

УДК 574.3+575.17

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЙ НА УРОВЕНЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КСЕРОГАЛОФИТА *KOCHIA PROSTRATA* (L.) SCHRAD. (CHENOPODIACEAE)

© 2020 г. Е. В. Шуйская^{a, *}, Ю. Д. Нухимовская^b, М. П. Лебедева^c,
А. Е. Чурилина^c, А. В. Колесников^d

^aИнститут физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Россия 127276 Москва, ул. Ботаническая, 35

^bИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33

^cПочвенный институт им. В.В. Докучаева, Россия 119017 Москва, Пыжевский пер., 7

^dИнститут лесоведения РАН, Россия 143030 Московская обл., с. Успенское, ул. Советская, 21

*e-mail: evshuya@mail.ru

Поступила в редакцию 05.07.2019 г.

После доработки 28.08.2019 г.

Принята к публикации 17.09.2019 г.

Изучен генетический полиморфизм в популяциях ксерогалофита *Kochia prostrata*, произрастающих на разных по свойствам почвах с контрастным содержанием солей в 8 вариантах растительных сообществ опустыненных степей. Во всех изученных популяциях наблюдался дефицит гетерозигот (11.1–77.5%). Обнаружены достоверные различия в уровне наблюдаемой гетерозиготности в популяциях, произрастающих на разных типах почв. Значительная генетическая дифференциация двух популяций на темногумусовых солончаках указывает на возможность влияния почвенных условий не только на уровень разнообразия, но и на генетическую структуру популяций.

Ключевые слова: *Kochia prostrata*, генетический полиморфизм, тип почвы, засоление, растительность

DOI: 10.31857/S0367059720020109

Генетическое разнообразие является одним из основных источников биоразнообразия на Земле и обеспечивает сырьё для эволюции. Его можно рассматривать как связь между эволюционными и экологическими процессами. Снижение разнообразия ведет к уменьшению эволюционного потенциала, необходимого для адаптации к меняющимся условиям окружающей среды, и снижению приспособленности вида в целом [1, 2]. Изменение условий окружающей среды может влиять на генетическое разнообразие и дифференциацию между локальными популяциями дикорастущих видов растений [3, 4]. Уровень локальной адаптации определяется взаимодействием между естественным отбором и потоком генов вдоль экологических градиентов [5]. Почвенные условия, отраженные в их морфологических и физико-химических свойствах — pH, влажность, содержание питательных элементов [6–8] и характер растительности [4, 9–11] — могут влиять на уровень внутривидового генетического разнообразия и степень генетической дифференциации популяций.

Выявление экологических факторов, влияющих на формирование генетического разнообразия дикорастущих видов, необходимо для понимания процессов внутривидовой микроэволюции и механизмов локальной адаптации к разным

и меняющимся условиям окружающей среды. Удобными модельными объектами для изучения механизмов локальной адаптации к гетерогенным условиям являются широко распространенные виды, которые, как правило, характеризуются высокой фенотипической пластичностью и генетической изменчивостью. Успешное освоение гетерогенных условий такими видами происходит благодаря появлению множества разных генотипов, приспособленных к конкретным условиям обитания, а не наличием одного универсального генотипа [12].

Прутьяк простертый *Kochia prostrata* (L.) Schrad. (семейство Chenopodiaceae) [*Bassia prostrata* (L.) A.J. Scott] — длительно вегетирующий вид, широко распространенный в сухих и опустыненных степях, предгорных пустынях юга России, Центральной Азии и Закавказья, Западной Европы. Обладая широкой эдафической пластичностью, он способен произрастать на почвах разного механического состава — от легких опесчаненных до тяжелых суглинистых, каменистых и гипсоносных, в том числе на солонцеватых и тяжелых по гранулометрическому составу солонцово-солончаковых почвах [13, 14]. *Kochia prostrata* характеризуется C₄-типом фотосинтеза, неоднороден по морфологическим, биологическим и эколого-физиологическим свойствам, обладает значительной

засухо- и солеустойчивостью и имеет значительный адаптационный потенциал [13, 15, 16]. В условиях южных глинистых и каменистых предгорных полупустынь он отличается высоким уровнем внутрипопуляционного генетического полиморфизма [17].

Цель данной работы – изучить влияние почвенных свойств (тип почвы, содержание гумуса и суммы солей) на уровень генетического разнообразия и формирование генетической структуры популяций *K. prostrata*, произрастающих в различных вариантах растительности опустыненных степей Северо-Западного Прикаспия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований, геоморфология. Работы проведены на территории Палласовского района Волгоградской области, в северо-западной части Прикаспийской низменности на Волго-Уральском междуречье. Регион представляет собой плоскую морскую аккумулятивную равнину, сложенную с поверхности раннехвалынскими суглинками, и с почти полным отсутствием поверхностного и грунтового стока [18]. На этой территории широко распространены такие замкнутые бессточные котловины, приуроченные к депрессионным понижениям, как соленые озера Булхута и Эльтон. Крупнейшее соленое озеро Европы Эльтон и его окрестности входят в состав природного парка регионального значения “Эльтонский”. По климатическим показателям (метеостанция Джаныбек) район исследований относится к засушливым аридным территориям со среднегодовой суммой осадков 291 мм и среднегодовым коэффициентом увлажнения (отношение осадков к испаряемости) 0.32 [19]. Территории с такими гидротермическими показателями относят к полупустыням и сухим степям [20].

Почвы. Свойства почв данного региона подробно изучены многими исследователями [21–23]. В почвенном покрове Волгоградской области широко представлены каштановые почвы и их комплексы, в северной части региона распространены черноземы южные, в юго-восточной – солонцы каштановые и лугово-каштановые почвы [24]. В пределах равнинных ландшафтов Прикаспийской низменности широко распространены солонцовые комплексы, для понижений и других отрицательных элементов рельефа (западины, котловины) характерны темноцветные черноземовидные или лугово-каштановые почвы [25]. В ходе полевых работ были заложены разрезы, для которых выполняли морфогенетические описания с индексацией горизонтов по “Полевому определителю почв” [26]. Профили исследовали до глубины 50 см, зоны максимального распространения корней. Анализы водной вытяжки, а также содержания гумуса в отобранных образцах выполнены по общепринятым методикам [27]. Полученные данные усредняли для рассматриваемой части профиля (50 см).

Растительность. В ботанико-географическом отношении территория Приэльтона расположена в подзоне южных полукустарничково-дерновиннозлаковых (опустыненных) степей Ергенинско-Заволжской подпровинции Заволжско-Казанской провинции Евразийской степной области [28, 29]. Здесь, помимо типичных степных злаковых сообществ, широко распространены полукустарничковые и промежуточные между ними фитоценозы, характерна комплексность растительности, что означает быструю смену растительности на очень коротких расстояниях, измеряемых иногда метрами.

Растительные сообщества с участием прутняка подбирали с учетом максимального разнообразия мест его обитаний в плакорных, специфических экотонных условиях и озерных котловинах, на террасах соленых озер, береговых уступах, на стыке сообществ, относящихся к разным формациям. Геоботанические описания выбранных сообществ выполнены в начале июня 2018 г. по общепринятой методике [30, 31] в 13 местообитаниях (табл. 1). Размеры большинства сообществ были невелики (12–18 м²), поэтому их описывали в пределах естественных границ. Долю участия видов оценивали по степени проективного покрытия (ПП, %) в составе общего проективного покрытия (ОПП). Группировка 13 описаний выполнена с использованием публикаций о структуре растительного покрова степной зоны и трактовке границы степей и пустынь в европейской части СССР и РФ [28, 29, 32] на основе преобладающей жизненной формы (здесь это травянистые многолетники: дерновинные злаки, полукустарнички, ксерофильное разнотравье), а также экологии доминантных видов (ксерофиты, галофиты, гало-ксерофиты).

Можно выделить сообщества прутняка с участием других полукустарничков, а также ксерофильных дерновинных злаков и фитоценозы, где прутняк встречается совместно с другими полукустарничками, дерновинными злаками, а иногда и разнотравьем. Ниже приведены доминанты сообществ с характеристикой их экобиоморф:

1. Плотнoderновинные злаки: типчак *Festuca valesiaca*, ковыль сарептский, или тырсик *Stipa sareptana*, житняк пустынный *Agropyron desertorum*. Корневищные злаки: вострец *Leymus ramosus*. Эфемероид мятлик луковичный *Poa bulbosa*.

2. Ксерофильное разнотравье: грудница волосистая *Galatella villosa*, пижма тысячелистниковая *Tanacetum achilleifolium*, кермек метельчатый *Limonium scoparium*.

3. Ксерофильные полукустарнички: прутняк простертый *Kochia prostrata*, полынь таврическая *Artemisia taurica*, полынь Лерха *Artemisia lerchiana* [28].

4. Ксерогалофильные полукустарнички: халимие бородавчатый *Halimione verrucifera*, сведа вздутоплодная *Suaeda physophora*, кароксилон листовичный *Caroxylon laricinum* (солянка листовичная).

Таблица 1. Почвенные и растительные условия произрастания 13 популяций *Kochia prostrata* в опустыненных степях Северо-Западного Прикаспия

Место произрастания	Популяция (растения)*	Тип почвы	Сумма солей в почве, %	Содержание гумуса, %	Варианты опустыненных степей	Растительные сообщества	Проективное покрытие прутьяка, %
Береговая линия оз. Булухта	Б1 (18)	Солончак темногумусовый (I группа)	0.94	4.08	Ксерогалофитнополукустарничковые	Вострещово-путьяково-лиственничносолянковое	15–20
	Б2 (15)	Солончак темногумусовый (I группа)	1.10	3.5	Ксерогалофитнополукустарничковые	Типчаково-сантоникопольно-халиминовое	5–10
Равнинная часть между озерами Булухта и Эльтон	Р1 (16)	Солонец, сильно промывчатый от солей (III группа)	0.11	1.47	Полукустарничково-ксерофитноразнотравные	Типчаково-ромашниково-волосистогруднищевое с участиями прутьяка, полыни Лерха и житняка пустынного	10
	Р2 (5)	Солонец мелкий, слабо промывчатый (II группа)	0.49	2.37	Полукустарничково-плотнoderновинно-злаковые	Сантоникопольно-пустынно-житняковое с грудницей волосяной и кермеком метельчатым	5
	Р3 (15)	Каштановая солонцеватая (III группа)	0.52	2.49	Плотнoderновинно-злаковые	Пустынножитняковое	5–10
	Р4 (20)	Солонец мелкий, сильно промывчатый от солей (II группа)	0.64	1.70	Полукустарничковые	Мятликово-путьяковое	30–40
	Р5 (18)	Каштановая (IV группа)	0.12	1.89	Полукустарничково-ксерофитнозлаковые	Путьяково-вострещовое с житняком пустынным	15
	Р6 (10)	Каштановая (IV группа)	0.05	1.91	Плотнoderновинно-злаковые	Тырсыково-типчаковое с полынью таврической	5
	Р7 (20)	Каштановая солонцеватая (III группа)	0.10	1.95	Галоксерофитнополукустарничковые	Лиственничносолянково-чернопольно-путьяковое	40–50
	Р8 (20)	Каштановая солонцеватая (III группа)	0.36	1.55	Полукустарничковые	Путьяковое	30–40
	Р9 (20)	Солонец корковый, не промывчатый от солей (II группа)	0.68	1.89	Галоксерофитнополукустарничковые	Вострещово-лиственничносолянково-путьяковое с мятликом луковичным	30
	Природный парк "Эльтон"	Э1 (15)	Солонец мелкий, не промывчатый от солей (II группа)	0.77	0.88	Ксерогалофитнополукустарничковые	Мятликово-сантоникопольно-вздутосведовое с прутьяком
Э2 (20)		Каштановая солонцеватая (III группа)	0.63	0.80	Ксерофитнозлаково-полукустарничковые	Мятликово-вострещово-путьяковое	25–30

* Количество растений, с которых были собраны семена для изоферментного анализа (число проростков, использованных в анализе, было примерно одинаково для каждого растения).

ничная *Salsola laricina*), полынь черная *Artemisia pauciflora*, полынь сантонинная *Artemisia santonica*.

Латинские названия приведены в основном согласно сводке С.К. Черепанова [33], представители семейства Chenopodiaceae даны по А.П. Сухорукову [34]. В скобках указаны синонимы.

Растительный материал и изоферментный анализ. Семена *Kochia prostrata* (L.) Schrad. были собраны в 13 популяциях из различных растительных сообществ (см. табл. 1) с 5–20 отдельных растений каждой популяции. Изоферментный анализ проводили на 30–50 проростках с каждой популяции по ранее описанной методике для пустынных видов маревых [35]. Разделение энзимов проводилось в 10%-ном крахмальном геле. Анализировали восемь ферментов: GOT (Е.С. 2.6.1.1), DIA (Е.С. 1.6.99), GDH (Е.С. 1.4.1.2), SOD (Е.С. 1.15.1.1), G6PD (Е.С. 1.1.1.49), 6PGD (Е.С. 1.1.1.44), MDH (Е.С. 1.1.1.37), Me (Е.С. 1.1.1.40).

Статистический анализ. Для оценки уровня генетической изменчивости рассчитывали следующие показатели: долю полиморфных локусов (P_{99}), среднюю наблюдаемую (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготности, генетические дистанции по 10 выявленным локусам. Для анализа структуры популяций и потока генов использовали коэффициенты F -статистики Райта (F_{is} , F_{it} , F_{st}) и показатель потока генов N_m [36] в программе POPGEN 1.32 [37].

На рис. 2, 3 приведены средние арифметические значения полученных величин и их стандартные ошибки. Для корреляционного и факторного (ANOVA) анализов использовали программу SigmaPlot12.0. Достоверность различий между средними значениями признаков определяли при помощи теста Tukey (в программе SigmaPlot12.0). Различия считались достоверными при $p < 0.05$. На диаграммах достоверные различия между средними значениями признаков отмечены разными латинскими буквами над барами. Одинаковые буквы над барами означают отсутствие различий между средними значениями данных признаков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В условиях Северо-Западного Прикаспия исследованы 13 популяций *Kochia prostrata* в 8 вариантах растительности опустыненных степей (см. табл. 1). Произрастание прутняка в типичных дерновиннозлаковых степных сообществах зарегистрировано в двух местообитаниях (Р3, Р6), а в ксерофитноразнотравных — в одном (Р1). Остальные сообщества представляют собой разные варианты полукустарничковых и дерновиннозлаково-полукустарничковых опустыненных степей, в которых доминируют перечисленные выше виды в разных сочетаниях и соотношениях. Среди них собственно прутняковые сообщества (с доминированием *K. prostrata*) отмечены в 5 местообитаниях: Р4, Р7, Р8, Р9, Э2. Фитоценозы с участием

прутняка, как правило, разреженные, их ОПП колеблется от 15–20 до 70–80%, в том числе на долю прутняка приходится 5–50% ПП: минимально (5–10%) — в дерновиннозлаковых и полукустарничково-дерновиннозлаковых степях, максимално (до 40–50%) — в полукустарничковых, в листовенничносолянково-чернополынно-прутняковом сообществе на каштановой солонцеватой почве (Р7). Такое разнообразие фитоценозов с участием *K. prostrata*, вероятно, связано с разнообразием почвенных условий. В исследованном районе *K. prostrata* произрастает на светлых и светлогумусовых солонцах, каштановых солонцеватых и каштановых почвах, темногумусовых солончаках с различным содержанием солей (0.05–1.10% суммы солей) и гумуса (0.80–4.08%) (см. табл. 1).

Популяционно-генетический анализ *K. prostrata* показал, что доля полиморфных локусов в 13 популяциях варьирует от 20 до 70% и в среднем составляет $45 \pm 3\%$. Уровень средней наблюдаемой гетерозиготности ($H_o = 7.3 \pm 0.6\%$) в популяциях в 1.7 раза ниже уровня средней ожидаемой гетерозиготности ($H_e = 12.0 \pm 0.9\%$) (рис. 1а), т.е. во всех изученных популяциях наблюдается дефицит гетерозигот, который в среднем составляет $38 \pm 4\%$. При этом уровни средних H_e и H_o не коррелируют с размером выборки ($r = 0.20-0.22$, $p > 0.05$). В то же время обнаружена незначительная положительная корреляция ($r = 0.55$, $p \geq 0.05$) уровня H_e с долей вида в растительных сообществах. Однако между уровнем H_o и долей прутняка в растительных сообществах корреляция не выявлено ($r = 0.07$, $p > 0.05$). В целом для всех популяций около 30% изменчивости приходится на межпопуляционную (табл. 2). Генетические дистанции между 13 популяциями очень различаются ($D = 0.0014-0.2094$) и не коррелируют с географическими расстояниями (см. рис. 1б). Наименьший внутривидовой генетический полиморфизм *K. prostrata* наблюдается в ксерофитно-полукустарничковых вариантах степей: H_e ниже в 1.4–1.9 раза, а H_o — в 1.3–1.6 раза по сравнению с популяциями, произрастающими в других вариантах опустыненных степей (рис. 2а). Достоверных различий между генетическими параметрами и характером растительности остальных вариантов опустыненных степей не обнаружено.

Для изучения возможного влияния почвенных условий на внутри- и межпопуляционный генетический полиморфизм популяции *K. prostrata* были сгруппированы по морфологическому типу и уровню засоления почвы, на которых они произрастают: I группа — популяции, произрастающие на сильнозасоленных темногумусовых солончаках с суммой солей $1.02 \pm 0.08\%$ и содержанием гумуса $3.79 \pm 0.29\%$; II группа — на мелких солонцах (сумма солей $0.65 \pm 0.08\%$, гумус $1.71 \pm 0.44\%$); III группа — на глубоких солонцах и каштановых солонцеватых почвах (сумма солей $0.34 \pm 0.11\%$, гу-

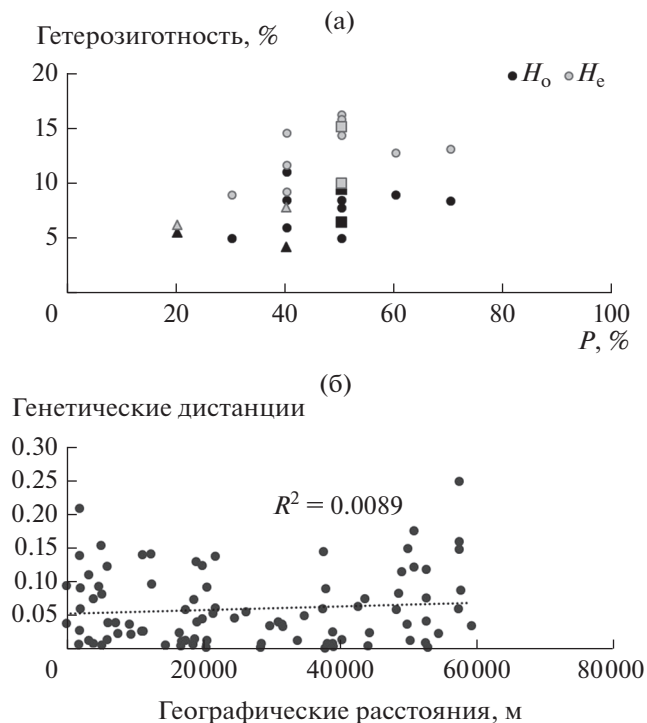


Рис. 1. Уровень генетического разнообразия в популяциях (а), взаимосвязь генетических дистанций (по Nei, 1984) и географических расстояний между популяциями *Kochia prostrata* в условиях естественных местообитаний Северо-Западного Прикаспия (б): P – процент полиморфных локусов, H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая гетерозиготность, треугольники – популяции Б1, Б2, круги – популяции Р1–Р9, квадраты – популяции Э1–Э2; R^2 – величина аппроксимации.

мус $1.65 \pm 0.28\%$) и IV группа – на каштановых почвах (сумма солей $0.08 \pm 0.03\%$, гумус $1.89 \pm 0.08\%$) (см. табл. 1, рис. 3). Оказалось, что популяции I и IV групп характеризуются достоверно меньшим (в 1.5–2 раза) уровнем гетерозиготности по сравнению с популяциями II и III групп (см. рис. 2б, 3).

Анализ генетической структуры популяций и потока генов внутри четырех групп (по свойствам почв) и между группами популяций *K. prostrata* показал невысокий уровень генетической дифференциации групп ($F_{st} = 0.009–0.116$) и значительный поток генов ($N_m > 1$) между всеми группами и всеми парами групп (см. табл. 2), т.е. между группами популяций наблюдается свободный обмен генами, который уравнивает возможное действие дрейфа генов [36] на генетическую структуру популяций. В то же время между всеми популяциями (без группировки) наблюдается больший уровень генетической дифференциации ($F_{st} = 0.286$) и меньший поток генов ($N_m = 0.62$). Данные отличия основаны на значительной генетической дифференциации ($F_{st} = 0.565$) и ограниченном потоке генов ($N_m = 0.19$) популяций I группы, произрастающих на темногумусовых

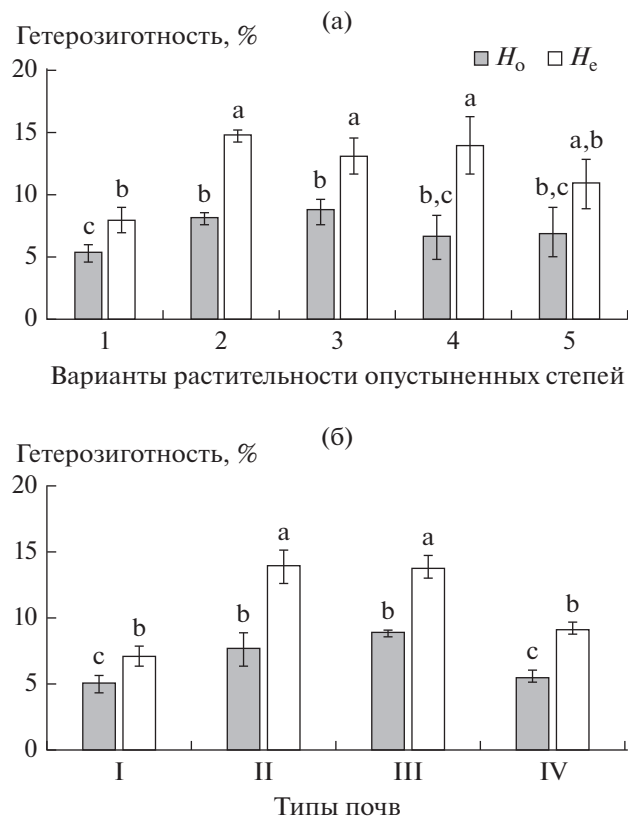


Рис. 2. Уровень генетического разнообразия в популяциях *Kochia prostrata*, произрастающих в разных вариантах растительности опустыненных степей (а) и типов почв (б): H_o – наблюдаемая гетерозиготность, H_e – ожидаемая гетерозиготность; 1 – ксерогаофитнополукустарничковые, 2 – галохсерофитнополукустарничковые, 3 – полукустарничково-ксерофитноразнотравные, полукустарничково-ксерофитнозлаковые и полукустарничково-плотнoderновиннозлаковые, 4 – полукустарничковые, 5 – плотнoderновиннозлаковые степи; I–IV – типы почв: I – темногумусовые солончаки, II – мелкие и корковые солонцы, III – глубокие солонцы и каштановые солонцеватые почвы, IV – каштановые почвы. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия между всеми средними значениями H_o и H_e на уровне $p < 0.05$, одинаковые буквы над барами означают отсутствие различий между средними значениями данных признаков.

солончаках у бровки первой террасы оз. Булухта (Б1 и Б2). Кроме того, генетические расстояния между данными популяциями гораздо больше, чем между популяциями внутри других групп или между группами популяций (см. табл. 2). При анализе 11 популяций (без учета популяций Б1 и Б2) также наблюдается свободный обмен генами ($N_m = 1.127$), который уравнивает возможное действие дрейфа генов на генетическую структуру изученных популяций прутняка. Отсутствие корреляций генетических дистанций с географическими расстояниями между популяциями (см. рис. 1б) свидетельствует о том, что поток генов также не играет решающей роли в формировании структуры данных популяций.

Таблица 2. Уровень межпопуляционной изменчивости и потока генов в группах популяций *Kochia prostrata*, произрастающих на различных типах почв Северо-Западного Прикаспия

Группы популяций	F_{st}	N_m	D
Между всеми 13 популяциями	0.286	0.62	0.0014–0.2094
Между группами I, II, III, IV	0.104	2.16	0.0032–0.0609
Между группами I и II	0.116	1.90	0.0573
Между группами I и III	0.093	2.44	0.0439
Между группами I и IV	0.165	1.27	0.0609
Между группами II и III	0.009	27.02	0.0032
Между группами II и IV	0.018	13.53	0.0049
Между группами III и IV	0.026	9.42	0.0075
Внутри группы I (между популяциями Б1 и Б2)	0.565	0.19	0.2094
Внутри группы II (P2, P4, P9, Э1)	0.112	1.98	0.0046–0.0501
Внутри группы III (P1, P3, P7, P8, Э2)	0.133	1.63	0.0024–0.0815
Внутри группы IV (P5 и P6)	0.156	1.35	0.0367
Между 11 популяциями (без Б1 и Б2)	0.161	1.13	0.0014–0.1765

Примечание. I – темногумусовые солончаки, II – мелкие и корковые солонцы, III – глубокие солонцы и каштановые солонцеватые почвы, IV – каштановые почвы; F_{st} – показатель локальной подразделенности, N_m – поток генов, D – генетические дистанции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ растительности опустыненных степей северо-западной части Прикаспийской низменности показал большое разнообразие фитоценозов с участием *Kochia prostrata* на разных типах почв с разной мощностью поверхностных гумусированных горизонтов, отмытых от легкорастворимых солей: светлых и светлогумусовых солонцах, каштановых солонцеватых и каштановых почвах, темногумусовых солонцах. Возможно, вследствие такого разнообразия мест обитания сформировались значительные генетические расстояния между популяциями Б1 и P4 ($D = 0.1765$) и между Б1 и Б2 ($D = 0.2094$), которые больше соответствуют степени генетических различий между подвидами ($D = 0.17–0.22$). В то же время генетические расстояния между популяцией Б1 и остальными изученными 11 популяциями (исключая Б2) находятся на уровне межпопуляционных различий ($D = 0.0380–0.1544$), как и в случае популяций Б2 и P4 ($D = 0.0128–0.1108$ и $D = 0.0258–0.1500$ соответственно). Это дает нам основание считать их разными популяциями, а не подвидами *K. prostrata*.

Популяционно-генетический анализ *K. prostrata* показал, что в целом основные параметры генетического разнообразия вида, кроме показателя наблюдаемой гетерозиготности (H_o), соответствуют среднему уровню для многолетних перекрестно-ветроопыляемых видов ($P = 49–66\%$, $H_o = 26–29\%$, $H_e = 15–16\%$) [38]. Однако средний уровень генетической изменчивости в популяциях *K. prostrata* Северо-Западного Прикаспия ($P = 46 \pm 3\%$, $H_o = 7.0 \pm 0.6\%$, $H_e = 12.1 \pm 0.9\%$) оказался ниже, чем в среднеазиатских популяциях ($P = 82 \pm 5\%$, $H_o = 34 \pm 2\%$) [17], а также в популяциях некоторых других засухоустойчивых видов ($P = 54–93\%$, $H_o = 14–50\%$, $H_e = 33–42\%$) – *Agave*

victoriae-reginae [39], *Flourensia cernua* [40] и *Haloxylon aphyllum* [35].

Различия в уровнях наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности указывают на значительный дефицит гетерозигот (11.1–77.5%) во всех изученных популяциях *K. prostrata* в условиях опустыненных степей Северо-Западного Прикаспия, чего не наблюдалось в среднеазиатских популяциях [17]. Подобный дефицит гетерозигот может быть вызван инбридингом (самоопылением), однако прутняк простертый – многолетнее преимущественно перекрестно-ветроопыляемое растение. Географических и ценологических препятствий для опыления и распространения семян в данных условиях произрастания нет. Кроме того, отсутствие корреляции между наблюдаемой гетерозиготностью и долей вида свидетельствует о том, что инбридинг не играет решающей роли в формировании пула гетерозигот, а следовательно, и дефицита гетерозигот. Отклонение генетической структуры популяции от равновесия в сторону инбридинга (по Харди-Вайнбергу) и снижение генетического разнообразия может быть следствием узкой экологической ниши [41], как в случае с галофитом *Suaeda salsa* ($H_o = 0.08$, $H_e = 0.18$ [42]). Кроме того, общий дефицит гетерозигот может формироваться вследствие подразделения больших пространственно-протяженных популяций на панмиктические группы (эффект Валунда) [35, 43].

В Северо-Западном Прикаспии наблюдается большое разнообразие фитоценозов с участием *K. prostrata*, однако для данной территории характерна быстрая смена растительности на коротких расстояниях, что не позволяет данному ветроопыляемому виду формировать пространственно-протяженные популяции с образованием нескольких панмиктических групп. Дефицит гетерозигот также может свидетельствовать о давлении

сильного стресса [43]. В последнем случае наблюдается отбор против гетерозигот в пользу более приспособленных к стрессовым условиям гомозигот. При этом под действием отбора могут оказаться отдельные конкретные локусы, как, например, в случае *Festuca ovina* [7], или большинство исследованных локусов. В изученных популяциях *K. prostrata* дефицит гетерозигот ($F_{it} = 0.133-0.961$) выявлен у 8 из 9 полиморфных локусов (табл. 3), т.е. все проанализированные локусы находятся под действием отбора в разной степени.

Роль стрессовых как абиотических (почвенные условия), так и биотических (например, тип растительных сообществ, их видовой состав) факторов могут играть различия в условиях местообитания. Показано влияние варианта растительных сообществ (ксерофитных и галофитных) [11] и степени использования сельскохозяйственных земель [4] на генетическое разнообразие популяций. При изучении *K. prostrata* из разных растительных сообществ и вариантов опустыненных степей значимых связей между популяционно-генетическими параметрами и характером растительности не было обнаружено. В то же время достоверно меньший уровень гетерозиготности в популяциях, произрастающих на темногумусовых солончаках и каштановых почвах, указывает на возможность влияния почвенных условий на формирование внутривидовой генетической изменчивости *K. prostrata*. Ранее на двух ксерогалофитах нами было показано [44] снижение процента полиморфных локусов (*Atriplex tatarica*) по мере увеличения засоления почвы и повышение уровня наблюдаемой гетерозиготности (*Sedobassia sedoides*) с ростом содержания калия в почве. В изученных популяциях *K. prostrata* наблюдается нелинейная зависимость показателей гетерозиготности и уровня засоления почвы (см. рис. 3а). Наибольшая гетерозиготность обнаружена в популяциях, произрастающих на солонцах и каштановых солонцеватых (II и III группы) почвах со средним содержанием солей (0.35–0.65%). Известно, что для галофитов необходим определенный уровень засоления почвы для оптимального роста [45]. В изученных группах популяций наибольшей биомассой (38.7 ± 7.7 г) характеризовались кусты *K. prostrata*, произрастающие в популяциях на мелких солонцах (II группа), а наименьшей (6.3–8.3 г) – на каштановых солонцеватых (III группа) и каштановых (IV группа) почвах.

Таким образом, оптимальный рост и наибольший уровень генетического разнообразия наблюдаются в популяциях *K. prostrata*, произрастающих на мелких солонцах со средним содержанием солей $0.65 \pm 0.08\%$. Несмотря на то, что наличие гумуса в почве является необходимым условием для нормального роста растений, связь уровня гетерозиготности в популяциях *K. prostrata* с содержанием гумуса в почвах отсутствует (см. рис. 3б). Две популяции, произрастающие на темногумусовых солончаках береговой линии оз. Булухта

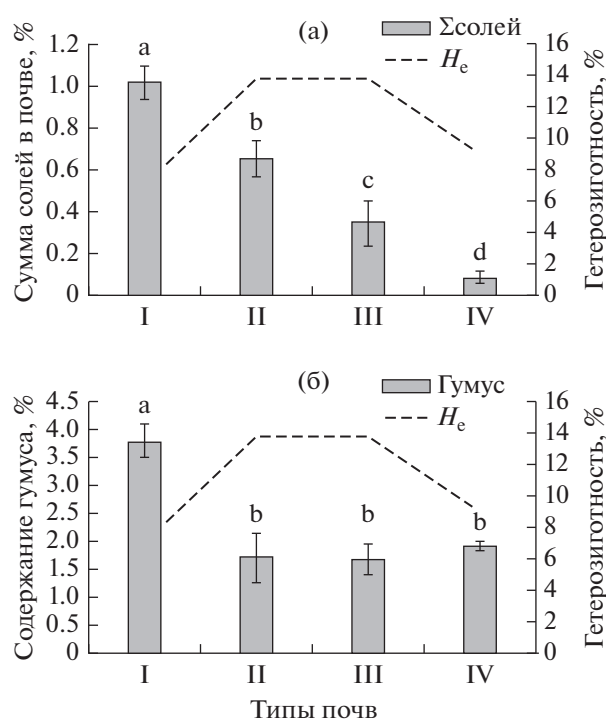


Рис. 3. Сумма солей (а) и содержание гумуса (б) в различных типах почвы в популяциях *Kochia prostrata* с разным уровнем генетического разнообразия: Σ солей – сумма солей, H_e – ожидаемая гетерозиготность; I – темногумусовые солончаки, II – мелкие и корковые солонцы, III – глубокие солонцы и каштановые солонцеватые почвы, IV – каштановые почвы. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия между средними значениями параметров на уровне $p < 0.05$.

(B1, B2), отличаются и по параметрам генетической изменчивости (см. рис. 2б), и по структуре популяций (см. табл. 2) друг от друга и остальных изученных популяций, что свидетельствует об их

Таблица 3. Значения коэффициентов F -статистики Райта (F_{is} , F_{it} , F_{st}) по 9 выявленным локусам 13 популяций *Kochia prostrata* в Северо-Западном Прикаспии

Локус	F_{is}	F_{it}	F_{st}	p^*
Got	-0.0264	-0.0060	0.0199	0.595
Gdh	0.2180	0.2988	0.1034	<0.001
Dia-A	0.7889	0.9609	0.8149	<0.001
Dia-B	0.6858	0.7355	0.1581	<0.001
6pgd	0.0809	0.1330	0.0567	0.008
G6pd	0.3688	0.4616	0.1470	<0.001
Me	0.5308	0.6117	0.1725	<0.001
Mdh-A	0.0139	0.4605	0.4529	<0.001
Mdh-B	0.4737	0.4971	0.0445	0.004
Среднее	0.3762	0.5420	0.2658	

* Значения достоверности.

значительной генетической дифференциации. В то же время между популяциями незначительны географические расстояния и отсутствуют явные преграды (ландшафтные и ценоотические) для перекрестного опыления и распространения семян ветром. Берег оз. Булухта характеризуется комплексностью микрорельефа, различным химизмом засоления, историей развития почв и сменой растительных формаций на очень коротких расстояниях, что формирует мозаичность условий произрастания *K. prostrata* и может ограничивать поток генов между изолированными популяциями, уменьшая их генетическое разнообразие [4, 9]. Известно, что локальные различия в характеристиках почв и экологической истории вида способствуют генетической дифференциации популяций, и изменчивость среды обитания коррелирует с генетической дифференциацией [4, 46].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяционно-генетический анализ вида *K. prostrata* в условиях опустыненных степей Северо-Западного Прикаспия выявил невысокий уровень разнообразия по сравнению со среднеазиатскими популяциями данного вида [17]. Анализ генетической структуры популяций показал, что дрейф и поток генов не играют решающей роли в формировании структуры данных популяций. Не обнаружено значимых связей между популяционно-генетическими параметрами *K. prostrata* и конкретными растительными сообществами, а также вариантами опустыненных степей. Достоверные различия в уровне генетического полиморфизма показаны для групп популяций, произрастающих на разных типах почв. В 1.5–2 раза меньший уровень гетерозиготности в популяциях на темногумусовых сильно засоленных и каштановых почвах указывает на возможность влияния почвенных условий на формирование внутривидовой генетической изменчивости *K. prostrata*. Не выявлено связи уровня гетерозиготности в популяциях *K. prostrata* с содержанием гумуса в почвах, однако показана нелинейная зависимость показателей гетерозиготности и уровня засоления почвы с максимумом при среднем засолении. По степени генетической дифференциации выделяются две популяции, произрастающие на темногумусовых солончаках береговой линии озера Булухта (Б1, Б2). Причинами повышенной изоляции популяций, возможно, является мозаичность почвенных условий береговой линии озера.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-016-00129а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ouborg N.J., Vergeer P., Mix C. The rough edges of the conservation genetics paradigm for plants // J. of Ecology. 2006. V. 94(6). P. 1233–1248.

- https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01167.x
2. Dostalek T., Munzbergova Z., Plactova I. High genetic diversity in isolated populations of *Thesium ebracteatum* at the edge of its distribution range // Conservation Genetics. 2014. V. 15(1). P. 75–86. https://doi.org/10.1007/s10592-013-0522-7
3. Linhart Y.B., Grant M.C. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants // Annual review of Ecology and Systematics. 1996. V. 27(1). P. 237–277. https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.237
4. Odat N., Jetschke G., Hellwig F.H. Genetic diversity of *Ranunculus acris* L. (Ranunculaceae) populations in relation to species diversity and habitat type in grassland communities // Molecular Ecology. 2004. V. 13(5). P. 1251–1257. https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2004.02115.x
5. Forester B.R., Jones M.R., Joost S. et al. Detecting spatial genetic signatures of local adaptation in heterogeneous landscapes // Molecular Ecology. 2015. V. 25(1). P. 104–120. https://doi.org/10.1111/mec.13476
6. Nevo E., Krugman T., Beiles A. Edaphic natural selection of allozyme polymorphisms in *Aegilops peregrina* at a Galilee microsite in Israel // Heredity. 1994. V. 72(2). P. 109–112. https://doi.org/10.1038/hdy.1994.16
7. Prentice H.C., Lonn M., Lager H. et al. Changes in allozyme frequencies in *Festuca ovina* populations after a 9-year nutrient/water experiment // J. of Ecology. 2000. V. 88(2). P. 331–347. https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00454.x
8. Orians C.M., Lower S., Fritz R.S. et al. The effects of plant genetic variation and soil nutrients on secondary chemistry and growth in a shrubby willow, *Salix sericea*: patterns and constraints on the evolution of resistance traits // Biochemical Systematics and Ecology. 2003. V. 31(3). P. 233–247. https://doi.org/10.1016/S0305-1978(02)00144-8
9. Leonardi S., Piovani P., Scalfi M. et al. Effect of habitat fragmentation on the genetic diversity and structure of peripheral populations of beech in Central Italy // J. of Heredity. 2009. V. 103(3). P. 408–417. https://doi.org/10.1093/jhered/ess004
10. Lega M., Fior S., Li M. et al. Genetic drift linked to heterogeneous landscape and ecological specialization drives diversification in the Alpine endemic columbine *Aquilegia thalictrifolia* // J. of Heredity. 2014. V. 105(4). P. 542–554. https://doi.org/10.1093/jhered/esu028
11. Shuyskaya E., Toderich K., Gismatullina L. et al. Genetic diversity of two annual *Salsola* species (Chenopodiaceae) among habitat types in desert plant communities // Biologia. 2017. V. 72(3). P. 267–276. https://doi.org/10.1515/biolog-2017-0032
12. Joshi J., Schmid B., Caldeira M.C. et al. Local adaptation enhances performance of common plant species // Ecology Letters. 2001. V. 4(6). P. 536–544. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00262.x
13. Баян Г. А. Прутник простертый и его культура в Киргизии. Фрунзе: Кыргызстан, 1972. 263 с.
14. Harrison R.D., Chatterton N.J., Waldron B.L. et al. Forage *Kochia*. Its compatibility and potential aggressiveness on intermountain rangelands // Research re-

- port 162. Utah Agricultural Experiment Station, Utah State University. Logan, Utah, 2000. 66 p.
15. Orlovsky N.S., Japakova U.N., Shulgina I. et al. Comparative study of seed germination and growth of *Kochia prostrata* and *Kochia scoparia* (Chenopodiaceae) under salinity // J. of Arid Environments. 2011. V. 75(6). P. 532–537. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.01.014>
 16. Тодерич К.Н., Бабокулов Н.А., Раббимов А.Р. и др. *Kochia prostrata* (L.) Schrad. – ценное кормовое растение для улучшения пустынных и полупустынных пастбищ в Центральной Азии. Ташкент: “Fan va texnologiya”, 2014. 152 с.
 17. Шуйская Е.В., Тодерич К.Н., Войницка-Полторак А. Генетическая изменчивость кохии простертой (*Kochia prostrata* (L.) Schrad.) в условиях аридной зоны Узбекистана // Проблемы освоения пустынь. 2001. № 3. С. 24–31.
 18. Доскач А.Г. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука, 1979. 142 с.
 19. Сапанов М.К., Сиземская М.Л. Изменение климата и динамика целинной растительности в северном Прикаспии // Поволж. экол. журн. 2015. № 3. С. 307–320.
 20. Гребенщиков О.С. Климатическая характеристика ареалов зональных природных экосистем / Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. С. 31–50.
 21. Ковда В.А. Почвы Прикаспийской низменности (северо-западной части). М.: Изд-во АН СССР, 1950. 255 с.
 22. Роде А.А., Польский М.Н. Почвы Джаныбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав и физические свойства // Тр. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 1961. Т. 56. С. 3–214.
 23. Лебедева М.П., Шабанова Н.П. Сравнительный анализ почвообразовательных процессов и свойств солонцов террас соленых озер Булухта и Хаки в Прикаспийской низменности. // Почвоведение. 2016. № 6. С. 647–662. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16060113>
 24. Засоленные почвы России / Отв. ред. Шишов Л.Л. и Панкова Е.И. М.: ИКЦ Академкнига, 2006. 854 с.
 25. Конюшкова М.В., Козлов Д.Н. Автоматизированный анализ распространения темноцветных черноземовидных почв в Северном Прикаспии по данным космической съемки (на примере Джаныбекского стационара) // Аридные экосистемы. 2010. Т. 16. № 5(45). С. 46–56.
 26. Полевой определитель почв. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
 27. Воробьева Л.А. Химический анализ почв. М.: Изд-во МГУ, 1998. 272 с.
 28. Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Северной Евразии. Л.: Наука, 1991. 146 с.
 29. Сафронова И.Н. Характеристика растительности Палласовского района Волгоградской области // Биоразнообразие и природопользование в Приэльбронье: Сб. науч. тр. Волгоград: Прин Терра, 2006. С. 5–9.
 30. Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. 264 с.
 31. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1992. 351 с.
 32. Сафронова И.Н. О проблемах зонального деления аридной территории европейской части России // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 6. С. 705–711.
 33. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
 34. Сухоруков А.П. Карпология семейства Chenopodiaceae в связи с проблемами филогении, систематики и диагностики его представителей. Тула: Гриф и К, 2014. 400 с.
 35. Шуйская Е.В., Гисматуллина Л.Г., Тодерич К.Н. и др. Генетическая дифференциация *Haloxylon aphyllum* (Chenopodiaceae) по градиенту засоления почвы в пустыне Кызылкум // Экология. 2012. № 4. С. 284–28.
 36. Wright S. Evolution and the genetics of populations. V. 2. The theory of gene frequencies. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1984. 511 p.
 37. Yeh F.C., Yang R.C., Boyle T. POPGEN, version 1.32. Microsoft Windows-based freeware for population genetic analysis. Edmonton: University of Alberta/CIFOR, 1999.
 38. Hamrick J.L., Godt M.J., Sherman-Broyles S.L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // New Forests. 1992. V. 6. P. 95–124.
 39. Martinez-Palacios A., Eguiarte L.E., Furnier G.R. Genetic diversity of the endangered endemic *Agave victoriae-reginae* (Agavaceae) in the Chihuahuan Desert // Amer. J. Bot. 1999. V. 86(8). P. 1093–1098. <https://doi.org/10.2307/2656971>
 40. Ferrer M.M., Eguiarte L.E., Mantana C. Genetic structure and outcrossing rates in *Flourensia cernua* (Asteraceae) growing at different densities in the South-western Chihuahuan Desert // Annals of Botany. 2004. V. 94(3). P. 419–426. <https://doi.org/10.1093/aob/mch159>
 41. Wolff S.L., Jefferies R.L. Morphological and isozyme variation in *Salicornia europaea* (s. l.) (Chenopodiaceae) in North America // Canadian J. of Botany. 1987. V. 65(7). P. 1410–1419. <https://doi.org/10.1139/b87-195>
 42. Сонг Б., Занг З. Морфологическое и генетическое разнообразие популяций *Suaeda salsa* в дельте реки Хуанхэ // Экология. 2007. № 4. С. 299–306.
 43. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 431 с.
 44. Шуйская Е.В., Рахманкулова З.Ф., Суяндукоев Я.Т. Генетическое разнообразие однолетних ксерогаллофитов сем. Chenopodiaceae по градиентам влажности и засоления // Экология. 2019. № 1. С. 15–21.
 45. Flowers T.J., Colmer T.D. Plant salt tolerance: adaptation in halophytes // Annals of Botany. 2015. V. 115(3). P. 327–331. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu267>
 46. Huff D.R., Quinn J.A., Higgins B. et al. Random amplified polymorphic DNA (RAPD) variation among native little bluestem [*Schizachyrium scoparium* (Michx.) Nash] populations from sites of high and low fertility in forest and grasslands biomes // Molecular Ecology. 1998. V. 7(11). P. 1591–1597. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00473.x>