

УДК 575.174.015.3+582.475

СТРУКТУРА АЛЛОЗИМНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПИХТ САХАЛИНСКОЙ (*ABIES SACHALINENSIS* FR. SCHMIDT) И БЕЛОКОРОЙ (*ABIES NEPHROLEPIS* (TRAUTV.) MAXIM.)

С. А. Семерикова, В. Л. Семериков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
E-mail: semerikov@ipae.uran.ru

Генетическая изменчивость двух дальневосточных видов пихт – *Abies nephrolepis* и *A. sachalinensis* – была изучена на большей части их ареалов с помощью 11 аллозимных локусов, кодирующих 8 ферментных систем. Значения полиморфизма в 10 популяциях *A. sachalinensis* (в среднем $A = 1,57$, $P_{99} = 50,9\%$, $H_e = 0,096$) оказались в целом выше, чем в пяти популяциях *A. nephrolepis* (в среднем $A = 1,38$, $P_{99} = 29,1\%$, $H_e = 0,083$). Подразделенность популяций *A. sachalinensis* ($F_{ST} = 0,071$) больше, чем у *A. nephrolepis* ($F_{ST} = 0,044$). Популяции севера Сахалина оказались генетически промежуточными между *A. nephrolepis* и южносахалинскими популяциями *A. sachalinensis*, что свидетельствует о наличии зоны интрогрессивной гибридизации между данными видами. Полученные результаты интерпретируются с точки зрения палеогеографии Дальнего Востока.

Ключевые слова: *Abies*, пихта, хвойные, генетическое разнообразие, дифференциация популяций, аллозимы, гибридизация, палеогеография, Сахалин.

ВВЕДЕНИЕ

Виды рода *Abies* имеют большое значение в сложении темнохвойной тайги Дальнего Востока. Пихта белокорая *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. (или пихта почкочешуйная) распространена в Хабаровском и Приморском краях, Амурской обл., в Северо-Восточном Китае и на п-ове Корея. На севере этот вид встречается до р. Уда, на запад он доходит до бассейна р. Зея (Маценко, 1964; Бобров, 1978; Крылов и др., 1986). Согласно некоторым источникам (Васильев, 1949; Шиманюк, 1964; Качалов, 1970), пихта белокорая произрастает также на севере Сахалина. Пихта сахалинская (*Abies sachalinensis* Fr. Schmidt) широко распространена на Сахалине, южных Курилах (Кунашир, Итуруп, Шикотан) и о. Хоккайдо (Nakamura, Krestov, 2005). Экологически *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis* довольно сходны. Они чаще занимают в древостое подчиненное положение, составляя преимущественно второй ярус елово-пихтовых насаждений, хотя иногда, особенно на юге Сахалина, *A. sachalinensis* образует чистые, высокопроизводительные древостои. Пихта относительно требовательна к влажности воздуха и почвы, но устойчива в отношении недо-

статка тепла, выходя в горах на верхнюю границу леса.

Отметим, что на юге Сахалина у пихты повышенное разнообразие морфологических признаков, что дало основание некоторым авторам выделять там до трех видов пихт (Васильев, 1949; Воробьев, 1968; Крылов и др., 1986; Урусов, 1999). Особенно часто как самостоятельный вид фигурирует пихта Майра (*Abies mayriana* Miyabe et Kudo.) (Толмачев, 1956; Маценко, 1964; Бобров, 1978), которая отличается сильно выступающими из-за семенных и отогнутыми наружу кроющими чешуями, что сближает ее с японской *A. veitchii* Lindl. Пихта Майра указывается для южной оконечности о. Сахалин и для большей части Хоккайдо, а также для Кунашира и Итурупа. Однако в некоторых последних источниках пихты Сахалина, Курил и Хоккайдо объединены в один вид (Коропачинский, 1989; Коропачинский, Встовская, 2002) или же выделяются как вариации (или формы) пихты сахалинской (Farjon, Rushforth, 1989). Как один вид *A. sachalinensis* эти пихты обычно рассматриваются и в геоботанических исследованиях (например, Nakamura, Krestov, 2005).

При высоких уровнях аллозимной изменчивости, обнаруженных ранее у *A. sachalinensis* и *A.*

nephrolepis (Гончаренко, Падутов, 1995; Гончаренко, 1999; Гончаренко, Савицкий, 2000; Потенко, 2004), на юге Сахалина отмечался низкий уровень дифференциации популяций ($F_{ST} = 0,032$) (Потенко, 2004). Невысокие оценки генетических дистанций $D = 0,035-0,039$ (Гончаренко, 1999; Гончаренко, Савицкий, 2000), $D = 0,047$ (Потенко, 2004) между пихтами белокорой и сахалинской и отсутствие локусов, по которым бы эти пихты существенно отличались, дало авторам основание рассматривать их только как таксоны внутривидового ранга. В то же время ограниченность имевшихся генетических исследований пихты сахалинской Южным Сахалином (при отсутствии материала из центральной и северной части острова) не давало возможность анализировать характер взаимодействия пихты белокорой и сахалинской. В частности, оставалась невыясненной возможность наличия зоны интрогрессивной гибридизации между этими двумя видами и географическое расположение последней. Для решения данной задачи было предпринято это исследование. Его цель состояла в изучении генетической изменчивости у пихт белокорой и сахалинской, ее популяционной структуры и интрогрессивной гибридизации между этими видами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Было проанализировано 5 популяций пихты на территории Хабаровского и Приморского краев, представляющих значительную часть ареала вида (рис.1). На Сахалине изучено 7 популяций *A. sachalinensis*, расположенных на северном Сахалине (популяции Оха, Ноглики), среднем (Тымовское, Макаров) и южном (Южно-Сахалинск, Охотское, Озерский). Три популяции пихты собраны на о. Кунашир. Объем популяционной выборки составлял от 20 до 48 деревьев при расстоянии между отдельными деревьями не менее 30 м.

Для сравнения в анализ включены одна выборка (Семерикова, Беркутенко, 2006) из уникальной популяции пихты изящной *A. gracilis* Kom. на Камчатке, одна выборка пихты цельнолистной (*A. holophilla* Maxim., произрастающей на крайнем юге Приморского края, п-ове Корея и в Северном Китае), а также две популяции *A. sibirica* Ledeb. из Забайкалья (Улан-Удэ и Сохондинский заповедник) (см. рис.1). Названия популяций, координаты, объем выборок приведены в табл. 1. Подготовка проб и электрофорез белков в полиакриламидном геле осуществлялись в соответствии с методикой (см. Семерикова, Семериков, 2006).

В анализе использовали 11 локусов, кодирующих 8 ферментных систем, пригодных для интерпретации: GOT, SKDH, 6-PGD, PGI, PGM, ACO, B-GAL, ADH. Наиболее частому в большинстве популяций аллелю присваивалась подвижность 1,0; обозначение остальных аллелей приводится в соответствии с их электрофоретической подвижностью относительно наиболее частого аллеля.

Данные анализировались с использованием программ BIOSIS-2 (Swofford, Selander, 1981), NTSYS-pc (Rohlf, 1988) и GENEPOP (Raymond, Rousset, 1995). Вычислялись такие параметры генетической изменчивости, как среднее число аллелей на локус (A), процент полиморфных локусов (P_{99}) при 99%-ном критерии полиморфности, средняя наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготность. Соответствие наблюдаемого генотипического распределения ожидаемому из соотношения Харди – Вайнберга по каждому локусу в каждой популяции оценивалось с помощью точного

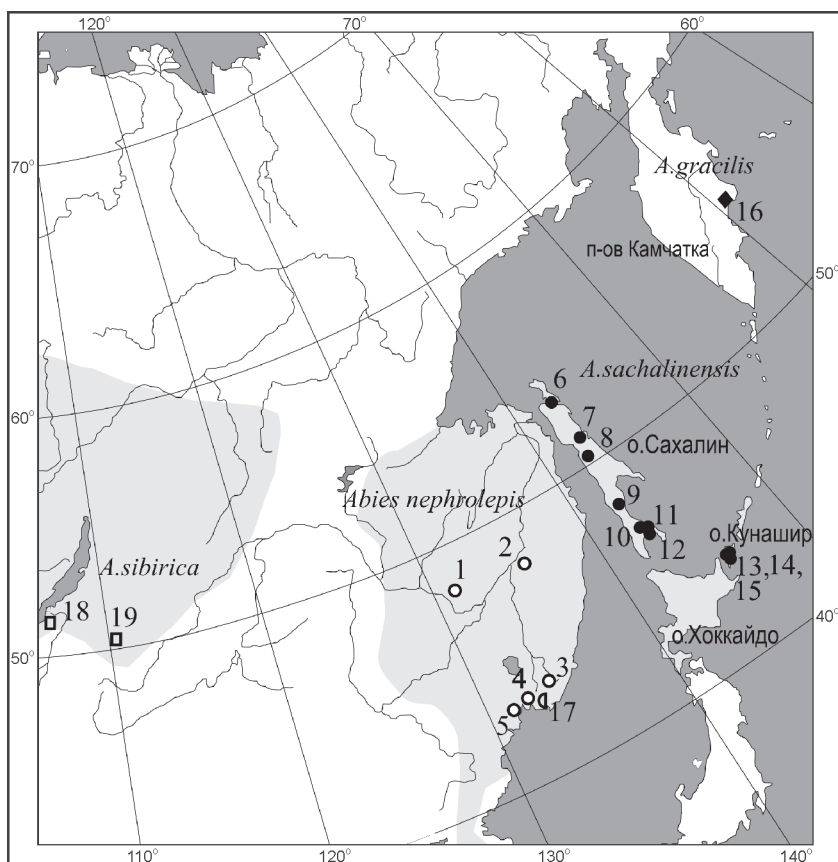


Рис. 1. Ареалы изученных видов *Abies*, расположение исследованных популяций (условные обозначения см. на рис. 2)

Fig. 1. The *Abies* species study areas and the population localities (for the legend see Fig. 2)

Таблица 1. Изученные с помощью аллозимного анализа популяции видов *Abies* и параметры генетической изменчивости: среднее число аллелей на локус (A), процент полиморфных локусов (P_{99}), средняя наблюдаемая (H_o) и ожидаемая (H_e) гетерозиготность

Table 1. The *Abies* populations examined by virtue of an allozyme technique and genetic variability parameters: the average number of alleles per a locus (A), the polymorphous loci percentage (P_{99}), the average observed (H_o) and expected heterozygosity (H_e)

№ п/п	Виды и популяции	Координаты, с. ш. / в. д.	Кол-во, N	A	$P_{99},\%$	H_o	H_e
1	Облучье	48°45'/131°15'	48	1,40	27,3	0,090	0,093
2	Бычиха	48°15'/134°40'	48	1,50	45,5	0,070	0,086
3	<i>A. nephrolepis</i> Архиповка	43°40'/133°50'	29	1,30	18,2	0,067	0,089
4	Владивосток	43°10'/132°00'	22	1,30	27,3	0,074	0,083
5	з-к «Кедровая Падь»	43°00'/131°30'	21	1,40	27,3	0,056	0,062
	Среднее		34	1,38	29,1	0,071	0,083
6	Оха	53°35'/142°50'	22	1,50	45,5	0,099	0,101
7	Ноглики	51°50'/143°00'	23	1,30	27,3	0,129	0,108
8	Тымовское	50°50'/142°30'	20	1,50	45,5	0,090	0,100
9	Макаров	48°40'/142°43'	37	1,60	63,6	0,076	0,078
10	<i>A. sachalinensis</i> Южно-Сахалинск	47°00'/142°47'	34	1,70	63,6	0,100	0,091
11	Охотское	46°50'/143°10'	20	1,50	45,5	0,103	0,101
12	Озерский	46°40'/143°10'	20	1,60	54,5	0,101	0,093
13	ЮЖК81	44°00'/145°46'	20	1,60	45,5	0,086	0,093
14	Третьяково	44°00'/145°39'	25	1,60	54,5	0,088	0,086
15	м. Столбчатый	44°01'/145°42'	26	1,80	63,6	0,106	0,109
	Среднее		25	1,57	50,9	0,098	0,096
16	<i>A. gracilis</i> Камчатка	53°40'/159°00'	25	1,4	36,4	0,102	0,135
17	<i>A. holophilla</i> Владивосток	43°10'/132°00'	21	1,3	27,3	0,097	0,117
18	<i>A. sibirica</i> Улан-Удэ	51°50'/106°42'	37 40	1,5	27,3	0,104	0,119
19	Сохондо	49°30'/111°00'		1,5	27,3	0,132	0,122

критерия (Guo, Thompson, 1992), общая вероятность по всем популяциям и по всем локусам рассчитывалась с помощью метода Фишера (Fisher, 1954; Sokal, Rohlf, 1994). Тест на неслучайность ассоциации в парах локусов, или генотипическое неравновесие по сцеплению (Weir, 1991), анализировался в каждой паре локусов, в каждой популяции посредством метода марковских цепей (Raymond, Rousset, 1995).

Тест на гетерогенность изученных популяций по частотам аллелей проводился с использованием критерия χ^2 . Индексы фиксации Райта F_{IT} , F_{IS} , F_{ST} были рассчитаны согласно (Nei, 1977). Генетические расстояния D между популяциями определялись с помощью генетических дистанции (Nei, 1978), на основе матрицы их значений была проведена ординация популяций с применением анализа главных координат и построения UPGMA-дендрограммы (с использованием NTSYS-рс). Для анализа связи между географическими и генетическими расстояниями использовался тест Мантел (Mantel, 1967).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Значения полиморфизма в популяциях *A. sachalinensis* (среднее $A = 1,57$, $P_{99} = 50,9\%$, $H_e = 0,096$) оказались в целом выше, чем в популяциях *A. nephrolepis* (среднее $A = 1,38$, $P_{99} = 29,1\%$, $H_e = 0,083$) (см. табл.1). Из 11 локусов полиморфными хотя бы в одной популяции *A. nephrolepis* были *Pgm-1*, *Pgm-2*, *Skdh-1*, *Aco*, *6-Pgd-2*, *Got-1*. У *A. sachalinensis* доля полиморфных локусов выше: кроме указанных, полиморфизм найден в локусах *Pgi-1* и *Pgi-2*. Локусы *Got-2*, *Adh*, β -*gal* у пихты белокорой и сахалинской оказались мономорфными во всех популяциях. Всего в 15 популяциях двух видов выявлено 25 аллельных вариантов. Частоты аллелей полиморфных локусов приводятся в табл. 2.

Объединенный тест для всех популяций и для всех локусов не обнаружил отклонения от распределения Харди – Вайнберга: $\chi^2 = 41,6$, $v = 38$, $P = 0,3152$. Также не обнаружено неравновесие по сцеплению для всех пар полиморфных локусов. Тест на гетерогенность частот (табл. 3) показал,

что аллельные частоты достоверно варьируют между популяциями внутри каждого вида ($P < 0,01$).

Применение иерархического подхода к анализу распределения генетической изменчивости (Nei, 1977) у *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis* обнаружил, что доля изменчивости, соответствующая различиям между популяциями внутри видов, равна 6%, в то время как лишь 7% всей изменчивости приходится на различия между видами. Среднее значение генетических дистанций D между популяциями *A. nephrolepis* и популяциями *A. sachalinensis* также весьма невелико и составляет 0,027.

Подразделенность 10 популяций *A. sachalinensis* ($F_{ST} = 0,0715$) оказалась заметно выше, чем в 5 популяциях *A. nephrolepis* ($F_{ST} = 0,0438$) (см. табл. 3). У пихты белокорой, согласно результатам проведенного теста Мантела (Mantel, 1967), отсутствует корреляция значений генетических дистанций с географическими расстояниями, несмотря на достаточную географическую удаленность выборок. Среднее значение генетических дистанций D между популяциями *A. nephrolepis*

составляет 0,005 (от 0 до 0,011). *A. sachalinensis* оказалась более разнородной: среднее значение $D = 0,008$ (от 0 до 0,032), генетические дистанции достоверно коррелируют с расстояниями ($P = 0,0120$). Наибольшие различия наблюдаются между северным и южным Сахалином, популяции отличаются как по составу, так и по частотам аллелей (см. табл. 2). Популяции *A. sachalinensis* северного Сахалина (Оха и Ноглики) более близки к *A. nephrolepis*: среднее значение D между ними и популяциями *A. nephrolepis* составляет 0,010, а между ними и популяциями юга Сахалина (включая популяцию Макаров) и Кунашира в среднем 0,018. Популяции северного Сахалина сходны по частотам аллелей с *A. nephrolepis* в локусах *Skdh-1*, *Pgm-2*; там, как и у континентальных популяций (*A. nephrolepis*), отсутствует изменчивость по *Pgm-1* и *Pgi-2*. Кроме того, Оха – единственная популяция на Сахалине, где обнаружена изменчивость по *Aco*, как и в двух популяциях *A. nephrolepis*.

Приведенная на основании частот аллелей ординация популяций (рис. 2) иллюстрирует постепенный переход между континентальными попу-

Таблица 2. Частоты аллелей полиморфных локусов в популяциях *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis*
Table 2. Allele frequencies in *A. nephrolepis* and *A. sachalinensis* populations in polymorphous loci

Локус	Аллель	Вид, популяция														
		<i>A. nephrolepis</i>					<i>A. sachalinensis</i>									
		Облучье	Бычиха	Архиповка	Владивосток	Кедровая Падь	Оха	Ноглики	Тымовское	Макаров	Южно- Сахалинск	Охотское	Озерский	ЮЖС81	Третьяково	Столбчатый
<i>Pgm-2</i>	1.11	.0	.0	.0	.0	.024	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0
	1.00	.415	.521	.554	.659	.357	.636	.761	.750	.851	.956	.972	.974	.972	1.0	.826
	0.93	.585	.479	.446	.341	.619	.364	.239	.250	.149	.044	.028	.026	.028	.0	.174
<i>Skdh-1</i>	1.05	.0	.0	.013	.0	.0	.0	.0	.0	.014	.0	.0	.0	.0	.0	.022
	1.00	.583	.792	.641	.727	.929	.864	.682	.921	.986	.985	1.0	.975	1.0	.977	.986
	0.94	.417	.208	.346	.273	.071	.136	.318	.079	.0	.015	.0	.025	.0	.023	.0
<i>Aco</i>	1.00	1.0	1.0	1.0	.977	.976	.977	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0
	0.95	.0	.0	.0	.023	.024	.023	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0
	1.10	.0	.0	.0	.0	.0	.024	.0	.0	.027	.015	.0	.0	.075	.087	.023
<i>Pgm-1</i>	1.00	1.0	.990	1.0	1.0	1.0	.976	1.0	1.0	.973	.985	.950	1.0	.925	.913	.977
	0.95	.0	.010	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.050	.0	.0	.0	.0
	1.00	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.895	.878	.750	.722	.650	.825	.957	.848
<i>Pgi-1</i>	0.95	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.105	.122	.250	.278	.350	.175	.043	.152
	1.12	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.024
	1.00	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.964	.905	.956	.778	.825	.850	.913	.905
<i>Pgi-2</i>	0.90	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.036	.095	.044	.222	.175	.150	.087	.071
	1.08	.011	.036	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.027	.081	.0	.056	.0	.091	.053
	1.0	.979	.964	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	.973	.919	1.0	.944	1.0	.909	.947
<i>6-Pgd-2</i>	0.91	.011	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0
	1.11	.0	.011	.0	.0	.0	.182	.239	.175	.041	.118	.100	.025	.025	.196	.130
	1.00	1.0	.989	1.0	1.0	1.0	.818	.761	.825	.959	.868	.900	.975	.950	.804	.870
<i>Got-1</i>	0.95	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.0	.015	.0	.0	.025	.0	.0

ляциями *A. nephrolepis*, популяциями *A. sachalinensis* северного и среднего Сахалина и популяциями южного Сахалина и о. Кунашир. Популяции юга Сахалина и о. Кунашир среди популяций *A. sachalinensis* имеют максимальные значения генетических дистанций с *A. nephrolepis* ($D = 0,035$). Популяция Тымовское занимает промежуточное положение между южным и северным Сахалином (см. рис. 2), что отражается в более низких значениях генетических дистанций с *A. nephrolepis* ($D = 0,014$).

Таким образом, согласно полученным аллозимным данным, максимальные генетические различия в комплексе *A. nephrolepis* – *A. sachalinensis* наблюдаются не между видами, а между курильско-южносахалинскими и остальными популяциями. Соотношения между изученными популяциями иллюстрирует UPGMA-дендрограмма (рис. 3), где популяции северной части Сахалина (Оха, Ноглики, Тымовское) объединяются в один кластер с популяциями *A. nephrolepis*, а другой кластер составляют выборки южного Сахалина и о. Кунашир.

Обнаруженная структура изменчивости наиболее соответствует гипотезе интрогрессивной гиб-

Таблица 3. F-статистики Райта и результаты χ^2 теста на гетерогенность частот аллелей в популяциях *A. sachalinensis* и *A. nephrolepis*

Table 3. The Wright's F-statistics and χ^2 heterogeneity test results for allele frequencies in *A. sachalinensis* and *A. nephrolepis* populations

Локус	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	P
<i>A. nephrolepis</i>				
<i>Pgm-2</i>	0,1902	0,2168	0,0329	0,02309
<i>Skdh</i>	0,0576	0,1155	0,0614	0,00128
<i>Aco</i>	-0,0238	-0,0058	0,0176	0,19281
<i>Pgm-1</i>	-0,0105	-0,0029	0,0075	0,62844
<i>Got-1</i>	-0,0112	-0,0032	0,0079	0,65719
<i>6-Pgd</i>	-0,0286	-0,0144	0,0138	0,54409
Среднее	0,1220	0,1605	0,0438	0,00535
<i>A. sachalinensis</i>				
<i>Pgm-2</i>	-0,0154	0,0859	0,0997	< 0,00001
<i>Skdh</i>	-0,1564	0,0119	0,1455	< 0,00001
<i>Aco</i>	-0,0233	-0,0021	0,0207	0,37127
<i>Pgm-1</i>	-0,0597	-0,0263	0,0315	0,00397
<i>Got-1</i>	0,0089	0,0531	0,0445	0,03426
<i>Pgi-1</i>	-0,1074	-0,0150	0,0834	0,00002
<i>Pgi-2</i>	0,0476	0,0871	0,0415	0,10774
<i>6-Pgd</i>	-0,0743	-0,0542	0,0187	0,79121
Среднее	-0,0427	0,0319	0,0715	< 0,00001

ридизации континентальной пихты белокорой и популяций пихты юга Сахалина, Курил и Хоккайдо. От северного к южному Сахалину наблюдается непрерывный ряд переходных популяций: генетические дистанции между двумя соседними популяциями не превышают 0,005. При этом максимальные значения между удаленными популяциями северного и южного Сахалина достигают достаточно большого значения $D = 0,032$ (Ноглики – Озерский).

Результаты изучения аллозимного разнообразия сахалинской пихты не противоречат данным анализа морфологической изменчивости. Так, согласно А. В. Бухтеевой, изучавшей по морфологии генеративных органов (шишек) распространение пихты сахалинской и пихты Майра (Бухтеева, 1963), в северной и центральной части Сахалина повсеместно распространена пихта сахалинская, а на юге острова преобладает пихта Майра, которая и является здесь основной лесобразующей породой. Формы, соответствующие описанию пихты Майра, на севере доходят до 51° с. ш. (Бухтеева, 1963), а не до 48° с. ш., как обычно считается (Маценко, 1964; Бобров, 1978; Крылов и др., 1986). С юга на север их участие в древостое уменьшается постепен-

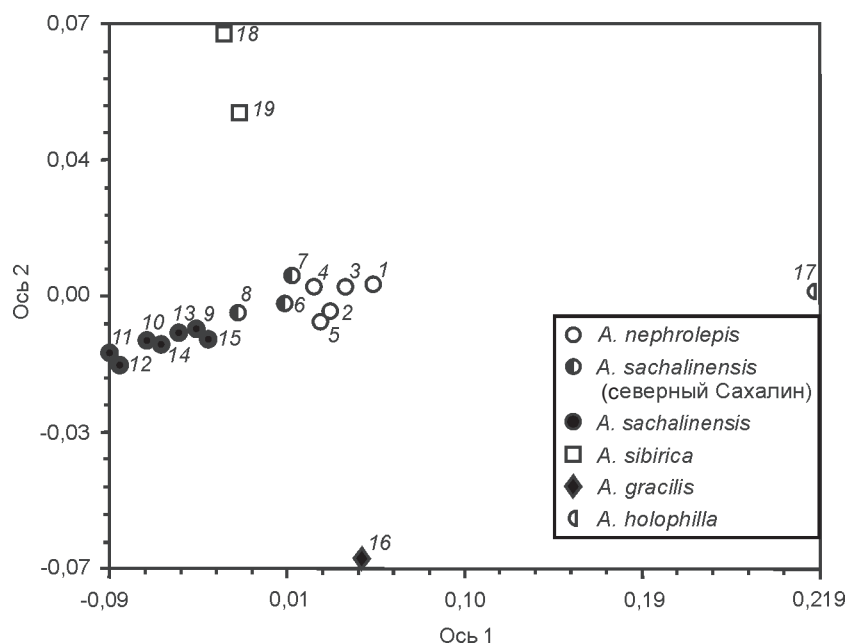


Рис. 2. Ординация изученных популяций видов *Abies* с помощью анализа главных координат, построенная на основании генетических дистанций D (Nei, 1978)

Fig. 2. A scatter plot for examined *Abies* populations underlain by D genetic distances (Nei, 1978) and basic coordinates methods

но. Кроме того, были обнаружены формы, промежуточные между двумя видами.

Полученные морфологические данные можно интерпретировать как происходящую на Сахалине гибридизацию разных таксонов. В. С. Урусов считает *A. sachalinensis* продуктом гибридизации пихт белокорой и Майра (1999). Интересно, что им также указано нахождение деревьев с признаками пихт сахалинской и Майра на материке вблизи Татарского пролива.

Классификация рода *Abies* часто усложняется из-за естественной гибридизации некоторых видов, особенно близкородственных (Korngutak, 1985). Картина распределения генетической и морфологической изменчивости, подобная обнаруженной у дальневосточных пихт, наблюдалась у пихт востока Северной Америки *A. balsamea* var. *balsamea* (L.) Mill., *A. balsamea* var. *fanerolepis* Fern. и *A. fraseri* (Pursh.) Poir. Аллозимное исследование показало низкую генетическую дифференциацию таксонов (Jacobs et al., 1984). При этом присутствует клинальная изменчивость, и популяции *A. balsamea* var. *fanerolepis* занимает промежуточное положение между двумя другими видами. Длина кроющих чешуй у этих видов варьирует подобно тому, как это происходит в сахалинских популяциях: у более южного и высокогорного вида *A. fraseri* они хорошо выступают и отогнуты, у *A. balsamea* var. *balsamea* кроющие чешуи скрыты, у *A. balsamea* var. *fanerolepis* наблюдаются промежуточные формы.

Слабая эволюционная дивергенция и легкость гибридизации у современных видов пихт подтвер-

ждается результатами анализа изменчивости митохондриальной ДНК (Tsumura, Suyama, 1998): четыре из пяти японских видов пихт имеют общий наиболее частый митохондриальный гаплотип. Особо отмечается близкородственность *A. veitchii* и *A. sachalinensis*. И. Суйама с соавторами (Suyama et al., 2000) при изучении последовательностей хлоропластной ДНК также указывали на близость этих видов и на отсутствие разницы между разными формами и вариациями у *A. sachalinensis*.

Структура аллозимной (и морфологической) изменчивости популяций пихт на Сахалине, вероятно, связана с историей заселения лесной темнохвойной растительностью Сахалина в послеледниковое время. Согласно палеоботаническим данным (см. обзор Крестов и др., 2004), в последний ледниковый максимум (25–15 тыс. лет назад) темнохвойные леса с березой занимали обширные участки на горных склонах Сихотэ-Алиня (Igashi, 1993). Возможно, фрагменты темнохвойные леса сохранялись в горных рефугиумах Сахалина, а также на Хоккайдо (Крестов и др., 2004), *Abies sachalinensis* была одним из доминирующих бореальных видов на о. Хонсю (Suyama et al., 1997), там, где сейчас произрастает в горных лесах *A. veitchii*. Благодаря падению уровня Мирового океана Сахалин, Хоккайдо, Кунашир и острова малой Курильской гряды соединялись с материком единым мостом суши (Grichuk, 1984; Короткий и др., 1996), открывавшим возможность миграций видов растений. Теплые периоды способствовали расселению на север с Хоккайдо тер-

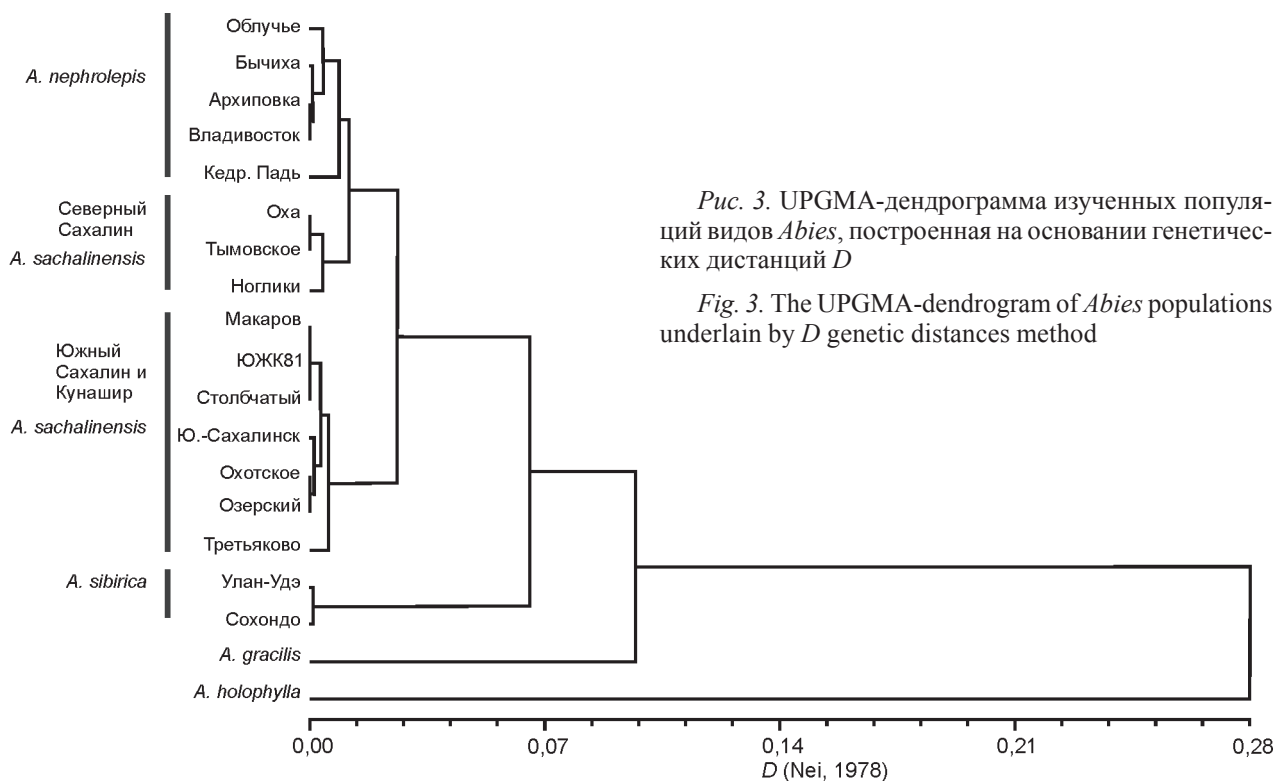


Рис. 3. UPGMA-дендрограмма изученных популяций видов *Abies*, построенная на основании генетических дистанций D

Fig. 3. The UPGMA-dendrogram of *Abies* populations underlain by D genetic distances method

Таблица 4. Средние значения межпопуляционных генетических дистанций *D* (Nei, 1978) внутри и между видами *Abies*Table 4. The mean *D* genetic distance values (Nei, 1978) within and between *Abies* species

Виды <i>Abies</i>	Число популяций	<i>A. nephrolepis</i>	<i>A. sachalinensis</i>	<i>A. gracilis</i>	<i>A. holophilla</i>	<i>A. sibirica</i>
<i>A. nephrolepis</i>	5	0,005 (0,000–0,011)				
<i>A. sachalinensis</i>	10	0,027 (0,003–0,062)	0,008 (0,000–0,032)			
<i>A. gracilis</i>	1	0,072 (0,063–0,081)	0,100 (0,081–0,117)	–		
<i>A. holophilla</i>	1	0,204 (0,167–0,224)	0,317 (0,244–0,371)	0,211 (0,211–0,211)	–	
<i>A. sibirica</i>	2	0,055 (0,039–0,070)	0,070 (0,043–0,098)	0,140 (0,130–0,151)	0,301 (0,292–0,309)	0,001 (0,001–0,001)

Примечание. В скобках – пределы варьирования.

мофильной флоры: уже в первое значительное послеледниковое потепление климата 10–12 тыс. лет назад на Сахалине впервые отмечается *Abies sachalinensis* (Крестов и др., 2004). Присутствие, согласно аллозимным данным, на севере Сахалина популяций пихты, практически идентичных *A. nephrolepis*, говорит о происходившем в это же время заселении северной и центральной части Сахалина с материка. После открытия проливов Лаперуза (12–11 тыс. лет назад) и Невельского (около 7 тыс. лет назад) (Плетнев, 2004) в обособленных на Сахалине популяциях *Abies* продолжался процесс интрогрессивной гибридизации. Расчетные данные дивергенции *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis* (с южного Сахалина), приводимые В. В. Потенко (2004), – около 240 тыс. лет назад – не противоречат факту недавнего контакта Сахалина с материком, так как популяции севера Сахалина близки *A. nephrolepis*.

Сравнение изученных видов пихт посредством генетических дистанций *D* (рис. 3, табл. 4) показывает, что близким видом к комплексу *A. nephrolepis* – *A. sachalinensis* оказалась пихта сибирская *A. sibirica* (*D* от 0,055 с *A. nephrolepis* до 0,070 с *A. sachalinensis*), что позволяет предполагать недавнюю историю их дивергенции. Четкий видовой ранг имеет пихта изящная *A. gracilis* с Камчатки, среднее *D* с *A. sachalinensis* 0,100, несколько ближе эта пихта оказалась к *A. nephrolepis* (0,072). Дистанции между пихтой изящной и пихтой сибирской выше (0,140). Наиболее дивергирована от других изученных видов пихт *A. holophilla* – дальнеродственный вид пихты секции *Momi* (Farjon, Rushforth, 1989), генетические дистанции пихты цельнолистной равны 0,204; 0,317; 0,211 и 0,301 с *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*, *A. gracilis* и *A. sibirica* соответственно.

Генетические дистанции популяций *A. nephrolepis* с некоторыми популяциями юга Сахалина и Кунашира достаточно большие (0,059–0,062) и составляют значения, сопоставимые с генетичес-

кими дистанциями между популяциями *A. nephrolepis* и *A. sibirica* (см. табл. 4).

Таким образом, при несомненной близости двух видов – *A. nephrolepis* и *A. sachalinensis* по аллозимным локусам популяции пихты южной части Сахалина и Курил имеют определенные отличия как от пихты белокорой, так и от популяций *A. sachalinensis* северного Сахалина, что указывает на несомненную важность охраны генетического потенциала южных популяций пихты сахалинской.

Авторы выражают благодарность Н. А. Еременко, А. Н. Беркутенко, И. Л. Кац, М. А. Полежаевой, Е. Г. Филиппову и работникам лесхозов Управления лесами Сахалинской области за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ-Урал, проект № 04-0496011 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека» (гос. контракт № 10002-251/П-24/154-360/290404-171).

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. – Л. : Наука, 1978. – 189 с.
- Бухтеева А. В. О распространении пихты на Сахалине // Ботан. журн. – 1963. – Т. 48, № 3. – С. 449–450.
- Васильев Я. Я. Род пихта // Деревья и кустарники СССР (голосеменные). – М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 1. – С. 53–103.
- Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. – Л. : Наука, 1968. – 278 с.
- Гончаренко Г. Г. Геносистематика и эволюционная филогения лесообразующих хвойных Палеарктики. – Минск : Тэхналогія, 1999. – 188 с.
- Гончаренко Г. Г., Падутов А. Е. Генетическая структура, таксономические и генетические взаимоотношения у пихт СНГ // Докл. РАН. – 1995. – Т. 342, № 1. – С. 122–126.
- Гончаренко Г. Г., Савицкий Б. П. Популяционно-генетические ресурсы пихты белой в Беларуси. – Гомель : Полеспечать, 2000. – 122 с.
- Качалов А. А. Деревья и кустарники. – М. : Лесн. пром-сть, 1970. – 408 с.

- Коропачинский И. Ю. Голосеменные // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – Л. : Наука, 1989. – Т. 4. – С. 9–25.
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. – Новосибирск : СО РАН, 2002. – 707 с.
- Короткий А. М., Гребенникова Т. А., Пушкарь В. С. и др. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен – плейстоцен). – Владивосток : ДВГУ, 1996. – 58 с.
- Крестов П. В., Баркалов В. Ю., Таран А. А. Ботанико-географическое районирование острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин : Материалы междунар. Сахалин. проекта. – Владивосток : Дальнаука, 2004. – Ч. 1. – С. 67–92.
- Крылов Г. В., Марадудин И. И., Михеев Н. И., Козакова Н. Ф. Пихта. – М. : Агропромиздат, 1986. – 239 с.
- Маценко А. Е. Пихты восточного полушария // Флора и систематика высших растений : тр. Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова. – М.; Л. : Наука, 1964. – Сер. 1. – Вып. 13. – С. 3–103.
- Плетнев С. П. Историко-геологическое развитие острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин : Материалы междунар. Сахалин. проекта. – Владивосток : Дальнаука, 2004. – Ч. 1. – С. 11–22.
- Потенко В. В. Полиморфизм изоферментов и филогенетические взаимоотношения хвойных видов Дальнего Востока России : автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Владивосток, 2004. – 38 с.
- Семерикова С. А., Беркутенко А. Н. Генетическая изменчивость камчатской пихты *Abies gracilis* Kom. по аллозимным маркерам и хлоропластным SSR // Лесные экосистемы Северо-Восточной Азии и их динамика : материалы междунар. конф. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – С. 241–244.
- Семерикова С. А., Семериков В. Л. Генетическая изменчивость и дифференциация популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) по аллозимным локусам // Генетика. – 2006. – Т. 32, № 6. – С. 783–792.
- Толмачев А. И. Деревья, кустарники и древесные лианы острова Сахалина. – М.; Л. : АН СССР, 1956. – 172 с.
- Урусов В. М. Разнообразие и состояние видов хвойных российского Дальнего Востока // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири : сб. науч. тр. – Владивосток, 1999. – Вып. 4. – С. 76–106.
- Шиманюк А. П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР. – М. : Просвещение, 1964. – 478 с.
- Farjon A., Rushforth K. D. A classification of *Abies* Miller. (Pinaceae) // Notes of the Royal Botanic Garden. – Edinburgh, 1989. – Vol. 46 – P. 59–79.
- Fisher R. A. Statistical Methods for Research Workers / R. A. Fisher : 12th ed. – Edinburgh : Oliver & Boyd, 1954. – 356 p.
- Grichuk V. P. Late Pleistocene vegetation history // Late Quaternary environments of the Soviet Union. – Minneapolis : University of Minnesota Press, 1984. – P. 155–178.
- Guo S. W., Thompson E. A. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportions for multiple alleles // Biometrics. – 1992. – Vol. 48. – P. 361–372.
- Igarashi Y. History of Environmental Change in Hokkaido from the Viewpoint of Palynological Research // Biodiversity and Ecology in the Northernmost Japan. – Sapporo : Hokkaido Univ. Press, 1993. – P. 1–19.
- Jacobs B. F., C. R. Werth, Guttman S. I. Genetic relationships in *Abies* (fir) of eastern United States: an electrophoretic study // Can. J. Bot. – 1984. – Vol. 62. – P. 609–616.
- Kormutak A. Study on species hybridization within the Genus *Abies*. – Bratislava : Veda, 1985.
- Mantel N. A. The detection of disease clustering and a generalized regression approach // Cancer Res. – 1967. – Vol. 27. – P. 209–220.
- Nakamura Y., Krestov P. V. Coniferous forests of the temperate zone of Asia // Coniferous forests (Ecosystems of the World, Vol. 6). – Paris et al. : Elsevier Academic Publ., 2005. – P. 163–220.
- Nei M. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations // Ann. Human Genet. – 1977. – Vol. 41. – P. 225–233.
- Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. – 1978. – Vol. 83. – P. 583–590.
- Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version-1.2) – population genetics software for exact tests and ecumenism // J. Heredity. – 1995. – Vol. 86, No. 3. – P. 248–249.
- Rohlf E. J. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. – New York : Exter Publ. LTD, 1988.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. – New York : W. H. Freeman and Co., 1994. – 887 p.
- Suyama Y., Tsumura Y., Ohba K. A cline of allozyme variation in *Abies mariesii* // J. Plant Research. – 1997. – Vol. 110. – P. 219–226.
- Suyama Y., Yoshimaru H., Tsumura Y. Molecular phylogenetic position of Japanese *Abies* (Pinaceae) based on chloroplast DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2000. – Vol. 16, No. 2. – P. 271–277.
- Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. Heredity. – 1981. – Vol. 72. – P. 281–283.
- Tsumura Y., Suyama Y. Differentiation of mitochondrial DNA polymorphisms in populations of five Japanese *Abies* species // Evolution. – 1998. – Vol. 52, No. 4. – P. 1031–1042.
- Weir B. S. Genetic data analysis. – Sinauer Publ., Sunderland, MA. – 1991.

**THE ALLOZYME VARIATION STRUCTURE AND GENETIC RELATIONSHIPS
BETWEEN FIR SPECIES – *ABIES SACHALINENSIS* FR. SCHMIDT (SAKHALIN)
AND *ABIES NEPHROLEPIS* (TRAUTV.) MAXIM.**

S. A. Semerikova, V. L. Semerikov

A genetic diversity in two Far Eastern fir species – *Abies nephrolepis* and *A. sachalinensis* was studied in their areas by means of eleven allozyme loci, which code eight enzyme systems. The level of polymorphism is in general higher in ten populations of *A. sachalinensis* ($A = 1.57$, $P_{99} = 50.9\%$, $H_e = 0.096$, in average) than in five populations of *A. nephrolepis* ($A = 1.38$, $P_{99} = 29.1\%$, $H_e = 0.083$, in average). The population subdivision values are higher in *A. sachalinensis* ($F_{st} = 0.071$) than in *A. nephrolepis* ($F_{st} = 0.044$). Fir populations reported from the northern Sakhalin areas are genetically transitive between *A. nephrolepis* and *A. sachalinensis* in southern Sakhalin, and this testifies to an introgressive hybridization zone of the two studied species. The data obtained are interpreted from paleogeographic viewpoints.

Key words: *Abies*, fir tree, conifers, genetic variation, population differentiation, allozyme, hybridization, paleogeography, Sakhalin.