

УДК 575.174.015.3:582.475.2

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА РАВНИННЫХ И ГОРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ (*ABIES SIBIRICA* LEDEB.)

А. К. Экарт, А. Я. Ларионова

Институт леса им. В. Н. Сукачева, СО РАН, г. Красноярск
E-mail: ekart@pochta.ru

На основании анализа 20 локусов, кодирующих аллозимное разнообразие 11 ферментов (MDH, SKDH, 6-PGD, IDH, PEPCK, GOT, LAP, PGI, PGM, FE, GDH) получены данные о генетической изменчивости, структуре и степени дифференциации равнинных и горных популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в Средней Сибири. Показано, что горные популяции пихты из Восточного и Западного Саяна характеризуются более высокими значениями гетерозиготности по сравнению с равнинными популяциями из Красноярского Приангарья и Причудымья и отличаются от них по генетической структуре.

Ключевые слова: пихта сибирская, равнинные и горные популяции, генетическое разнообразие, структура, дифференциация, локус, аллель.

ВВЕДЕНИЕ

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) является наиболее распространенным видом рода *Abies*. Протяженность ее ареала с востока на запад составляет более 5000 км, а с юга на север – 2000 км (Крылов и др., 1986). Северная граница ареала этого вида начинается от северной Двины (устье р. Вага) и идет на восток, немного поднимаясь и опускаясь по широте, до 80° в. д. Отсюда граница довольно плавно поднимается к северу, уходит за Полярный круг и, не доходя г. Игарки (67° с. ш.), опускается до Туруханска, а восточнее постепенно перемещается еще южнее и тянется к верховьям Алдана, достигая восточного предела своего распространения (126° с. ш.). Восточная граница ареала протягивается через Алданское нагорье, Становой хребет, достигает государственной границы и уходит в Монголию, где встречается лишь на хр. Хэнтей. Южная граница идет по хр. Хамар-Дабан, Западному и Восточному Саяну, хребтам северо-восточной Тувы, Южному Алтаю и Восточно-Казахстанской области. На Южном Алтае граница ареала круто поворачивает на север и тянется почти до Томска, откуда поворачивает на запад, пересекает Иртыш, Ишим и Тобол (в их нижнем течении) и примерно на той же широте достигает Уральского хребта, по которому резко опускается на юг, к верховьям Урала и Белой. Отсюда граница поворачивает на северо-запад, пересекая выше устья Вятки рр. Белая и Кама, проходит севернее Волги до низовьев Ваги, откуда начинается северная граница ареала (Ма-

ценко, 1964; Шиманюк, 1974; Каппер, 1986; Крылов и др., 1986).

На огромном пространстве, охватывающем почти всю центральную часть северной Евразии, пихта сибирская – один из важнейших лесообразующих видов темнохвойного пояса тайги, однако она редко образует чистые древостои. Обычно вместе с ней произрастают ель сибирская, кедр сибирский, а также береза и осина (Каппер, 1986; Фалалеев, 1982). Основные площади пихтовых насаждений сосредоточены в Западной Сибири. За Енисеем, особенно к востоку от Байкала, пихта сибирская становится более редкой. В значительной части своего ареала она растет на равнине – южнее распространения вечной мерзлоты. В горы поднимается нередко до верхней границы леса (1200–2000 м н. у. м.), образуя значительную часть горной тайги Саян, Кузнецкого Алатау, Горной Шории, Северо-Восточного и Западного Алтая, Салаира (Маценко, 1964; Бобров, 1978). Среди равнинной тайги наибольшие площади пихтачей приходится на Томскую, Тюменскую области и Республику Коми.

Несмотря на широкое географическое распространение, большую экологическую и ресурсную значимость, генетический полиморфизм пихты сибирской изучен недостаточно. Проведенные до настоящего времени исследования не охватывают весь ареал этого вида (Гончаренко, Падутов, 1995; Гончаренко и др., 1998; Семерикова, 2005; Семериков, Семерикова, 2005). Так, практически отсутствуют сведения о генетическом разнообразии, структуре и дифференциации популяций пихты сибирской в Средней Сибири и других рай-

онах ее естественного распространения. Кроме того, имеющиеся в литературе данные касаются в основном вопросов генного разнообразия и географической дифференциации популяций в исследованных частях ареала этого вида (Семери́кова, 2005; Семери́ков, Семери́кова, 2005), его таксономических и филогенетических взаимоотношений с другими видами пихт (Гончаренко, Падутов, 1995; Гончаренко и др., 1998). Изучены генетическая структура, подразделенность и степень дифференциации пихты сибирской, произрастающей в разных высотных поясах Западного Саяна, характеризующихся контрастностью экологических условий (Ларионова, Экарт, 2005). Показано, что наиболее значительные различия в генетической структуре наблюдаются между высокогорной и низкогорной популяциями, удаленными друг от друга по градиенту высоты более чем на 1000 м. Сравнительный анализ равнинных и горных популяций пихты сибирской ранее не проводился.

Целью данной работы явилось изучение уровня генетического разнообразия, структуры и степени дифференциации популяций пихты сибирской, произрастающей на равнинных и горных территориях Средней Сибири.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В исследование включены две равнинные и три горные популяции пихты сибирской. Равнинные популяции представлены насаждениями, расположенными в западной равнинной части Средней Сибири: в Красноярском Приангарье (енисейская) и в Причудьмье (тютетская), а горные – насаждениями из Западного и Восточного Саяна. Географическое положение и характеристика этих популяций приведены в табл. 1.

Исследование проводилось методом электрофоретического анализа ферментов. Материалом для исследования послужили вегетативные поч-

ки, собранные с отдельных деревьев. В енисейской популяции в анализ включено 20 деревьев, в остальных популяциях – по 30 деревьев. 5–10 почек с каждого дерева растирали в 50 мкл экстрагирующего буфера 0,05М трис-НСl pH 7,7, в который были добавлены β-меркаптоэтанол до концентрации 0,05%, трилон Б до концентрации 0,02%, дитиотрейтол до концентрации 0,06% и поливинилпироллидон до концентрации 3%. Полученные экстракты разделяли методом горизонтального электрофореза в 13%-ном крахмальном геле в трех буферных системах: I – морфолин-цитратной, pH 7,0 (Clayton, Tretiak, 1972); II – трис-цитратной, pH 8,5 / гидроокись лития-боратной, pH 8,1 (Ridgway et al., 1970); III – трис-ЭДТА-боратной, pH 8,6 (Корочкин и др., 1977). Составы гелевых и электродных буферов не отличались от рекомендуемых. Условия разделения экстрактов во всех буферных системах были одинаковыми: 6 ч при силе тока 40 мА и напряжении 170 В. В табл. 2 приведены включенные в анализ ферменты, их сокращенное обозначение и классификационные номера, а также буферные системы, в которых разделялись эти ферменты.

Гистохимическое окрашивание ферментов после электрофоретического разделения проводилось по стандартным прописям с некоторыми модификациями (Brewer, 1970; Vallejos, 1983; Гончаренко, Падутов, 1988; Manchenco, 1994; и др.).

Для обозначения ферментов использовались наиболее часто употребляемые в литературе названия, записываемые в сокращенном виде прописными латинскими буквами. Локусы, кодирующие эти ферменты, обозначали теми же буквами, но строчными, кроме первой, которая остается без изменения. Обозначение аллелей проводилось по утвердившейся номенклатуре С. Пракаша (Prakash et al., 1969). Наиболее часто встречающийся аллель локуса получал цифровой символ 1.00, остальным аллелям номера присваивались в соответствии с их электрофоретической подвижностью

Таблица 1. Географическое положение и характеристика исследованных популяций пихты сибирской
Table 1. The Siberian fir population area and its description

Популяция	Местоположение	Географические координаты	Высота н. у. м., м	Тип леса, состав древостоя
Енисейская	Красноярское Приангарье, Енисейский район, окр. д. Ялань	58°21'с. ш. 91°49'в. д.	100	Осоково-разнотравный, 6П2Е1Ос1Б
Тютетская	Причудьмье, Тютетский район, окр. д. Зареченка	56°35'с. ш. 89°10'в. д.	200	Разнотравный, 6П2Ос1Б1К
Западный Саян, среднегорье	Западный Саян, 595-й км автодороги «Енисей», Ермаковский район	53°00'с. ш. 93°13'в. д.	1000	Крупнотравный, 8П2К
Западный Саян, высокогорье	Западный Саян, окр. Ойского озера, Ермаковский район	52°50'с. ш. 93°15'в. д.	1500	Крупнотравный субальпийский, 6П4К
Восточный Саян, среднегорье	Восточный Саян, окр. г. Дивногорска	55°57'с. ш. 92°13'в. д.	640	Разнотравный, 9П1Ос

Таблица 2. Ферменты и буферные системы, используемые для их электрофоретического разделения

Table 2. Enzymes and buffer systems used for their electrophoretic division

Фермент	Аббревиатура	К.Ф.	Буферная система
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37	I
Шикиматдегидрогеназа	SKDH	1.1.1.25	I
6-фосфоглюконатдегидрогеназа	6-PGD	1.1.1.44	I
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42	I
Фосфоенолпируваткарбоксилаза	PEPCase	4.1.1.31	I
Глутаматоксалоацетаттрансаминаза	GOT	2.6.1.1.	II
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1	II
Фосфоглюкоизомераз	PGI	5.3.1.9	II
Фосфоглюкомутаза	PGM	2.7.5.1	III
Флуоресцентная эстераза	FE	3.1.1.1	III
Глутаматдегидрогеназа	GDH	1.4.1.2	III

относительно аллеля 1.00. Локусы нумеровались в порядке уменьшения электрофоретической подвижности кодируемых ими зон ферментов.

На основании выявленных при гистохимическом окрашивании ферментов аллозимных фенотипов устанавливались соответствующие им генотипы и рассчитывались частоты аллелей по каждому из проанализированных локусов. Для определения уровня генетического разнообразия использовались общепринятые в генетико-популяционных исследованиях показатели: процент полиморфных локусов при 95%-ном (P_{95}) и 99%-ном (P_{99}) критериях полиморфности, среднее число аллелей на locus (A), средняя наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготности (Айала, 1984). Количественная оценка степени генетических различий между популяциями производилась с помощью генетического расстояния D (Nei, 1972). Для вычисления показателей использовались пакеты компьютерных программ POPGEN 1.32 (Yeh et al., 1999) и BIOSYS 1 (Swofford, Selander, 1981).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе электрофоретического анализа 11 ферментов в равнинных и горных популяциях пихты сибирской из Средней Сибири выявлено 27 аллозимных вариантов, находящихся под контролем 20 локусов. Полностью мономорфными во всех исследованных популяциях пихты оказались локусы: *Gdh*, *Lap-1*, *Lap-2*, *Mdh-1*, *Mdh-2*, *Mdh-4*, *Pgi-1*, *Pgi-2*, *Pgm-1*, *Pepca*, *Fe-3*, *Idh-1*, *Idh-2*, *6-Pgd-2*, *Got-2*. Остальные локусы (*Got-1*, *Mdh-3*, *Pgm-2*, *Skdh-1*, *6-Pgd-1*) обнаруживают изменчивость хотя бы в одной из популяций. Три локуса (*Got-1*, *Skdh-1*, *6-Pgd-1*) диаллельны, т. е. представлены в популяциях двумя аллелями. Два локуса (*Mdh-3*, *Pgm-2*) имеют по три аллеля. Аллельные частоты и значения наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности полиморфных локусов в каждой из проанализированных популяций пихты сибирской представлены в табл. 3.

Наиболее высокий уровень полиморфизма среди полиморфных локусов обнаруживают локусы *Pgm-2* и *6-Pgd-1*. В каждой из исследованных популяций пихты сибирской достаточно хорошо представлены все выявленные в этих локусах аллели. Средние значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности локусов превышают 30%. Лocus *Skdh-1* характеризуется средним уровнем изменчивости.

Наблюдаемая гетерозиготность варьирует от 6,7 до 33,3%, ожидаемая – от 6,5 до 36,4%, составляя в среднем соответственно 19,7 и 22%. Локусы *Mdh-3* и *Got-1* относятся к слабополиморфным. У них самые низкие значения гетерозиготности, в среднем менее 1%.

Из данных табл. 3 видно, что 9 из 12 аллелей, выявленных в полиморфных локусах, являются общими для всех включенных в исследование популяций пихты сибирской. Аллель *Mdh-3*^{0.78} отсутствует лишь в одной популяции, аллель *Mdh-3*^{1.31} – в трех популяциях. Наиболее редко встречается аллель *Got-1*^{0.93}, он обнаруживается только в одной популяции – енисейской и то с очень низкой частотой (2,5%). Анализ аллельных частот показал, что почти во всех популяциях в каждом локусе преобладает общий аллель 1.00. Исключение составляет лишь высокогорная популяция Западного Саяна, у которой в одном из локусов, *Pgm-2*, наиболее высокую частоту встречаемости имеет не аллель *Pgm-2*^{1.00}, а другой аллель – *Pgm-2*^{0.95}.

Наличие сходной генетической структуры, однако, не означает, что исследованные популяции пихты сибирской практически идентичны. Существенные различия между популяциями наблюдаются как по составу аллелей, так и по частотам их встречаемости, которые для некоторых аллелей достигают 20% и более. Так, например, частота аллеля *Skdh-1*^{0.94} в равнинной популяции пихты из Причудымья (тюхтетская) составляет всего 3,3%, в то время как в популяциях, расположенных в среднегорьях Восточного и Западного Саяна, его частота увеличивается соответственно до 21,7 и 23,3%. Альтернативный аллель, *Skdh-1*^{1.00}, наоборот, более высокую частоту встречаемости имеет в равнинных популяциях пихты. Заметно повышена в горных популяциях и частота аллеля *6-Pgd-1*^{0.92}.

На основе аллельных частот всех 20 проанализированных нами локусов (включая и мономорфные) были рассчитаны значения основных пока-

Таблица 3. Частоты аллелей и значения наблюдаемой (H_o) и ожидаемой (H_e) гетерозиготности полиморфных локусов в популяциях пихты сибирскойTable 3. Allele frequencies and values of observed (H_o) and expected (H_e) heterozygosities at polymorphic loci in populations of Siberian fir

Локус	Аллель	Популяции				
		Равнинные		Горные		
		Енисейская	Тюхтетская	Западный Саян		Восточный Саян, среднегорье
				среднегорье	высокогорье	
Pgm-2	1,14	0,125	0,317	0,117	0,183	0,217
	1,00	0,625	0,483	0,467	0,350	0,517
	0,95	0,250	0,200	0,416	0,467	0,266
	H_o	0,600	0,433	0,567	0,733	0,467
	H_e	0,545	0,637	0,605	0,637	0,625
	N	20	30	30	30	30
Skdh-1	1,00	0,925	0,967	0,767	0,900	0,783
	0,94	0,075	0,033	0,233	0,100	0,217
	H_o	0,150	0,067	0,333	0,133	0,300
	H_e	0,142	0,065	0,364	0,183	0,345
	N	20	30	30	30	30
6-Pgd-1	1,00	0,875	0,867	0,817	0,733	0,683
	0,92	0,125	0,133	0,183	0,267	0,317
	H_o	0,150	0,267	0,300	0,400	0,300
	H_e	0,224	0,235	0,304	0,398	0,440
	N	20	30	30	30	30
Got-1	1,00	0,975	1,0	1,0	1,0	1,0
	0,93	0,025	–	–	–	–
	H_o	0,050	0,0	0,0	0,0	0,0
	H_e	0,050	0,0	0,0	0,0	0,0
	N	20	30	30	30	30
Mdh-3	1,31	0,025	–	–	0,067	–
	1,00	0,975	0,983	0,950	0,883	0,983
	0,78	–	0,017	0,050	0,050	0,017
	H_o	0,050	0,033	0,133	0,200	0,033
	H_e	0,050	0,033	0,128	0,216	0,033
	N	20	30	30	30	30

Примечание. N – количество проанализированных деревьев.

зателей генетической изменчивости для каждой из изученных популяций пихты (табл. 4). Из данных табл. 4 видно, что значения всех параметров, использованных нами для оценки уровня генетического разнообразия, варьируют в разных популяциях. Доля полиморфных локусов при 95%-ном критерии (P_{95}) колеблется от 10 до 20%, при 99%-ном критерии (P_{99}) – от 20 до 25%, среднее число аллелей на локус (A) – от 1,25 до 1,30. Наиболее значительно варьируют в популяциях наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготности: соответственно от 0,040 до 0,073 и от 0,049 до 0,072. Обнаружено, что горные популяции пихты сибирской имеют более высокие по сравнению с равнинными популяциями значения как ожидаемой, так и наблюдаемой гетерозиготности (соответственно $H_o = 0,0650$, $H_e = 0,0720$ и $H_o = 0,0440$, $H_e = 0,0496$). В целом в исследованных в Средней Сибири популяциях пихты сибирской в полиморфном состоянии находится лишь 25% проанализированных локусов, а каждое дерево гетерозигот-

но в среднем по 5,75% своих генов. Ожидаемая гетерозиготность несколько выше – 6,51%.

Установленные нами значения основных показателей генетической изменчивости свидетельствуют о невысоком уровне генетического разнообразия пихты сибирской. Аналогичные результаты были получены С. А. Семериковой (Семерикова, 2005) при исследовании 24 популяций этого вида из других частей ареала. Низкие уровни генетического полиморфизма установлены также у некоторых североамериканских (Aguirre-Planter et al., 2000) и дальневосточных видов пихт (Гончаренко и др., 1998).

С помощью F-статистик Райта (Guries, Ledig, 1982), отражающих инбридинг особи относительно популяции (F_{is}), инбридинг особи относительно вида (F_{it}) и инбридинг популяции относительно вида (F_{st}), установлено, что произрастающая в регионе пихта сибирская испытывает недостаток гетерозиготных генотипов. В среднем каждая особь пихты из совокупной выборки популяций

Таблица 4. Параметры генетической изменчивости исследованных популяций пихты сибирской (в скобках даны стандартные отклонения)

Table 4. Genetic variability parameters established for Siberian fir populations (standard deviations are given in parentheses)

Популяции	N	P ₉₅ , %	P ₉₉ , %	A	H _o	H _e
Равнинные						
Енисейская	20	15,00	25,00	1,3000 (0,5712)	0,0500 (0,1376)	0,0506 (0,1300)
Тюхтетская	30	10,00	20,00	1,2500 (0,5501)	0,0400 (0,1106)	0,0485 (0,1485)
Среднее	25	15,00	25,00	1,3500 (0,6708)	0,0440 (0,1196)	0,0496 (0,1422)
Горные						
Западный Саян, среднегорье	30	20,00	20,00	1,3000 (0,6569)	0,0667 (0,1541)	0,0701 (0,1637)
Западный Саян, высокогорье	30	20,00	20,00	1,3000 (0,6569)	0,0733 (0,1847)	0,0717 (0,1688)
Восточный Саян, среднегорье	30	15,00	20,00	1,2500 (0,5501)	0,0550 (0,1335)	0,0722 (0,1778)
Среднее	30	20,00	20,00	1,3000 (0,6569)	0,0650 (0,1545)	0,0720 (0,1695)
В целом для вида	140	20,00	25,00	1,3500 (0,6708)	0,0575 (0,1412)	0,0651 (0,1601)

Примечание. N – количество проанализированных деревьев; P₉₅, P₉₉ – процент полиморфных локусов соответственно при 95%-ном и 99%-ном критерии полиморфности; A – среднее число аллелей на локус.

Таблица 5. Значение показателей F_{is}, F_{it}, F_{st}

Table 5. The F_{is}, F_{it} and F_{st} values

Локус	F _{is}	F _{it}	F _{st}
Got-1	-0,0256	-0,0050	0,0201
Mdh-3	0,0070	0,0338	0,0270
Pgm-2	0,0646	0,1002	0,0381
Skdh-1	0,0899	0,1399	0,0550
6-Pgd-1	0,0995	0,1307	0,0347
Среднее	0,0733	0,1097	0,0394

Примечание. F_{is}, F_{it} – инбридинг особи относительно популяции и вида, F_{st} – инбридинг популяции относительно вида.

Таблица 6. Генетическое расстояние D (Nei, 1972) между популяциями пихты сибирской

Table 6. The D genetic distance (Nei, 1972) between Siberian fir populations

Популяция	Енисейская	Тюхтетская	Западный Саян, среднегорье	Западный Саян, высокогорье
Тюхтетская	0,0017	–	–	–
Западный Саян, среднегорье	0,0030	0,0039	–	–
Западный Саян, высокогорье	0,0048	0,0046	0,0020	–
Восточный Саян, среднегорье	0,0036	0,0044	0,0020	0,0031

обнаруживает 7,33%-ный дефицит гетерозигот относительно популяции (F_{is} = 0,0733) и 10,97%-ный (F_{it} = 0,1097) – относительно вида в целом (табл. 5). Наиболее значительный дефицит гетерозиготных генотипов (23,82%) выявлен в популяции пихты из Восточного Саяна (F_{is} = 0,2382). Большая часть выявленной у пихты сибирской изменчивости реализуется, как и у других видов хвойных, в пределах популяций. Между популяциями распределяется лишь 3,94% общей изменчивости (F_{st} = 0,0394). Наиболее весомый вклад в межпопуляционную составляющую изменчивости вносят локусы *Skdh-1* (5,5%), *Pgm-2* (3,81%) и *6-Pgd-1* (3,47%).

Количественная оценка степени генетических различий между равнинными и горными популяциями пихты сибирской с помощью генетического расстояния D (Nei, 1972) показала, что, несмотря на слабую в целом генетическую дифференциацию популяций (D между популяциями варьирует от 0,0017 до 0,0048), различия между ними прослеживаются достаточно отчетливо (табл. 6). Генетическое расстояние D между равнинными и горными популяциями пихты сибирской колеблется в пределах от

0,0030 до 0,0048, составляя в среднем 0,0041. Это более чем в 1,5 раза больше среднего расстояния между сравниваемыми парами горных популяций ($D = 0,0024$) и более чем в 2 раза больше, чем между равнинными популяциями ($D = 0,0017$).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что произрастающая в различных районах Средней Сибири пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) характеризуется невысоким в целом уровнем генетического разнообразия и слабой дифференциацией популяций вследствие значительного сходства их генетических структур. Тем не менее различия между равнинными и горными популяциями этого вида проявляются достаточно отчетливо. Горные популяции имеют более высокий в среднем уровень как ожидаемой, так и наблюдаемой гетерозиготности и существенно отличаются от равнинных по генетической структуре. Среднее генетическое расстояние D (Nei, 1972) между равнинными и горными популяциями, рассчитанное по частотам аллелей 20 проанализированных локусов, значительно больше генетических расстояний между популяциями в пределах каждой из сравниваемых групп популяций.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ – ККФН «Енисей-2005» (проект № 05-04-97717), СО РАН (проект № 12.1), Программы Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека».

ЛИТЕРАТУРА

- Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. – М.: Мир, 1984. – 230 с.
- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
- Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е. Руководство по исследованию древесных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. – Гомель: БелНИИЛХ, 1988. – 66 с.
- Гончаренко Г. Г., Падутов В. Е. Генетическая структура, таксономические и филогенетические взаимоотношения у пихт СНГ // Докл. РАН. – 1995. – Т. 324, № 1. – С. 122–126.
- Гончаренко Г. Г., Силян А. Е., Падутов В. Е., Падутов А. Е. Генетические ресурсы сосен, елей и пихт бывшего Советского Союза: анализ состояния генофонда, филогенетических взаимоотношений и организации генома // Программы сохранения и постоянного воспроизводства лесных генетических ресурсов в Новых Независимых Государствах бывшего СССР / отв. ред. Г. Г. Гончаренко, Й. Турок, Т. Гасс и Л. Пауле. – Зволлен; Рим: Arbora Publishers и IPGRI, 1998. – С. 89–106.
- Каннер О. Г. Хвойные породы. – М.: Гослесбумиздат, 1986. – 303 с.
- Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. и др. Генетика изоферментов. – М.: Наука, 1977. – 278 с.
- Крылов Г. В., Марадудин И. И., Михеев Н. И., Козакова Н. Ф. Пихта. – М.: Агропромиздат, 1986. – 239 с.
- Ларионова А. Я., Экарт А. К. Генетическая структура и дифференциация разновысотных популяций пихты сибирской в Западном Саяне // Эколог. генетика. – 2005. – Т. 3. – Вып. 2. – С. 22–28.
- Маценко А. Е. Пихты восточного полушария // Флора и систематика высших растений: тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова. – М.: Наука, 1964. – С. 3–103. – (Сер. 1; вып. 13).
- Семерикова С. А. Структура аллозимной изменчивости пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в пределах ареала // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование: материалы 1-й межрегион. науч.-практ. конф. – Барнаул, 2005. – С. 256–259. – (Тр. ГПЗ «Тигирекский»; вып. 1).
- Семериков В. Л., Семерикова С. А. Структура аллозимной изменчивости пихты сибирской отражает послеледниковую историю вида // Динамика генофондов растений, животных и человека: материалы отчетной конференции. – М.: ИОГен, 2005. – С. 63–64.
- Фалалеев Э. Н. Пихта. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 83 с.
- Шиманюк А. П. Дендрология. – М.: Лесн. пром-сть, 1974. – 264 с.
- Aguirre-Planter E., Furnier G. R., Eguarte L. E. Low levels genetic variation and high levels of genetic differentiation among populations of species of *Abies* from southern Mexico and Guatemala // Am. J. Bot. – 2000. – Vol. 87, No. 3. – P. 362–371.
- Brewer G. J. Introduction to isozyme techniques. – N. Y.; L.: Acad. Press, 1970. – 186 p.
- Clayton J. W., Tretiak D. N. Amino-citrate buffer for pH control in starch gel electrophoresis // J. Fisheries Research Board Canada. – 1972. – Vol. 29. – P. 1169–1172.
- Guries R. P., Ledig F. T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Evolution. – 1982. – Vol. 36. – P. 387–402.
- Manchenko G. P. Handbook of detection of enzymes on electrophoretic gels. – N. Y.: CRS Press, 1994. – 574 p.
- Nei M. Genetic distance between populations // Am. Natur. – 1972. – Vol. 106. – P. 283–291.
- Prakash S., Lewontin R. C., Hubby J. L. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. IY Patterns of genic variation in central, marginal, and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics. – 1969. – Vol. 61. – P. 841–858.
- Ridgway G. J., Sherburne S. W., Lewis R. D. Polymorphism in the esterases of atlantic herring // Trans. Am. Fish. Soc. – 1970. – Vol. 99. – P. 147–151.
- Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. of Heredity. – 1981. – Vol. 72. – P. 281–283.
- Vallejos C. E. Enzyme activity staining // Isozymes in plant genetics and breeding. Pt. A / eds. S. D. Tanksley, T. J. Orton. – Amsterdam: Elsevier Sci. Publ, 1983. – P. 469–516.
- Yeh F. C., Yang R., Boyle T. POPGENE Version 1.32: Microsoft Windows-based Freeware for Population Genetic Analysis [Электрон. ресурс]. – Электрон. прогн. – 1999.

**GENETIC DIVERSITY AND STRUCTURE OF PLAIN
AND MOUNTAIN SIBERIAN FIR POPULATIONS (*ABIES SIBIRICA* LEDEB.)**

A. K. Ekart, A. Ya. Larionova

Twenty loci encoding the allozyme diversity of 11 enzymes (MDH, SKDH, 6-PGD, IDH, PEPCA, GOT, LAP, PGI, PGM, FE, GDH) were examined, and, on this basis, the data about the genetic variability, structure and differentiation degree of plain and mountain populations of the Siberian fir were obtained for central Siberia. Its mountain populations are shown to have higher heterozygosity values than the plain ones from the Angara River area near Krasnoyarsk and in the Chulym River area and differ from them by their genetic structure.

***Key words:* Siberian fir, plain and mountain populations, genetic diversity, structure, differentiation, locus, allele.**