

И.И. КОРШИКОВ<sup>1</sup>, С.Н. ПРИВАЛИХИН<sup>1</sup>,  
И.В. МАКОГОН<sup>1</sup>, А.Н. ЛИСНИЧУК<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Донецкий ботанический сад НАН Украины,  
E-mail: herb@herb.dn.ua

<sup>2</sup> Кременецкий ботанический сад,  
E-mail: krembotsad@rambler.ru

## ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) УКРАИНСКИХ КАРПАТ И ПОЛЕСЬЯ



На основании анализа изменчивости 20 аллозимных локусов выяснены генетические отличия равнинной, островной, малочисленной популяции (2 га) ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) из Полесья и двух разновысотных популяций из Украинских Карпат (1000–1500 м над уровнем моря). Несмотря на разный объем, высотное положение и географическую удаленность, эти популяции характеризовались очень низкой генетической дифференциацией ( $D_N = 0,002–0,005$ ). Проведенный анализ рекомбинационной изменчивости показал, что по структуре дилокусных генотипов полесская популяция имела меньшее сходство, чем карпатские популяции между собой.

© И.И. КОРШИКОВ, С.Н. ПРИВАЛИХИН, И.В. МАКОГОН,  
А.Н. ЛИСНИЧУК, 2008

**Введение.** Ареал ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) состоит из бореальной равнинной части, двух горных частей сплошного распространения – герцинско-карпатской и альпийско-балканской [1, 2], а также изолированных местобитаний, которые ботаники именуют островными ельниками [3]. Несмотря на широкое распространение на Европейском субконтиненте, *P. abies* отличается низкой генетической подразделенностью и дифференциацией популяций во многих частях своего ареала [4–14]. Даже высокогорные и низинные популяции *P. abies* Украинских Карпат, рассматриваемые некоторыми ботаниками как самостоятельные виды, по данным аллозимной изменчивости характеризовались незначительным генетическим расстоянием [15]. Особенности генетической структуры популяций *P. abies* на южной границе естественного распространения в Украинском Полесье, где островные ельники занимают общую площадь 3,5–4,0 тыс. га, а у отдельных из них она составляет 0,5–400 га [3], не изучались. Будучи маргинальными, изолированными, часто малочисленными популяциями, островные ельники представляют интерес для выяснения их генетической структуры, так как между этими популяциями *P. abies* практически отсутствует обмен генами и они длительно эволюционировали в рамках собственного внутривидового генетического разнообразия.

Цель работы – сравнительный анализ генетической структуры популяций *P. abies* Украинских Карпат и Полесья на основе исследований аллозимной изменчивости.

**Материалы и методы.** Объектами исследования служили две популяции *P. abies* Украинских Карпат: на верхнем пределе распространения высокогорная (>1500 м над уровнем моря) в Осмолоде Ивано-Франковской области и в основном поясе еловых лесов – Синевир (~1000 м над уровнем моря) в Закарпатской области. В Полесье исследовалась одна изолированная популяция площадью в 2 га в Любомирском лесничестве Ровенской области. Возраст растений в обеих карпатских популяциях превышал 100 лет, а в полесской составлял более 80 лет. Сбор семян в этих популяциях проводили в ходе самостоятельных экспедиций в 2002–2006 гг.

В качестве генетических маркеров использовали изоферменты девяти ферментных сис-

тем — GOT, GDH, MDH, DIA, SOD, ADH, FDH, ACP, LAP. Особенности экстракции ферментов из эндоспермов семян, электрофоретического разделения в 7,5%-ных пластинках полиакриламидного геля, гистохимического окрашивания, идентификации, обозначения аллелей по номенклатуре Пракаша [16] подробно описаны нами в ранее опубликованных сообщениях [17, 18]. Для определения уровня изменчивости, подразделенности и дифференциации популяций *P. abies* использовали традиционные показатели популяционной генетики: частоты аллелей и генотипов, наблюдаемую ( $H_0$ ) и ожидаемую ( $H_E$ ) гетерозиготность, среднее число аллелей ( $A$ ) и генотипов ( $P_g$ ) на локус, долю полиморфных локусов по 99%-ному ( $P_{99}$ ) критерию. Межпопуляционную аллельную и генотипическую гетерогенность оценивали при помощи стандартного  $\chi^2$ -теста [19]. Генетическую подразделенность *P. abies* характеризовали, используя коэффициенты F-статистики Райта и G-статистику Нея, рассчитывая их по соответствующим формулам [20–22]. Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью пакетов компьютерных программ BIOSYS-1 [23], GenAlEx V.6 [24] и GenRes [25].

**Результаты исследований и их обсуждение.** В трех популяциях *P. abies* из 20 изучаемых аллозимных локусов два — *Mdh-2* и *Sod-4* — были мономорфными (табл. 1). Из 18 полиморфных локусов наиболее изменчивы четыре локуса — *Got-3*, *Acp-2*, *Lap-1*, *Lap-2*, гетерозиготность которых в популяциях варьировала от 0,300 до 0,636. В трех популяциях выявлено 58 аллелей и 70 генотипов изучаемых локусов.

В полеской популяции *P. abies* установлено 46 аллелей и 48 генотипов, или 79,3 и 68,6 % соответственно от их численности в объединенной выборке растений. В значительно больших по площади карпатских популяциях генотипов было по 50–51 (71,4–72,9 %), а аллелей было несколько меньше — в обеих по 42 (72,4 %).

Фактическое распределение генотипов во всех популяциях соответствовало теоретически ожидаемому согласно закону Харди-Вайнберга. Частоты преобладающего аллеля (1,00) всех полиморфных локусов во всех популяциях были больше 0,500. Существенная аллельная и генотипическая гетерогенность ( $\chi^2$ -тест) между

полеской и карпатскими популяциями выявлена по трем локусам (*Got-2*, *Dia-3*, *Adh-1*), по одному из них (*Dia-3*) она установлена в двух парах сравниваемых популяций, а по оставшимся двум (*Got-2*, *Adh-1*) — в одной из них. Карпатские популяции *P. abies* в аллельной и генотипической структуре различались только по одному локусу — *Sod-3*.

Полеская популяция характеризовалась несколько большей долей полиморфных локусов (75 %), чем карпатские популяции (70 %) *P. abies*. В изолированной малочисленной полеской популяции средний уровень наблюдаемой гетерозиготности был выше ( $t_{st} = 1,80–1,85$ ), чем в значительно более объемных популяциях из карпатской части ареала. Избыток гетерозигот, согласно значениям коэффициента инбридинга особи относительно популяции ( $F_{IS}$ ), свойствен только полеской популяции — 6,6%-ный, в карпатской популяции из Осмолоды он был незначительным — 0,3%-ный, а в популяции из Синевира наблюдался 0,6%-ный их недостаток.

Подразделенность изучаемых популяций, оцененная с помощью F-статистики Райта ( $F_{ST}$ ) и G-статистики Нея ( $G_{ST}$ ), была очень низкой. Только 0,7 % генетической изменчивости приходится на межпопуляционную у двух карпатских популяций (табл. 2). Этот показатель достигал 1,2 % при сравнении полеской популяции и карпатской в Осмолоде и 1,4 % для всех трех популяций. Несмотря на низкую подразделенность популяций, со всей очевидностью просматривается различный вклад полиморфных локусов в формирование межпопуляционных отличий.

Для карпатских популяций наиболее существенный вклад в их подразделенность вносят три локуса — *Sod-3*, *Dia-4* и *Acp-2*, для которых значения коэффициентов  $F_{ST}$  и  $G_{ST}$  были в два и больше раза выше среднего. При сравнении полеской популяции с карпатской из Осмолоды к двум названным локусам (*Sod-3*, *Acp-2*) добавляются еще два локуса — *Adh-1*, *Dia-3*, а в случае пары Полесье — Синевир к локусам, свойственным предыдущей паре (*Adh-1*, *Dia-3*), относится еще один — *Acp-3*. По мнению Алтухова [21], высокая гетерогенность локусных оценок  $F_{ST}$  свидетельствует о неодинаковой адаптивной нагруженности

Таблица 1

Количество аллелей и генотипов, ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность в природных популяциях *Picea abies* L. Украинских Карпат и Полесья

Локус	Украинское Полесье (33 дерева)			Украинские Карпаты						В трех популяциях		
	Количество аллелей : генотипов	Гетерозиготность		Количество аллелей : генотипов	Гетерозиготность		Количество аллелей : генотипов	Гетерозиготность		Количество аллелей : генотипов	Гетерозиготность	
		H <sub>E</sub>	H <sub>O</sub>		H <sub>E</sub>	H <sub>O</sub>		H <sub>E</sub>	H <sub>O</sub>		H <sub>E</sub>	H <sub>O</sub>
<i>Got-1</i>	2 : 2	0,058	0,061	1 : 1	0,000	0,000	1 : 1	0,000	0,000	2 : 2	0,0185	0,020
<i>Got-2</i>	2 : 2	0,086	0,091	2 : 2	0,064	0,067	2 : 2	0,095	0,100	3 : 3	0,083	0,088
<i>Got-3</i>	2 : 3	0,498	0,636	3 : 4	0,510	0,567	2 : 3	0,485	0,525	3 : 4	0,496	0,572
<i>Gdh</i>	2 : 2	0,030	0,030	2 : 2	0,125	0,133	2 : 2	0,049	0,050	2 : 2	0,065	0,068
<i>Dia-1</i>	1 : 1	0,000	0,000	1 : 1	0,000	0,000	2 : 2	0,026	0,025	2 : 2	0,010	0,010
<i>Dia-2</i>	2 : 2	0,030	0,030	1 : 1	0,000	0,000	1 : 1	0,000	0,000	2 : 2	0,010	0,010
<i>Dia-3</i>	2 : 2	0,140	0,152	2 : 2	0,064	0,067	2 : 2	0,095	0,100	3 : 3	0,100	0,107
<i>Dia-4</i>	3 : 4	0,303	0,303	2 : 3	0,255	0,167	2 : 3	0,388	0,375	3 : 4	0,322	0,291
<i>Mdh-2</i>	1 : 1	0,000	0,000	1 : 1	0,000	0,000	1 : 1	0,000	0,000	1 : 1	0,000	0,000
<i>Mdh-3</i>	4 : 4	0,311	0,333	2 : 2	0,125	0,133	2 : 2	0,139	0,150	4 : 4	0,190	0,204
<i>Mdh-4</i>	3 : 3	0,169	0,152	2 : 2	0,064	0,067	2 : 3	0,161	0,125	3 : 4	0,135	0,117
<i>Fdh</i>	1 : 1	0,000	0,000	2 : 2	0,033	0,033	2 : 2	0,026	0,025	2 : 2	0,020	0,019
<i>Acp-2</i>	3 : 3	0,313	0,364	3 : 6	0,527	0,433	4 : 6	0,462	0,425	4 : 7	0,433	0,408
<i>Acp-3</i>	3 : 3	0,115	0,121	2 : 2	0,033	0,033	1 : 1	0,000	0,000	3 : 4	0,046	0,048
<i>Lap-1</i>	5 : 5	0,377	0,455	6 : 8	0,436	0,467	4 : 7	0,410	0,400	7 : 11	0,407	0,437
<i>Lap-2</i>	3 : 3	0,446	0,606	3 : 4	0,306	0,300	4 : 5	0,345	0,325	4 : 5	0,366	0,408
<i>Adh-1</i>	2 : 2	0,030	0,030	3 : 3	0,241	0,267	3 : 3	0,164	0,175	3 : 3	0,143	0,252
<i>Adh-2</i>	3 : 3	0,059	0,061	1 : 1	0,000	0,000	3 : 3	0,051	0,050	4 : 4	0,039	0,039
<i>Sod-3</i>	1 : 1	0,000	0,000	2 : 2	0,095	0,100	1 : 1	0,000	0,000	2 : 2	0,028	0,029
<i>Sod-4</i>	1 : 1	0,000	0,000	1 : 1	0,000	0,000	1 : 1	0,000	0,000	1 : 1	0,000	0,000
Среднее	46 : 48	0,148 ± 0,173 ± 0,012	0,173 ± 0,012	42 : 50	0,144 ± 0,013	0,142 ± 0,012	42 : 51	0,145 ± 0,011	0,143 ± 0,011	58 : 70	0,148 ± 0,007	0,152 ± 0,007
A: P <sub>g</sub>	2,30;2,40			2,10;2,50			2,10;2,45					

локусов в разных популяциях: балансирующему отбору подвержены локусы с низкими значениями F<sub>ST</sub>, локальному дизруптивному – с высокими значениями F<sub>ST</sub>, а нейтральны локусы со средними значениями этого коэффициента.

Хотя популяции *P. abies* географически удалены друг от друга, их дифференциация, которую определяли с помощью коэффициента генетической дистанции Нея (D<sub>N</sub>), была крайне низкой. Для двух карпатских популяций D<sub>N</sub> = 0,002, а для полеской и карпатских популяций – 0,003–0,005.

Эти данные еще раз подтверждают невысокую дифференциацию популяций *P. abies* в разных частях ареала этого вида, например в Польше [12], на территории Германии, России, Скандинавии [10].

В проведенном анализе подразделенности и дифференциации популяций *P. abies* с помощью традиционных популяционно-генетических показателей совсем не учитывалась рекомбинационная изменчивость. Именно эта изменчивость может быть наиболее адаптивно-значимой, так как предполагается, что не только отдельные гены, но и их сочетания могут служить материалом для действия отбора [21]. Повышение частот неслучайно объединенных ассоциаций аллелей, формирование коадаптированных комплексов генов у зигот и, в конечном счете, гармонизация генотипа и фенотипа – результат межгенной рекомбинации и действия отбора, способствующих достижению необходимого уровня приспособленности популяций к разнообразным условиям существ-

Таблица 2

Значения коэффициента инбридинга популяции относительно вида ( $F_{ST}$ ) и доли межпопуляционного разнообразия ( $G_{ST}$ ) для популяций *Picea abies* L. Украинских Карпат и Полесья

Локус	Полесье–Осмолода		Полесье–Синевир		Осмолода–Синевир		Полесье–Осмолода–Синевир	
	$F_{ST}$	$G_{ST}$	$F_{ST}$	$G_{ST}$	$F_{ST}$	$G_{ST}$	$F_{ST}$	$G_{ST}$
<i>Got-1</i>	0,015	0,015	0,017	0,017	0	0	0,021	0,021
<i>Got-2</i>	0,013	0,011	0,016	0,012	0,002	0,002	0,016	0,011
<i>Got-3</i>	0,004	0,001	0,003	0,003	0,004	0,001	0,006	0,002
<i>Gdh</i>	0,018	0,018	0,001	0,001	0,010	0,010	0,014	0,014
<i>Dia-1</i>	0	0	0,006	0,006	0,006	0,006	0,008	0,008
<i>Dia-2</i>	0,007	0,007	0,008	0,008	0	0	0,010	0,010
<i>Dia-3</i>	0,021	0,020	0,023	0,019	0,002	0,002	0,025	0,019
<i>Dia-4</i>	0,003	0,001	0,010	0,011	0,019	0,019	0,014	0,015
<i>Mdh-2</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mdh-3</i>	0,016	0,021	0,015	0,018	0	0	0,017	0,020
<i>Mdh-4</i>	0,011	0,010	0,006	0,002	0,012	0,012	0,013	0,010
<i>Sod-3</i>	0,027	0,027	0	0	0,029	0,029	0,036	0,036
<i>Sod-4</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Fdh</i>	0,009	0,009	0,006	0,006	0	0	0,005	0,005
<i>Adh-1</i>	0,036	0,039	0,019	0,022	0,005	0,005	0,022	0,025
<i>Adh-2</i>	0,010	0,011	0,004	0,002	0,008	0,008	0,008	0,008
<i>Acp-2</i>	0,027	0,030	0,014	0,012	0,016	0,013	0,024	0,023
<i>Acp-3</i>	0,009	0,009	0,022	0,025	0,010	0,010	0,020	0,021
<i>Lap-1</i>	0,004	0,002	0,011	0,006	0,009	0,004	0,012	0,006
<i>Lap-2</i>	0,013	0,015	0,008	0,009	0,002	0,001	0,010	0,011
Среднее	0,012	0,012	0,010	0,009	0,007	0,007	0,014	0,013

воваания. Для выяснения отличий в генетической структуре популяций *P. abies*, связанных с рекомбинационной изменчивостью, мы провели качественный учет дилокусных генотипов и определили частоты их встречаемости в каждой из трех популяций. Выявлены 153 дилокусные комбинации 18 полиморфных локусов и 1158 генотипов в объединенной выборке 103 деревьев. Дилокусных генотипов в каждой из популяций было значительно меньше: Полесье – 690 (59,6 % общего количества), Синевир – 756 (65,3 %) и Осмолода – 725 (62,6 %). Для оценки отличий в генетической структуре популяций *P. abies* по дилокусным генотипам использовали показатель сходства ( $r$ ) Животовского [19]. Полесская популяция *P. abies* имела существенно меньшее сходство с карпатскими, чем последние между собой, согласно средним значениям  $r$ : Полесье – Осмолода –  $0,896 \pm 0,004$ , Полесье – Синевир –  $0,896 \pm 0,005$ , Осмолода – Синевир –  $0,941 \pm 0,004$ . Существенные отличия между кар-

патскими популяциями выявлены только для генотипов одной дилокусной комбинации – *Mdh-3/Dia-4*, а при сравнении равнинной популяции с карпатскими популяциями таких случаев в варианте с Осмолодой было 20, а с Синевиром – 17, из которых 9 были общими для обоих вариантов. В шести таких общих дилокусных комбинациях присутствует локус *Dia-3*, в трех – *Adh-1* и *Got-2*. В паре популяций Полесье – Осмолода с существенными значениями  $r$  выявлено 12 локусов в дилокусных генотипах, из которых наиболее часто встречались локусы *Adh-1* и *Dia-3* в 9 и 6 комбинациях соответственно (табл. 3). В паре сравнения Полесье – Синевир это были локусы *Dia-3* и *Got-2*, на которые приходилось 10 и 5 комбинаций.

Для анализа особенностей генетической структуры популяций по дилокусным генотипам применяли рекомендуемый для таких исследований показатель  $F$ -статистики Райта ( $F_{ST}$ ) [21]. Следует отметить, что средние зна-

Таблица 3

Количество достоверных значений критерия сходства ( $r$ ) и случаев двукратного превышения среднего значения коэффициента  $F_{ST}$  для отдельных локусов дилокусных генотипов при сравнительном анализе рекомбинационной изменчивости *Picea abies* L. популяций Украинских Карпат и Полесья

Локус	Полесье—Осмолода		Полесье—Синевир		Осмолода—Синевир	
	Количество случаев					
	с достоверными значениями $r$	в 2 раза выше среднего $F_{ST}$	с достоверными значениями $r$	в 2 раза выше среднего $F_{ST}$	с достоверными значениями $r$	в 2 раза выше среднего $F_{ST}$
<i>Adh-1</i>	9	13	3	4	0	1
<i>Acp-2</i>	1	7	1	0	0	1
<i>Sod-3</i>	3	4	2	0	0	9
<i>Mdh-3</i>	0	3	2	2	1	0
<i>Dia-3</i>	6	3	10	2	0	0
<i>Gdh</i>	1	2	1	0	0	3
<i>Acp-3</i>	1	1	3	4	0	0
<i>Mdh-4</i>	0	1	0	0	0	2
<i>Adh-2</i>	0	1	1	0	0	1
<i>Dia-4</i>	0	0	0	0	1	2
<i>Dia-2</i>	2	1	1	0	0	0
<i>Dia-1</i>	2	0	1	0	0	1
<i>Got-2</i>	3	1	5	0	0	0
<i>Got-3</i>	0	0	1	0	0	1
<i>Got-1</i>	2	2	2	2	0	0
<i>Fdh</i>	1	1	1	0	0	0
<i>Lap-2</i>	2	2	3	0	0	0

чения  $F_{ST}$  в этих сравнениях были очень близки к тем, что получены при однолокусном анализе (табл. 2): Полесье – Осмолода = 0,014, Полесье – Синевир = 0,010, Синевир – Осмолода = 0,008, Полесье – Синевир – Осмолода = 0,015. Дилокусные генотипы, которые вносили наибольший вклад (примерно в 2 раза и более выше среднего) в подразделенность популяций, качественно и количественно различались в разных вариантах сравнений: Полесье – Осмолода – 21, Полесье – Синевир – 7, Синевир – Осмолода – 9 и Полесье – Синевир – Осмолода – 7. Отдельные дилокусные комбинации, например *Adh-1/Sod-3* и *Acp-2/Sod-3*, были значимы в трех, а *Adh-1/Got-1*, *Acp-2/Adh-1*, *Mdh-3/Adh-1*, *Dia-3/Adh-1*, *Adh-1/Acp-3*, *Dia-3/Sod-3*, *Acp-3/Sod-3*, *Gdh/Sod-3* – в двух вариантах сравнения популяций. При этом генотипы локусов, сцепление которых подтверждено для *P. abies* (*Got-1/Dia-4*, *Got-1/Adh*, *Dia-4/Adh*) [27], не всегда отличались высокими значениями  $F_{ST}$  в нашем анализе. В популяциях живых организмов со свободным

скрещиванием многократно повторяющийся кроссинговер способствует рандомизации комбинаций аллелей сцепленных генов [26].

Наиболее часто встречающиеся локусы дилокусных генотипов со значениями  $F_{ST}$  в 2 раза выше среднего в сравниваемых парах популяций, как правило, разные (табл. 3). Например, в таких генотипах полесской и карпатской популяции из Осмолоды присутствовало 14 локусов, один из которых – *Adh-1* – встречался в 13 таких комбинациях из 17 возможных, а локус *Acp-2* – в 7 таких случаях. В паре Полесье – Синевир это локусы *Acp-3* и *Adh-1*, в паре Осмолода – Синевир – локус *Sod-3*. Если сравнить данные табл. 2 и 3, то видно, что высокие значения  $F_{ST}$  в обоих вариантах анализа свойственны в сравниваемых популяциях чаще одним и тем же локусам. Однако не во всех случаях локус с повышенным значением  $F_{ST}$  (табл. 2), как показывает анализ рекомбинационной изменчивости, имеет высокую адаптивную нагруженность, а лишь в определенных сочетаниях с другими локусами (табл. 3). Ве-

роятно, что именно эти локусы или сцепленные с ними другие локусы подвержены влиянию дизруптивного отбора. Эти локусы, по-видимому, формируют неслучайные ассоциации генотипов, которые в разных популяциях разнятся по составу. Возможно, через этот видовой буферный механизм *P. abies* обеспечивается приспособленность популяций к условиям конкретных местообитаний без заметного смещения в частотах аллелей.

Таким образом, несмотря на значительное географическое расстояние, изоляцию, малочисленность, в островной популяции *P. abies* из Полесья сохраняется уровень генетической изменчивости, свойственный популяциям Украинских Карпат. Как показал анализ частот аллелей полиморфных локусов, эти популяции также, слабо дифференцированы. Однако генетическая структура упомянутых популяций все же неоднородна, вероятно, по неслучайным ассоциациям мультилокусных генотипов. Это в определенной степени подтверждает анализ рекомбинационной изменчивости. По всей видимости, неслучайные ассоциации мультигенных семейств, характерные для предковых основателей этих популяций, распространились в них в ходе чередования поколений и обеспечили их адаптацию к конкретным местообитаниям.

*Статья частично поддержана проектом научно-исследовательских работ молодых ученых НАН Украины «Особенности генетической структуры та системи схрещування природних популяцій ялини європейської (Picea abies (L.) Karst.) в Українському Поліссі та Карпатах» (№ ДР0107U007097). Автори виражають глибоку признательность руководству и сотрудникам национального природного парка «Синевир» и Осмолодского гослесхоза за оказанное содействие при сборе семенного материала ели европейской в Украинских Карпатах.*

I.I. Korshikov, S.N. Privalikhin,  
I.V. Makogon, A.N. Lisnichuk

PECULIARITIES OF POPULATION-GENETIC  
STRUCTURE OF NORWAY SPRUCE  
(*PICEA ABIES* (L.) KARST) FROM UKRAINIAN  
CARPATHIANS AND POLES'YE

Genetic differences of various populations of *Picea abies* (L.) Karst.) have been studied basing on 20 allozyme loci variability. Two populations located in Ukrainian

Carpathians (1000–1500 m above sea level) and one plain, island, and scanty population of Poles'ye were compared. Despite their different high-altitude location, geographical remoteness and population size the very low genetic differentiation ( $D_N = 0,003–0,005$ ) was observed. Recombination variability analysis showed that populations from Carpathians in contrast to that one from Poles'ye had higher similarity level according to their diloci genotype structure.

I.I. Korshikov, S.M. Privalikhin,  
I.V. Makogon, A.M. Lisnichuk

ОСОБЛИВОСТІ ПОПУЛЯЦІЙНО-ГЕНЕТИЧНОЇ  
СТРУКТУРИ ЯЛИНИ ЄВРОПЕЙСЬКОЇ  
(*PICEA ABIES* (L.) KARST.)  
УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ ТА ПОЛІССЯ

На основі аналізу мінливості 20 алозимних локусів виявлено генетичні відмінності рівнинної, острівної, малочисельної популяції (2 га) з Полісся та двох різновисотних популяцій ялини європейської (*Picea abies* (L.) Karst.) з Українських Карпат (1000–1500 м над рівнем моря). Незважаючи на величину, висотне розміщення і географічну віддаленість, ці популяції характеризувалися дуже низькою генетичною диференціацією ( $D_N = 0,002–0,005$ ). Проведений аналіз рекомбінаційної мінливості показав, що за структурою ділокусних генотипів більш різнилася поліська популяція, ніж карпатські між собою.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Голубец М.А. Ельники Украинских Карпат. — К.: Наук. думка, 1978. — 264 с.
2. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. — М.: Наука, 1975. — 176 с.
3. Мельник В.І. Острівні ялинники Українського Полісся. — К.: Наук. думка, 1993. — 104 с.
4. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Популяционная и эволюционная генетика елей Палеарктики. — Гомель: ИЛ НАН Б, 2001. — 197 с.
5. Гончаренко Г.Г., Потенко В.В. Изменчивость и дифференциация у ели европейской *Picea abies* (L.) Karst. в популяциях Украины, Белоруссии и Латвии // Докл. АН СССР. — 1990. — 314, № 2. — С. 492–496.
6. Гончаренко Г.Г., Потенко В.В. Параметры генетической изменчивости и дифференциации в популяциях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) // Генетика. — 1991. — 27, № 10. — С. 1759–1772.
7. Gärtner G., Wolf H., Braun H. Untersuchungen zur genetischen Struktur der autochthonen Fichtenpopulation Carlsfeld im Erzgebirge und ihrer Nachkommenschaften als Grundlage zur Beurteilung der Effektivität von Generhaltungsmaßnahmen // Silvae Genet. — 1996. — 45, № 5/6. — P. 294–301.
8. Giannini R., Morgante M., Vendramin G.G. Allozyme

- variation in Italian Population of *Picea abies* (L.) Karst // *Silvae Genet.* — 1991. — **40**, № 3/4. — P. 160–166.
9. Goncharenko G.G., Zadeika I.V., Birgelis J.J. Genetic structure, diversity and differentiation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) in natural populations of Latvia // *Forest Ecol. Manag.* — 1995. — **72**. — P. 31–38.
  10. Krutovskii K.V., Bergmann F. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst. and Siberian, *P. obovata* Ledeb., spruce species studies by isozyme loci // *Heredity.* — 1995. — **74**, № 5. — P. 464–480.
  11. Lagercrantz U., Ryman N. Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozyme variation // *Evolution.* — 1990. — **44** (1). — P. 38–53.
  12. Lewandowski A., Burczyk J. Allozyme variation of *Picea abies* in Poland // *Scand. J. For. Res.* — 2002. — **17**. — P. 487–494.
  13. Müller-Starck G. Genetic variation in high elevated populations of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in Switzerland // *Silvae Genet.* — 1995. — **44**. — P. 356–362.
  14. Paule L., Szmidt A.E., Yazdani R. Isozyme polymorphism of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) in Slovakia. 1. Genetic structure of adjacent populations // *Acta Facult. Forest. Zvolen.* — 1990. — **32**. — P. 57–70.
  15. Коршиков И.И., Привалихин С.Н., Горлова Е.М., Пирко Я.В. Высотная внутренняя подразделенность и дифференциация популяций видов семейства *Pinaceae* L. в Украинских Карпатах и Крыму // *Бот. журн.* — 2005. — **90**, № 9. — С. 1412–1420.
  16. Prakash S., Lewontin R.C., Hubby J.L. A molecular approach to the study of genic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura* // *Genetics.* — 1969. — **61**. — P. 841–858.
  17. Коршиков И.И., Пирко Н.Н., Пирко Я.В. Генетическая изменчивость и дифференциация популяций *Abies alba* Mill. в Украинских Карпатах // *Генетика.* — 2005. — **41**, № 3. — С. 356–365.
  18. Привалихин С.Н., Коршиков И.И., Пирко Н.Н., Пирко Я.В., Великоридько Т.И. Генетический контроль изоферментов ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) Украинских Карпат // *Цитология и генетика.* — 2006. — **40**, № 2. — С. 20–26.
  19. Животовский С.Н. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
  20. Wright S. *Evolution and the Genetics of Population. V. 4. Variability Within and Among Natural Populations.* — Chicago: Univ. Chicago Press, 1978.
  21. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. — М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. — 431 с.
  22. Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / Под ред. Ю.П. Алтухова. — М.: Наука. 2004. — 619 с.
  23. Swofford D.L., Selander R.B. BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // *J. Hered.* — 1981. — **72**, N 4. — P. 281–283.
  24. 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.
  25. Демкович А.Е. GenRes — программа анализа популяционно-генетических данных // *Промышл. ботаника.* — 2007. — Вып. 7. — С. 128–133.
  26. Банникова Л.В., Зубарева Л.А. Анализ неслучайности ассоциаций аллелей четырех локусов белков молока в популяциях ярославской породы крупного рогатого скота // *Генетика.* — 1996. — **32**, № 11. — С. 1569–1575.
  27. Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосны и ели в Беларуси. — Гомель: ИЛ НАН Б, 2001. — 144 с.

Поступила 07.08.07