ГЕНЕТИКА РАСТЕНИЙ

УЛК 630*46:575.174.015.3:582.47

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ Pinus sylvestris, Picea obovata, Abies sibirica И НА ВЫРУБКАХ В ЮЖНОЙ ТАЙГЕ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

© 2021 г. И. В. Тихонова^{1, *}, А. К. Экарт², А. Н. Кравченко², Н. А. Тихонова²

¹Западно-Сибирское отделение Института леса им. В.Н. Сукачева, Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, 630082 Россия ²Институт леса им. В.Н. Сукачева, Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск, 660036 Россия

*e-mail: selection@ksc.krasn.ru
Поступила в редакцию 30.04.2020 г.
После доработки 05.10.2020 г.
Принята к публикации 19.10.2020 г.

Исследована изменчивость полиморфных ферментных локусов у 1180 особей подроста в четырех популяциях Pinus sylvestris L., Picea oboyata Ledeb. и Abies sibirica Ledeb., произрастающих в условиях южной тайги Средней Сибири, на участках, пройденных рубками разной интенсивности, и в контроле (в том числе, в 15 выборках сосны обыкновенной, 13 выборках ели сибирской и 16 выборках пихты сибирской). Результаты сравнительного анализа данных подтверждают существенное сокращение генетического разнообразия у молодого поколения деревьев трех хвойных видов на месте сплошных широколесосечных и выборочных вырубок высокой интенсивности (на 8-30% – по числу аллелей и уровню полиморфности, на 14-75% — по числу редких аллелей). Отмечено, что генофонды популяций темнохвойных видов более чувствительны к антропогенным воздействиям по сравнению со светлохвойным (сосной обыкновенной). Особенности генетической изменчивости изоферментов в популяциях пихты сибирской свидетельствуют о значительной утрате видом внутривидового аллельного разнообразия ферментных локусов, что требует особого подхода к анализу влияния лесопользования на популяции данного вида и сохранению его генетического разнообразия. Из использованных показателей генетической изменчивости наиболее информативны для целей генетического мониторинга хвойных лесов редкие аллели полиморфных локусов в целом и особенно аллели низкополиморфных локусов.

Ключевые слова: генетическое разнообразие, хвойные виды, сплошные и выборочные рубки, южная тайга.

DOI: 10.31857/S0016675821030139

В России за последние 200 лет вследствие нерационального лесопользования произошло значительное сокрашение плошали хвойных лесов — основного средо- и лесообразующего компонента бореальной зоны Евразии [1]. В настоящее время наиболее интенсивной эксплуатации подвержены леса Сибири и Европейского севера, после вырубки и пожаров хвойные леса там нередко сменяются менее ценными мелколиственными лесами и безлесыми пространствами [2, 3]. Поэтому обеспечение естественного возобновления нарушенных хвойных лесов и сохранение оставшихся (23% обшей плошади) является первостепенной задачей лесного хозяйства страны, прежде всего для сохранения популяционных генофондов хвойных видов. Средняя и южная тайга во многих районах Сибири пройдена рубками на 50-80%, оставшиеся насаждения пока составляют экологическую и

генетическую основу для восстановления популяционной структуры видов.

Следует отметить, что при таких быстрых темпах сокращения ресурсного и экологического потенциала лесов России многие фундаментальные научные проблемы лесопользования остаются нерешенными и мало изученными. Совершенно недостаточно знаний о влиянии разных способов рубки на генетическое разнообразие популяций хвойных видов. Не исследованы пределы допустимого сокрашения и темпы восстановления генетического разнообразия популяций, достаточные для полноценного воспроизводства и адаптации хвойных видов к меняющимся условиям среды. Эти знания должны послужить основой для рационального неистощимого лесопользования [4] и разработки правил рубок, при которых первостепенной задачей ставится необходимость сохранения внутрипопуляционного генетического разнообразия видов. Недостаточно изучено влияние других антропогенных и природных факторов на показатели генетического разнообразия популяций видов. Более того, до сих пор нет методики мониторинга генетического разнообразия лесных древесных видов [5], которая, по мнению многих российских исследователей [6—15], должна учитывать видовую (родовую, по обоснованной аргументации Φ .Д. Аврова [16]) специфику их популяционно-генетической структуры.

Из используемых современной генетикой методов изучения генетического разнообразия наиболее востребованы молекулярные методы анализа фрагментов ядерной и цитоплазматической ДНК. Однако за прошедшие три десятилетия была накоплена большая база данных по генетической изменчивости изоферментов хвойных видов Евразии (кодируемых одиночными белок-кодирующими генами, кодоминантно проявляемых [17], мало зависящих от онтогенеза и коррелируемых с адаптивными физиолого-биохимическими характеристиками деревьев [18]), которая могла бы быть использована для решения прикладных задач. Цель данного исследования – оценить генетическую изменчивость и аллельное разнообразие полиморфных ферментных локусов у подроста на вырубках разной интенсивности и площади в популяциях трех хвойных видов (сосны обыкновенной (Pinus sylvestris L.), ели сибирской (Picea obovata Ledeb.) и пихты сибирской (Abies sibirica Ledeb.)) южной тайги Средней Сибири, отличающейся наибольшим ростом и продуктивностью древесного яруса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Всего было отобрано 44 выборки подроста (1180 особей), имевшегося до рубки или появившегося после нее, и рядом на нетронутых рубками контрольных участках: 15 выборок сосны (*Pinus sylvestris* L.), 13 — ели (*Picea obovata* Ledeb.) и 16 — пихты (*Abies sibirica* Ledeb.).

Образцы отбирали на участках сплошной узколесосечной (СУР) "Сухая" и широколесосечной вырубок "М. Кемчуг" (СШР-1), "Зеледеево" (СШР-2), "Погорелка" (СШР-3Ку), "Ачинск" (СШР-4), "Кедровый" (СШР-6), "Тарутино" (СШР-7), "Старая Козулька" (СШР-8), а также выборочной рубки интенсивностью 45, 55, 65 и 75% по густоте — "Погорелка" (ВР45-3, ВР55-3), "Усть-Тунгуска" (ВР65-9), "Большая Мурта" ВР75-5) соответственно (табл. 1). Год проведения рубки уточнялся с использованием базы данных космических снимков Landsat 1984—2018 гг. "Google Earth Engine" [21]. Подробнее опишем несколько участков: на сплошных вырубках "М. Кемчуг" 1990 г. и "Зеледеево" 1981 г. — наибольших по площади (352 и 142 га, наименьшая

ширина участков 1 км), расположенных вблизи г. Красноярска, не было оставлено семенных деревьев для возобновления; кроме того, в 1998 г. с 80-90% этих площадей был полностью удален и вывезен верхний слой почвы и напочвенный покров вместе с подростом (он остался только по краям участков — подрост пихты и ели отбирали именно там). Спустя, соответственно, 28 и 37 лет на момент сбора материала на обоих участках наблюдалась глубокая эрозия глинистого подстилающего слоя на большей части площади, остальная часть заросла вейником, появился единичный подрост сосны — не более 50 шт./га (для полноценного восстановления необходимо не менее 3.0 тыс. шт./га) [2]. Еще один участок после сплошной вырубки "Погорелка" (СШР-3Ку) 1975 г. был искусственно восстановлен посадкой культур сосны, их возраст около 40 лет. На участке "Тарутино" (СШР-7) после вырубки проведено выжигание и высажены культуры сосны, их возраст 25 лет. На участках выборочной рубки "Погорелка" ВР45-3 и ВР55-3 за десять лет до рубки 2009 г. прошел низовой пожар, который активизировал процесс естественного возобновления сосны - в среднем там появилось 28 тыс. шт. подроста на 1 га.

Так как все исследованные популяции в разное время подвергались антропогенному воздействию, для сравнительного анализа мы использовали два контроля: местный (МК) — в нетронутой недавней рубкой или пожаром части популяции и региональный (РК) — в малонарушенной популяции с самыми высокими показателями генетического разнообразия. Рядом с СШР-1 не было ненарушенных насаждений с участием пихты сибирской, поэтому местным контролем для нее послужила примыкающая к вырубке старая 80—100-летняя вырубка площадью около 6 га, первоначально заросшая березой и осиной, под ее пологом выросла пихта (возраст деревьев 50—70 лет).

Для исследования использовали вегетативные почки. Экстракцию ферментов, электрофоретический анализ и гистохимическое окрашивание проводили в соответствии с общепринятыми методиками, подробно описанными нами ранее [19, 20]. В образцах сосны обыкновенной проанализировано 20 локусов (табл. 2), включая 16 полиморфных. В выборках ели сибирской проанализировано 20 локусов, из них 17 полиморфных. В выборках пихты сибирской, отличающейся низким уровнем генетического полиморфизма, было проанализировано также 20 локусов, шесть из которых полиморфны.

Основные показатели генетической изменчивости, оценку соответствия распределения генотипов уравнению Харди—Вайнберга с использованием критерия χ^2 , дистанции Неи [22], индексы фиксации Райта $F_{\rm IT}$, $F_{\rm IS}$, $F_{\rm ST}$ вычисляли в

Таблица 1. Краткая характеристика и географические координаты популяций

группа пруппа пруппа пруппа пруппа превостоя пет подрости, тыс. шт./га с.ш Сосна обыкновенная М. Кемчуг: МК-1 В 35 70-120 1.0 56°00 СУР, 1 га, 22 л. П 30 664Сед.Е 10-13 48.0 56°13 СШР-1.350 га, 28 л. П 25 60с3Б1СедЕП 5-8 0.1 56°12 Погорелка: МК-3 (РК) В 28 10С 5-18 2.5 СШР-3Ку, 41 га, 40 л. В 29 10С 35 1.8 56°22 ВР55-3, 1 га, 9 л. П 30 10С 5-8 7.2 Ачинск: МК-4 В 29 <th colspa<="" th=""><th>92°45′ 92°58′ 92°27′ 92°58′ 92°59′</th></th>	<th>92°45′ 92°58′ 92°27′ 92°58′ 92°59′</th>	92°45′ 92°58′ 92°27′ 92°58′ 92°59′									
М. Кемчуг: МК-1 В 35 7С2Б1Л 70-120 1.0 56°00 СУР, 1 га, 22 л. П 30 6Б4Сед.Е 10-13 48.0 56°13′ СШР-1.350 га, 28 л. П 25 6Ос3Б1СедЕП 5-8 0.1 56°12′ Погорелка: МК-3 (РК) В 28 10С 50-120 1.0 56°22 П 30 10С 5-18 2.5 2.5 СШР-3Ку, 41 га, 40 л. В 29 10С 35 1.8 56°23 ВР45-3, 1 га, 9 л. П 30 10С 5-10 28.0 56°22 ВР55-3, 1 га, 9 л. П 29 10С 5-8 7.2 Ачинск: МК-4 В 29 10С 80-150 0.7 56°18′ П 30 7C2Б1Е 7-14 2.0 56°14′ СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6C4Б 50-60 0.1 56°16′ П 30 6Б3С1Ос 5-10 0.5 0.5	92°58′ 92°27′ 92°58′ 92°59′										
СУР, 1 га, 22 л. П 30 6Б4Сед.Е 10–13 48.0 56°13′ СШР-1.350 га, 28 л. П 25 6Ос3Б1СедЕП 5–8 0.1 56°12′ Погорелка: МК-3 (РК) В 28 10С 50–120 1.0 56°22 П 30 10С 5–18 2.5 СШР-3Ку, 41 га, 40 л. В 29 10С 35 1.8 56°23 ВР45-3, 1 га, 9 л. П 30 10С 5–10 28.0 56°22 ВР55-3, 1 га, 9 л. П 29 10С 5–8 7.2 Ачинск: МК-4 В 29 10С 80–150 0.7 56°18′ СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6С4Б 50–60 0.1 56°16′ П 30 6Б3С1Ос 5–10 0.5	92°58′ 92°27′ 92°58′ 92°59′										
СШР-1.350 га, 28 л. П 25 6Ос3Б1СедЕП 5-8 0.1 56°12′ Погорелка: МК-3 (РК) В 28 10С 50-120 1.0 56°22 П 30 10С 5-18 2.5 2.5 СШР-3Ку, 41 га, 40 л. В 29 10С 35 1.8 56°23 ВР45-3, 1 га, 9 л. П 30 10С 5-10 28.0 56°22 ВР55-3, 1 га, 9 л. П 29 10С 5-8 7.2 Ачинск: МК-4 В 29 10С 80-150 0.7 56°18′ СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6С4Б 50-60 0.1 56°16′ П 30 6Б3С1Ос 5-10 0.5 0.5	92°27′ 92°58′ 92°59′										
Погорелка: МК-3 (РК) В 28 10C 50-120 1.0 56°22 П 30 10C 5-18 2.5 СШР-3Ку, 41 га, 40 л. В 29 10C 35 1.8 56°23 ВР45-3, 1 га, 9 л. П 30 10C 5-10 28.0 56°22 ВР55-3, 1 га, 9 л. П 29 10C 5-8 7.2 Ачинск: МК-4 В 29 10C 80-150 0.7 56°18° П 30 7C2Б1E 7-14 2.0 56°14° СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6C4Б 50-60 0.1 56°16° П 30 6Б3С1Ос 5-10 0.5	92°58′ 92°59′										
П 30 10С 5–18 2.5 СШР-3Ку, 41 га, 40 л. В 29 10С 35 1.8 56°23 ВР45-3, 1 га, 9 л. П 30 10С 5–10 28.0 56°22 ВР55-3, 1 га, 9 л. П 29 10С 5–8 7.2 Ачинск: МК-4 В 29 10С 80–150 0.7 56°18′ П 30 7С2Б1Е 7–14 2.0 56°14′ СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6С4Б 50–60 0.1 56°16′ П 30 6Б3С1Ос 5–10 0.5	92°59′										
СШР-3Ку, 41 га, 40 л. В 29 10С 35 1.8 56°23° ВР45-3, 1 га, 9 л. П 30 10С 5-10 28.0 56°22° ВР55-3, 1 га, 9 л. П 29 10С 5-8 7.2 Ачинск: МК-4 В 29 10С 80-150 0.7 56°18° СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6С4Б 50-60 0.1 56°16° П 30 6Б3С1Ос 5-10 0.5 6°16°											
ВР45-3, 1 га, 9 л. П 30 10С 5-10 28.0 56°22 ВР55-3, 1 га, 9 л. П 29 10С 5-8 7.2 Ачинск: МК-4 В 29 10С 80-150 0.7 56°18' П 30 7C2Б1Е 7-14 2.0 56°14' СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6C4Б 50-60 0.1 56°16' П 30 6Б3С1Ос 5-10 0.5											
ВР55-3, 1 га, 9 л. П 29 10С 5-8 7.2 Ачинск: МК-4 В 29 10С 80-150 0.7 56°18' П 30 7C2Б1Е 7-14 2.0 56°14' СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6C4Б 50-60 0.1 56°16' П 30 6Б3С1Ос 5-10 0.5	92°59′										
Ачинск: МК-4 В 29 10C 80-150 0.7 56°18′ П 30 7C2Б1Е 7-14 2.0 56°14′ СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6C4Б 50-60 0.1 56°16′ П 30 6Б3С1Ос 5-10 0.5											
СШР-4, 9 га, 5 л. П 30 7С2Б1Е 7-14 2.0 56°14′ В 30 6С4Б 50-60 0.1 56°16′ П 30 6Б3С1Ос 5-10 0.5											
СШР-4, 9 га, 5 л. В 30 6С4Б 50-60 0.1 56°16 П 30 6Б3С1Ос 5-10 0.5	90°30′										
П 30 6Б3С1Ос 5–10 0.5	90°33′										
	90°33′										
Б. Мурта: МК-5 В 30 8С2Б 40-100 0.8 56°53	93°12′										
П 30 10С 6–15 3.0											
ВР75-5, 32 га, 8 л. П 30 8С2E 5-7 1.0 56°53	93°05′										
Ель сибирская											
М. Кемчуг: МК-1 В 30 7E2C1П 80—120 0.8 56°08	92°32′										
СШР-1, 352 га, 18 л. П 15 6Ос3Б1СедЕП 6-10 0.02 56°13′											
Б. Мурта: МК-5 (РК) В 26 6СЗЕ1П 90–110 0.7 56°53											
П 30 7Е2П1С 15—20 1.5											
ВР75-5, 32 га, 8 л. П 16 5С4Е1БедП 8—15 2.0 56°53	93°05′										
Козулька: МК-6 В 30 7П3ЕедОс 90-130 1.0 56°10°	91°30′										
П 22 6ПЗЕ1К 5—20 2.7											
СШР-6, 20 га, 6 л. П 20 8П2Е 7–15 0.3 56°16	91°31′										
СШР-7, 25 л. П 25 7С3E ед. П 5–25 1.0 56°19	90°53′										
У-Тунгуска: MK-9 B 30 5Е3П2С 70—90 1.3 58°02	92°56′										
П 27 6П2Е2К ед. С 10—25 5.0 58°06	92°56′										
ВР65-9, 77 га, 10 л. В 25 7П2С1Е 120—160 0.15 58°03	92°56′										
Π 22 8Π1K1E 10-15 7.0											
Пихта сибирская											
М. Кемчуг: МК-1 В 26 6П2Е1Ос1Б 70—90 1.3 56°15′	92°50′										
П 28 4П2К2Е1С 5–16 9.0											
СШР-1, 350 га, 18 л. В 11 6Ос3Б1СедЕП 25—30 0.01 56°13′	91°58′										
П 29 7П2Е1С 5—12 0.02											
СШР-2, 142 га, 5 л. В 26 5ОЗБ2Пед Е 70—100 0.05 56°07	91°54′										
П 29 4ПЗЕЗС 13—20 0.04											
Козулька: MK-6/8 B 30 7П1Л1Б1К 70—90 0.8 56°08	91°28′										
СШР-6, 20 га, 6 л. П 30 8П2Е 10—20 0.2 56°16											
СШР-8, 48 га, 13 л. В 40 6Б2П2Ос 120—200 0.1 56°13′	91°18′										
П 7 7Ос2П1Кед Е 8—23 2.7											

Таблица 1. Окончание

Популяция: площадь, давность рубки	Возрастная группа	n	Состав древостоя	Возраст, лет	Густота подроста, тыс. шт./га	Географические координаты	
руоки						с.ш.	в.д.
У-Тунгуска: МК-9	В	25	7П2С1Е	120-160	1.2	58°06′	92°56′
	П	29	8П1К1Е	10-15	6.0		
ВР65-9, 77 га, 10 л.	В	28	7П1Е1Б1Ос	80-120	0.25	58°03′	92°56′
	П	28	8П2Е ед. К	6-15	7.0		
Нарым: МК-10 (РК)	В	29	5П2С2ЕедЛц	50-70	0.6	55°56′	92°44′
	П	23		7-15	2.8		

Примечание. n — объем выборки, Π — подрост, B — взрослые деревья, Ky — культуры, π . — лет, C — сосна, Π — лиственница, E — ель, Π — пихта, K — кедр сибирский, E — береза, E — осина, ед — единичные деревья.

программах GenAlex 6 [23] и Genepop [24]. Дополнительно вычисляли долю редких аллелей в выборках h_{μ} [18], достоверность различий по редким аллелям оценивали с использованием точного критерия Фишера F [18, 25].

РЕЗУЛЬТАТЫ

На исследуемой территории протяженностью 200 км с запада на восток и 250 км с юга на север основные показатели генетической изменчивости популяций хвойных видов, не нарушенных рубками за предшествующие 80-100 лет, варьировали в пределах: $P=70-85\%,\ N_{\rm A}=2.46\ (2.25-2.65),\ N_{\rm E}=1.39\ (1.36-1.43),\ H_{\rm O}=0.23\ (0.20-0.25);$ $H_{\rm E}=0.22\ (0.21-0.24),\ F_{\rm IS}=-0.002\ (-0.069-0.072)$ в четырех популяциях *Pinus sylvestris*; P = 65 - 80%, $N_{\rm A} = 2.15 \ (1.90 - 2.35), \ N_{\rm E} = 1.26 \ (1.23 - 1.28), \ H_{\rm O} = 0.17 \ (0.15 - 0.18); \ H_{\rm E} = 0.17 \ (0.16 - 0.18), \ F_{\rm IS} = 0.034$ (-0.053-0.103) в четырех популяциях *Picea obova* $ta; P = 30\%, N_A = 1.41 (1.40 - 1.45), N_E = 1.20 (1.20 - 1.45)$ 1.22), $H_{\rm O}=0.10$ (0.10–0.11); $H_{\rm E}=0.10$ (0.10–0.11), $F_{\rm IS}=-0.009$ (-0.027–0.025) в четырех популяциях Abies sibirica. Межпопуляционные различия (F_{ST}) составили 1.7% генотипической изменчивости в наборе популяций сосны обыкновенной, 1.0% ели сибирской и 2.0% — пихты сибирской. После включения в них выборок с вырубок уровень межпопуляционных различий увеличился до 2.3% для сосны обыкновенной и до 3.0% для пихты сибирской и ели сибирской. В более широких географических пределах всей сибирской части ареала различия между популяциями по аналогичному набору локусов составляют 4.5% для сосны обыкновенной [20], 2.5% для ели сибирской и 5.2% для пихты сибирской [19, 26]. В границах, охватывающих еще большие части ареалов видов, частично по другим наборам локусов, дифференциация популяций составляет 2.9-4.7% у сосны обыкновенной [9, 27], 4.9-5.0% у ели сибирской [27, 28], 9.3% у пихты сибирской [29]. К сожалению,

в наиболее объемной по широте и детальности охвата ареала *Pinus sylvestris* работе [30] приведены только генетические дистанции между популяциями и нет стандартных характеристик генетической изменчивости всего объема выборок, что не позволяет оценить уровень межпопуляционной дифференциации вида по всему его ареалу.

Как видно из табл. 3, наибольшие различия между участками, пройденными рубками, и контролем наблюдаются по среднему числу аллелей на локус $(N_{\rm A})$, информационному индексу генотипического разнообразия Шеннона (І) и доле редких аллелей (h_{\shortparallel}) . Значения этих показателей уменьшаются на всех вырубках интенсивностью выше 45% для Pinus sylvestris и Picea obovata. Для популяций Abies sibirica они оказались мало информативными, кроме $h_{\rm u}$. Почти не отличался от контроля (МК-3/РК) подрост после выборочной рубки ВР45-3 "Погорелка", на втором месте после него был подрост после сплошной узколесосечной рубки СУР. Общей для популяций трех видов тенденцией на вырубках является более низкое генетическое разнообразие у взрослых деревьев по сравнению с подростом: на нетронутых участках большинства популяций взрослые деревья отличаются более высоким средним числом аллелей на локус и числом генотипов, особенно в мало нарушенных популяциях; наоборот, на вырубках соотношение меняется в пользу подроста. Такое соотношение наблюдалось в пяти из девяти сравнений подроста со взрослыми деревьями в контроле (в четырех случаях различия не выявлены), а также в трех из шести сравнений подроста и взрослых деревьев на вырубках (в одном случае обратная пропорция и в двух нет различий). Это непосредственно отражается и на величинах возрастной и пространственной генетической дифференциации внутри популяций: генетические дистанции Неи [22] между выборками внутри популяций варьировали в пределах 0.001-0.006 в контроле и от 0.002 до 0.017 на вырубках (рис. 1);

Таблица 2. Список используемых ферментных локусов для исследования генетической изменчивости внутри популяций хвойных видов

Фармантира системо	Покую	Вид					
Ферментная система	Локус	Pinus sylvestris	Picea obovata	Abies sibirica			
Малатдегидрогеназа	Mdh-1	m	m	m			
(MDH, EC 1.1.1.37)	Mdh-2	p	р	m			
,	Mdh-3	p	p	p			
	Mdh-4	p		_			
Глутаматоксалоацетаттрансаминаза	Got-1	р	р	m			
(GOT, EC 2.6.1.1)	Got-2	p	p	m			
, , , , , , , , , , , , , , , , , , ,	Got-3	p	p	m			
Шикиматдегидрогеназа	Skdh-1	p	р	р			
(SkDH, EC 1.1.1.25)	Skdh-2	p	p	m			
Алкогольдегидрогеназа	Adh-1	p	_	_			
(ADH, EC 1.1.1.1)	Adh-2	p	_	_			
Лейцинаминопептидаза	Lap-1	m	р	m			
(LAP, EC 3.4.11.1)	Lap-2	p	p	m			
6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	6-Pgd-1	_	_	р			
(6-PGD, EC 1.1.1.44)	6-Pgd-2	p	р	m			
	6-Pgd-3	_	m	_			
Глутаматдегидрогеназа (GDH, EC 1.4.2.3)	Gdh	P	р	m			
Фосфоглюкомутаза	Pgm-1	p	р	m			
(PGM, EC 2.7.5.1)	Pgm-2	m	p	p			
Формиатдегидрогеназа (FDH, EC 1.2.1.2)	Fdh	P	Р	m			
Флуоресцентная эстераза (FEST, EC 3.1.1.2)	Fe-2	p	_	m			
Супероксиддисмутаза	Sod-1	_	m	m			
(SOD, 1.15.1.1)	Sod-2	_	р	_			
Изоцитратдегидрогеназа (IDH, 1.1.1.42)	Idh-2	m	Р	_			
Фосфоглюкоизомераза (PGI, 5.3.1.9)	Pgi-2	-	Р	_			
Гексокиназа (НК 2.7.1.1)	Hk	_	_	p			
Аконитаза или аконитатгидратаза (ACO, 4.2.1.3)	Aco	_	_	p			

Примечание. p- полиморфные локусы, m- мономорфные.

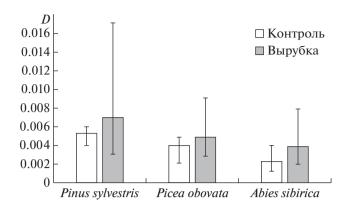


Рис. 1. Дистанции М. Неи [Nei, 1972] между выборками взрослых деревьев и подроста в популяциях, нарушенных вырубками и в контроле (столбцы — средние популяционные значения, интервалы — максимальные и минимальные значения между выборками внутри популяций).

между выборками двух поколений деревьев на всех СШР они увеличились по сравнению с контролем в 1.2-3 раза. При этом различия между вырубками и контролем в отдельных популяциях сосны обыкновенной были сопоставимы с различиями между популяциями из разных регионов [20, 31]. Существенные различия по другим генетическим характеристикам выявлены только на отдельных участках, например, снижение уровня наблюдаемой гетерозиготности (H_0) и повышение индекса фиксации Райта ($F_{\rm IS}$) отмечено у подроста сосны обыкновенной на участках СШР-1 и СШР-4, ели сибирской (СШР-7) и у

взрослых деревьев пихты сибирской на участках СШР-1, СШР-2.

Сравнительный анализ числа выявленных аллелей показал, что у сосны обыкновенной в Сибири за все время исследований, включая данную работу, для аналогичного набора 20-ти локусов было обнаружено 74 аллеля, в исследуемых популяциях всего определено 63 аллеля, число аллелей в популяциях варьировало в пределах 48-60, во внутрипопуляционных выборках 44-50 (рис. 2). Число редких из них (с частотой ≤5%) в популяциях варьировало от 7 до 17, очень редких (к ним мы относили аллели, встречающиеся в 1-2 выборках с частотой ≤1-2%, для обнаружения которых требуются достаточно большие выборки) от 0 до 7; внутри популяций, соответственно 0-6 и 0-3. Каждое дерево было носителем 21-28 аллелей (редких $-\bar{0}$ -2). У ели сибирской из 57 аллелей в отдельных популяциях их число составило 40–49, а внутри популяций 35-42. Из 23 редких (в их числе 15 встречались только в 1-2 выборках), в популяциях обнаруживалось от 6 до 14 аллелей, внутри популяций от 3 до 8 соответственно очень редких -3-7 и 1-4. У пихты сибирской различия по аллельному разнообразию ферментов на трех уровнях обобщения данных были небольшими (в популяциях по 28-29, в выборках по 25-29 аллелей, редких 0-3).

Наиболее заметные различия при сравнении выборок обнаруживаются по числу и доле редких аллелей h_{μ} . Был проведен сравнительный анализ аллелей, присутствующих с частотой менее 5% (жирным шрифтом выделены наиболее редкие аллели). У сосны обыкновенной это $Mdh-2^{83}$, $Mdh-4^{90}$, $Got-1^{107}$, $Got-3^{32}$, 42 , 310 , $Skdh-1^{85}$, 90 , 103 , 107 , $Skdh-2^{86}$,

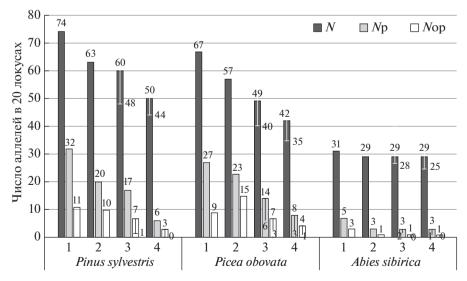


Рис. 2. Суммарное число аллелей в 20 локусах (*N*), число редких аллелей (*N*p) и число очень редких аллелей (*N*op), выявленных в Сибири по результатам предыдущих наших исследований (1), в районе исследования (2), в отдельных популяциях (3), в выборках внутри популяций (4) трех хвойных видов. Светлыми линиями показаны пределы между минимальными и максимальными значениями.

Таблица 3. Основные характеристики генетической изменчивости внутри популяций сосны обыкновенной, ели сибирской и пихты сибирской в контроле (МК, РК) и на вырубках (СШР, СУР, ВР)

сиоирской и пихты сиоирской в контроле (МК, РК) и на выруоках (СШР, СУР, ВР)										
Популяция: выбори возрастная группа	-	P	$N_{ m A}$	$N_{ m E}$	I	h_{μ}	H_{O}	$H_{ m E}$	F	
Сосна обыкновенная										
М. Кемчуг:		80	2.650	1.365	0.389	0.330	0.214	0.220	0.015	
			± 0.284	±0.081	± 0.070	± 0.035	±0.041	±0.042	±0.017	
MK-1	В	80	2.400	1.364	0.384	0.275	0.229	0.220	-0.035	
СУР	П	75	2.350	1.376	0.384	0.254	0.204	0.220	0.027	
СШР-1	П	75	2.250	1.352	0.364	0.241	0.203	0.208	0.041	
Погорелка (РК):		85	3.000	1.388	0.406	0.381	0.219	0.228	0.021	
			± 0.363	±0.086	± 0.075	± 0.028	±0.042	±0.044	±0.013	
MK-3 (PK)	В	80	2.500	1.418	0.416	0.268	0.231	0.239	0.028	
MK-3 (PK)	П	75	2.300	1.359	0.381	0.253	0.205	0.212	0.011	
СШР-3 Ку	В	80	2.350	1.361	0.383	0.260	0.216	0.217	-0.020	
BP45-3	П	80	2.450	1.378	0.396	0.271	0.215	0.226	0.031	
BP55-3	П	70	2.200	1.406	0.385	0.213	0.231	0.228	-0.024	
Ачинск:		80	2.750	1.363	0.393	0.344	0.205	0.219	0.035	
			± 0.354	±0.081	± 0.070	± 0.031	±0.038	±0.042	±0.020	
MK-4	В	75	2.450	1.390	0.391	0.272	0.215	0.223	0.012	
MK-4	П	70	2.300	1.396	0.390	0.257	0.217	0.223	0.017	
СШР-4	В	75	2.200	1.288	0.334	0.231	0.197	0.191	-0.020	
СШР-4	П	75	2.250	1.357	0.370	0.246	0.195	0.216	0.064	
Б. Мурта:		70	2.400	1.398	0.391	0.257	0.233	0.225	-0.029	
			± 0.320	±0.095	± 0.080	± 0.033	±0.050	±0.047	±0.018	
MK-5	В	70	2.300	1.382	0.408	0.227	0.233	0.214	-0.075	
MK-5	П	70	2.350	1.434	0.419	0.223	0.235	0.243	0.030	
BP75-5	П	70	2.100	1.373	0.365	0.223	0.229	0.213	-0.064	
Ель сибирская										
М. Кемчуг:		70	2.000	1.263	0.298	0.212	0.174	0.176	0.040	
			±0.192	±0.060	±0.057	±0.043	±0.040	±0.037	±0.041	
MK-1	В	65	1.900	1.278	0.304	0.224	0.175	0.182	0.069	
СШР-1	П	65	1.800	1.239	0.267	0.215	0.171	0.158	-0.074	
Б. Мурта (РК):		80	2.450 ±0.246	1.268 ±0.061	0.315 ±0.059	0.354 ±0.039	0.181 ±0.039	0.178 ±0.037	0.000 ±0.026	
MK-5	В	68	2.050	1.286	0.317	0.253	0.183	0.184	0.058	
MK-5	П	79	2.100	1.262	0.302	0.291	0.173	0.175	-0.010	
BP75-5	П	68	1.850	1.250	0.285	0.217	0.173	0.169	-0.116	
Козулька:	В	75	2.350	1.244	0.294	0.346	0.165	0.166	-0.012	
			±0.274	±0.059	±0.055	±0.034	±0.033	±0.035	±0.013	
MK-6		84	2.000	1.253	0.291	0.250	0.166	0.167	-0.016	
MK-6	П	63	1.950	1.258	0.291	0.259	0.187	0.171	-0.085	
	111	0.5	1.750	1.230	0.271	0.237	0.107	0.171	0.003	

Таблица 3. Окончание

Популяция: выборк возрастная группа		P	N_{A}	$N_{ m E}$	I	h_{μ}	H_{O}	$H_{ m E}$	F		
СШР-6	П	70	1.950	1.270	0.307	0.234	0.185	0.179	-0.034		
СШР-7	П	70	1.750	1.201	0.230	0.211	0.122	0.136	0.065		
У-Тунгуска:		80	2.350	1.236	0.290	0.335	0.157	0.162	0.021		
			±0.233	± 0.056	± 0.054	±0.033	± 0.033	± 0.034	±0.022		
MK-9	В	84	2.150	1.246	0.290	0.316	0.146	0.167	0.066		
MK-9	П	68	1.950	1.249	0.285	0.250	0.181	0.165	-0.093		
BP65-9	В	63	1.850	1.229	0.265	0.230	0.145	0.154	0.029		
BP65-9	П	63	1.800	1.213	0.256	0.223	0.159	0.148	-0.058		
Пихта сибирская											
М. Кемчуг:		30	1.400	1.201	0.166	0.148	0.098	0.102	0.055		
			±0.152	± 0.097	± 0.070	±0.021	± 0.043	± 0.043	±0.025		
MK-1*	В	30	1.400	1.204	0.162	0.154	0.099	0.098	0.008		
MK-1	П	25	1.350	1.194	0.159	0.102	0.102	0.096	-0.041		
СШР-1	В	20	1.300	1.194	0.145	0.077	0.089	0.091	0.012		
СШР-1	П	30	1.400	1.182	0.158	0.149	0.094	0.095	0.023		
СШР-2	В	25	1.350	1.208	0.170	0.098	0.095	0.111	0.175		
СШР-2	П	25	1.350	1.184	0.164	0.104	0.104	0.103	-0.006		
Козулька:		30	1.400	1.202	0.164	0.156	0.098	0.102	0.028		
			± 0.152	± 0.097	± 0.069	±0.029	± 0.042	± 0.044	±0.015		
MK-6	В	30	1.400	1.203	0.166	0.159	0.103	0.101	-0.027		
СШР-6	П	25	1.350	1.206	0.164	0.102	0.096	0.104	0.084		
СШР-8	В	30	1.400	1.189	0.161	0.146	0.093	0.099	0.025		
СШР-8	П	20	1.250	1.182	0.140	0.040	0.105	0.092	-0.458		
У-Тунгуска:		30	1.400	1.202	0.167	0.146	0.102	0.103	0.000		
		30	±0.152	± 0.096	± 0.070	±0.024	± 0.044	± 0.044	±0.022		
MK-9	В	30	1.400	1.197	0.168	0.146	0.106	0.104	-0.034		
MK-9	П	30	1.400	1.196	0.160	0.162	0.102	0.099	-0.033		
BP65-9	В	25	1.350	1.201	0.158	0.117	0.106	0.100	-0.047		
BP65-9	П	30	1.400	1.196	0.168	0.141	0.095	0.103	0.054		
Нарым (PK):		30	1.450	1.224	0.180	0.174	0.112	0.113	-0.019		
			± 0.170	± 0.102	± 0.072	± 0.037	± 0.044	± 0.046	±0.019		
PK-10	В	30	1.450	1.237	0.186	0.212	0.118	0.117	-0.031		
PK-10	П	30	1.400	1.200	0.168	0.157	0.101	0.105	-0.008		

Примечание. * — старая вырубка, В — взрослые деревья, П — подрост; P — доля полиморфных локусов (%), $N_{\rm A}$ — среднее число аллелей на локус, $N_{\rm E}$ — эффективное число аллелей, I — индекс информации (энтропии) Шеннона, $h_{\rm \mu}$ — доля редких аллелей, $H_{\rm O}$, $H_{\rm E}$ — наблюдаемая и ожидаемая гетерозиготность, F — индекс фиксации Райта.

 $Lap-1^{103}$, $Lap-2^{98, 102, 105}$, $Fdh^{45, 206}$, $Pgm-1^{93, 95, 103}$, $Adh-2^{59}$, $Fe-2^{85, 113}$. В данных популяциях не обнаружено следующих десяти аллелей, редко встречаемых в сибирской части ареала: $Got-1^{88}$, $Got-2^{148}$, $Got-3^{505}$, $Skdh-1^{93, 98}$, $6-Pgd-2^{67, 91}$, $Adh-1^{112, 116}$, Idh^{74} . У ели сибирской: $Got-1^{106}$, $Got-2^{00, 106}$, $Got-3^{109}$, $Lap-1^{00, 98, 103}$, $Lap-2^{107}$, $Skdh-1^{00, 79}$, $Skdh-2^{94}$, $Mdh-2^{72, 104}$, $Mdh-3^{62, 147}$,

 $Idh-2^{59,\,81,\,115}$, Gdh^{109} , $Pgm-1^{94}$, $Pgm-2^{97,\,102}$, $6-Pgd-2^{58}$. В выборках ели отсутствовали следующие редкие аллели: $Got-1^{86}$, $Got-2^{93}$, $Skdh-1^{112}$, $Mdh-3^{84}$, Fdh^{300} , $Pgi-2^{84,\,128}$. У пихты сибирской всего выявлено пять редких аллелей, в том числе три в исследуемых популяциях $Mdh-3^{78,\,131}$, Aco^{95} , аллели $Got-1^{93}$, $Got-2^{00}$ в них не обнаружены.

Предварительный анализ всех 15 выборок сосны обыкновенной показал достоверные различия между ними по частотам аллелей всех локусов (p < 0.0000), а при полокусном анализе — по восьми локусам: Mdh-3, Got-2, Skdh-1, Lap-2, 6Pgd-2, Pgm-1, Adh-1, Adh-2 (при сравнении ненарушенных рубкой участков — только по трем). Наиболее дифференцированы по частотам аллелей выборки со сплошных вырубок и контрольных участков в популяциях "Ачинск" ($\chi^2 = 57.26$, d.f. 22, p < 0.00006) и "М. Кемчуг" ($\chi^2 = 98.45$, d.f. 22, p < 0.00000), в меньшей степени и недостоверно в популяциях "Погорелка" ($\chi^2=34.91, \text{ d.f. } 24, p<0.069$) и "Б. Мурта" ($\chi^2=17.25, \text{ d.f. } 22, p<0.750$). Наиболее обедненная по аллельному разнообразию ферментов популяция "Б. Мурта" существенно отличалась от всех популяций при попарном сравнении по 2-8 в общем наборе локусов ($\chi^2 = 58.71 - 112.34$, d.f. 32-34, p < 0.0027-0.00000). Достоверное сокращение частоты встречаемости редких аллелей у подроста на вырубках по сравнению с местным контролем выявлено для вариантов ВР55-3 "Погорелка", ВР75-5 "Б. Мурта", СШР-1 "М. Кемчуг" и СШР-4 "Ачинск", т.е. на вырубках интенсивностью выше, чем "умеренно высокая" 30—40%, больше всего на сплошной вырубке "М. Кемчуг", где был полностью уничтожен почвенный покров с подростом (рис. 3). Достоверно также различались между собой два варианта выборочной рубки интенсивностью 45 и 55% ("Погорелка"). Отметим, что оба этих участка после рубки были пройдены низовым пожаром, но на втором был сильнее нарушен почвенный и напочвенный покров и оставлено недостаточное число семенных деревьев, неравномерно распределенных на площади. Наибольшие достоверные различия по частотам редких аллелей получены для всех выборок подроста с вырубок и для части с МК по сравнению с РК. Эти различия в целом характеризуют степень нарушенности популяций, подверженных разным видам антропогенной нагрузки в течение длительного периода времени (вырубкам, пожарам, рекреации). Достоверное сокращение генетического разнообразия выявлено также в культурах после СШР (рис. 3,a).

В трех популяциях ели сибирской выборки на вырубках также достоверно отличались от контрольных (МК, РК) по частоте всех нередких аллелей ($\chi^2 = 51.24-138.92$, d.f. 30, p < 0.0092-0.00000), в популяции "Б. Мурта" различия были недостоверными ($\chi^2 = 28.11-32.0$, d.f. 30, p < 0.37-0.56). Различия по числу редких аллелей (по критерию Фишера F) были достоверны во всех популяциях как относительно местного (p < 0.035-0.0023), так и регионального контроля (p < 0.0097-0.00002) (рис. 3, δ), также и по доле редких аллелей h_{μ} (p < 0.0026-0.0003). Не отличалась от местного контроля только выборка подроста, оставшегося от

предварительного возобновления на узком участке сплошной рубки СШР-1, примыкающем к стене леса (так как на остальной площади вырубки с удаленным почвенным покровом подроста не обнаружено).

В популяциях пихты сибирской различия между вырубками и контролем достоверны в относительных показателях, но невелики в численном выражении в виду низкого полиморфизма локусов и числа редких аллелей в выборках в целом (3 аллеля) (рис. 3,6), что отмечалось всеми исследователями вида ранее [26, 29, 45, 46].

ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из приведенного фактического материала, следствием интенсивных рубок является существенное сокращение доли редких аллелей в выборках подроста хвойных видов. В результате сравнения выборок из нарушенных наиболее интенсивными сплошными и выборочными (выше 45%) рубками популяций с мало нарушенными популяциями получены более низкие значения доли полиморфных локусов и аллельного разнообразия (доли редких аллелей): у сосны обыкновенной соответственно, на 9–12% (33–75% редких аллелей); у ели сибирской – на 12-30% (14-58% редких); у пихты сибирской – на 8-29% (50-100% редких). Не выявлено сокращения разнообразия изоферментов у сосны обыкновенной после выборочной рубки интенсивностью 45%, проведенной через десять лет после слабого низового пожара, стимулировавшего активное возобновление. Таким образом проведенное нами исследование в южной тайге Средней Сибири в целом подтверждает существенное влияние лесохозяйственной деятельности человека на генетическое разнообразие популяций хвойных видов, даже после однократного приема рубок, не рассматривая проблему лесопользования и обеднения генофондов древесных видов в историческом аспекте (в литературе отмечается неуклонное сокращение площади лесов России за последние 200-500 лет). Оно согласуется с выводами других авторов, установивших неполное воспроизводство генетического разнообразия в лесах после рубок вследствие фрагментации ареалов, сокращения численности популяций, искусственного восстановления и селекции [12–14, 32–40]. Причем даже проведение постепенной выборочной рубки и рубок ухода не гарантирует сохранения редких аллелей [35, 41, 421. В то же время, не во всех случаях обнаруживается влияние хозяйственной деятельности человека на генетическое разнообразие древесных растений [11, 43, 44], так как согласно перечисленным исследованиям оценки лесохозяйственной практики зависят от различий между объектами исследования (био-экологическими особенностями видов и истории генофондов разных

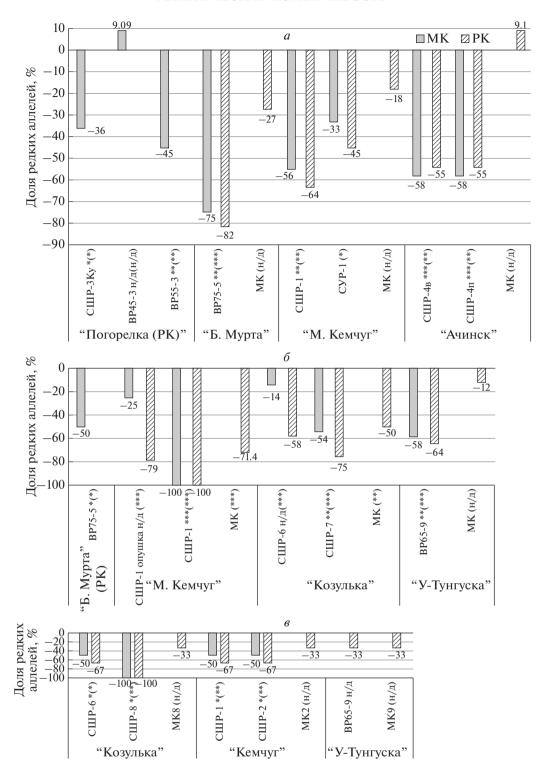


Рис. 3. Уменьшение числа редких аллелей (в %) на вырубках по сравнению с местным (МК) и региональным (РК) контролем; *, ***, *** соответствует $P \le 0.05$, 0.01, 0.001 уровням достоверности различий по критерию Фишера относительно МК (в скобках — относительно РК), н/д — недостоверно; в популяциях сосны обыкновенной — a, ели сибирской — b, пихты сибирской — b.

видов и их популяций, от выбора генетических маркеров); а также, согласно полученных нами данных, — от различий в размерах популяций,

площади вырубок, геометрической форме этой площади (квадрат — узкий прямоугольник), размерах окружающей рубку малонарушенной территории;

возможного воздействия пожаров до и после рубки, наличия факторов, препятствующих восстановлению лесов, либо способствующих ему (например уничтожение напочвенного покрова после рубки или проведение рубки в годы с высоким урожаем семян). В частности, меньшее сокращение числа редких аллелей наблюдалось на сплошных вырубках небольшой площади в популяциях сосны обыкновенной (СУР) и ели сибирской (СШР-6).

Поскольку на вырубках оставшиеся взрослые деревья характеризуются меньшим аллельным разнообразием по сравнению с подростом, то уменьшается число носителей редких аллелей репродуктивного возраста в целом и увеличивается время, необходимое для полноценного его воспроизводства до достижения подростом возраста, как минимум, 60-80 лет. Это повышает риски дальнейшего снижения разнообразия в связи с участившимися пожарами (часто антропогенного происхождения) в сосновых лесах, от которых в первую очередь гибнет подрост и сокрашением времени возраста рубки со 120 до 100, а теперь в ряде случаев до 80 лет. На вырубках увеличиваются различия между поколениями взрослых деревьев и подроста, а также между ценопопуляциями (или субпопуляциями) в пространстве по частоте встречаемости одноименных редких аллелей. Однако, как было показано выше, на вырубках могут сохраняться носители очень редких для популяции аллелей, поэтому после включения в анализ подроста сосны с вырубок их число в популяционных выборках увеличилось в популяциях "Погорелка" с 11 до 19, "М. Кемчуг" – с 9 до 12, "Ачинск" – с 12 до 15, в том числе, возможно за счет увеличения выборки с 30-60 до 90-150 особей. Поэтому для более надежного сохранения генетического разнообразия популяций хвойных видов желательно увеличить возраст рубки до 120-150 лет на участках, уже пройденных рубками.

Примечательно, что популяции пихты сибирской отличаются значительно меньшим полиморфизмом локусов, меньшей долей редких аллелей (7-10%) от их общего числа), у сосны обыкновенной и ели сибирской их, соответственно, 32— 40 и 16-26% от общего числа. У пихты сибирской ниже число эффективных мигрантов на поколение (Nm = 2.4) по сравнению с сосной и елью (Nm = 4.8-5.3). Если при этом сравнить одноименные ферментные системы у трех хвойных видов, можно также заметить в несколько раз большее число мономорфных локусов и целых ферментных систем v пихты сибирской (табл. 2). Например, у сосны обыкновенной мономорфны локусы *Mdh-1*, *Idh*, *Pgm-2*, *Sod-2*; у ели сибирской мономорфны *Mdh-1*, *6-Pgd-3*, *Sod-1*; у пихты сибирской мономорфны или мало изменчивы локусы *Pgm-1*, *6-Pgd-2*, *Skdh-2* и локусы ферментных систем Got, Mdh, Adh, Fe, Lap, Fdh, ldh, Pgi, Sod [29, 45, 46]. Такие низкие показатели генетической

изменчивости в целом не характерны для видов с широкими ареалами (как у пихты сибирской), но часто наблюдаются у видов с очень ограниченным распространением, эндемиков [17, 47]. Перечисленные особенности генетической изменчивости аллозимов в популяциях пихты сибирской подтверждают, что история вида может иметь не меньшее значение, чем его географическое распространение. Результаты исследования свидетельствуют о значительной утрате видом внутривидового аллельного разнообразия ферментных локусов относительно других видов пихты, особенно близкородственных видов пихты Abies sachalinensis (F. Schmidt) Mast и Abies nephrolepis (Trautv.) Maxim. (наиболее близких пихте сибирской, с генетическими дистанциями, соответствующими уровню подвидов [29]), а также относительно других хвойных видов, произрастающих в Северной Евразии. Это указывает на необходимость более подробного изучения генетической изменчивости вида на всем его ареале, особого подхода к анализу влияния лесопользования на популяции данного вида, использования других более изменчивых маркеров, а также разработки методов сохранения его генетического разнообразия и, возможно, восстановления утраченного разнообразия с использованием семян из неисследованных малонарушенных лесов северной тайги и горных территорий. Необходимы исследования по интродукции пихт сахалинской и белокорой и гибридизации с пихтой сибирской в ботсадах. Как отмечает С.А. Семерикова [29], с запада на восток – от южного и среднего Урала и Западной Сибири к Восточному Саяну и северному Уралу наблюдается увеличение генетической изменчивости в популяциях пихты сибирской, что объясняется контактами между популяциями с Северного Урала и юга Восточной Сибири в историческом прошлом. Отмеченная закономерность, на наш взгляд, также может быть следствием меньшей нарушенности лесов в районах Уральского севера и гор Восточной Сибири. Причем эта особенность зафиксирована не только для евразийских видов пихты, но и для видов пихты, произрастающих в Северной Америке [47]. Актуальность данной проблемы особенно высока в связи с фактами наибольшего среди других темнохвойных видов усыхания пихтовых лесов в России (10%) [48] и их большей чувствительности к изменениям условий среды [15], а также участием вида на заключительных стадиях восстановительно-возрастных сукцессий (более редких в условиях эксплуатации лесов).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из полученных нами данных на основе изоферментных маркеров, можно сделать следующие выводы относительно влияния рубок на генетическую изменчивость молодого поколения

деревьев в популяциях хвойных видов в южной тайге Средней Сибири. Установлено достоверное сокращение показателей генетической изменчивости у подроста хвойных видов после рубок умеренно высокой и высокой интенсивности (выше 30–40%), в первую очередь снижение частоты встречаемости редких аллелей в выборках. Наибольший негативный эффект, в этой связи, наблюдался после сплошных широколесосечных рубок на большой площади и особенно на участках с полностью удаленным (вывезенным) напочвенным и почвенным покровом.

Результаты исследования позволяют сделать вывод о большей устойчивости генофондов популяций светлохвойной сосны обыкновенной к повреждающим воздействиям (вырубкам невысокой интенсивности и низовым пожарам) по сравнению с темнохвойными видами. О существенной нарушенности еловых лесов южной тайги в Средней Сибири могут свидетельствовать достоверно более низкие оценки генетического разнообразия в выборках местных контролей по сравнению с региональным. Отмечено очень низкое аллельное разнообразие изоферментных локусов у пихты сибирской, на что обращали внимание и другие исследователи. Наиболее вероятной причиной этого феномена на наш взгляд является не естественная (изначальная) особенность вида, а утрата им значительной части внутривидового аллельного разнообразия ферментных локусов относительно других видов пихты в прошлом, особенно близкородственных видов (возможно, подвидов пихты сибирской) пихты сахалинской и пихты белокорой, а также относительно других хвойных видов, произрастающих в Сибири. Чтобы разобраться в этом вопросе необходимо более подробное изучение генетической изменчивости вида на всем его ареале для разработки способов сохранения (или восстановления) генетического разнообразия вида.

Высокие показатели разнообразия у подроста сосны обыкновенной после выборочной рубки "умеренно высокой" интенсивности (30-40%) позволяют предварительно рекомендовать придерживаться этой предельной величины вырубки (и ниже). Та же величина приводится по результатам исследования влияния прореживающих рубок интенсивностью менее 30% в сосняках на показатели генетического разнообразия сосны [49]. Из сплошных рубок, на наш взгляд, наиболее предпочтительны узколесосечные рубки полосами шириной 25-50 м (около 30 м при использовании харвестера) и рубки на небольшой плошади. Необходимо отказаться от сплошных вырубок площадью свыше 20 га и желательно - от постепенных "равномерно-выборочных" рубок, при которых лесозаготовители несколько раз нарушают почвенно-травяной покров с подростом, хотя этот способ в настоящее время считается щадящим. На наш взгляд более предпочтительны однократные

выборочные рубки, комбинированные со сплошными узколесосечными. Мы предлагаем на определенной площади спелых насаждений выделять небольшие участки под сплошную рубку, суммарная площадь которых будет соответствовать величине выборочной рубки (20-30%), либо немного большей интенсивности (30–40%), но с условием оставления достаточного числа групп семенных деревьев [50]. Следующую рубку в половине оставшихся нетронутыми спелых насаждений можно проводить не ранее формирования взрослого древостоя на участках, пройденных первой рубкой. Следствием такого лесопользования будет формирование характерной для восточносибирских популяций сосны обыкновенной группово-разновозрастной структуры древостоев (в данном случае трех преобладающих возрастов).

После установления пространственной популяционной структуры хвойных и в условиях высокой интенсивности эксплуатации естественных лесов для сохранения их генетического разнообразия желательно, на наш взгляд, выделять генетические резерваты во всех популяциях, особенно на границах ареалов видов. Однако по мнению Ф.Д. Аврова [16] они не только не решат проблему сохранения генофондов, но и усугубят ее, т.к. границы популяций нестабильны и для сохранения единства генофонда нужна непрерывная изменчивость через множество переходных форм, с чем мы согласны. Такого же мнения придерживаются и другие исследователи [52, 53]. Имеются также определенные проблемы поддержания генетических резерватов в нормальном состоянии [54], поэтому ввиду нерешенности данной проблемы предварительно можно рекомендовать создание системы временных (динамичных в пространстве) генетических резерватов (ГР), особенно в окрестностях крупных населенных пунктов, на расстоянии не более 100-150 км друг от друга на основе существующих естественных популяций хвойных видов. При такой широкой их системе достаточно будет установить запрет на рубки внутри ГР, своевременного проведения рубок обновления и переформирования на площади по периметру вокруг ГР (в три приема узкими лесосеками), а после формирования полноценных взрослых насаждений в буферной зоне провести аналогичную рубку внутри ГР.

Работа выполнена в рамках бюджетного проекта ФГБНУ ЗСО ИЛ СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН (проект № 0356-2019-0024) и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда науки в рамках научного проекта № 18-44-240002 "Изучение генетического разнообразия популяций основных лесообразующих хвойных видов в при-

городных лесах крупных промышленных центров Сибири".

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. *Исаев А.С., Коровин Г.Н.* Лес как национальное достояние России // Лесоведение. 2013. № 5. С. 5—12. https://doi.org/10.1134/S1995425513070056
- 2. *Побединский А.В.* Рубки и возобновление в таежных лесах СССР. М.: Лесная промышленность, 1973, 200 с.
- 3. *Бузыкин А.И.*, *Пшеничникова Л.С.* Ресурсно-экологический потенциал лесов Красноярского края // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 327–332.
- Алтухов Ю.П. Динамика генофондов при антропогенных воздействиях // Вестник ВОГиС. 2004. Т. 8. № 2. С. 40–59.
- 5. Fussi B., Westergren M., Aravanopoulos F. et al. Forest genetic monitoring: an overview of concepts and definitions // Envir. Monit. Assess. 2016. 188: 493. 12 p. https://doi.org/10.1007/s10661-016-5489-7
- Мамаев С.А., Семериков Л.Ф., Махнёв А.К. О популяционном подходе в лесоводстве // Лесоведение. 1988. № 1. С. 3—9.
- 7. *Ирошников А.И.*, *Мамаев С.А.*, *Некрасов В.И.* Генетический фонд лесных древесных пород в СССР (дифференциация, использование, охрана, мониторинг) // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: Матер. междунар. симпоз. (25—30 сент. 1989 г., Воронеж). М.: ЦНИИЛГиС, 1989. С. 9—16.
- 8. *Алтухов Ю.П.* Внутривидовое генетическое разнообразие: мониторинг и принципы сохранения // Генетика. 1995. Т. 31. № 10. С. 1331—1357.
- 9. Гончаренко Г.Г., Дробышевская В.В., Силин А.Е. и др. Генетические ресурсы сосен России и сопредельных государств // Докл. РАН. 1996. Т. 346. № 3. С. 419—423.
- Авров Ф.Д. Генетическая устойчивость лесов // Лесное хоз-во. 2001. № 3. С. 46–47.
- 11. *Милютин Л.И*. Генетико-эволюционные основы устойчивости лесных экосистем // Лесоведение. 2003. № 1. С. 16-20.
- 12. Политов Д.В. Генетика популяций и эволюционные взаимоотношения видов сосновых (сем. Pinaceae) Северной Евразии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, 2007. 47 с.
- 13. Видякин А.И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкно-

- венной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореал. зоны. 2007. № 2–3. С. 159–166.
- 14. *Тараканов В.В.* Достижения и ошибки в области сохранения и рационального использования лесных генетических ресурсов Сибири // Лесное хоз-во. 2009. № 5. С. 10—12.
- 15. *Тихонова И.В., Корец М.А.* Изучение адаптивной нормы реакции популяций основных лесообразующих видов хвойных в Средней Сибири на основе косвенных данных // Журн. общей биологии. 2019. Т. 80. № 1. С. 68–80. https://doi.org/10.1134/S0044459619010068
- 16. Авров Ф.Д. Эколого-генетические основы устойчивости популяций и плантационного выращивания лиственницы в Сибири: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Красноярск: Ин-т экологии природных комплексов, 1998. 36 с.
- 17. *Hamrick J.L., Godt M.J.W.* Allozyme diversity in plant species // Plant Population Genetics, Breeding and Genetic Resources. Sunderland. Mass: Sinauer, 1990. P. 43–63.
- 18. *Животовский Л.А.* Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- 19. *Кравченко А.Н., Ларионова А.Я., Экарт А.К.* Генетический полиморфизм популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в азиатской части ареала // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2013. № 2. С. 74—95.
- 20. Экарт А.К., Ларионова А.Я., Зацепина К.Г. и др. Генетическое разнообразие и дифференциация сосны обыкновенной в Южной Сибири и Монголии // Сиб. экол. журн. 2014. № 1. С. 69—78. https://doi.org/10.1134/S1995425514010041
- 21. *Gorelick N., Hancher M., Dixonet et al.* Google Earth Engine: Planetary-scale geospatial analysis for everyone // Remote Sensing of Environment. 2017. V. 202. P. 18–27. https://earthengine.google.com/timelapse/.
- 22. *Nei M.* Genetic distance between populations // Am. Naturalist. 1972. V. 106. P. 283–292.
- 23. *Peakall R., Smouse P.E.* GENALEX 6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. 2006. № 6. P. 288–295. https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x
- 24. *Rousset F.* Genepop'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux // Mol. Ecol. Res. 2008. V. 8. № 1. P. 103–106. https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x
- 25. *Хедрик* Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 592 с.
- 26. Ларионова А.Я., Кравченко А.Н., Экарт А.К., Орешкова Н.В. Генетическое разнообразие и дифференциация популяций лесообразующих видов хвойных в Средней Сибири // Хвойные бореал. зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 235–242.
- Поменко В.В. Полиморфизм изоферментов и филогенетические взаимоотношения хвойных видов Дальнего Востока России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2004. 38 с.
- 28. *Krutovskii K.V., Bergmann F.* Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway *Picea abies* (L.) Karst. and Siberian *Picea obovate* Ledeb.

- spruce species studied by isozyme loci // Heredity. 1995. V. 74. P. 464–480. https://doi.org/10.1038/hdy.1995.67
- 29. Семерикова С.А. Популяционно-таксономическая структура видов пихт (Abies Mill., Pinaceae) северовостока Евразии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2008. 24 с.
- 30. *Санников С.Н., Петрова И.В.* Филогеногеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2012. № 4. C. 252—260. https://doi.org/10.1134/S1067413612040145
- 31. Тихонова И.В., Семериков В.Л., Шишикин А.С., Тараканов В.В. О необходимости особого режима хозяйствования и охраны в рефугиумных (реликтовых) популяциях видов хвойных в Сибири // Лесное хоз-во. 2011. № 3. С. 41—42.
- 32. *Ledig F. T.* Human impacts on genetic diversity in forest ecosystems // Oikos. 1992. V. 63. P. 87–108. https://doi.org/10.2307/3545518
- 33. *Young A., Boyle T., Brown T.* The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants // Trends Ecol. Evol. 1996. V. 11. P. 413–418. https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8
- 34. Buchert G.P., Rajora O.P., Hood J.V., Dancik B.P. Effects of harvesting on genetic diversity in old-growth eastern white pine (*Pinus strobes* L.) in Ontario, Canada // Conserv. Biol. 1997. № 11. P. 747—758. https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96074.x
- 35. Adams W.T., Zuo J., J Shimizu.Y., Tappeiner J.C. Impact of alternative regeneration methods on genetic diversity in coastal Douglas-Air[c1] // For. Sci. 1998. V. 44. № 3. P. 390–396.
- 36. *Rajora O.P.* Genetic biodiversity impacts of silvicultural practices and phenotypic selection in white spruce // Theor. Appl. Genet. 1999. V. 99. P. 954–961. https://doi.org/10.1007/s001220051402
- 37. *Lise Y., Kaya Z., Isik F. et al.* The impact of overexploitation on the genetic structure of Turkish red pine (*Pinus brutia* Ten.) populations determined by RAPD markers // Silva Fenn. 2007. V. 41. P. 211–220.
- 38. Marquard P.E., Echt C.S., Epperson B.K., Pubanz D.M. Genetic structure, diversity, and inbreeding of eastern white pine under different management conditions // Can. J. For. Res. 2007. V. 37. P. 2652–2662. https://doi.org/10.1139/X07-114
- 39. *Падутов В.Е., Хотылева Л.В., Баранов О.Ю., Ивановская С.И.* Генетические эффекты трансформации лесных экосистем // Экол. генетика. 2008. Т. 6. № 1. С. 3—11.
- 40. *Ortego J., Bonal R.L., Munoz A.* Genetic consequences of habitat fragmentation in long-lived tree species: The case of the Mediterranean Holm Oak (*Quercus ilex* L.) // Heredity. 2010. V. 101. P. 717—726. https://doi.org/10.1093/jhered/esq081
- 41. *Nale D.B.* Genetic implications of shelterwood regeneration of Douglas-fir in southwest Oregon // For. Sci. 1985. V. 31. № 4. P. 995–1005.
- 42. *El-Kassaby Y.A.*, *Benowicz A*. Effects of commercial thinning on genetic, plant species and structural diversity in second-growth Douglas-fir (*Pseudotsuga men-*

- *ziesii* (Mirb.) Franco) stands // For. Genet. 2000. V. 7. P. 193–203.
- 43. *Ильинов А.А.*, *Политов Д.В.*, *Раевский Б.В.* Влияние способов лесовозобновления на генетическую структуру популяций ели финской *Picea* × *fennica* (Regel) Kom // Уч. зап. Петрозаводского гос. ун-та. 2010. Т. 109. № 4. С. 50—55.
- 44. *Ratnam W., Rajora Om P., Finkeldey R. et al.* Genetic effects of forest management practices: Global synthesis and perspectives // For. Ecol. and Manag. 2014. 14 p. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.008
- 45. *Ларионова А.Я.*, *Экарт А.К.* Генетическая структура и дифференциация разновысотных популяций пихты сибирской в Западном Саяне // Экол. генетика. 2005. Т. 3. № 2. С. 22–27.
- 46. *Ларионова А.Я.*, *Экарт А.К.* Генетическая структура и дифференциация популяций пихты сибирской в Томской области // Вестн. Томского гос. ун-та. 2012. № 354. С. 187—191.
- 47. *Aguirre-Planter E., Glenn G.R., Eguiarte L.E.* Low levels of genetic variation within and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala // Am. J. Bot. 2000. V. 87. № 3. P. 362–371. https://doi.org/10.2307/2656632
- 48. Замолодчиков Д.Г. Оценка климатогенных изменений разнообразия древесных пород по данным учетов лесного фонда // Успехи совр. биологии. 2011. Т. 131. № 4. С. 382—392.
- 49. *Danusevicius D., Kerpauskaite V., Kavaliauskas D. et al.* The effect of tending and commercial thinning on the genetic diversity of Scots pine stands // Europ. J. For. Res. 2016. V. 135. P. 1159–1174. https://doi.org/10.1007/s10342-016-1002-7
- 50. *Санников С.Н., Санников Д.С.* Система рубок и возобновления сосновых лесов на эколого-геногеографической основе // Сибирский лесн. журн. 2015. № 6. С. 3–16. https://doi.org/10.15372/SJFS20150601
- 51. Rajora O.P., Rahman M.H., Buchert G.P., Dancik B.P. Microsatellite DNA analysis of genetic effects of harvesting in old-growth eastern white pine (*Pinus strobus*) in Ontario // Mol. Ecol. 2000. V. 9. P. 339–348. https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00886.x
- 52. *Amundson R*. The Changing Role of the Embryo in Evolutionary thought Roots of Evo—Devo. Cambridge, New York: Cambridge Univer. Press, 2005. 280 p. https://doi.org/10.1017/CBO9781139164856
- 53. Wagner G.P. The developmental genetics of homology // Nat. Rev. Genet. 2007. V. 8. P. 473–479. https://doi.org/10.1038/nrg2099
- 54. Тараканов В.В., Дубовик Д.С., Роговцев Р.В. и др. Состояние и перспективы развития генетико-селекционного комплекса хвойных пород в Сибири (на примере Новосибирской области) // Вестн. Поволжского гос. технол. ун-та. Сер. Лес. Экол. Природопольз. 2019. № 3(43). С. 5—24. https://doi.org/10.25686/2306-2827.2019.3.5

Genetic Variability in the Populations of *Pinus sylvestris, Picea obovata, Abies sibirica*, and in Cuttings in the Southern Taiga of Central Siberia

I. V. Tikhonova^{a, *}, A. K. Ekart^b, A. N. Kravchenko^b, and N. A. Tikhonova^b

^aWest-Siberian Department of the Sukachev Institute of Forest, Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, 630082 Russia
^bSukachev Institute of Forest Krasnoyarsk Science Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, 660036 Russia
*e-mail: selection@ksc.krasn.ru

We studied the variability of polymorphic isozyme loci in 1180 individuals of undergrowth in 4 populations of Scots pine (Pinus sylvestris L.), Siberian spruce (Picea obovata Ledeb.) and Siberian fir (Abies sibirica Ledeb.), growing in the southern taiga of Central Siberia, on the sites passed by logging of different intensities and in the control. In total, 15 samples of Scots pine, 13 samples of Siberian spruce, and 16 samples of Siberian fir were studied within the populations. A comparative analysis of the data confirms a significant reduction in genetic diversity of young generation of trees of three coniferous species (by 8-30% in the number of alleles and the level of polymorphism of loci, by 14-75% in the number of rare alleles) in the place of clear large-scale cuttings and selective cuttings of high intensity. It was noted that the gene pools of populations of dark coniferous species are more sensitive to anthropogenic impacts compared with light coniferous (Scots pine). Features of the genetic variation of allozymes in Siberian fir populations indicate a significant loss by the species of the intraspecific allelic diversity of the enzyme loci, therefore it is necessary to use another markers and approach to the analysis of the impact of forest management on the population of this species as well as greater care for the conservation of its genetic diversity. Of the used indicators of genetic variation the most informative for the genetic monitoring of coniferous forests are rare alleles of polymorphic loci in general, and especially rare alleles of loci characterized by a low level of polymorphism. Of the used indicators of genetic variability, the most informative for the purposes of genetic monitoring of coniferous forests are rare alleles of polymorphic loci in general, and especially alleles of low polymorphic loci.

Keywords: genetic diversity, coniferous species, clear and selective felling, southern taiga.