

Глава 3.

ВНУТРИВИДОВАЯ ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Популяционная генетика возникла в XX в. в результате синтеза менделевской генетики и представлений о популяционном уровне организации живой материи как ключевом, в значительной степени определяющим само её существование. Между тем, среди древесных растений не так мало видов, способных к вегетативному размножению, при котором фактически материнское растение клонирует себе подобных потомков. Основным для длительных периодов эволюции способом репродукции древесных растений является половое размножение, предусматривающее объединение гамет (половых клеток) родителей с формированием зиготы, в которой хромосомы родителей не только объединяются в новом ядре, но и гены этих родительских хромосом перемешиваются вследствие обмена их участками – кроссинговера.

Процируя законы Менделя на свободно скрещивающиеся популяции, Г. Харди и В. Вайнберг в 1908 г. независимо друг от друга постулировали фундаментальный закон, согласно которому при свободном (панмиктическом) скрещивании в популяции неограниченного объёма частоты генов и генотипов AA, Aa и aa остаются постоянными из поколения в поколение (после первого) независимо от изменения количества индивидуумов и от того, насколько велики (или малы) частоты аллелей при условии, что на саму эту популяцию не воздействуют такие факторы, как мутации, миграция и отбор. Соотношение между частотами генотипов в популяции удовлетворяет равновесию Харди-Вайнберга: $p^2(AA) : 2pq (Aa) : q^2(aa)$ ⁵⁶. Существуют расширения этого закона (равновесия Харди-Вайнберга) на случай более двух аллелей. Этот закон представляет собой модель, используя которую генетики могут количественно определять изменения в распределении генов в популяции, вызванные, например, мутациями или миграцией. Другими словами, этот закон является теоретическим критерием для объективной оценки изменений в распределении генов в популяции.

⁵⁶ Где А и а — аллели не сцепленного с полом гена, p — частота аллеля А, q — частота аллеля а.

3.1. Подходы и методы исследования генетической структуры популяций древесных растений

Древесные растения имеют по крайней мере две особенности, выделяющие их в мире живых существ. Как все растения, они неподвижны на протяжении жизни одного поколения. Кроме того, они обладают длительными жизненными циклами, обычно от нескольких десятков до нескольких сотен лет, а в предельном случае продолжительность их жизни может исчисляться тысячелетиями, как у секвойи вечнозелёной (*Sequoia sempervirens*) и сосны долговечной (*Pinus longaeva*). Методы классической генетики лишь в крайне слабой степени применимы к подобным организмам-долгожителям, поскольку эксперименты по скрещиваниям и анализу потомства затянулись бы не только на более долгий срок, чем любой исследовательский проект, но и на срок, превышающий жизнь самих экспериментаторов. Именно поэтому молекулярные маркёры стали основным инструментом для анализа популяционно-генетической структуры древесных растений.

Нужно отметить, что не только в отношении древесных растений, но и в целом для природных популяций генетика долгое время формулировала лишь теоретические законы, описывающие реализацию передачи наследственной информации в чередующихся поколениях. Реально количественно оценить уровни внутривидовой популяционной генетической изменчивости и его распределение между популяциями в эпоху традиционной лесной генетики было сложно.

На первых этапах развития лесной генетики в России на основе полигенных (находящихся под контролем многих генетических локусов), а также, вероятно, олигогенных (контролируемых небольшим числом генов) и анонимных морфологических признаков было проанализировано существующее формовое разнообразие основных лесообразующих пород, в том числе сосны [Правдин, 1964], ели [Правдин, 1964, 1975; Морозов, 1976], лиственницы [Дылис, 1947, 1961, 1981], дуба [Семерилов, 1986] и др.

Фенетическая изменчивость. Для ряда лесных пород были разработаны фенетические подходы, использующие изменчивость в основном генеративных признаков, таких как морфология шишек и фены окраски семян, форма кроны, цвет и особенности коры, средняя масса 1 000 шт. семян и пр. [Данченко, 1975; Милютин, 1982; Мамаев, Махнев, 1988; Попов, 1999; Видякин, 2001, 2003]. Для оценки

внутрипопуляционного разнообразия сосны обыкновенной по морфологическим признакам предложены и апробированы показатели «ожидаемой» и «наблюдаемой» фенотипической изменчивости [Путенихин и др., 2004, 2005; Путенихин, 2009; Шигапов и др., 2009]. Основными недостатками фенетического подхода являются малое количество доступных для анализа фенотипов и неизвестные механизмы их наследования. Несмотря на то что древесные растения сложны для фенетических исследований [Милютин, 2014], относительная простота и перспективность применения этого подхода привела к его широкому распространению в лесной генетике [Видякин, 1995, 2001, 2004]. Имеются отдельные удачные попытки использования фенотипов в лесной селекции и семеноводстве [Кальченко, 2013; Тараканов, Кальченко, 2015]. Фенетический анализ окраски семян был, в частности, предложен для идентификации клонов сосны на лесосеменных плантациях [Видякин, Тараканов, 2009] и рекомендован для практического применения [Кальченко, Тараканов, 2010] в качестве недорогого метода, позволяющего получать относительно надёжные параметры идентификации и предваряющего молекулярные исследования.

Карриологическая изменчивость. После открытия хромосом как основных носителей генов возник интерес к анализу их изменчивости у разнообразных живых организмов, в том числе у древесных растений. Методы анализа числа и морфологии хромосом в общих чертах универсальны для всех эукариот. К настоящему времени сообщения об установлении хромосомных чисел можно обнаружить почти для всех видов хвойных [Козубов, Муратова, 1986; Муратова, Круклис, 1988; Князева, Муратова, 2010]. Консерватизм основных чисел хромосом и стабильность диплоидного генома практически всех голосеменных неоднократно отмечались многими исследователями [Муратова, Круклис, 1988 и др.]. Российские хвойные относятся в основном к представителям сосновых (роды – *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Larix*) и кипарисовых (*Juniperus*, *Cupressus*, *Miscrobiota*). Большинство хвойных имеет постоянное число хромосом в пределах семейств [Муратова, Круклис, 1988].

Семейство сосновые считается одним из эволюционно базальных и одновременно наиболее консервативных в цитогенетическом отношении семейств, и основное число их хромосом ($x=12$) многими считается исходным для большинства родственных семейств хвойных. Между видами в пределах родов у сосновых, как и у большинства семейств хвойных, наблюдается удивительный консерватизм,

все роды имеют $x=12$. Такое же значение наблюдается у рода тис (*Taxus*) из семейства тиссовых (Taxaceae) порядка Кипарисовых (Cupressales). У других кипарисовых основное число хромосом уменьшилось до 11 ($2n=22$).

Таким образом, изменчивость хромосомных чисел в пределах видов у хвойных является редким феноменом: например, у можжевельников (*Juniperus*) описано варьирование хромосомных чисел $2n=22$ или 24. Так же как редкое явление можно отметить полиплоидию среди таких родов сосновых, как *Larix*, *Pinus*, *Picea* и *Abies*: у представителей некоторых видов известны три- ($2n = 36$) или тетраплоиды ($2n=48$). Однако полиплоидные и миксоплоидные формы у сосновых обычно имеют выраженные морфологические нарушения и редко доживают до взрослого состояния. Что касается нормального кариотипа рода *Pinus*, все изученные виды имеют 12 пар хромосом; и практически во всех группах сосен этот набор состоит из 11 пар равноплечих хромосом и одной пары с субмедианным расположением центромеры [Saylor, 1972; Saylor, 1983; Муратова, Круклис, 1988]. Исключением являются сосны подсекции *Sylvestres*, у которых обнаружена вторая пара неравноплечих хромосом [Saylor, 1972].

Детали структуры кариотипа, прежде всего соотношения длин плеч конкретных хромосом, были использованы для уточнения систематического положения вида [Saylor, 1972; Price et al., 1998]. Например, кариологическое исследование по соснам подрода *Strobus* показало ряд несоответствий с традиционными взглядами на родство видов [Saylor, 1983]: кариотип кедрового стланика оказался ближе к кариотипу сосны мелкоцветковой (*P. parviflora*), а не *P. sibirica*, которому стланик считался близким.

За десятилетия исследований стало очевидным, что анализ внутривидовой изменчивости хромосом у хвойных на базе различий в морфологии хромосом основного набора затруднен в еще большей степени, чем на надвидовом уровне. Тем не менее подходы к анализу популяционной структуры с помощью кариологии все же существуют. Так, у сосновых достаточно широко распространено наличие небольших добавочных хромосом (В-хромосом), которые описаны, например, у ряда видов елей, а также сосны обыкновенной [Муратова, Круклис, 1988]. Нередки добавочные хромосомы и у представителей других семейств хвойных (Taxodiaceae, Cupressaceae).

Описаны также внутривидовые различия по суммарной длине хромосом, размеру отдельных гомологов, их морфологии по числу

хромосом с вторичными перетяжками, числу таких перетяжек на геном и т.д. Из числа представителей сосновых можно отметить изученные в этом отношении на территории России широко распространённые виды: сосну обыкновенную [Бударагин, 1973; Буторина и др., 1975, 1979а,б; Буторина, Мурая, 1976] и комплекс европейской и сибирской елей [Скупченко, 1975; Муратова, Круклис, 1988], а также ель аянскую [Шершукова, 1976, 1978]. При сравнении болотной и суходольной популяций сосны обыкновенной было показано, что изменчивость морфологических параметров генеративных органов и посевных качеств семян, полиморфизм нуклеолярных локусов хромосом, уровень и спектр хромосомных мутаций характеризуют адаптивную реакцию растений и являются основными критериями дифференциации болотных и суходольных популяций хвойных [Седельникова и др., 2001, 2004, 2007; Седельникова, Пименов, 2003, 2005].

В целом можно заключить, что использование кариологических методов у хвойных затрудняется методическими проблемами, а также очень консервативной организацией генома, при которой существенные делеции, транслокации и инверсии на внутривидовом уровне редки и не обнаруживают необходимого уровня изменчивости для использования в популяционных исследованиях.

При анализе кариотипов берёзы повислой и берёзы пушистой было выявлено, что последняя является тетраплоидом, а берёза желтая – гексаплоидом. Кариологический анализ также позволил выявить триплоидные особи осины с высокой скоростью роста, устойчивые к поражению сердцевинной гнилью.

В последнее время одним из наиболее перспективных методов кариологического анализа, позволяющим проводить физическое картирование генов, признается FISH (Fluorescent In Situ Hybridization) – подход, связанный с флуоресцентной гибридизацией *in situ* [Бадаева, Салина, 2013], который пока не получил массового применения в связи с его объективной методической сложностью.

Молекулярные методы. Во всем мире, начиная с 1970-х гг., наблюдалось внедрение новых биохимических и молекулярных методов в изучение, сохранение и улучшение лесных генофондов. Основным методом, доступным исследователям и практикам лесного хозяйства с конца 1960-х гг., был метод аллозимного анализа. Электрофорез белков – продуктов специфических генов – позволил впервые в лесной генетике получить молекулярные маркёры генов, построить первые генные карты, приблизиться к количественной

характеристике генофондов лесных деревьев. Несмотря на имеющиеся примеры использования в популяционных исследованиях и неферментных белков, особую роль играют именно локусы, контролирующие ферменты. Применяемые после электрофореза методы специфической гистохимической окраски в сложных смесях соединений водных экстрактов позволяют выделить продукты гомологичных локусов, что приводит к идентификации аллелей отдельных генных локусов. Таким образом, впервые появилась возможность получать сравнимые оценки генетического разнообразия для разных популяций одного вида, а в большинстве случаев и для группы родственных видов, и даже для видов эволюционно не близких, относящихся к разным под родам и родам.

С помощью электрофореза изоферментов был получен основной массив данных о генетических процессах в популяциях древесных растений России. Впервые, начиная с 1980-х гг., получены количественные оценки уровней генетического разнообразия (доля полиморфных локусов, аллельное разнообразие, гетерозиготность) и его структуры, а именно пространственно-временного распределения параметров, таких как оценки уровней инбридинга на разных стадиях онтогенеза, доли межпопуляционной изменчивости в общей изменчивости вида и т.д.

С 1990-х гг. активно развиваются методы анализа непосредственно молекулярно-генетической изменчивости, т. е. первичной структуры ДНК как носителя генетической информации. На этом этапе в основном это были опосредованные методы анализа анонимных продуктов полимеразной цепной реакции (ПЦР), такие как RAPD (ПЦР со случайными праймерами), ISSR (ПЦР-анализ межмикросателлитных участков ДНК), AFLP (полиморфизм длин амплифицированных фрагментов). Основными недостатками так называемых неспецифических маркеров являются анонимность и доминантность (RAPD, ISSR, AFLP), а также невысокая воспроизводимость (RAPD, в меньшей степени ISSR). Однако для ДНК клеточных органелл (митохондрий и хлоропластов), обладающих собственными небольшими геномами/субгеномами) стало возможным проводить рестрикционный анализ и секвенирование по Сэнгеру. Для так называемых митохондриальной ДНК (мтДНК) и хлоропластной ДНК (хпДНК) анализ упрощается отсутствием гетерозигот, поскольку они наследуются клонально и вертикально по материнской линии (у покрытосеменных), а у хвойных – и по отцовской

(хпДНК). Отсутствие рекомбинации по маркерам органельной ДНК является преимуществом для реконструкций филогеографических паттернов.

Развивались и методы анализа повторяющейся ДНК, преимущество которой заключается в том, что после ПЦР электрофорез выявляет аллельную изменчивость непосредственно по длинам фрагментов, содержащих различное число повторов. Минисателлитные (свыше 10 пар нуклеотидов в мотиве) и микросателлитные локусы хлоропластной и ядерной локализации и др. могут анализироваться как на капиллярных ДНК-анализаторах, так и в блоках полиакриламидного геля.

В настоящее время существенное развитие методов анализа полиморфизма ДНК связано с внедрением геномных технологий, основанных на секвенировании нового поколения. Одновременный анализ многих, вплоть до десятков тысяч, генов является несомненным преимуществом. Сложности здесь связаны с технологическими и биоинформационными проблемами, а также с высокой абсолютной стоимостью полногеномных проектов.

Методические затруднения возникают из-за гораздо больших по размеру (в 6–9 раз по сравнению с млекопитающими) и значительно более сложно организованных геномов хвойных растений. Геномы лиственных несколько меньше и проще. Тем не менее существенная часть усилий должна быть затрачена на сборку с высоким покрытием полных геномов из коротких «ридов» (прочтений последовательностей генома). Кроме того, для массового анализа образцов методами частичного полногеномного секвенирования нового поколения (RAD-seq, GBS=Genotyping By Sequencing) и др. нужны образцы ДНК высокого качества и в достаточном количестве, желательно унифицированные по исходным тканям, методам фиксации и выделения ДНК.

Нужно, однако, отметить, что при общей высокой стоимости анализа и каждого «запуска» секвенатора нового поколения стоимость в расчете на один анализируемый маркер или изменчивый нуклеотидный сайт при полногеномном анализе ниже, чем для традиционных маркеров. На основе получаемых полногеномных данных разрабатываются и традиционные маркеры, в том числе микросателлитные локусы (ядерные [Белоконь и др., 2016] и органельные [Шилкина и др., 2014]), что является хорошей альтернативой анализу клоновых библиотек.

3.2. Особенности популяционно-генетической структуры древесных растений российских бореальных экосистем

3.2.1. Жёсткие сосны

Сосна обыкновенная занимает один из самых обширных ареалов среди хвойных мира, произрастая в широком диапазоне экологических условий, зачастую на небольших пространствах образуя экологически контрастные насаждения. В первый период исследования этого вида на территории России главным образом включали анализ полиморфизма аллозимных локусов [Семериков, 1991; Семериков и др., 1993а,б, 2014; Санников и др., 1997а,б, 2001, 2002, 2010, 2011, 2014; Ларионова, 2002; Санников, Петрова, 2003, 2012; Филиппова и др., 2006; Ларионова, Экарт, 2010]. В пределах бореальной зоны Северной Евразии, где этот вид имеет сравнительно сплошное распространение, был выявлен относительно высокий, слабоварьирующий уровень генетического разнообразия. Например, по 17 аллозимным локусам ожидаемая гетерозиготность H_e , средняя по популяциям, в Скандинавии была 0,275, на Русской равнине – 0,289, в Забайкалье – 0,283. Несколько сниженное разнообразие наблюдалось на Кавказе – 0,238 и Дальнем Востоке – 0,245 [Санников и др., 2012].

Что касается межпопуляционной компоненты изменчивости, исследования с помощью аллозимных локусов не обнаружили выраженной пространственной генетической дифференциации и чёткой корреляции изменчивости аллозимных локусов с географическими дистанциями между популяциями. Исследования аллозимной изменчивости продемонстрировали, что экологические механизмы дифференциации по частично адаптивно нагруженным аллозимным локусам преобладают у этого вида над изоляцией расстоянием [Петрова и др., 1989, 2013а,б; Петрова, 1994; Белоконь и др., 1998; Ларионова, Экарт, 2010; Егоров, 2013; Тихонова, 2015; Тихонова и др., 2016, 2019]. Сосна обыкновенная занимает обширный ареал, что свидетельствует о её способности к адаптации в широком диапазоне экологических условий. Ряд исследований был направлен на поиск связи изменчивости по генетическим маркерам и типам местообитания – суходолом и болотом [Семериков, 1992; Семериков и др., 1993а; Санников, Петрова, 2003]. При изучении с помощью аллозимных локусов семи пар соседних популяций

«суходол – болото» в Западной Сибири и в соседних регионах [Семериков и др., 1993а] дифференциация между типами местообитаний не имела направленного характера. В то же время при обширных исследованиях [Санников, Петрова, 2003], проведенных в Западной Сибири, Карелии, на Русской равнине и в Карпатах, обнаружили, что генетические дистанции между смежными популяциями «суходол–болото» заметно превосходят генетические различия между географически близкими популяциями одного типа местообитаний. Эти результаты могут быть обусловлены, предположительно, как действием естественного отбора, так и накоплением различий в результате длительной фенологической изоляции между популяциями болотных и суходольных местообитаний [Санников, Петрова, 2003].

По результатам аллозимных исследований в популяциях сосны обыкновенной была выявлена иерархическая структура дифференциации [Санников и др., 2012]. Наиболее генетически удаленными от основной части ареала являются популяции Пиренейского полуострова с генетическими дистанциями D_{72} М относительно других регионов, равными приблизительно 0,052. Также довольно обособленными являются Апеннинская (D_{72} М = 0,034), Карпатская (0,025), Крымско-Западно-Кавказская (0,026), Восточно-Кавказская (0,030) и Приамурская (0,026) группы популяций. В основной части ареала генетические дистанции, как правило, не превышали 0,016 между популяциями соседних регионов [Санников, Петрова, 2003]. Низкая дифференциация популяций сосны обыкновенной в основной части ареала соответствует теоретическому предсказанию для ветроопыляемого вида с большими непрерывными популяциями [Hamrick, Godt, 1996], а также, вероятно, обусловлена недавним заселением территории после одного из ледниковых климатических интервалов. При исследовании генетических расстояний между популяциями на всем ареале сосны обыкновенной с помощью анализа главных координат [Санников, Петрова, 2007], помимо выделения небольших региональных кластеров, в облаке популяций из основной части ареала наблюдается отчетливый тренд разделения восточных (Восточная Сибирь, Прибайкалье, Монголия) и западных популяций. Масштабные исследования популяционной структуры подтвердили слабую дифференциацию, которую можно объяснить следствием расселения из нескольких ледниковых рефугиумов, расположенных в отдельных горных областях – Балканы, Урал, Южная Сибирь, – и изоляцией расстоянием [Санников и др., 2014].

Исследования с помощью хлоропластных микросателлитных локусов дали сходные результаты [Семериков и др., 2014]. В основной части ареала была выявлена весьма низкая дифференциация ($F_{ST} = 2,1\%$).

Благодаря сниженной подвижности семян по сравнению с пыльцой наследуемая по материнской линии мтДНК в череде поколений перемещается на меньшее расстояние по сравнению с ядерной или хлоропластной ДНК. Вследствие этого географическая структура её изменчивости гораздо медленнее гомогенизируется генетическим потоком и лучше сохраняет следы прошлых событий, таких как расселение из отдельных рефугиумов. Исследования географической структуры изменчивости сосны обыкновенной, проведённые с помощью маркёров мтДНК [Naydenov et al., 2007; Pyhäjärvi et al., 2008; Видякин и др., 2012; Semerikov et al., 2018, 2020; Wachowiak et al., 2022], выявили гораздо более выраженную географическую структуру по сравнению с полученной с помощью ядерных и хлоропластных маркёров. В основной части ареала популяции разделились на два основных кластера, отличающихся по составу гаплотипов, разделенных примерно по меридиану Москвы: западнее встречались семь гаплотипов, восточнее – лишь два из них, из которых восточнее Сургута остался только один [Semerikov et al., 2018, 2020]. Это распределение соответствует гипотезе о первоначальном расселении сосны обыкновенной в восточной части ареала из европейских рефугиумов после одного из наиболее суровых оледенений. В ходе этого расселения, в результате эффекта основателя, изменчивость более восточных популяций оказалась снижена по сравнению с европейскими популяциями. Во время последующих ледниковых климатических интервалов сосна могла сохраниться не только в европейских рефугиумах (например, в Карпатах), но и в более восточных районах, например, на Южном Урале. Соответственно распространение сосны после последнего оледенения, имевшего место около 20 тыс. лет назад, происходило как из европейских рефугиумов, так и из рефугиума на Южном Урале, что сформировало современную структуру изменчивости по мтДНК.

В Восточном Причерноморье по митохондриальным маркёрам была обнаружена выраженная пространственная дифференциация [Semerikov et al., 2020]. Общий гаплотип был фиксирован в популяциях Малой Азии, Малого Кавказа и Крыма. Другой гаплотип был найден на Восточном Кавказе, а промежуточные между ними и гаплотипами Восточной Европы химерные гаплотипы обнаружены на Западном Кавказе.

Последние, вероятно, возникли в результате миграции сосны из бореальной зоны Восточной Европы на Западный Кавказ и гибридизации с местными популяциями.

В результате исследований сосны обыкновенной по ядерным маркерам [Sheller et al., 2023a; Семериков, Петрова, 2023; Bruhaus et al., 2024], охватывающих значительную часть ареала, обнаружен высокий уровень изменчивости без заметных географических трендов, что вполне отвечает результатам работ по аллозимным маркерам. Например, в работе, включающей популяции из европейско-сибирской части ареала и из Причерноморья, ожидаемая гетерозиготность H_e варьировала от 0,525 до 0,719 при среднем 0,668 [Семериков, Петрова, 2023]. Некоторое снижение изменчивости наблюдается только в восточно-якутских и дальневосточных популяциях: $H_e = 0,602-0,616$ [Семериков, Петрова, 2023]. F_{ST} составляло 5,0–5,4% [Семериков, Петрова, 2023; Sheller et al., 2023b]. Исследование структуры изменчивости ядерных маркеров обнаруживает однородную группу популяций в основной части ареала – от Восточной Европы до Монголии. По микросателлитным данным, отдельный кластер образуют дальневосточные популяции. В Причерноморье по результатам обработки данных программным пакетом STRUCTURE выделяются группы: первая – Западный Кавказ и вторая – Восточный Кавказ плюс Малая Азия. Крым был близок по микросателлитам, как и по мтДНК, к Малой Азии, что доказывает его колонизацию из Турции [Семериков, Петрова, 2023].

Исследование исторической демографии популяций сосны обыкновенной, проведенное с помощью аппроксимирующих байесовских вычислений на основе микросателлитных данных, позволило дать оценку возраста отдельных событий: время отделения популяций Восточного Причерноморья от основного ареала – около 500 тыс. лет назад, время разделения восточно- и западно-кавказских популяций – около 150 тыс. лет назад и время отделения дальневосточных популяций от популяций основного ареала – около 100 тыс. лет назад [Семериков, Петрова, 2023].

У дальневосточного вида из подрода жестких сосен – сосны густоцветковой (*Pinus densiflora*) – дифференциация сравнима с наблюдаемой у сосны обыкновенной (3%), а у сосны могильной (*Pinus funebris*), несмотря на небольшой ареал, несколько выше (9,8%), что, очевидно, объясняется гибридной природой этой формы сосны [Potenko, 2003].

С помощью хлоропластных микросателлитов обнаружено низкое генетическое разнообразие и высокая генетическая дифференциация

крымских и кавказских популяций сосны чёрной (крымской и Станкевича) [Семерикова, Семериков, 2020].

3.2.2. Кедровые сосны

Из видов подрода мягкие сосны (*Strobus*), имеющих один проводящий пучок в хвое, в России в естественных условиях распространены только так называемые кедровые сосны. Монофилетичность этой группы сейчас отрицается большинством исследователей (см. раздел 2.1.2).

Кедровые сосны обладают уникальным механизмом распространения семян – орнитохорией, преимущественно с помощью специализированных видов врановых (*Corvidae*) – кедровок (род *Nucifraga*); в Евразии это евразийская кедровка (*Nucifraga caryocatactes*). Эта особенность потенциально должна оказывать существенное гомогенизирующее влияние на пространственное распределение генетической изменчивости по ареалам кедровых сосен из-за высокой подвижности птиц при сборе семян для создания зимних запасов, особенно в малоурожайные годы.

Генетическая структура популяций сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica*) изучалась несколькими группами исследователей. С помощью аллозимного полиморфизма показана слабая пространственная дифференциация этого вида в Зауралье и Западной Сибири [Подогас и др., 1991б; Подогас, 1993] и в популяциях юга Средней Сибири и Забайкалья [Гончаренко и др., 1987, 1992б; Гончаренко, Силин, 1997]. В центральной части ареала вида с оптимальными условиями произрастания была отмечена низкая дифференциация ($F_{ST}=2,5\%$) по аллозимным локусам [Крутовский и др., 1989; Политов и др., 1992; Krutovskii et al., 1994, 1995; Politov, Krutovskii, 2004], однако при анализе прибайкальских и забайкальских популяций показатель F_{ST} был выше (4,4%), а при расширении области исследования генетическая подразделенность оказалась достаточно выраженной (5,9%) и сравнимой с дифференциацией между *P. sibirica* и близким альпийско-карпатским видом (разорванный ареал которого находится вне границ России) – сосной кедровой европейской (*P. cembra*) – 8,9% по объединённым данным [Политов, 2007]. Более поздние исследования с ядерными микросателлитными маркерами выявили сходный с изоферментами характер подразделенности крупных анклавов популяций сосны сибирской. В Западной Сибири идентифицировано два кластера популяций, разделенных рекой Обь [Shuvaev, Ibe, 2021]. Показано различное происхождение этих кластеров,

соответствующее расположению ледниковых рефугиумов кедр на Урале и в Кузнецком Алатау [Shuvaev et al., 2023].

Сосна корейская (*P. koraiensis*) оказалась единственным видом кедровых сосен, генетическая дифференциация которой явно не была ассоциирована с географией [Потенко, Великов, 1999, 2002; Великов, Потенко, 2006; Белоконь, 2007; Политов, 2007; Belokon et al., 2008]. Доля межпопуляционной компоненты изменчивости в российской части ареала была невысокой – 1,8–2,1%.

Родственный сосне корейской кедровый стланик (*P. pumila*) оказался видом, достаточно хорошо дифференцированным в границах ареала ($F_{ST} = 12\%$). Так, только в тихоокеанском регионе межпопуляционная компонента изменчивости (F_{ST}) составила 10,9%. По аллозимам хорошо выделяется прибайкальская группа популяций, переходный кластер популяций Станового хребта и Станового нагорья (зона БАМ) и тихоокеанские популяции, среди которых наиболее выраженную дифференциацию обнаруживают выборки юга Камчатки, Сахалина и Курил, для которых генетическая изоляция установилась достаточно давно [Белоконь и др., 2010]. Примечательно, что авторы других исследований этого же вида [Гончаренко и др., 1992; Гончаренко, Силин, 1997] пытались констатировать более низкую степень подразделенности (4,9%) и отсутствие связи аллозимной изменчивости с географией, что, вероятно, было вызвано недостаточной репрезентативностью материала, в частности, небольшими выборками, использованными для анализа. В одной из работ [Наконечная и др., 2010] описана аллозимная изменчивость в популяциях кедрового стланика на значительно удалённых друг от друга участках видового ареала, где дифференциация была несколько выше, чем обычно наблюдается у хвойных.

Исследование изменчивости гетерологичных ядерных микросателлитных локусов у кедрового стланика [Орешкова и др., 2017а] обнаружило высокие показатели аллельного и генного внутривидового разнообразия, при этом около 13% общей генетической изменчивости объясняется генетическими различиями между популяциями ($F_{ST} = 0,129$). Генетические расстояния по микросателлитным локусам достоверно коррелировали с географическими расстояниями между местами сбора выборок. Уровень генетической изменчивости популяций с полуострова Камчатка был ниже по сравнению с материковыми и островными популяциями, что может объясняться их происхождением из разных плейстоценовых рефугиумов. Слабая дифференциация по микросателлитам была выявлена для популяций кедрового стланика Амурской обл. [Полякова и др., 2013].

Описана широкомасштабная естественная гибридизация кедрового стланика с кедром сибирским [Politov et al., 1998; Горошкевич, 1999; Петрова и др., 2011, 2012; Petrova et al., 2018 и др.]. Было показано, что в ряде случаев происходит не просто гибридизация с образованием гибридов первого и второго поколений, а именно интрогрессия, т. е. гибридизация с возвратными скрещиваниями, опыление гибридов как самими гибридами, так и родительскими видами [Петрова и др., 2007, 2012; Petrova et al., 2018; Белоконов и др., 2022]. Для популяций юга Якутии было показано, что мтДНК полностью замещена.

3.2.3. Лиственницы

На начальных этапах изучения географической и формовой изменчивости лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) – основного лесообразователя зон северной и горной тайги и лесотундры Сибири – исследователи пользовались морфологическими признаками, что позволило описать ряд разновидностей или сортов [Дылис, 1947].

Анализ изоферментов в популяциях *L. sibirica*, *L. olgensis*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* из разных локалитетов проводился рядом авторов [Потенко, Разумов, 1996; Semerikov et al., 1999; Semerikov, Lascoux, 1999; Ларионова и др., 2004; Oreshkova et al., 2006; Орешкова, 2009, 2012; Орешкова, Барченков, 2009]. В целом был выявлен умеренный уровень полиморфизма; в некоторых популяциях наблюдался недостаток гетерозигот, указывающий на высокую степень инбридинга, связанную с неблагоприятными условиями произрастания. Был установлен низкий уровень генетических дистанций как между популяциями каждого из видов, так и между двумя видами. Виды были схожи по общему аллельному составу, отличаясь набором редких видоспецифичных аллелей. Интересно, что в ряде работ [Semerikov et al., 1999; Орешкова, 2012] было подчеркнута заметное отличие популяций лиственницы Каяндера из Магаданской обл. с побережья Охотского моря (описываемых также под названием *L. ohotensis*) от популяций из Якутии. В целом для большинства видов лиственниц России (*L. sibirica*, *L. gmelinii*, *L. kamtschatica*) характерны умеренные уровни генетической подразделенности по аллозимным маркерам генов (от 2% на региональном уровне до 8% на межрегиональном). По аллозимным данным, в пределах вида *L. sibirica* доля межпопуляционной изменчивости (F_{ST}) составила 0,079, а у *L. gmelinii* – всего 0,021. По данным изменчивости ядерных маркеров ddRAD [Новикова и др., 2023], популяция *L. sibirica* дифференцирована как в широтном

направлении (западная раса *L. sibirica* – *L. sukaczewi* хорошо отделяется от восточной расы), так и в меридиональном направлении (южноуральская популяция отличается от более северных).

Лиственницы достаточно подробно изучены и по цитоплазматическим маркерам. По маркерам мтДНК внутри вида *L. sibirica* дифференциация достигала 64%, а на межвидовом уровне – 82,3%. По мтДНК популяции отчетливо дифференцируются на несколько групп, как результат расселения из нескольких ледниковых рефугиумов [Semerikov et al., 2013, 2019]. Учитывая сложную таксономическую структуру лиственниц с отсутствием чётких видовых границ, оценки внутривидовой дифференциации интерпретировать так же непросто. Так, по маркерам мтДНК [Polezhaeva et al., 2010] между *L. gmelinii* и *L. cajanderi* наблюдались отличия не столько в составе, сколько в частоте митотипов. К востоку от Верхоянского хребта зафиксирована почти 100%-я частота митотипа G1, митотип G2 выявлен в нескольких популяциях с низкой частотой. К западу от Верхоянского хребта, напротив, митотипы G1 и G2 были распространены почти в равных пропорциях. Анализ изменчивости микросателлитов хпДНК подтвердил близкое родство *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, однако выявил видоспецифические хлоротипы, а также обособление выборок с побережья Охотского моря. Географическое распределение митотипов и хлоротипов отражает самостоятельное историческое развитие лиственниц по разные стороны от Верхоянского хребта, покрытого во время последнего ледникового максимума ледниками [Спасская и др., 1993]. Подобный барьер для потока генов способствовал обособленной эволюции лиственницы на крайнем северо-востоке и образованию нового вида – *L. cajanderi*. Полученные молекулярные данные согласуются с палеогеографическими, указывающими на существование позднеплейстоценового рефугиума древесной растительности в западной Берингии [Kremenetski, 1994; Tarasov et al., 2007], в том числе вдоль осушенного шельфа на побережье Охотского моря [Ложкин, 2002; Brubaker et al., 2005].

Использование анализа унипарентально цитоплазматических генетических маркеров впервые позволило установить гибридный характер происхождения популяций лиственниц Камчатки. У них выявлен единственный митотип S, который с небольшой частотой также присутствует в краевых (северных и южных) популяциях Сахалина. Это подтверждает близкое родство лиственниц Камчатки и Сахалина. Напротив, маркеры хпДНК, наследуемые по отцовской линии, указывают на

родство камчатских популяций лиственницы с *L. gmelinii* s.l. Следует отметить, что по ядерным маркерам (изменчивость ядерных генов 4CL и C3H) было зафиксировано значительное отличие *L. gmelinii* var. *kamtschatica* от *L. gmelinii* из Центральной Сибири, однако *L. gmelinii* var. *kamtschatica* практически не отличалась от *L. cajanderi* [Khatav et al., 2008]. Подобное несоответствие в распределении митохондриальных и хлоропластных гаплотипов у лиственницы на Камчатке может быть объяснено, например, гибридогенным происхождением последней в эпоху, предшествующую одному из последних оледенений.

Недавние исследования по изменчивости ядерных микросателлитных локусов в совокупности с морфологическим анализом также подтверждают дифференциацию популяций лиственницы из Колымского региона и Камчатки от популяций лиственницы даурской в Сибири [Орешкова и др., 2013].

Анализ изменчивости маркеров хпДНК и мтДНК показал обособление популяций со среднего и северного Сахалина и их родство с материковыми популяциями из Хабаровского края, а южно-сахалинских популяций – с популяциями островов Шикотан и Итуруп [Polezhaeva et al., 2010]. Таким образом, на основе характера дифференциации и изменчивости изученных популяций можно заключить, что «чистый» вид *L. kamtschatica* произрастает только на юге о. Сахалин и Курильских островах. Начиная со среднего Сахалина, к северу острова популяции лиственницы являются продуктом смешения с *L. gmelinii* s.l., что обусловлено слиянием северной части острова с материком в историческом прошлом.

Особый интерес представляет изучение *L. olgensis* в Приморском крае. Эта лиственница занимает небольшой ареал и имеет самое древнее из всех произрастающих на Дальнем Востоке лиственниц происхождение. У нее были выявлены сниженные показатели изменчивости изоферментов [Semerikov et al., 1999]. Уровень внутривидового полиморфизма у популяций, отнесенных к этому виду, был сопоставим с таковым у гибридных таксонов лиственниц, произрастающих в Приморском крае. Кроме того, была выявлена существенная дифференциация изученных выборок в пределах ареала за счет генетической удалённости некоторых популяций от представителей из *locus classicus*, что может указывать на протекание в них гибридных процессов. Анализ изменчивости маркеров мтДНК [Полежаева и др., 2013] у лиственниц в Приморском крае выявил преобладание митотипа, характерного для *L. olgensis*, только в выборке из района бухты Ольга (место описания этого вида), по мере отдаления от *locus classicus* доля его в выборках

уменьшается как при продвижении на запад, так и в северном направлении вдоль побережья.

Интересен факт генетического сходства *L. olgensis* и некоторых гибридных таксонов Приморского края с *L. sibirica*, что было показано ещё по изоферментам [Потенко, Разумов, 1996; Semerikov et al., 1999] и свидетельствует об общей эволюционной истории этих видов. Напомним, что Н.В. Дылис (1961) также указывал на родство *L. olgensis* и её эко-типов с *L. sibirica*.

3.2.4. Ели

В пределах наиболее широко распространённого в Палеарктике комплекса европейской и сибирской елей наблюдается клинальная изменчивость по аллозимным локусам, вызванная интрогрессией генов между *Picea abies* и *P. obovata* на западе и между *P. obovata* и *P. koraiensis* на востоке [Гончаренко, Потенко, 1991; Krutovskii, Bergmann, 1995; Гончаренко, Падутов, 2001]. В пределах «чистых», не затронутых гибридизацией, популяций ели сибирской подразделённость на больших пространствах слабая – 2,83% [Кравченко и др., 2004; Ларионова и др., 2007; Политов и др., 2011]. Максимальные значения параметров внутри-популяционного генетического разнообразия наблюдаются на Урале и прилегающих территориях Северо-Востока европейской части России и Западной Сибири [Krutovskii, Bergmann, 1995; Политов и др., 1998; Политов, 2007], т. е. в предполагаемом вторичном центре разнообразия вида, где в последнее межледниковье и затем в голоцене встретились расселяющиеся из европейских и уральско-сибирских рефугиумов генные пулы ели. В пределах «чистой» сибирской ели изменчивость по аллозимным локусам невысока.

Изучение на основе ядерных SNP комплекса интрогрессивных популяций *P. abies* – *P. obovata* охарактеризовало их возраст, как превышающий последний ледниковый максимум [Zhou et al., 2024].

Анализ генетического разнообразия популяций ели в северо-западном регионе европейской части России по пяти SSR-локусам с использованием *F*-статистик и Байесовской кластеризации в программе *STRUCTURE* [Потокина и др., 2012], по мнению авторов, подтвердил относительную генетическую обособленность деревьев, которые были фенотипически классифицированы как *P. abies*, от растений, определенных как *P. fennica* и *P. obovata*. В то же время авторы полагают, что результаты исследований не дают оснований для положительного

рассмотрения вопроса о самостоятельности гибридного вида ели финской. Показано достоверное убывание частоты «*abies*»-кластера в генотипах елей в направлении с юга на север. Сообщалось также и об обнаружении RAPD-маркера OPD14₃₀₀. Амплификация с этим олигонуклеотидным праймером даёт специфические паттерны для *P. abies* и *P. fennica*/*P. obovata* [Копылова и др., 2012].

Анализ мтДНК и хпДНК популяций ели Карелии показал, что вид на этой территории имеет гибридную природу [Volkova et al., 2014], однако следует признать, что из-за огромного размаха фенотипической изменчивости и отсутствия диагностических признаков статус *P. × fennica* остаётся спорным. Анализ мтДНК показал наличие резкой пространственной границы между европейскими и сибирскими гаплогруппами, проходящей по бассейну р. Оби [Мудрик и др., 2015, 2017], однако это не нашло подтверждения при анализе ядерного генома [Tsuda et al., 2016], что вызвано, по всей видимости, более дальними дистанциями разлёта пыльцы. Исследование с помощью хлоропластных маркёров обнаружило значительные отличия *P. koraiensis* от *P. abies* и *P. obovata* на фоне слабых различий между последними [Larionova et al., 2024].

Континентальные популяции ели аянской (*P. jezoensis*) имеют невысокий (2,4%) уровень внутривидовой генетической дифференциации по аллозимам [Potenko, Knysh, 2003]. Проведено также сравнение структуры шести популяций ели аянской на Камчатке в районах с разным уровнем вулканического воздействия по результатам аллозимного анализа и геометрической морфометрии семенных чешуй, на основании чего выделено 12 морфотипов. Выявленная корреляция матриц генетических и фенотипических расстояний между группами деревьев разных морфотипов указывает на генетическую детерминацию формы семенных чешуй. Достоверные различия между морфотипами выявлены по локусам *Pgm-2* и *Mdh-1*. В зоне слабых вулканических воздействий (пеплопадов) обнаружен высокий уровень генетического и фенотипического разнообразия, тогда как при сильном влиянии выбросов вулканов наблюдаются низкий уровень фенотипического разнообразия и изменения в генетической структуре.

3.2.5. Пихты

В пределах видов пихт (род *Abies*) наиболее высокие уровни внутривидовой генетической дифференциации по аллозимам и хлоропластным микросателлитам демонстрирует пихта сахалинская

(*Abies sachalinensis*), тогда как остальные виды менее изменчивы [Семерикова, Семериков, 2006; Semerikova et al., 2011; Semerikov, Semerikova, 2023a]. Внутривидовая дифференциация была сравнительно высокой у *A. sachalinensis* – $F_{ST} = 8,3\%$, достаточно низкой у пихты белокорой (*A. nephrolepis*) – $4,4\%$ [Семерикова, Семериков, 2006] и у пихты сибирской (*A. sibirica*) в центральной части ареала, даже с учетом гетерогенности выборок по высоте произрастания, – $4,3\%$ [Экерт, 2004, 2006]. В то же время при рассмотрении более обширного ареала *A. sibirica* удалось выявить существенную дифференциацию по аллозимам ($F_{ST} = 9,3\%$) [Семерикова, Семериков, 2006; Семерикова, 2008], а также по AFLP-маркерам ($14,1\%$) [Семерикова, Семериков, 2011], по мтДНК (93%) и по ядерным микросателлитам – $10,4\%$ [Semerikov et al., 2019; Semerikov, Semerikova, 2023b]. Географическая структура изменчивости пихты сибирской близка к структуре изменчивости лиственницы сибирской [Semerikov et al., 2013, 2019] и кедра сибирского [Shuvaev et al., 2023] и в основном является результатом расселения из отдельных ледниковых рефугиумов, располагавшихся в горных системах юга Сибири.

3.2.6. Берёзы

Среди лиственных древесных пород на территории Евразии наиболее широкое распространение получила берёза повислая (*Betula pendula*), которая формирует здесь мелколиственные леса во всех климатических зонах, кроме тундры. Почти повсеместно берёзе повислой сопутствует берёза пушистая (*B. pubescens*). В северо-западной части их ареалов аборигенным представителем лесной дендрофлоры является берёза карельская (*B. pendula* Roth var. *carelica*). Согласно существующей ботанической номенклатуре, берёза карельская считается разновидностью берёзы повислой, но отличается от нее прежде всего своим отношением к световому фактору, поэтому (наряду с другими причинами) лесов не образует. Появление берёзы карельской исключительно на территории стран Балтийского региона, вероятно, стало результатом особого направления в эволюции рода *Betula* [Ветчинникова и др., 2021].

В частности, анализ ядерной ДНК подтвердил существование двух предковых популяций берёзы повислой, условно разделённых на западные (европейские) и восточные (азиатские), с наличием зон вторичной интрогрессии на территории Финляндии [Salojarvi et al., 2017]. По всей вероятности, это отражает географическое разделение видов

во время последнего ледникового периода и их воссоединение после отступления ледника, как было показано ранее в результате изучения хпДНК [Lascoux et al., 2004]. Высокая концентрация близкородственных перекрестноопыляемых видов берёзы на территории северо-западной части Европы, по-видимому, стала важной предпосылкой для возникновения зон вторичной интрогрессии, которые обуславливают существенное повышение их генотипического и фенотипического разнообразия. На основании географического распределения генотипов и гаплотипов также установлено, что деревья берёзы повислой и берёзы пушистой в симпатрических популяциях более схожи между собой, чем деревья берёзы повислой, произрастающие в аллопатрических популяциях, что, скорее всего, обусловлено их гибридизацией [Palmé et al., 2004].

Результатом более ранней гибридизации считается и появление самого вида берёзы пушистой, что отчасти является причиной её более высокого полиморфизма по сравнению с берёзой повислой. Долгое время существовала точка зрения, согласно которой берёза пушистая – автотетраплоид, образовавшийся путем удвоения набора хромосом, имеющегося у берёзы повислой. Однако к настоящему времени убедительно доказано, что берёза пушистая является не автотетраплоидом, а аллотетраплоидом, т.е. в её генотипе присутствуют два разных диплоидных генома, только один из которых может соответствовать геному берёзы повислой [Ветчинникова и др., 2021]. Аллотетраплоидность берёзы пушистой, или присутствие в её генотипе ($2n = 56$) генома берёзы повислой ($2n = 28$), очевидно, «облегчает» гибридизацию между этими видами, имеющими разную плоидность.

Подобное явление – межвидовое скрещивание берёз – неоднократно отмечалось ранее и другими авторами [Махнев, 1987; Данченко, 1990; Цвелев, 2002; Schenk et al., 2008; Коропачинский, 2013 и др.]. Однако интрогрессивная гибридизация наблюдается только в зоне перекрытия ареалов родственных видов и при наличии экологических ниш, пригодных для распространения интрогрессантов, а также при нарушении репродуктивной изоляции и совпадении сроков цветения этих видов. При отсутствии хотя бы одного из этих факторов естественная гибридизация между видами не происходит. Так, например, при продвижении на восток вероятность скрещивания берёзы повислой и берёзы пушистой резко снижается, поскольку климат приобретает все более континентальный характер. В результате между этими видами усиливаются различия не только в сроках цветения, но и по

условиям их местообитаний. При изучении генетической изменчивости и дифференциации популяций берёзы повислой, произрастающих, например, на Урале, выявлен вклад изофермента NADH-1-дегидрогеназы в разделение южноуральских и предуральских насаждений на две группы кластеров – равнинные и горные. При этом влияние инбридинга на генетическую структуру популяций вида фактически отсутствовало [Коновалов, 2003].

На основании секвенирования ядерного генома берёзы повислой, произрастающей в разных природно-климатических условиях в бореальных лесах Евразии, получены первые результаты по изучению её адаптаций и функциональной роли некоторых генов [Salojarvi et al., 2017]. В частности, установлено, что в процессе эволюции у берёзы повислой происходили полногеномные и тандемные дупликации. Изменение плоидности способствовало увеличению количества транскрипционных факторов, связанных с регуляцией роста и развития растений, а тандемные дупликации способствовали увеличению количества генов, участвующих в адаптации растений к факторам внешней среды. Например, в ходе этих исследований у берёзы повислой впервые обнаружены фитохромные гены *PHYC* и *FRS10*, которые являются основными медиаторами реакции растений на красный и дальний красный свет, ускоряющими рост, развитие и плодоношение. Другие два гена, также впервые обнаруженные в геноме берёзы повислой (*КАК* и *MED5A*), экспрессируются в клетках камбия и определяют соотношение ксилемы и флоэмы в ходе формирования сосудистой системы.

В целом исследования последних десятилетий показывают, что многие современные виды рода *Betula* характеризуются высоким уровнем разнообразия в связи с тем, что их изменчивость, если не полностью, то в своей значительной части, является комплексом двойных и тройных гибридов и беккроссов разных поколений. Более того, благодаря наличию зон вторичной интрогрессии в результате внутри- и межвидовой гибридизации могли появиться необычные генотипы и гаплотипы.

Применение современных молекулярных методов способствует выявлению генетических факторов, обуславливающих узорчатую текстуру древесины берёзы карельской. В настоящее время геномные исследования этой породы ведутся в Республике Беларусь, России, Финляндии и Польше, а количество публикаций постоянно растёт [Можаровская и др., 2018; Баранов и др., 2019; Jadwiszczak et al., 2020; Shestibratov et al., 2021]. В частности, секвенирование хлоропластного генома этой

породы белорусскими учеными позволило выявить 134 кодирующих локуса, а его общий размер составил 161,1 тыс. пар нуклеотидов [Баранов и др., 2018; Кирьянов и др., 2018]. Исследования показали, что по структурно-функциональной организации хлоропластного (а также и митохондриального) генома берёза карельская очень схожа с берёзой повислой [Shestibratov et al., 2021]. Небольшие различия между ними выявлены исключительно в некодирующих областях, включая те, которые содержат короткие тандемно повторяющиеся последовательности ДНК [Кирьянов и др., 2018].

Ранее с помощью изоферментного анализа (13 ферментных систем, находящихся под контролем 20 генов) были выявлены существенные различия в генетической структуре популяций берёзы карельской и берёзы повислой, произрастающих на территории Республики Беларусь [Баранов, Марковская, 2003]. Наибольшее расхождение при этом было отмечено по аллозимному локусу *Gpi-2* (глюкозофосфатизомеразы), у которого в популяциях берёзы повислой частоты аллелей 1.00 и 1.30 составляли соответственно 77,2 и 18,6%, а у берёзы карельской – 47,9 и 51,1%. Добавим, что у большинства деревьев берёзы карельской (более 90%) *Gpi-2* находится в гетерозиготном состоянии по аллелям 1.00 и 1.30 или в гомозиготном по аллелю 1.30, а для берёзы повислой более характерно присутствие аллеля 1.00. Отличия, выявленные у берёзы карельской по гену *Gpi-2*, авторы объясняют ее гибридным происхождением и обособленностью от берёзы повислой, а относительно высокий процент у последней аллеля 1.30 (18,6%) – существованием генного потока между видами.

Однако особенности размножения берёзы карельской (двойное оплодотворение, расщепление признаков в потомстве при свободном опылении с берёзой повислой или берёзой пушистой) затрудняют изучение системы скрещивания, а отсутствие гаплоидной ткани в семенах не позволяет устанавливать аллельные частоты в пулах мужских и женских гамет. Поэтому популяционно-генетические работы с берёзой карельской, как правило, ограничиваются анализом генетического разнообразия и уровня инбридинга, а для установления генетического контроля и характера наследования узорчатой текстуры в древесине более целесообразно изучать ядерную ДНК.

На основе микросателлитного анализа установлено, что для популяций берёзы карельской характерно довольно высокое аллельное разнообразие (от 4 до 14 на один локус), что согласуется с данными

финских ученых (от 4 до 15) [Koivuranta et al., 2008]. У берёзы повислой и берёзы пушистой оно оказалось существенно ниже (1–2 и 2–4 соответственно) [Жирьянов и др., 2019]. Исследования, проведённые по пяти микросателлитным локусам, свидетельствуют о том, что аллельное разнообразие берёзы карельской несколько выше в южной части ее ареала (29 аллелей) по сравнению с северной (26,5–27 аллелей). По всей вероятности, это обусловлено значительно более высокой численностью популяций без выраженной фрагментации ареала на территории Республики Беларусь, а не экологической нагрузкой, которую могут испытывать виды на границах ареала или в неблагоприятных условиях произрастания [Лебедева и др., 2012; Федоренко и др., 2014; Шигапов и др., 2014]. Учитывая предельный возраст берёзы карельской (около 100 лет), можно предположить, что сравнительно высокий полиморфизм северных популяций сохранился благодаря тому, что необратимое снижение эффективной численности популяций и сокращение их площадей произошло относительно недавно [Ветчинникова и др., 2021].

Различия, обнаруженные в соотношении наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности в сторону увеличения последней, являются отражением инбридинга, отбора против гетерозигот и дрейфа генов в популяциях с низкой численностью [Ellstrand, Elam, 1993; Динамика., 2004; Падутов и др., 2008; Шигапов и др., 2014]. О дефиците гетерозигот в популяциях берёзы карельской свидетельствуют также различия, выявленные на основании F -статистики Райта, характеризующей уровень инбридинга особи относительно отдельной популяции (F_{IS}). Так, наибольшие значения F_{IS} отмечены в карельской популяции, которые по сравнению с финской были выше более чем в 2 раза. F_{IT} по значениям оказался выше и обнаружил 33,51%-й недостаток гетерозигот у особей относительно вида, тогда как F_{ST} составил лишь 0,1450 [Ветчинникова и др., 2012]. Следовательно, только 14,5% всей генетической изменчивости берёзы карельской приходится на межпопуляционную составляющую, а 85,5% – на внутривидовую. Причиной этого могла стать высокая частота близкородственных скрещиваний, происходящих, вероятно, вследствие пространственной изоляции северных популяций и входящих в них субпопуляций и, соответственно, ослабления потока генов между ними.

Следует также отметить, что заонежская и белорусская субпопуляции берёзы карельской характеризуются статистически достоверным накоплением избытка доли гетерозигот. Последнее согласуется с тем,

что первая субпопуляция является наибольшей по численности в России, а вторая – наибольшей в мире. В составе белорусских популяций среди «узорчатых» особей берёзы карельской более 70% являются гетерозиготными [Кириянов и др., 2019]. Ранее с использованием изоферментного анализа (NADH-1-дегидрогеназы) показано, что в условиях Южного Урала популяции берёзы имели уровень наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности, равный 0,52 и 0,48 соответственно [Коновалов и др., 2003].

Показатели генетического сходства (в пределах от 0,92 до 0,77) подтвердили выявленные генетические различия между северными (включая российскую часть Карелии и Финляндию) и южной популяциями берёзы карельской. Генетическое своеобразие южной популяции (Беларусь) прежде всего может быть следствием ее географической отдаленности и действия фактора «изоляция расстоянием» [Алтухов, 2003; Видякин и др., 2015].

Таким образом, полученные результаты демонстрируют довольно высокое генетическое разнообразие популяций берёзы карельской, что необходимо учитывать при выборе путей предотвращения негативных последствий, связанных с сокращением численности ее популяций.

3.2.7. Осина и тополя

Методы идентификации насаждений осины были разработаны и апробированы на реальных клоновых плантациях с помощью ядерных микросателлитных локусов [Politov et al. , 2015, 2017]. При этом в Татарстане выявлен высокогетерозиготный клон осины, занимающий площадь более 2 га [Политов и др., 2016; Politov et al. , 2017], оказавшийся диплоидным и не имеющим абсолютной резистентности к сердцевинной гнили и хозяйственной ценности и, тем не менее, явно демонстрирующий признаки гетерозиса по устойчивости к этому патогену.

С помощью ISSR изучен полиморфизм тополя чёрного (*P. nigra*) на Южном Урале [Никоношина и др., 2016], при этом оценки G_{ST} оказались достаточно высокими – 23,9%.

Селекционные клоны тополей изучались различными методами: цитогенетическими, молекулярными и, главным образом, микросателлитным анализом [Машкина и др., 2011; Сиволапов и др., 2014а, 2017]. Изучение проводили с целью молекулярной паспортизации,

определения пloidности, в том числе как поли-, так и миксопloidии. Использование микросателлитов и референсных гербарных образцов позволило восстановить информацию о фактически утраченных селекционных достижениях тополёвых плантаций Санкт-Петербурга и Ленинградской области [Лебедева и др., 2017].

3.2.8. Ивы

Внутривидовое разнообразие отдельных видов ив с помощью генетических маркёров на территории России практически не изучено. Опубликовано значительное число работ, посвящённых филогении ив (см. раздел 2.1.2). В то же время ряд работ посвящен полностью или частично упоминанию процессов межвидовой гибридизации и интрогрессии как ведущих факторов эволюции рода *Salix*, которые во многом определяют и формовое разнообразие ив [Лысенко, 2009; Fogelqvist et al., 2015; Полякова и др., 2016; Ефимова и др., 2019].

Предложен способ молекулярного маркирования индивидуальных генотипов ивы, в том числе ценных (независимо от вида) на основе многолокусных профилей по ядерным микросателлитным локусам [Полякова и др., 2017].

3.2.9. Ольха

Исследование филогеографии ольхи зелёной (*Alnus alnobetula*) в азиатской части ареала этого вида на территории России [Хантемирова и др., 2018] с использованием последовательностей хпДНК выявило девять гаплотипов, объединённых в пять высокодивергентных гаплогрупп: одну широко распространённую по всей Сибири и на Урале, а также несколько аллопатрических линий на Дальнем Востоке России (Чукотка, р. Яна в Магаданской обл., Приморье и центральная часть Сахалина, южная часть Сахалина). Обнаружены высокая межпопуляционная дифференциация ($G_{ST} = 0,914$, $N_{ST} = 0,928$) и выраженная филогеографическая структура ($N_{ST} > G_{ST}$, $p < 0,05$). Предполагается, что в плейстоцене ареал этого вида на Дальнем Востоке был фрагментирован, вид переживал ледниковье в нескольких рефугиумах, что могло способствовать высокому уровню внутривидовой дифференциации по данным маркёрам с почти неперекрывающимся распространением гаплотипов и гаплогрупп.

3.2.10. Дубы

Дуб черешчатый (*Quercus robur*) имеет средний уровень дифференциации, близкий к оценкам, полученным для хвойных [Габитова, 2012; Габитова и др., 2012]. При этом в маргинальной популяции Южного Урала [Бушбом и др., 2012] наблюдалась существенная динамика разнообразия во времени, связанная, очевидно, с различиями генетических потоков в разные годы. Анализ этой же популяции с помощью ядерных микросателлитов обнаружил достаточно высокий уровень полиморфизма [Degen et al., 2020], сравнимый с наблюдаемым в центральной части ареала.

Географическая структура изменчивости хпДНК в северо-восточной части ареала у *Q. robur* [Семерикова и др., 2021] демонстрирует резкие различия между западными и восточными популяциями, что обусловлено послеледниковой колонизацией из разных локаций, часть которых располагалась на востоке исследуемой территории. При этом по ядерным маркерам наблюдается лишь слабый тренд с востока на запад [Semerikova et al., 2023]. На Урале дифференциация между южными и более северными областями по хпДНК предположительно объясняется разными путями заселения дубом этих территорий [Семерикова и др., 2021].

Исследования филогеографии видов дуба в Крымско-Кавказском регионе маркерами хпДНК показали отчетливую географическую структуру, которая выявляет плейстоценовые рефугиумы и пути миграций [Семерикова и др., 2021, 2023а,б; Семерикова, 2023]. Совпадающий состав гаплотипов робуроидных дубов в пределах географических районов свидетельствует о наличии генетического потока между родственными видами.

По ядерным маркерам у *Q. robur* в восточной части ареала был также обнаружен высокий уровень дифференциации между географическими регионами [Semerikova et al., 2023]. Наибольшие различия у *Q. robur* наблюдаются между популяциями Кавказа и северо-восточной Европы. Это подразделение согласуется с глубокой дивергенцией этих регионов по маркерам хпДНК, что указывает на древний возраст их разделения. Выявлен низкий уровень интрогрессии ядерной ДНК *Q. petraea* в *Q. robur*. Существенного влияния *Q. petraea* на географическую структуру *Q. robur* не обнаружено [Semerikova et al., 2023]. На Кавказе у *Q. robur* наблюдалась глубокая дифференциация между западными и восточными популяциями, что соответствовало филогеографии по хпДНК и морфологическим данным.

Структура изменчивости на межвидовом и внутривидовом уровнях у близкородственных робуроидных дубов Крымско-Кавказского региона (*Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. calcarea*, *Q. hartwissiana*, *Q. macranthera*) была изучена с помощью 18 ядерных микросателлитных локусов [Semerikova et al., 2024]. Чёткая дифференциация таксонов по ядерным маркёрам показывает ограниченность интрогрессии близких видов дуба в регионе. Ядерные маркёры nSSR хорошо диагностируют таксономическую принадлежность, выявляя при этом гибридные образцы. Подтверждён видовой статус дуба известнякового *Q. calcarea* (= *Q. petraea* ssp. *medwediewii*), широко распространенного на Северном Кавказе и в Крыму. Наиболее высокая изменчивость наблюдалась в популяциях дуба пушистого *Q. pubescens* ($H_e = 0,777$). У *Q. calcarea* показатели изменчивости были ниже, чем у других широко распространенных таксонов ($H_e = 0,652$), и находились примерно на уровне изменчивости *Q. hartwissiana* ($H_e = 0,633$) и *Q. macranthera* ($H_e = 0,659$). Выделенные генетические кластеры могут быть использованы как референсные группы для дальнейших популяционно-генетических исследований дубов Крымско-Кавказского региона [Semerikova et al., 2024].

У дальневосточных дубов *Q. dentata* и *Q. mongolica* отмечен достаточно высокий уровень (0,199 и 0,165 соответственно) внутривидового генетического разнообразия по аллозимам [Потенко и др., 2007].

3.2.11. Клёны

Внутривидовая дифференциация клёна остролистного изучена в Башкортостане с помощью анализа изменчивости аллозимных локусов [Садыков, 2000; Гайнанов и др., 2013]. Этот же вид был исследован с применением неспецифических маркёров ДНК (ISSR), по которым показана достаточно сильная подразделённость даже на региональном уровне [Янбаев и др., 2014; Ахметов и др., 2021], что авторы объясняют фрагментацией ареала. Как ISSR-маркёры, так и микросателлитные локусы (SSR) были рекомендованы для молекулярно-генетической паспортизации различных видов клёна [Ржевский, Кондратьева, 2022].

Описан полиморфизм изоферментных локусов инвазивного вида клёна ясенелистного *A. negundo* [Янбаев и др., 1997]. Исследована также изменчивость ядерных (ITS рибосомной ДНК) маркёров и хпДНК у клёна ясенелистного вдоль Транссибирской магистрали, куда, как выяснили авторы [Виноградова, Галкина, 2023], он расселился не из естественного ареала в Северной Америке, а из европейской части России.

3.3. Уникальные особенности генетического разнообразия лесов России

В России были проведены широкомасштабные исследования генетического разнообразия лесных древесных видов с использованием морфологических, кариологических и молекулярных методов. Получены данные о филогенетических связях видов и надвидовых таксонов древесных растений страны, количественная оценка параметров генетической структуры популяций отдельных видов и видовых комплексов. Установлено, что для основных видов деревьев-лесообразователей России характерны высокие уровни внутривидового генетического разнообразия, особенно в центральной части их ареалов, а также в локальностях, близких к древним рефугиумам и зонам интрогрессивной гибридизации.

Для большинства видов характерна относительно слабая внутривидовая пространственная генетическая дифференциация в центральной части их ареалов: по маркерам ядерной локализации обычно 2–6% общей изменчивости приходится на межпопуляционную компоненту (см. приложение 3). На окраинах ареалов степень дифференциации возрастает, особенно в случае фрагментированных ареалов с различной степенью изоляции между частями и разной длительностью пространственного разобщения. Также обычно выше, чем по ядерным маркерам (до 25% и более от общей изменчивости), оказывается дифференциация по маркерам мтДНК, которые у хвойных наследуются только по материнской линии, т. е. с семенами, в то время как хлоропластная ДНК и отцовские аллели по ядерным локусам распространяются с пыльцой.

Структура древостоев лесов России характеризуется сравнительно низким видовым разнообразием с доминированием лишь нескольких видов-лесообразователей, сменяющих друг друга в различных природных зонах и регионах. На этом общем фоне внутривидовая генетическая изменчивость видов-доминантов и субдоминантов лесных экосистем приобретает критическое значение. Обширные ареалы большинства древесных растений Российской Федерации функционально непрерывны, что обеспечивает интеграцию видовых генофондов.

Особую роль в локальной адаптации популяций древесных видов к динамически изменяющимся в пространстве и времени экологическим условиям играет внутри- и межпопуляционное генетическое разнообразие. Локальная адаптация к конкретным местообитаниям, как результат естественного отбора, несомненно, имеет место, и это

обеспечивает популяциям древесных растений России возможность существовать в континууме или мозаике местных условий произрастания, несмотря на то что потенциально интеграционные процессы в их генофондах (обмен генами через распространение семян и пыльцы) должны доминировать над пространственной дифференциацией.

Установлено также, что для симпатричных пар видов одного рода, как правило, наблюдается межвидовая интрогрессия генов. Показано, что генетические различия у большинства изученных видов коррелируют с географическими дистанциями между популяциями.

Оценки внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия по молекулярно-генетическим маркерам получены для большинства видов хвойных и некоторых широко распространенных лиственных древесных растений России.