; Guries, Ledig, 1982; Nei, Chesser, 1983). Для количественной оценки генетических различий насаждений вычисляли генетические расстояния Нея (D) (Nei, 1972). Анализ экспериментальных данных проводили с помощью программы BIOSYS-1 (Swofford, Selander, 1981).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании семи ферментных систем кедра сибирского стабильное выявление зон ферментативной активности и удовлетворительная генетическая интерпретация полученных электрофоретических спектров достигнута для 12 аллозимных локусов. Для оценки аллозимного полиморфизма выборок использовано по три локуса у аспаратаминотрансферазы и лейцинаминопептидазы, два – у шикиматдегидрогеназы, по одному – у глутаматдегидрогеназы, малатдегидрогеназы, 6-фосфоглюконатдегидрогеназы и кислой фосфатазы. При этом 6 локусов (Skdh-1, Skdh-2, 6-Pgd-1, Asp-1, Lap-3, Mdh-2) оказались полиморфными во всех выборках, в них обнаружено по 2–3 аллеля, 6 локусов (Aat-3, Aat-2, Aat-1, Gdh-1, Lap-2, Lap-1) были инвариантны. Число выявленных для каждого фермента локусов, состав аллелей, обнаруженных в локусах, и их частота в каждой выборке кедра сибирского приведены в табл. 2.

Во всех выборках по исследованным 12 аллозимным локусам выявлено в общей сложности 23 аллеля. Анализ аллельного состава и частоты их встречаемости показывает, что основные аллели по всем локусам на исследованных участках лесных культур являются общими. В целом частота доминирующих аллелей варьирует незначительно (см. табл. 2). Исключение составляют локусы Skdh-1 и Skdh-2, в которых выявлена высокая аллельная гетерогенность деревьев в выборках, что приводит к формированию общей достоверной гетерогенности аллелей (табл. 3).

Показатели генетического разнообразия кедра сибирского в лесных культурах на Южном Урале и в Башкирском Предуралье, вычисленные на основе изменчивости аллозимных локусов, в среднем составляют: $A = 1.69 \pm 0.08$, $P_{99} = 50.0 \%$, $H_e = 0.121 \pm 0.015$, $H_o = 0.127 \pm 0.017$ (табл. 4). В генетических исследованиях растений, проводимых на основе изоферментного анализа разными исследователями, число и состав аллозимных локусов, как правило, не

Таблица 2. Состав и частота встречаемости аллелей аллозимных локусов в отдельных выборках кедра сибирского

Локус	Аллель	Участок лесных культур													
		Бак	Бел-1	Бел-2	Бир	Бур	Кар	Сал	Миш	Стр	Тат	Туй	Учл	Уфм	Янл
Skdh-1	1	0.000	0.000	0.063	0.031	0.063	0.000	0.033	0.117	0.000	0.063	0.017	0.016	0.052	0.000
	2	0.906	0.781	0.813	0.922	0.797	0.703	0.900	0.667	0.929	0.813	0.933	0.828	0.759	0.839
	3	0.094	0.219	0.125	0.047	0.141	0.297	0.067	0.217	0.071	0.125	0.050	0.156	0.190	0.161
Skdh-2	1	0.078	0.063	0.125	0.141	0.359	0.109	0.100	0.117	0.125	0.125	0.133	0.125	0.103	0.089
	2	0.978	0.938	0.875	0.844	0.641	0.875	0.900	0.883	0.839	0.875	0.867	0.875	0.897	0.911
	3	0.000	0.000	0.000	0.016	0.000	0.016	0.000	0.000	0.036	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
6-Pgd-1	1	0.109	0.172	0.172	0.094	0.063	0.156	0.100	0.117	0.125	0.188	0.117	0.047	0.121	0.107
	2	0.891	0.828	0.828	0.906	0.938	0.844	0.900	0.883	0.875	0.813	0.883	0.906	0.879	0.893
	3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.047	0.000	0.000
Gdh-1	1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Asp-1	1	0.000	0.016	0.016	0.016	0.047	0.047	0.017	0.017	0.018	0.016	0.017	0.016	0.034	0.018
	2	0.875	0.875	0.859	0.906	0.891	0.906	0.883	0.883	0.875	0.859	0.883	0.906	0.879	0.857
	3	0.125	0.109	0.125	0.078	0.063	0.047	0.100	0.100	0.107	0.125	0.100	0.078	0.086	0.125
Lap-1	1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Lap-2	1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Lap-3	1	0.891	0.906	0.828	0.969	0.859	0.922	0.850	0.883	0.893	0.938	0.867	0.828	0.862	0.857
	2	0.109	0.094	0.172	0.031	0.141	0.078	0.150	0.117	0.107	0.063	0.133	0.141	0.138	0.143
	3	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.031	0.000	0.000
Mdh-2	1	0.828	0.844	0.859	0.859	0.828	0.797	0.700	0.783	0.821	0.859	0.850	0.813	0.776	0.821
	2	0.172	0.156	0.141	0.141	0.172	0.203	0.300	0.217	0.179	0.141	0.150	0.188	0.224	0.179
Aat-1	1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Aat-2	1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
Aat-3	1	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000

Примечание. Здесь и в табл. 6 Бак – Бакалинский, Бел-1 – Белорецкий-1, Бел-2 – Белорецкий-2, Бир – Бирский, Бур – Бурзянский, Кар – Караидельский, Сал – Салаватский, Миш – Мишкинский, Стр – Стерлитамакский, Тат – Татышлинский, Туй – Туймазинский, Учл – Учалинский, Уфм – Уфимский, Янл – Янаульский.

Таблица 3. Гетерогенность аллельного состава полиморфных аллозимных локусов в лесных культурах кедр сибирского

Локус	Число аллелей	χ^2 -критерий	Число степеней свободы	Уровень значимости
Skdh-1	3	67.36***	26	0.0000
Skdh-2	3	54.49***	26	0.0009
6-Pgd-1	3	49.88**	26	0.0032
Асп-1	3	12.01	26	0.9911
Лар-3	3	36.98	26	0.0750
Mdh-2	2	9.99	13	0.6948
Итого	17	230.72***	143	0.0000

Примечание. ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

Таблица 4. Генетическое разнообразие кедр сибирского в лесных культурах

Участок лесных культур	Показатель					
	N	A	P_{99}	H_o	H_e	F
Бакалинский	32	1.5±0.2	50.0	0.115±0.037	0.102±0.032	- 0.127
Белорецкий-1	32	1.6±0.2	50.0	0.128±0.042	0.118±0.039	- 0.085
Белорецкий-2	32	1.7±0.2	50.0	0.156±0.048	0.135±0.041	- 0.156
Бирский	32	1.8±0.3	50.0	0.089±0.031	0.090±0.031	0.011
Бурзянский	32	1.7±0.2	50.0	0.125±0.042	0.139±0.048	0.101
Караидельский	32	1.7±0.2	50.0	0.117±0.042	0.131±0.044	0.107
Салаватский	30	1.7±0.2	50.0	0.139±0.052	0.121±0.041	- 0.149
Мишкинский	30	1.7±0.2	50.0	0.142±0.046	0.141±0.049	- 0.007
Стерлитамакский	28	1.7±0.2	50.0	0.122±0.039	0.113±0.036	- 0.080
Татышлинский	32	1.7±0.2	50.0	0.128±0.041	0.123±0.040	- 0.041
Туймазинский	30	1.7±0.2	50.0	0.108±0.034	0.107±0.033	- 0.009
Учалинский	32	1.8±0.3	50.0	0.120±0.039	0.123±0.039	0.024
Уфимский	29	1.7±0.2	50.0	0.147±0.047	0.135±0.044	- 0.089
Янаульский	28	1.6±0.2	50.0	0.137±0.043	0.120±0.037	- 0.142
Итого	431	1.69±0.08	50.0	0.127±0.017	0.121±0.015	- 0.050

Примечание. N – число деревьев в выборке.

совпадают (см., например, обзор работ по хвойным в следующих публикациях: Гончаренко и др., 1992; Политов и др., 1992; Путенихин и др., 2004; Шигапов, 2005). Использование более 10 локусов с общей полиморфностью не менее 50 % в выборке позволяет получить адекватные средние показатели генетического полиморфизма, которые могут быть задействованы для сравнительных оценок.

В нашем случае такое сопоставление показывает, что уровень генетической изменчивости искусственных насаждений кедр сибирского в целом несколько уступает имеющимся показателям аллозимного полиморфизма природных популяций лесобразующих видов хвойных, в том числе сосны кедровой сибирской (Крутовский и др., 1989; Гончаренко и др., 1992; Политов и др., 1992; Янбаев и др., 1997; Шига-

пов и др., 1998; Путенихин и др., 2004; Шигапов, 2005). Так, по результатам исследования девяти природных популяций кедр сибирского из районов Западного Саяна, Горного Алтая и Западной Сибири на основе 19 аллозимных локусов получены следующие показатели (Крутовский и др., 1989): $A = 1.58 \pm 0.03$ (варьирование по популяциям от 1.47 до 1.68); $P_{99} = 64.3 \%$ (57.9 – 68.4 %); $H_e = 0.156 \pm 0.003$ (0.139–0.173); $H_o = 0.163 \pm 0.004$ (0.137–0.197). В другой работе при изучении восьми популяций кедр сибирского на Алтае, в Бурятии, Томской и Тюменской областях с использованием 20 аллозимных локусов получены следующие параметры генетического полиморфизма (Гончаренко и др., 1992): $A = 1.55$ (размах – 1.40–1.70); $P_{99} = 45.0 \%$ (35.0–50.0 %); $H_e = 0.176 \pm 0.008$ (0.134–0.195); $H_o = 0.176 \pm 0.007$ (0.132–0.240).

Сравнение с литературными данными (Гончаренко и др., 1988, 1992; Крутовский и др., 1989) также показывает, что определенное снижение генетической изменчивости у кедров сибирского в районе наших исследований объясняется уменьшением полиморфизма и гетерозиготности лишь по некоторым локусам. Вместе с тем по числу аллелей на локус как в среднем для района интродукции, так и по отдельным участкам лесных культур мы имеем некоторое превышение приведенных показателей. Более того, уровень наблюдаемой гетерозиготности в отдельных насаждениях (участки Белорецкий-2, Салаватский, Уфимский, Янаульский) лежит в пределах значений, установленных для разных частей ареала кедров сибирского.

Полученные результаты, по нашему мнению, свидетельствуют о сохранении существенной части генетического полиморфизма вида в условиях интродукции; в отдельных участках лесных культур уровень генетического разнообразия близок к природным популяциям. Отсутствие резких различий с естественными популяциями, по всей видимости, объясняется использованием большого объема исходного материала при создании лесных культур в регионе и довольно жестким отбором в изначально загущенных насаждениях. Следствием естественного отбора и большого отпада нежизнеспособных особей стало формирование устойчивых и генетически сбалансированных «искусственных популяций» кедров сибирского.

По отдельным участкам лесных культур лишь в единичных случаях выявлен незначительный недостаток гетерозиготных особей, в целом же дефицита гетерозигот не наблюдается (см. табл. 4 и 5): среднее по всем локусам значение коэффициента инбридинга особи относительно популяции $F_{IS} = -0.060$, коэффициента инбридинга особи относительно вида $F_{IT} = -0.037$.

Таблица 5. Генетическая подразделенность лесных культур кедров сибирского на основе F -статистики Райта

Локус	Показатель		
	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
Skdh-1	0.118	0.156	0.043
Skdh-2	0.070	0.108	0.040
6-Pgd-1	-0.111	-0.096	0.013
Acp-1	-0.118	-0.113	0.005
Lap-3	-0.079	-0.063	0.014
Mdh-2	-0.238	-0.224	0.012
Среднее	-0.060	-0.037	0.022

Анализ уровня генетического разнообразия по отдельным участкам лесных культур показывает варьирование значения средней наблюдаемой гетерозиготности (см. табл. 4). Наиболее высокая гетерозиготность генотипов и существенный эксцесс гетерозигот (15.6 %) по использованным аллозимным локусам выявлены в высокопродуктивных культурах 110-летнего возраста на Южном Урале (участок Белорецкий-2, см. табл. 1), прошедших более длительный период роста и отбора. Сравнительно высокими показателями генетического разнообразия выделяются также Уфимский и Мишкинский участки в Башкирском Предуралье, которые обладают высокими таксационными характеристиками и репродуктивными качествами (Путенихина, 2013; Путенихина, Шигапов, 2014). Самые низкие значения гетерозиготности установлены в Бирском и Туймазинском участках лесных культур. Интересно, что именно эти культуры кедров сибирского выделяются среди всех остальных ослабленным жизненным состоянием особей и значительным отпадом деревьев (Путенихина, 2013).

Анализ подразделенности интродукционного генофонда кедров сибирского в регионе указывает на генетическую близость изученных «искусственных популяций» (см. табл. 5): лишь 2.2 % всей генетической изменчивости приходится на межвыборочную составляющую ($F_{ST} = 0.022$). Расчет степени дифференциации насаждений на основе генетических дистанций Нея также демонстрирует их тесное сходство (табл. 6). Среднее генетическое расстояние D для всех пар исследованных выборок составляет 0.0033 ± 0.00023 ; значения генетической дистанции между выборками (D) также изменяются незначительно – от 0 до 0.010.

Сопоставление с литературными данными показывает, что уровень генетических различий изученных насаждений кедров сибирского соответствует степени генетической подразделенности отдельных выборок внутри одной природной популяции (Крутовский и др., 1989). Полученные оценки, свидетельствующие о низкой генетической подразделенности искусственных насаждений кедров сибирского на Южном Урале и в Башкирском Предуралье, в целом характерны для естественных популяций *Pinus sibirica* по всему ареалу вида. Так, при исследовании внутривидовой дифференциации кедров сибирского по совокупности аллозимных локусов в девяти природных популяциях установлено, что свыше 98 % общего генетического разнообразия прихо-

Таблица 6. Генетические расстояния Нея (D) между участками лесных культур кедров сибирского

Участок лесных культур	Бел-1	Бел-2	Бир	Бур	Кар	Сал	Миш	Стр	Тат	Туй	Учл	Уфм	Янл
Бакалинский	0.002	0.002	0.001	0.009	0.005	0.002	0.004	0.001	0.002	0.001	0.001	0.002	0.001
Белорецкий-1	–	0.002	0.004	0.010	0.001	0.005	0.002	0.003	0.001	0.003	0.002	0.001	0.001
Белорецкий-2		–	0.003	0.007	0.004	0.004	0.003	0.002	0.001	0.001	0.002	0.002	0.001
Бирский			–	0.006	0.006	0.004	0.006	0.001	0.002	0.001	0.003	0.004	0.003
Бурзянский				–	0.009	0.009	0.008	0.006	0.008	0.007	0.006	0.007	0.008
Караидельский					–	0.006	0.002	0.005	0.003	0.006	0.003	0.001	0.003
Салаватский						–	0.005	0.002	0.005	0.002	0.002	0.002	0.002
Мишкинский							–	0.005	0.003	0.005	0.003	0.001	0.003
Стерлитамакский								–	0.002	0.000	0.002	0.003	0.001
Татъшлинский									–	0.002	0.003	0.002	0.002
Туймазинский										–	0.002	0.003	0.001
Учалинский											–	0.001	0.001
Уфимский												–	0.001
Янаульский													–

дится на внутривидовую составляющую и всего лишь около 1.6 % – на межвидовую; генетическое расстояние Нея также было крайне низким – в среднем 0.0054 (Крутовский и др., 1989). В аналогичной работе, посвященной изучению кедров сибирского в восьми популяциях из других частей ареала, показатель межвидовой подразделенности (F_{ST}) составил 4.2 % (Гончаренко и др., 1992).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведен генетический анализ кедров сибирского в условиях интродукции на Южном Урале и в Башкирском Предуралье на основе оценки аллозимного полиморфизма на 14 участках лесных культур. В качестве молекулярно-генетических маркеров использованы аллозимы 7 ген-ферментных систем. Стабильное выявление зон ферментативной активности достигнуто для 12 локусов, по которым во всех выборках идентифицировано в общей сложности 23 аллеля. Основные аллели по всем локусам являются общими, частота доминирующих аллелей в выборках варьирует незначительно. Исключение составили локусы *Skdh-1* и *Skdh-2*, в которых выявлена высокая аллельная гетерогенность деревьев в выборках.

Показатели генетического разнообразия кедров сибирского в лесных культурах в среднем составили: $A = 1.69 \pm 0.08$, $P_{99} = 50.0 \%$, $H_e = 0.121 \pm 0.015$, $H_o = 0.127 \pm 0.017$. По среднему уровню аллозимного полиморфизма искусственные насаждения кедров сибирского несколько уступают природным популяциям

вида. В некоторых участках лесных культур выявлен незначительный недостаток гетерозиготных генотипов, но в целом дефицита гетерозигот не наблюдается ($F = -0.50$; $F_{IS} = -0.060$; $F_{IT} = -0.037$). В отдельных случаях уровень генетического разнообразия сопоставим с таковым в естественных популяциях. Наиболее высокая гетерозиготность генотипов и значительный избыток гетерозигот установлены в высокопродуктивных лесных культурах 110-летнего возраста на Южном Урале. Самые низкие значения гетерозиготности выявлены в Бирском и Туймазинском участках лесных культур в Башкирском Предуралье, характеризующихся ослабленным жизненным состоянием особей. Полученные данные позволяют говорить о сохранении существенной части генетического полиморфизма вида при интродукции, особенно в отдельных насаждениях.

Анализ степени дифференциации интродукционного генофонда кедров сибирского в регионе в целом показывает генетическую близость изученных лесных культур ($F_{ST} = 0.022$; $D = 0.0033 \pm 0.00023$). Таким образом, генетическая подразделенность искусственных насаждений кедров сибирского в регионе низкая, однако это характерно и для естественных популяций кедров сибирского по всему ареалу вида.

Результаты оценки генетического разнообразия лесных культур кедров сибирского в дополнение к лесоводственным данным в целом свидетельствуют об успешности интродукции вида в регионе. По комплексу генетических признаков и лесоводственных показателей можно выделить лучшие насаждения – старовозрастные

участок Белорецкий-2 на Южном Урале, Уфимский и Мишкинский участки в Башкирском Предуралье. Именно эти культуры в первую очередь можно рекомендовать в качестве лесосеменных объектов для получения посадочного материала местной репродукции, создания устойчивых и продуктивных насаждений, более широкого внедрения кедров сибирского в практику лесовосстановления на Южном Урале и в Башкирском Предуралье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Братилова Н. П., Калинин А. В. Оценка биопродуктивности плантационных культур кедровых сосен в зеленой зоне Красноярска. Красноярск: СибГТУ, 2012. 132 с.
- Великов В. А., Потенко В. В. Генетические ресурсы сосны корейской на Дальнем Востоке России: теоретические основы и прикладные аспекты. М.: Наука, 2006. 174 с.
- Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Крутовский К. В., Поджарова З. С., Киргизов Н. Я., Политов Д. В. Уровень генетической изменчивости у *Pinus sibirica* на Алтае // Докл. АН СССР. 1988. Т. 299. № 1. С. 222–225.
- Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Потенко В. В. Руководство по исследованию хвойных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. Гомель: БелНИИЛХ, 1989. 164 с.
- Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Силин А. Е. Степень генетической подразделенности и дифференциации в природных популяциях кедровых сосен СССР // Докл. АН СССР. 1991. Т. 317. № 6. С. 1477–1483.
- Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е., Силин А. Е. Генетическая структура, изменчивость и дифференциация в популяциях *Pinus sibirica* Du Tour // Генетика. 1992. Т. 28. № 10. С. 114–124.
- Горчаковский П. Л. Граница распространения сибирского кедра на Урале // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения: сб. работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 131–141.
- Дроздов И. И., Дроздов Ю. И. Лесная интродукция. М.: МГУЛ, 2000. 135 с.
- Еремин Н. В., Калегин А. А., Михеев В. М., Бродников С. Н. Лесные культуры. Ч. 1. Сосна кедровая сибирская в Среднем Поволжье. Йошкар-Ола: Поволжск. гос. технол. ун-т, 2014. 144 с.
- Зацепина К. Г. Дифференциация популяций и клонов сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. в южной части азиатского ареала: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01. Красноярск: Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, 2014. 17 с.
- Игнатенко М. М. Сибирский кедр (биология, интродукция, культура). М.: Наука, 1988. 160 с.
- Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 275 с.
- 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.
- Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение II. Уровни аллозимной изменчивости в природной популяции Западного Саяна // Генетика. 1988. Т. 24. № 1. С. 118–125.
- Крутовский К. В., Политов Д. В., Алтухов Ю. П., Милютин Л. И., Кузнецова Г. В., Ирошников А. И., Воробьев В. Н., Воробьева Н. А. 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.
- Кучеров Е. В., Федорако Б. И. Семенная продуктивность культур кедра сибирского *Pinus sibirica* на Южном Урале // Вопросы биологии семенного размножения: учен. зап. Ульяновск. пед. ин-та. Ульяновск, 1968. Т. XXIII. Вып. 3. С. 213–217.
- Ларин В. Б. Культуры ели и кедра на северо-востоке европейской части СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. 224 с.
- Меркер В. В. Дендрофлора Челябинской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Челябинск: Челябинск. гос. ун-т, 2009. Т. 2. 27 с.
- Орешкова Н. В., Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П. Генетическая структура и дифференциация болотных и суходольных популяций сосны кедровой сибирской *Pinus sibirica* Du Tour по ядерным микросателлитным локусам // Генетика. 2014. Т. 50. № 9. С. 1059–1066.
- Панова Н. К. История горных лесов центральной части Южного Урала в голоцене // Лесоведение. 1980. № 1. С. 26–34.
- Петрова Е. А., Бендер О. Г., Горошкевич С. Н., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Политов Д. В. Аллозимная изменчивость и структура хвойных естественных гибридов кедра сибирского и кедрового стланика // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVI. № 1–2. С. 154–159.
- Подогас А. В., Шурхал А. В., Семериков В. Л., Животовский Л. А. Оценка генетической дифференциации между двумя видами сосен *Pinus*

- sibirica*, подрод *Strobis* и *P. sylvestris*, подрод *Pinus*, в выборках из Ботанического сада и из природных популяций // Генетика. 1991а. Т. 27. № 4. С. 758–761.
- Подогас А. В., Шурхал А. В., Семериков В. Л., Ракицкая Т. А. Генетическая изменчивость ферментов хвои сосны кедровой сибирской *Pinus sibirica* Du Tour // Генетика. 1991б. Т. 27. № 4. С. 695–703.
- Политов Д. В., Крутовский К. В., Алтухов Ю. П. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение III. Сцепление между изоферментными локусами // Генетика. 1989. Т. 25. № 9. С. 1606–1618.
- 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.
- Путенихин В. П., Фарукишина Г. Г. Генофонд кедров сибирского в Республике Башкортостан // Вестн. Оренбургск. гос. ун-та. 2009. Спец. вып. С. 151–153.
- Путенихин В. П., Фарукишина Г. Г., Шигапов З. Х. Лиственница Сукачева на Урале: изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. 276 с.
- Путенихина К. В. Лесные культуры кедров сибирского в Башкирском Предуралье // Лесовосстановление в Поволжье: состояние и задачи по совершенствованию. Йошкар-Ола: Поволжск. гос. технол. ун-т, 2013. С. 207–211.
- Путенихина К. В., Шигапов З. Х. Качество семян *Pinus sibirica* Du Tour в условиях интродукции в Башкирском Предуралье // Изв. Уфимск. науч. центра РАН. 2014. № 3. С. 102–107.
- Путенихина К. В., Шигапов З. Х., Мкртчян М. А., Путенихин В. П. Количественные показатели шишек и семян кедров сибирского при интродукции // Хвойные бореальной зоны. 2014. Т. XXXII. № 5. С. 66–71.
- Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан / Отв. ред. Б. М. Миркин. Уфа: Гилем, 2006. 414 с.
- Рябчинская В. В. Кедр сибирский в Башкирии // Тр. Башкирск. лесн. опытн. станции. 1960. Уфа: Башкирск. кн. изд-во, 1961. Вып. V. С. 205–216.
- Ситдииков Р. Г. Лесовыращивание на Южном Урале. Уфа: Гилем, 1997. 251 с.
- Соловьев Ф. А. О географическом распространении и размещении кедровых лесов на Урале // Сб. работ лаборатории лесоведения. № 1: тр. Ин-та биол. Уральск. филиала АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Вып. 6. С. 35–61.
- Таланцев Н. К. Кедр. М.: Лесн. пром-сть, 1981. 96 с.
- Филиппова Т. В., Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С. Феногеография популяций сосны обыкновенной на Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 123 с.
- Хусаинов Ф. Г. О разведении кедров сибирского в лесостепном Башкирском Предуралье // Интродукция и селекция растений на Урале. IV. Проблемы акклиматизации: тр. Ин-та экол. раст. и животн. Уральск. филиала АН СССР. Вып. 54. Свердловск, 1967. С. 239–242.
- Шигапов З. Х. Внутривидовая изменчивость и дифференциация видов семейства Pinaceae на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. Пермь: Пермск. гос. ун-т, 2005. 46 с.
- Шигапов З. Х., Бахтиярова Р. М., Янбаев Ю. А. Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1386–1393.
- Шигапов З. Х., Путенихин В. П., Шигапова А. И., Уразбахтина К. А. Генетическая структура уральских популяций лиственницы Сукачева // Генетика. 1998. Т. 34. № 1. С. 65–74.
- Ширская М. Н. Культуры кедров сибирского в горных лесах Сибири. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 101 с.
- Шурхал А. В., Подогас А. В., Животовский Л. А. Генетическая дифференциация 18 видов сосен по аллозимным локусам; род *Pinus*: подрод *Strobis*, подрод *Pinus* // Докл. АН СССР. 1991. Т. 316. № 2. С. 484–488.
- 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.
- Chakraborty R. A note on Nei's measure of gene diversity in a substructured population // Human Genetics. 1974. V. 21. Iss. 1. P. 85–88.
- Davis B. J. Disk electrophoresis. II. Methods and application to human serum proteins // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1964. V. 121. P. 404–427.
- Guries R. P., Ledig F. T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evolution. 1982. V. 36. N. 2. P. 387–402.
- Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Naturalist. 1972. V. 106. N. 949. P. 283–292.
- Nei M. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations // Ann. Human Genetics. 1977. V. 41. N. 2. P. 225–233.
- Nei M., Chesser R. K. Estimation of fixation indices and gene diversities // Ann. Human Genetics. 1983. V. 47. Iss. 3. P. 253–259.
- Ornstein L. Disk electrophoresis. I. Background and theory // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1964. V. 121. P. 321–349.

Prakash S., Lewontin R. C., Hubby J. L. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. 1969. V. 61. P. 841–858.

Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematic // J. Hered. 1981. V. 72. N. 4. P. 281–283.

GENETIC DIVERSITY OF SIBERIAN STONE PINE UNDER INTRODUCTION IN THE SOUTH URALS AND BASHKIR CIS-URALS

Z. Kh. Shigapov, K. V. Putenikhina, A. I. Shigapova,
K. A. Urazbakhitina, V. P. Putenikhin

Botanical Garden-Institute, Ufa Scientific Center, Russian Academy of Sciences
Mendeleev str., 195, Build. 3, Ufa, 450080 Russian Federation

E-mail: shigapov@anrb.ru, cat8778@mail.ru, botsad@anrb.ru,
karima-urazbakhitina@mail.ru, vpp99@mail.ru

Allozyme polymorphism of Siberian stone pine *Pinus sibirica* Du Tour has been studied in 14 artificial stands in the South Urals and Bashkir Cis-Urals on the base of 7 gene-enzyme system analysis. The following values of genetic diversity are determined: mean number of alleles per locus (A) constitutes 1.69 ± 0.08 ; portion of polymorphic loci (P_{95}) – 50.0 %; the average expected heterozygosity (H_e) – 0.121 ± 0.015 ; the average observed heterozygosity (H_o) – 0.127 ± 0.017 . The level of genetic variability in artificial stands of Siberian stone pine in the region is somewhat inferior to that in natural populations of the species. The highest genotype heterozygosity is determined in high-productive 110 year-old artificial stand in the South Urals (Beloretsky-2 site), and also in Ufimsky and Mishkinsky sites in Bashkir Cis-Urals. The lowest heterozygosity values are revealed in Birsky and Tuimazinsky sites characterized by the weakened vital state of individuals. In total we can speak about the maintenance of essential part of the species' genetic polymorphism under introduction, especially in some stands. Genetic similarity of the studied stands is shown: inter-sample component of the total genetic diversity (F_{ST}) constitutes 2.2 %, the average Nei's genetic distance (D) – 0.0033 ± 0.00023 , that is also typical of natural populations of Siberian stone pine in the species range. The obtained data about the genetic variability level of artificial stands in a complex with forestry characteristics give evidence of the successful species introduction in the region and the necessity of resumption of works on Siberian stone pine culture establishment in an industrial scale.

Keywords: Siberian stone pine, forest crops, introduction, genetic diversity, the South Urals, Bashkir Cis-Urals.

How to cite: Shigapov Z. Kh., Putenikhina K. V., Shigapova A. I., Urazbakhitina K. A., Putenikhin V. P. Genetic diversity of Siberian stone pine under introduction in the South Urals and Bashkir Cis-Urals // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Siberian Journal of Forest Science). 2016. N. 5: 137–146 (in Russian with English abstract).