

Феногеогеография популяций сосны обыкновенной Якутии и Приамурья

С. Н. Санников¹, И. В. Петрова¹, О. Е. Черепанова¹✉

¹ Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

✉ Email: botgarden.olga@gmail.com

Аннотация. Для сохранения биологического разнообразия необходимо понимание генетической структуры популяций основных видов древесных растений, поскольку это дает наиболее полное представление о явлениях полиморфизма, изменчивости и гибридизации, что позволяет обнаружить генетически и фенотипически различимые подвиды. Полученная информация поможет определить оптимальные условия обитания и охраны промышленно ценных хвойных бореальных видов (например, *Pinus sylvestris* L.). **Целью** исследования являлось проведение аллозимного анализа 10 популяций *P. sylvestris* на территории Якутии и Приамурья. Одной из проблем популяционной биологии древесных растений является определение феногенетической дифференциации растений в пределах всего ареала. В связи с этим для данного исследования были выбраны ландшафтно-гетерогенные аллювиальные равнины Якутии, а также дополнительно Нагорье Приамурья, отделенные Становым хребтом. **Результаты.** Был обнаружен гораздо меньший полиморфизм, а также значительно более резкая дифференциация популяций сосны Приамурья (уровень географической расы) от популяций Якутии, у которых уровень дифференциации не превысил порога географических групп. Показаны значительные различия между популяциями Якутии и Приамурья по дистанциям Махаланобиса, рассчитанных на основании 19 морфологических признаков шишек. Между дистанциями Махаланобиса (D^2) и генетическими дистанциями Нея (D_{N78}) получена положительная линейная зависимость ($R^2 = 0.4159$). **Научная новизна.** Обнаружена доминантная роль в происхождении якутских популяций *P. sylvestris* трех сибирских группово-постепенных рубок (ГПР) – Тынды, Романовки, Иркутска – и уменьшение генетического сходства ГПР по мере их удаления от Якутии. Удалось статистически подтвердить региональное подразделение аллелофонда популяций *P. sylvestris* Якутии на группы, одна из которых – западная (Витим, Вилюйск), вторая приурочена к обширной (возможно, миграционной) области бассейнов рек Лены и Алдана.

Ключевые слова: Якутия, Приамурье, *P. sylvestris*, популяция, географическая дифференциация, генетическая дистанция, дистанции Махаланобиса.

Для цитирования: Санников С. Н., Петрова И. В., Черепанова О. Е. Феногеогеография популяций сосны обыкновенной Якутии и Приамурья // Аграрный вестник Урала. 2022. Спецвыпуск «Биология и биотехнологии». С. 44–57. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-229-14-44-57.

Дата поступления статьи: 05.08.2022, **дата рецензирования:** 07.09.2022, **дата принятия:** 29.09.2022.

Постановка проблемы (Introduction)

Вопросы популяционной биологии древесных видов растений не теряют своей актуальности. Наиважнейшим является изучение их феногеографической дифференциации в пределах ареалов, в частности, сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) [1, с. 283; 2, с. 111; 3, с. 389; 4, с. 1201; 5, с. 1215; 6, с. 274; 7; 8, с. 41; 9, с. 16]. В этом плане гетерогенные аллювиальные равнины Якутии и Нагорья Приамурья, которые изолированы Становым хребтом, представляются наиболее интересными объектами для изучения.

Цель нашей работы заключалась в сравнительном анализе аллозимной и фенотипической струк-

туры и дифференциации популяций Якутии и Приамурья. Итоги нашей исследовательской работы могут быть заимствованы для проработки мер по селекционному и лесосеменному районированию, организации охраны генофонда естественных популяций, включая и проведение дальнейших исследований популяционно-генетической структуры основных лесобразующих видов [10, с. 1914]. Изучение популяционно-генетической структуры остается первоочередной задачей, в результате решения которой возможно успешное выявление степени генетического, а также и фенотипического полиморфизма, выявление в ареале генетически разнородных популяций – их географических групп, рас

и подвидов [11, с. 4; 12, с. 2; 13, с. 1079; 14, с. 14; 15, с. 6; 16, с. 2; 17, с. 8; 18, с. 467; 19, с. 6; 20, с. 87]. Разработка популяционной, таксономической фенотипической структуры видов является научной основой для сохранения разнообразия генофонда и последующего его рационального использования.

P. sylvestris – широко распространенный вид семейства *Pinaceae*. Растение представляет собой дерево высотой до 25–40 м и 0,5–1,2 м в диаметре [21, с. 51]. Крона изменчива, приобретает разнообразную форму.

Шишки длиной 3–6 см, конической формы, симметричные или почти симметричные, созревают в ноябре – декабре, через 20 месяцев после опыления, раскрываются в феврале – апреле и опадают вскоре после осыпания семян. Чешуйки ромбической формы, от плоских до выпуклых, редко крючковатые (с полным диапазоном вариаций между ними), с мелкой остроконечной дорсальной макушкой. Семена черные длиной 4–5 мм с крылом 12–20 мм. На основании окраски семенных чешуй были выделены разнообразные морфологические формы сосны [22].

Существует несколько вариантов данного вида. Вариация *sylvestris* встречается в Европе от Шотландии и Испании на восток и через Северную Азию почти до побережья Тихого океана. В Северной Евразии – на высоте до 1000 м от уровня моря, в Южной Европе только выше 500 м в горах и до 2400 м в испанской Сьерра-Неваде. Отсутствует в восточных прибрежных районах Сибири, редко и локально встречается в северо-восточной Сибири.

Вариант *hamata* отличается главным образом химическим составом смолы. Как правило, имеет более выраженные крючковидные апофизы, чем обычно. Зимой листья остаются более ярко-синезелеными. Данная вариация берет свое начало с Балканского полуострова, севера Турции и юго-западного Закавказья. Произрастает на высоте 500–2600 м.

Вариация *mongolica* отличается тем, что ее шишки более густо покрыты смолой, но не на всех деревьях это видно. Листья имеют тенденцию быть более тусклой, менее голубоватой и более серо-зеленой, а зимой даже желто-серой. Район распространения на высоте 300–2000 м над уровнем моря, охватывает Монголию, Северо-Западный Китай, Южную Сибирь, включая значительную территорию в Забайкалье. Часто отмечается на сухих склонах или песчаных почвах.

Вариация *lapponica* характеризуется более короткими, более долгоживущими листьями (5–9 лет). Основные морфологические параметры этой вариации значительно перекрываются, что вызывает сложности в детектировании образцов. Отмечена в Норвегии, Швеции, Финляндии и на прилегающих территориях РФ к северу от 65° с. ш. [22].

Виды рода *Pinus* довольно часто образуют фертильные гибриды, в связи с чем ведется много работ по генетической идентификации новых подвидов и вариаций. Например, в 2005 г. проводилось исследование представителей *P. sylvestris*, *P. mugo* и их гибридов. Было установлено, что гибридные семена *P. sylvestris* × *P. mugo* обладают более высоким потенциалом всхожести, чем семена от самоопыления, контролируемого внутривидового скрещивания и открытого опыления [23, с. 132].

На данный момент известен гибрид *P. funebris* (сосна погребальная), который получен при скрещивании *P. sylvestris* и *P. densiflora*. От сосны обыкновенной гибриды дифференцируются по следующим параметрам: заостренные конусовидные и узкие почки, мутноватое положение ланцетных чешуй, которые отворачиваются к основанию почки и имеют красновато-золотисто-коричневый цвет, окаймленный край редко бахромчатый. Признаками, объединяющие гибрид с сосной обыкновенной, являются хвоинки с небольшим килем внизу и белыми устьичными полосками, пленчатые края почечных чешуй, шиповатость кля профиллов.

P. funebris и *P. densiflora* объединяет строение вегетативных органов. Чешуи почек имеют ланцетную или узколанцетную форму, они тесно сближены друг с другом, образуя тем самым подобие мутноватки. Также чешуи брахибластов сильно сближены друг с другом. Но при этом сосна погребальная отличается более светлыми оттенками почечных чешуй, чешуевидных листьев в основании пучков хвои. Закругленное основание киль профиллов у сосны погребальной имеет шиповатый край, основание его закруглено, а у *P. densiflora* – край городчатый, основание обрублено. В целом сосна погребальная морфологически содержит признаки обоих видов *P. sylvestris* и *P. densiflora*, но к последнему виду *P. funebris* стоит ближе [24, с. 43].

Сосна используется как строевой материал, также из нее добывают деготь, смолу, скипидарное масло, канифоль. Сладкая сочная заболонь в некоторых местах Сибири используется в пищу. Эфирные масла сосны применяются в косметологии, а также в качестве индикатора загрязнения окружающей среды [25, с. 127].

Методология и методы исследования (Methods)

Основным методическим подходом, включая и ряд оригинальных методов, был сравнительный анализ популяционных выборок *P. sylvestris* на территории Якутии и Приамурья (рис. 1). В ходе реализации поставленных задач был выполнен аллозимный анализ в 10 популяционных выборках, включающий 500 деревьев, также анализ 23 морфологических признаков шишек. К 10 популяциям добавились еще 2 популяции, изученные по морфологическим признакам шишек: Отважный и Жиганск (таблица 1). В анализе использовали наи-

более консервативные и стабильные количественные фенотипические маркеры ($D_{ш}$ – длина шишки; $D_{м}$ – длина шишки от самого широкого места до основания; $D_{м}/D_{ш}$ – относительная длина шишки; $Ш_з$ – ширина закрытой шишки; $Ш_р$ – ширина раскрытой шишки; $Ш_з/D_{ш}$ – относительная ширина закрытой шишки; $Ш_р/D_{ш}$ – относительная ширина раскрытой шишки; $Ч_ч$ – число чешуй; $D_{ч1}$ – длина чешуи из самого широкого места шишки; $Ш_{ч1}$ – ширина чешуи из самого широкого места шишки; $Ш_{ч1}/D_{ч1}$ – относительная ширина чешуи; $D_{ч2}$ – длина самой крупной чешуи у основания шишки; $Ш_{ч2}$ – ширина самой крупной чешуи у основания шишки; $C_к$ – длина семени, включая крылатку; $D_с$ – длина семени, исключая крылатку; $Ш_с$ – ширина семени; $Ш_с/D_с$ – относительная ширина семени; $D_к$ – длина только крылатки; $Ш_к$ – ширина только крылатки; $C_с$ – число семян; $C_{сп}$ – число спелых семян; $C_{п}$ – число пустых семян; $C_{н}$ – число недоразвитых семян), признаки генеративных органов – используются для оценки внутривидовой изменчивости у хвойных древесных видов [26, с. 181; 27, с. 421; 28, с. 92; 29, с. 111].

Для анализа структуры аллозимов брали наиболее крупные вегетативные почки с побегов. Анализ же проводился нами по ранее широко описанным методам [30; 31, с. 256; 32, с. 219; 33] с некоторы-

ми доступными вариациями [7], в блоках вертикального полиакриламидного геля в трис-ЭДТА-боратной буферной системе по 16 белковым кодирующим локусам 10 ферментных систем (включая 14 полиморфных): алкогольдегидрогеназа – ADH (К.Ф. 1.1.1.1, 2 локуса); глутаматдегидрогеназа – GDH (К.Ф. 1.4.1.3, 1 локус); 6-фосфоглюконатдегидрогеназа – 6-PGD (1.1.1.43, 1 локус); шикиматдегидрогеназа – SKDH (К.Ф. 1.1.1.25, 2 локуса); фосфоглюкомутаза – PGM (К.Ф. 2.7.5.1, 2 локуса); диафораза – DIA (К.Ф. 1.6.4.3, 1 локус); глутаматоксалацетаттрансаминаза – GOT (К.Ф. 2.6.1.1, 3 локуса); форматдегидрогеназа – FDH (К.Ф. 1.2.1.2, 1 локус); супероксиддисмутаза – SOD (К.Ф. 1.15.1.1, 2 локуса); эстераза флюоресцентная – EST-f (К.Ф. 3.1.1.2, 1 локус) [34, с. 2], [35, с. 182]. На основании полученных данных об аллозимной структуре были рассчитаны как генетические дистанции Нея (DN_{78}), так и параметры внутривидового полиморфизма [36, с. 584; 37, с. 378; 38, с. 2]. Результаты статистически обработаны пакетом программ BYOSYS [39, с. 281]. Кластерный анализ (метод парно-групповых невзвешенных средних, UPGMA) рассчитан пакетом программ NTSYS.2.1 [40]. Генотаксономический ранг популяций присваивался на основании ранее рассчитанной шкалы геносистематической дистанций [6, с. 279].



Рис. 1. Географическое положение изученных популяций *P. sylvestris* Якутии и Приамурья
 Fig. 1. The geographical position of the populations of *P. sylvestris* in Yakutia and Amur region

Таблица 1
Географические координаты популяций *P. sylvestris* Якутии и Приамурья

Название	Сокращение	Координаты		Высота над уровнем моря, м
		Широта	Долгота	
Алдан	Ал	58°37'	125°21'	681
Амга	Ам	60°55'	131°55'	211
Вилуйск	Вл	63°45'	121°39'	112
Витим	Вт	59°27'	112°33'	210
Олекминск	Ол	60°22'	120°26'	214
Якутск	Як-1	62°05'	129°38'	207
Усть-Мая	Ум	60°25'	134°32'	172
Нижний Цасучей	НЦ	50°31'	115°07'	612
Архара	Ар	49°25'	130°04'	161
Отважный	От	49°21'	130°06'	126
Жиганск	ЖГ	66°46'	123°22'	71
Тында	Тнд	55°09'	124°43'	547
Нерюнгри	Нер	56°39'	124°43'	850
Свободный	Св	51°23'	128°08'	190

Примечание. N – количество деревьев.

Table 1
The geographical position of the populations of *P. sylvestris* in Yakutia and Amur region

Sample name	Cipher	Geographical coordinates		Altitude, m
		Latitude	Longitude	
Aldan	Al	58°37'	125°21'	681
Amga	Am	60°55'	131°55'	211
Vilyuysk	Vl	63°45'	121°39'	112
Vitim	Vt	59°27'	112°33'	210
Olekminsk	Ol	60°22'	120°26'	214
Yakutsk	Yak1	62°05'	129°38'	207
Ust'-Maya	Um	60°25'	134°32'	172
Nizhniy Casuchey	NC	50°31'	115°07'	612
Arkharara	Ar	49°25'	130°04'	161
Otvazhnyy	Ot	49°21'	130°06'	126
Zhigansk	Zhg	66°46'	123°22'	71
Tynda	Tnd	55°09'	124°43'	547
Neryungri	Ner	56°39'	124°43'	850
Svobodnyy	Sv	51°23'	128°08'	190

Note. N – number of trees.

Таблица 2
Параметры генетического полиморфизма в выборках *P. sylvestris* Якутии и Приамурья

Популяция	N	A	P ₉₉	H _e	H _o
Якутия					
Якт1	47,9	2,4 ± 0,3	75,0	0,29 ± 0,06	0,30 ± 0,06
Якт2	46,0	2,2 ± 0,3	68,8	0,31 ± 0,06	0,29 ± 0,06
Олк	39,3	2,4 ± 0,3	75,0	0,28 ± 0,06	0,29 ± 0,06
Влк	46,9	2,3 ± 0,3	68,8	0,28 ± 0,06	0,28 ± 0,06
Втм	47,8	2,5 ± 0,3	75,0	0,29 ± 0,06	0,29 ± 0,06
Алд	47,8	2,4 ± 0,3	81,3	0,26 ± 0,05	0,27 ± 0,06
Амг	47,9	2,1 ± 0,3	68,8	0,29 ± 0,06	0,29 ± 0,06
УМ	47,8	2,1 ± 0,2	75,0	0,26 ± 0,05	0,27 ± 0,05
Mx ± t	46,4 ± 2,9	2,3 ± 0,15	73,5 ± 4,4	0,28 ± 0,02	0,29 ± 0,01
Приамурье					
Ар	47,9	2,2 ± 0,3	68,8	0,25 ± 0,06	0,24 ± 0,05
НЦ	43,9	2,3 ± 0,3	75,0	0,27 ± 0,06	0,27 ± 0,05
Mx ± t	45,9 ± 2,8	2,25 ± 0,07	71,9 ± 4,4	0,27 ± 0,01	0,25 ± 0,02

Примечание. N – число образцов, A – среднее число аллелей на локус, %, H_e – ожидаемая гетерозиготность,

P₉₉ – процент полиморфных локусов (p ≤ 0.01), H_o – наблюдаемая гетерозиготность, Mx – среднее, ± t – ошибка среднего.

Шифры выборок см. в таблице 1.

Table 2
Parameters of genetic polymorphism in samples of *P. sylvestris* of Yakutia and Amur region

Population	N	A	P ₉₉	H _e	H _o
Yakutia					
Yak1	47.9	2.4 ± 0.3	75.0	0.29 ± 0.06	0.30 ± 0.06
Yak2	46.0	2.2 ± 0.3	68.8	0.31 ± 0.06	0.29 ± 0.06
Ol	39.3	2.4 ± 0.3	75.0	0.28 ± 0.06	0.29 ± 0.06
VI	46.9	2.3 ± 0.3	68.8	0.28 ± 0.06	0.28 ± 0.06
Vt	47.8	2.5 ± 0.3	75.0	0.29 ± 0.06	0.29 ± 0.06
Al	47.8	2.4 ± 0.3	81.3	0.26 ± 0.05	0.27 ± 0.06
Am	47.9	2.1 ± 0.3	68.8	0.29 ± 0.06	0.29 ± 0.06
UM	47.8	2.1 ± 0.2	75.0	0.26 ± 0.05	0.27 ± 0.05
Mx ± m	46.4 ± 2.9	2.3 ± 0.15	73.5 ± 4.4	0.28 ± 0.02	0.29 ± 0.01
Amur region					
Ar	47.9	2.2 ± 0.3	68.8	0.25 ± 0.06	0.24 ± 0.05
NC	43.9	2.3 ± 0.3	75.0	0.27 ± 0.06	0.27 ± 0.05
Mx ± m	45.9 ± 2.8	2.25 ± 0.07	71.9 ± 4.4	0.27 ± 0.01	0.25 ± 0.02

Note. N - number of trees, A - average number of alleles per locus, %, H_e - expected heterozygosity,

P₉₉ - proportion of polymorphic loci (p ≤ 0.01), H_o - observed heterozygosity, Mx - average, ± m - average error. Sample codes see in table 1.

Таблица 3
Генетические дистанции Нея (1978) между популяциями Якутии и Приамурья

	Як1	Як2	Ам	УМ	Ол	Ал	Вл	Вт	Арх	НЦ
Як1	0,000									
Як2	0,002	0,000								
Ам	0,027	0,037	0,000							
УМ	0,002	0,002	0,037	0,000						
Ол	0,007	0,003	0,023	0,007	0,000					
Ал	0,008	0,003	0,023	0,005	0,000	0,000				
Вл	0,006	0,004	0,032	0,005	0,008	0,005	0,000			
Вт	0,014	0,011	0,023	0,017	0,008	0,009	0,003	0,000		
Ар	0,033	0,035	0,018	0,041	0,020	0,021	0,032	0,026	0,000	
НЦ	0,023	0,026	0,008	0,031	0,016	0,013	0,020	0,010	0,013	0,000

Примечание. Шифры см. в таблице 1.

Table 3
The genetic distances of Ney (1978) between the populations of Yakutia and Amur Region

	Yak1	Yak2	Am	UM	Ol	Al	VI	Vt	Ar	NC
Yak1	0,000									
Yak2	0,002	0,000								
Am	0,027	0,037	0,000							
UM	0,002	0,002	0,037	0,000						
Ol	0,007	0,003	0,023	0,007	0,000					
Al	0,008	0,003	0,023	0,005	0,000	0,000				
VI	0,006	0,004	0,032	0,005	0,008	0,005	0,000			
Vt	0,014	0,011	0,023	0,017	0,008	0,009	0,003	0,000		
Ar	0,033	0,035	0,018	0,041	0,020	0,021	0,032	0,026	0,000	
NC	0,023	0,026	0,008	0,031	0,016	0,013	0,020	0,010	0,013	0,000

Note. Ciphers see in table 1.

Результаты (Results)

Обобщенные параметры генетического полиморфизма в выборках *P. sylvestris* Якутии и Приамурья собраны в таблице 2.

Дифференциация на статистически значимом уровне выявлена нами лишь между параметрами ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности (таблица 2). Вероятно, данный эффект можно связать с относительно высокой степенью миграционной «горно-механической» (по отношению к потокам

семян) и репродуктивной (относительно потоков пыльцы) изоляцией изученных популяций друг от друга [7], а также с антропогенной фрагментацией островных популяций *P. sylvestris* в этих регионах.

Максимальная генетическая дистанция (таблица 3) определена между популяциями Архары и Усть-Маи ($D_{N78} = 0,041$) и не превышает уровня географической расы, а минимальные значения фиксировали между Алданом и Олекминском.

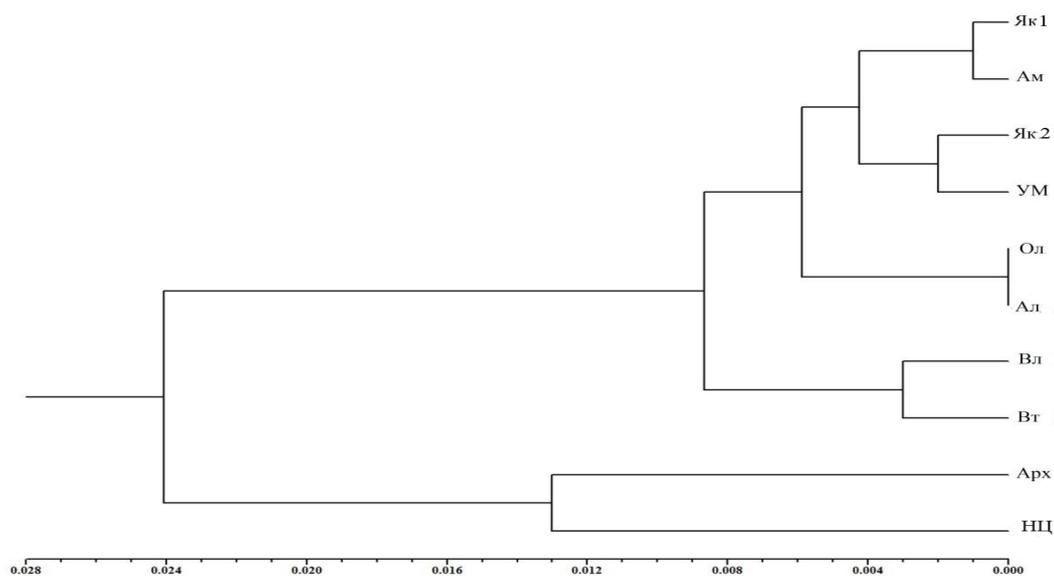


Рис. 2. Дендрограмма генетических дистанций Нея (1978) между популяциями *P. sylvestris*, произрастающими в Якутии и Приамурье

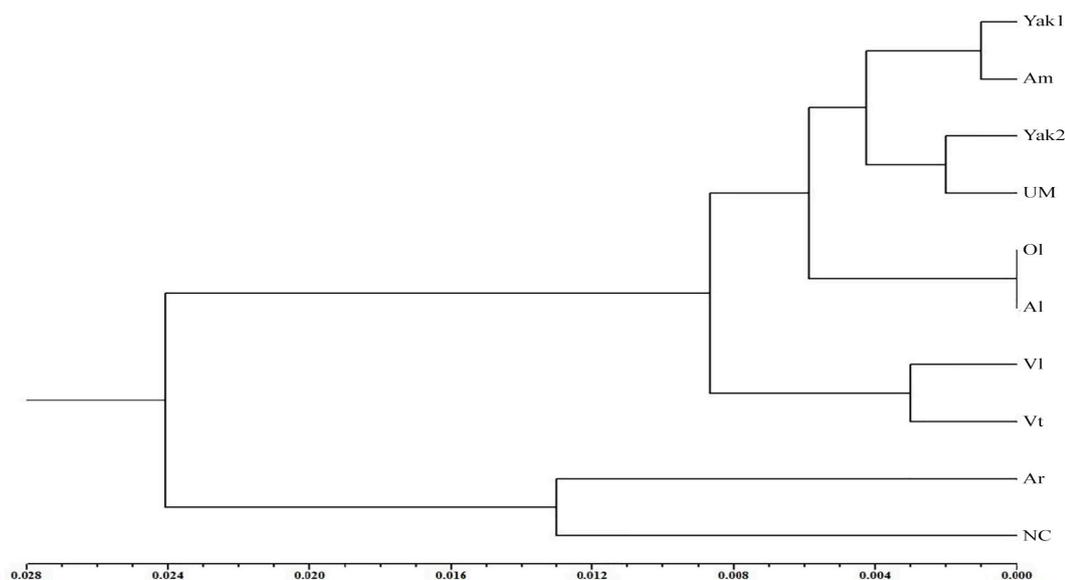


Fig. 2. Dendrogram of the genetic distances of Ney (1978) between the populations of *P. sylvestris* of Yakutia and Amur region

Диаграмма, построенная с использованием данных о генетических дистанциях Нея D_{N78} (рис. 2, таблица 3), иллюстрирует четкое – в ранге географических рас ($D_{N78} = 0,041$) – разделение на две самостоятельные группы: популяции Якутии и популяции Приамурья (с опорой на значения t -критерия зафиксированные различия статистически значимы, $p < 0,05$). Отметим, что вторая группа популяций также достаточно точно подразделяется (на уровне $D_{N78} = 0.017$) на центрально-восточную (Якутск, Амга, Усть-Мая, Олекминск, Алдан) и северо-западную части Якутии (Вилуйск, Витим).

В таблице 4 приведены фенологические расстояния Махаланобиса между всеми изученными популяциями сосны Якутии и Приамурья (таблица 4).

Максимальная дистанция Махаланобиса (538) найдена между Нижним Цасучеем и Алданом, минимальная – между Амгой и Алданом (7). Выявленные значительные морфологические различия обусловлены зонально-климатическими и почвенными различиями Якутии и Приамурья (по длине вегетативного периода, теплообеспечению, гумусованию почв и т. д.). Фенотипические градиенты между популяциями *P. sylvestris* наблюдаются также, например, и между Украинскими Карпатами и Болгарией [7].

Таблица 4
Дистанции Махаланобиса между популяциями Якутии и Приамурья

	Як1	Як2	Ол	Вл	Ал	Ам	Вт	УМ	ЖГ	Ар	От	НЦ
Як1	0,000	12,23	14,60	91,82	99,79	95,21	60,14	23,43	21,53	225,0	216,2	319,9
Як2	12,23	0,000	19,22	114,4	119,4	119,5	53,66	38,87	46,84	272,1	264,0	375,1
Ол	14,60	19,22	0,000	81,05	76,79	71,93	52,45	22,91	44,27	259,4	245,4	350,7
Вл	91,82	114,4	81,05	0,000	12,70	10,16	94,58	84,94	84,33	447,7	409,5	517,3
Ал	99,79	119,4	76,79	12,70	0,000	6,50	84,97	75,09	100,8	469,2	427,5	537,8
Ам	95,21	119,5	71,93	10,16	6,502	0,000	92,44	76,76	94,06	460,7	419,4	528,3
Вт	60,14	53,66	52,45	94,58	84,97	92,44	0,000	26,26	85,84	365,0	349,6	455,8
УМ	23,43	38,87	22,91	84,94	75,09	76,76	26,26	0,000	45,69	273,7	258,9	365,6
ЖГ	21,53	46,84	44,27	84,33	100,8	94,06	85,84	45,69	0,000	290,0	277,0	370,2
Ар	225,0	272,1	259,4	447,7	469,2	460,7	365,0	273,7	290,9	0,00	8,48	65,4
От	216,2	264,0	245,4	409,5	427,5	419,4	349,6	258,9	277,0	8,48	0,00	46,0
НЦ	319,9	375,1	350,7	517,3	537,8	528,3	455,8	365,6	370,2	65,43	46,0	0,00

Table 4
Mahalanobis distance between populations of Yakutia and Amur region

	Yak1	Yak2	Ol	VI	Al	Am	Vt	UM	Zhg	Ar	Ot	NC
Yak1	0.000	12.23	14.60	91.82	99.79	95.21	60.14	23.43	21.53	225.0	216.2	319.9
Yak2	12.23	0.000	19.22	114.4	119.4	119.5	53.66	38.87	46.84	272.1	264.0	375.1
Ol	14.60	19.22	0.000	81.05	76.79	71.93	52.45	22.91	44.27	259.4	245.4	350.7
VI	91.82	114.4	81.05	0.000	12.70	10.16	94.58	84.94	84.33	447.7	409.5	517.3
Al	99.79	119.4	76.79	12.70	0.000	6.50	84.97	75.09	100.8	469.2	427.5	537.8
Am	95.21	119.5	71.93	10.16	6.502	0.000	92.44	76.76	94.06	460.7	419.4	528.3
Vt	60.14	53.66	52.45	94.58	84.97	92.44	0.000	26.26	85.84	365.0	349.6	455.8
UM	23.43	38.87	22.91	84.94	75.09	76.76	26.26	0.000	45.69	273.7	258.9	365.6
Zhg	21.53	46.84	44.27	84.33	100.8	94.06	85.84	45.69	0.000	290.0	277.0	370.2
Ar	225.0	272.1	259.4	447.7	469.2	460.7	365.0	273.7	290.9	0.00	8.48	65.4
Ot	216.2	264.0	245.4	409.5	427.5	419.4	349.6	258.9	277.0	8.48	0.00	46.0
NC	319.9	375.1	350.7	517.3	537.8	528.3	455.8	365.6	370.2	65.43	46.0	0.00

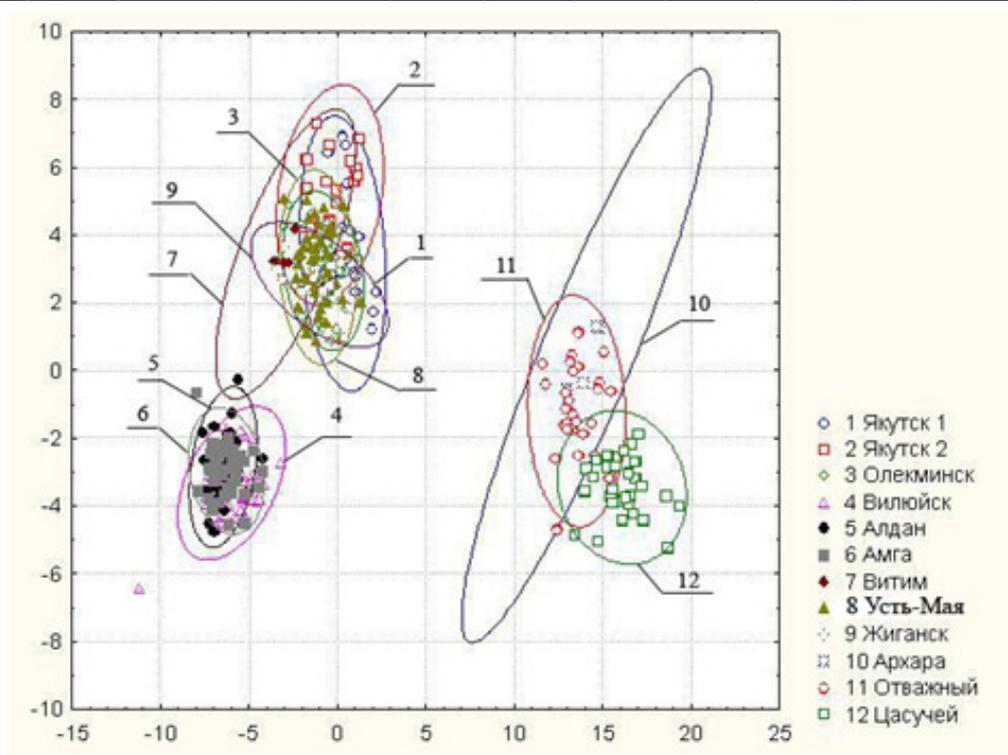


Рис. 3. Ординация дистанций Махаланобиса между популяциями Якутии и Приамурья

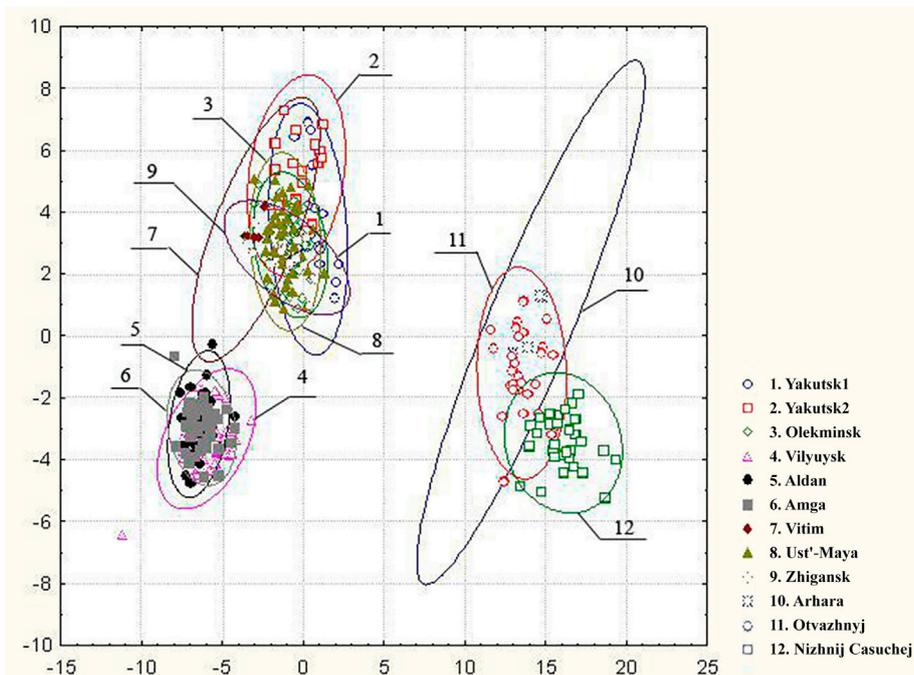


Fig. 3. Ordination of the Mahalanobis distance between the populations of Yakutia and Amur region

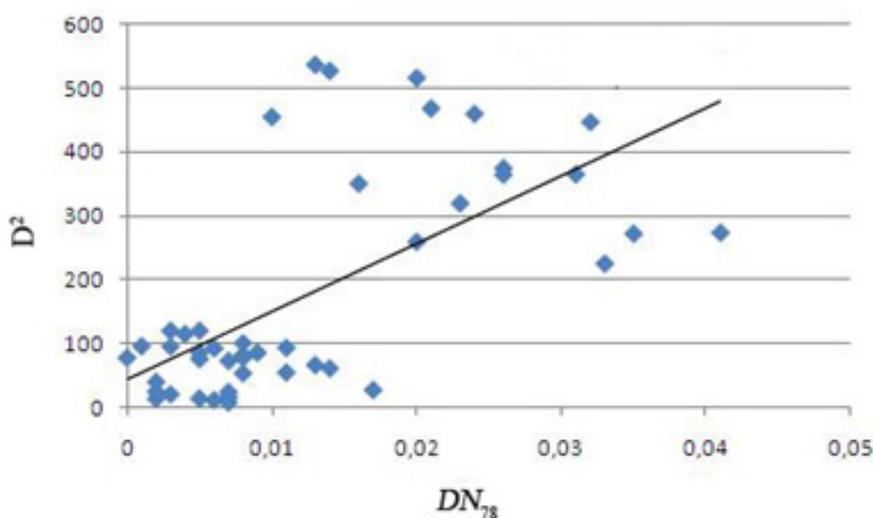


Рис. 4. Линейная зависимость между дистанциями Махаланобиса (D^2) и генетическими дистанциями Нея (1978)
Fig. 4. The linear relationship between the Mahalanobis distance (D^2) and the genetic distances of Ney (1978)

На двумерной диаграмме рассеивания, основанной на результатах анализа изменчивости фенотипических признаков шишки (рис. 3), визуализируется распад якутских популяций сосны на следующие группы: первая объединяет Вилюйск, Алдан, Амга, а вторая – Якутск, Олекминск, Витим, Усть-Мая и Жиганск. Выборки из Приамурья (Архара, Отважный, Цасучей) обособляются в отдельную группу. Географически представленные популяции сосны изолированы от остальных.

Таким образом, как полученные дистанции Нея, так и дистанции Махаланобиса показывают существенные различия между популяциями сосны Якутии и Приамурья.

Регрессионный анализ связи между дистанциями Махаланобиса (D^2) и генетическими дистанциями Нея (D_{N78}) выявил также положительную линейную зависимость $y = 10609x + 43,407$, $R^2 = 0,4159$ (рис. 4), $p < 0,005$. Аналогичная связь была выявлена для Украинских Карпат и Русской равнины [7].

Градиенты генетических дистанций (ГГД) на трансекте Свободный – Тынды – Нерюнгри – Олекминск – Вилюйск свидетельствуют, что максимальная ($4,03 \cdot 10^{-5}$) дифференциация в зоне Станового хребта между Тындой и Нерюнгри (рис. 5).

В результате анализа, очевидна доминантная роль в происхождении якутских популяций *P. sylvestris* трех сибирских ГПР – Тынды, Романовки, Иркутска и уменьшение генетического сходства ГПР по мере их удаления от Якутии (рис. 6).

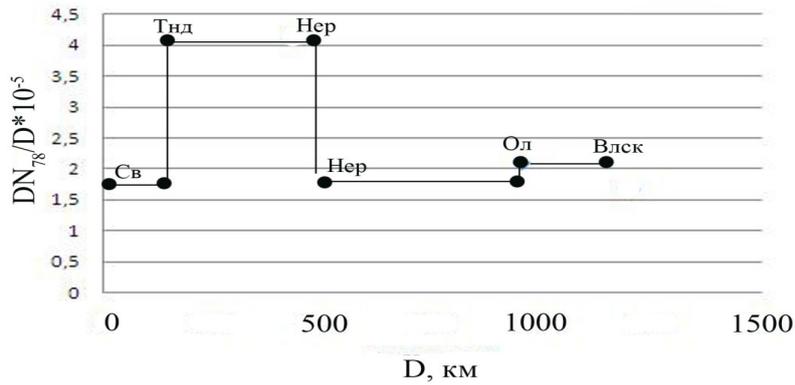


Рис. 5. Градиенты генетических дистанций для D_{N78} на трансекте Свободный – Вилюйск. Примечание: см. шифры популяций в таблице 1

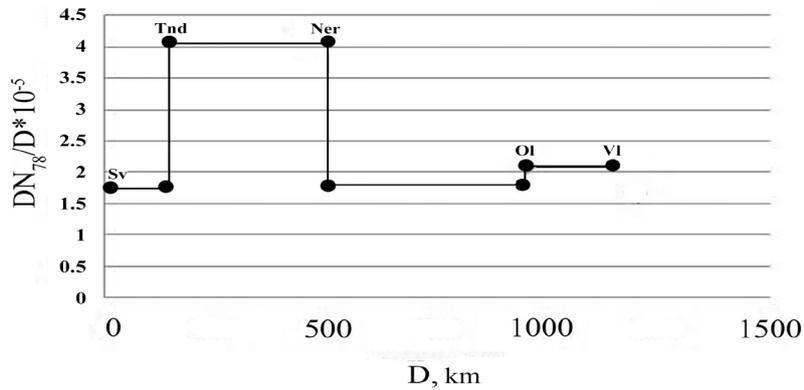


Fig. 5. Gradients of genetic distances for D_{N78} on the Svobodny – Vilyuisk transect. Note: see population ciphers in table 1

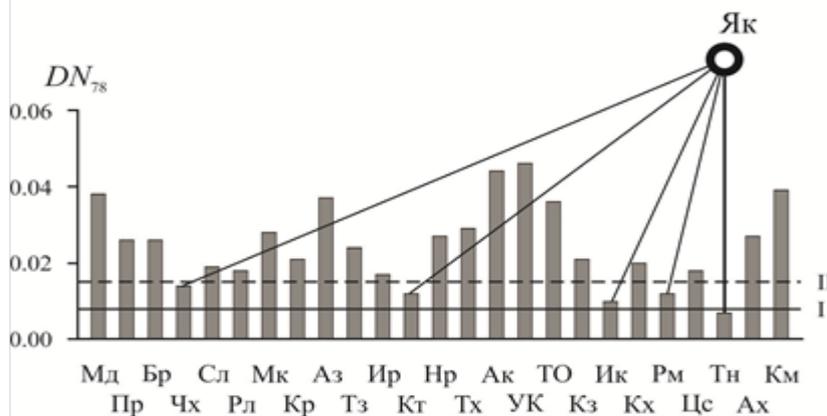


Рис. 6. Выявление гипотетических плейстоценовых рефугиумов якутской географической группы популяций *P. sylvestris* первого (I) и второго (II) рангов

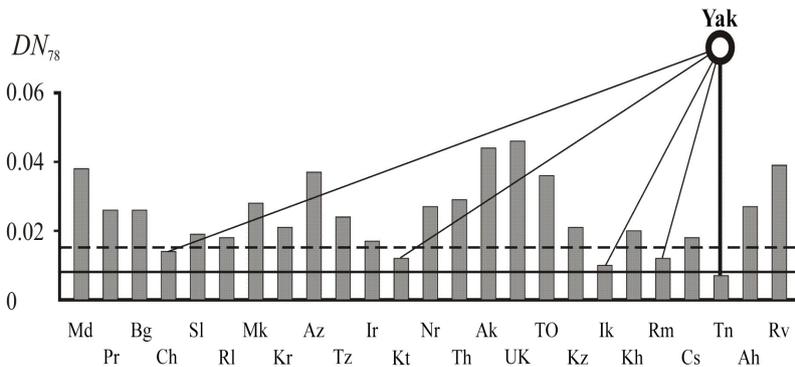


Fig. 6. Identification of hypothetical Pleistocene refugiums Yakuts geographic group of populations *P. sylvestris* of the first (I) and second (II) ranks

Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)

1. Аллозимный анализ 10 популяций *P. sylvestris* L. 2 физико-географических стран Якутии и Приамурья выявил меньший полиморфизм и наиболее резкое обособление приамурских популяций (уровень географической расы) от якутских популяций, дифференцированных на уровне не выше географических групп. Зафиксировали статистически значимое краевое обособление групп якутских популяций на западную (Витим, Вилюйск) и оставшиеся популяции, которые приобщены к обширной (по-видимому, миграционной) акватории речных бассейнов Алдана и Лены.

2. Приведены значимые различия между якутскими и приамурскими популяциями согласно дистанциям Махаланобиса, рассчитанным по 23 при-

знакам шишек ($D^2 = 537.8$, между Алданом и Нижним Цасучеем), 19 из которых оказались наиболее информативны.

3. Между дистанциями Махаланобиса (D^2) и генетическими дистанциями Нея (D_{N78}) выявлена положительная линейная зависимость ($R^2 = 0,4159$).

4. По градиентам генетических дистанций (ГГД) на трансекте Свободный – Тында – Нерюнгри – Олекминск – Вилюйск видно, что наибольший их перепад ($4,03 \cdot 10^{-5}$) наблюдается при пересечении Станового хребта между Тындой и Нерюнгри.

5. В целом очевидна доминантная роль в происхождении якутских популяций *P. sylvestris* трех сибирских ГПР – Тынды, Романовки, Иркутска – и уменьшение генетического сходства ГПР по мере их удаления от Якутии.

Библиографический список

1. Calleja-Rodriguez A. et al. Analysis of phenotypic-and Estimated Breeding Values (EBV) to dissect the genetic architecture of complex traits in a Scots pine three-generation pedigree design // Journal of Theoretical Biology. 2019. Vol. 462. Pp. 283–292. DOI: 10.1016/j.jtbi.2018.11.007.
2. Korshykov I. I. et al. Genetic variability of maternal plants and embryos of their seeds in the populations of *Pinus kochiana* Klotzsch ex Koch in Crimea // Cytology and Genetics. 2016. Vol. 50. No. 2. Pp. 110–115. DOI: 10.3103/S0095452716020079.
3. Sannikov S. N., Egorov E. V. Alternative ways of *Pinus sylvestris* L. migration from Southern Siberia to Europe and Asia Minor // Biology Bulletin. 2015. Vol. 42. No. 5. Pp. 387–393. DOI: 10.1134/S1062359015050118.
4. Semerikov V. L. et al. Development of new mitochondrial DNA markers in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) for population and phylogeographic studies // Russian journal of genetics. 2015. Vol. 51. No. 12. Pp. 1199–1203. DOI: 10.1134/S1022795415120108.
5. Vidyakin A. I. et al. Genetic variation, population structure, and differentiation in scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the northeast of the Russian plain as inferred from the molecular genetic analysis data // Russian journal of genetics. 2015. Vol. 51. No. 12. Pp. 1213–1220. DOI: 10.1134/S1022795415120133.
6. Санников С. Н., Петрова И. В. Филогенгеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2012. № 4. С. 252–260. DOI: 10.1134/S1067413612040145.
7. Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
8. Путенихин В. П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 06.03.01. Красноярск, 2000. 48 с.
9. Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. Москва: Наука, 1964. 161 с.
10. Sannikov S. N. et al. The forecast of fire impact on *Pinus sylvestris* renewal in southwestern Siberia // Journal of Forestry Research. 2021. Vol. 32. No. 5. Pp. 1911–1919. DOI: 10.1007/s11676-020-01260-1.
11. Santini F. et al. Morpho-physiological variability of *Pinus nigra* populations reveals climate-driven local adaptation but weak water use differentiation // Environmental and Experimental Botany. 2019. Vol. 166. Article number 103828. Pp. 1–36. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2019.103828.
12. Olsson S. et al. Evolutionary relevance of lineages in the European black pine (*Pinus nigra*) in the transcriptomic era // Tree Genetics & Genomes. 2020. Vol. 16. No. 2. Pp. 1–10. DOI: 10.1007/s11295-020-1424-8.
13. Urbaniak L. et al. Genetic resources of relict populations of *Pinus sylvestris* (L.) in Western Carpathians assessed by chloroplast microsatellites // Biologia. 2019. Vol. 74. No. 9. Pp. 1077–1086. DOI: 10.2478/s11756-019-00255-6.
14. Pyhäjärvi T., Kujala S. T., Savolainen O. 275 years of forestry meets genomics in *Pinus sylvestris* // Evolutionary Applications. 2020. Vol. 13. No. 1. Pp. 1–67. DOI: 10.1111/eva.12809.
15. Vasilyeva Y. et al. Genetic Structure, Differentiation and Originality of *Pinus sylvestris* L. Populations in the East of the East European Plain // Forests. 2021. Vol. 12. No. 8 (999). Pp. 1–11. DOI: 10.3390/f12080999.
16. Şofletea N. et al. Genetic diversity and spatial genetic structure in isolated scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations native to eastern and southern carpathians // Forests. 2020. Vol. 11. No. 10 (1047). Pp. 1–15. DOI: 10.3390/f11101047.

17. Przybylski P. et al. Conservation of Genetic Diversity of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in a Central European National Park Based on cpDNA Studies // *Diversity*. 2022. Vol. 14. No. 2 (93). Pp. 1–11. DOI: 10.3390/d14020093.
18. Yanbaev Y. et al. Gene pool of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under reforestation in extreme environment // *Wood Research*. 2020. Vol. 65. Pp. 459–470. DOI: 10.37763/wr.1336-4561/65.3.459470.
19. Przybylski P. et al. Relationships between Some Biodiversity Indicators and Crown Damage of *Pinus sylvestris* L. in Natural Old Growth Pine Forests // *Sustainability*. 2021. Vol. 13. No. 3 (1239). Pp. 1–14. DOI: 10.3390/su13031239.
20. González Díaz P. Development and maintenance of genetic diversity in Scots pine, *Pinus sylvestris* (L.). UK: University of Stirling, 2018. 216 p.
21. Соколов А. И. [и др.] Сохранность и рост культур сосны, созданных посадочным материалом с закрытой корневой системой в условиях Карелии // *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал*. 2015. № 6 (348). С. 46–56.
22. *Pinus sylvestris* [e-resource] // The Gymnosperm database. URL: https://www.conifers.org/pi/Pinus_sylvestris.php (date of reference: 20.08.2022).
23. Kormutak A. et al. Artificial hybridization of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus mugo* Turra // *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*. 2005. Vol. 47. No. 1. Pp. 129–134.
24. Орлова Л. В. О сосне погребальной (*Pinus funebris* Kom., Pinaceae) // *Turczaninowia*. 1999. Т. 2. № 2. С. 41–45.
25. Lehtiö H. Effect of air pollution on the volatile oil in needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // *Silva Fennica*. 1981. Vol. 15. No. 2. Pp. 122–129.
26. Видякин А. И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // *Экология*. 2001. № 3. С. 197–202.
27. Видякин А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной на востоке европейской части России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16. Екатеринбург, 2004. 48 с.
28. Милютин Л. И. О выделении фенотипов различного масштаба в популяциях древесных растений // *Генетика природных популяций: сборник материалов III Всесоюзного совещания*. Москва, 1988. С. 92–99.
29. Путенихин В. П. Изучение популяционной структуры и сохранение генофонда лиственницы Сукачева на Южном Урале // *Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений: материалы международного симпозиума*. Москва, 1989. С. 111–112.
30. Корочкин Л. И., Серов О. Л., Пудовкин А. И. *Генетика изоферментов*. Москва: Наука, 1977. 275 с.
31. Черепанова О. Е., Петрова И. В., Санников С. Н. Изучение аллозимной дифференциации популяций *Calluna vulgaris* (L.) Hull // *Современные методы и подходы в защите растений: Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием*. Екатеринбург, 2020. С. 256–257.
32. Sannikov S. N. et al. The Hypothesis about the Lofoten Pleistocene Refugium for *Pinus sylvestris* L. // *Russian Journal of Ecology*. 2019. Vol. 50. No. 3. Pp. 218–226. DOI: 10.1134/S1067413619030123.
33. Семериков В. Л. [и др.] Электрофоретическая изменчивость белков хвои сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L // *Генетика*. 1991. Т. 27. № 9. С. 1590–1596.
34. Mollaeva M. Z. et al. Genetic differentiation of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations along the altitudinal gradient in the Central Caucasus (within Kabardino-Balkaria) // *AIP Conference Proceedings*. 2019. Vol. 2063. No. 1. Article number 030014. DOI: 10.1063/1.5087322.
35. Санников С. Н. [и др.] Поиск и выявление системы плейстоценовых рефугиумов вида *Pinus sylvestris* L. // *Экология*. 2020. № 3. С. 181–189. DOI: 10.31857/S0367059720030130.
36. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. 1978. Vol. 89. Pp. 583–590. DOI: 10.1093/genetics/89.3.583.
37. Sannikov S. N. et al. Gradient genogeographic analysis of *Pinus sylvestris* L. populations in Europe // *Russian Journal of Ecology*. 2005. Vol. 36. No. 6. Pp. 377–382. DOI: 10.1007/s11184-005-0089-8.
38. Sannikov S. N. et al. Origin of the Atlantic Azorean insular population of *Calluna vulgaris* (L.) Hull // *Current Plant Biology*. 2019. Vol. 18. No. Pp. 1–5. Article number 100108. DOI: 10.1016/j.cpb.2019.100108.
39. Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetic and systematic // *Heredity*. 1981. Vol. 72. Pp. 281–283. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a109497.
40. Sneath P. H., Sokal R. R. *Numerical taxonomy*. San Francisco: W.H. Freeman and Co., 1973. 573 p.

Об авторах:

Станислав Николаевич Санников¹, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории популяционной биологии растений и динамики леса, ORCID 0000-0003-2547-9583, AuthorID 79925

Ирина Владимировна Петрова¹, доктор биологических наук, директор, ORCID 0000-0001-5689-8452, AuthorID 89842; irina.petrova@botgard.uran.ru

Ольга Евгеньевна Черепанова¹, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории популяционной биологии древесных растений и динамики леса, ORCID 0000-0001-7775-6488, AuthorID 736817; +7 922 145-98-79, botgarden.olga@gmail.com

¹ Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

Phenogenogeography of *Pinus sylvestris* L. populations in Yakutia and the Amur region

S. N. Sannikov¹, I. V. Petrova¹, O. E. Cherepanova¹✉

¹ Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

✉Email: botgarden.olga@gmail.com

Abstract. To preserve biological diversity, it is necessary to determine the genetic structure of species populations, because this gives the most complete picture of the manifestation of polymorphism and makes it possible to detect genetically and phenotypically distinct subspecies. The information obtained will help determine the optimal habitat and protection conditions for endangered and farmed species. **The purpose** of research is to conduct an **allozyme analysis** of 10 populations of *P. sylvestris* L. 2 of the physiographic countries of Yakutia and the Amur region. **Results.** An allozyme analysis revealed less polymorphism and the most drastic differentiation of the Amur region populations (at the level of geographic race) from Yakutia populations, subdivided from each other at the level of geographical populations. Significant differences are shown between the populations of Yakutia and Amur Region according to the distances of Mahalanobis, calculated according to 19 signs of cones. A positive linear relationship was obtained between the distances of Mahalanobis (D^2) and the genetic distances of Ney (DN_{78}) ($R^2 = 0.4159$). **Scientific novelty.** A dominant role in the origin of the Yakut populations of *P. sylvestris* of three Siberian group-gradual fellings (GGF) – Tynda, Romanovka, Irkutsk and a decrease in the genetic similarity of the GGF as they move away from Yakutia were found.

Keywords: Yakutia, Amur region, *P. sylvestris*, population, geographical differentiation, genetic distance, Mahalanobis' distances.

For citation: Sannikov S. N., Petrova I. V., Cherepanova O. E. Fenogenogeografiya populyatsiy sosny obyknovnoy Yakutii i Priamur'ya [Phenogenogeography of *Pinus sylvestris* L. populations in Yakutia and the Amur region] // Agrarian Bulletin of the Urals. 2022. Special issue “Biology and biotechnologies”. Pp. 44–57. DOI: 10.32417/1997-4868-2022-229-14-44-57. (In Russian.)

Date of paper submission: 05.08.2022, **date of review:** 07.09.2022, **date of acceptance:** 29.09.2022.

References

1. Calleja-Rodriguez A. et al. Analysis of phenotypic-and Estimated Breeding Values (EBV) to dissect the genetic architecture of complex traits in a Scots pine three-generation pedigree design // Journal of Theoretical Biology. 2019. Vol. 462. Pp. 283–292. DOI: 10.1016/j.jtbi.2018.11.007.
2. Korshykov I. I. et al. Genetic variability of maternal plants and embryos of their seeds in the populations of *Pinus kochiana* Klotzsch ex Koch in Crimea // Cytology and Genetics. 2016. Vol. 50. No. 2. Pp. 110–115. DOI: 10.3103/S0095452716020079.
3. Sannikov S. N., Egorov E. V. Alternative ways of *Pinus sylvestris* L. migration from Southern Siberia to Europe and Asia Minor // Biology Bulletin. 2015. Vol. 42. No. 5. Pp. 387–393. DOI: 10.1134/S1062359015050118.
4. Semerikov V. L. et al. Development of new mitochondrial DNA markers in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) for population and phylogeographic studies // Russian journal of genetics. 2015. Vol. 51. No. 12. Pp. 1199–1203. DOI: 10.1134/S1022795415120108.
5. Vidyakin A. I. et al. Genetic variation, population structure, and differentiation in scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from the northeast of the Russian plain as inferred from the molecular genetic analysis data // Russian journal of genetics. 2015. Vol. 51. No. 12. Pp. 1213–1220. DOI: 10.1134/S1022795415120133.
6. Sannikov S. N., Petrova I. V. Filogenogeografiya i genotaksonomiya populyatsiy vida *Pinus sylvestris* L. [Phylogenogeography and genotaxonomy of populations of the species *Pinus sylvestris* L.] // Ekologiya. 2012. No. 4. Pp. 252–260. DOI: 10.1134/S1067413612040145. (In Russian.)

7. Sannikov S. N., Petrova I. V. *Differentsiatsiya populyatsiy sosny obyknovennoy* [Differentiation of Scotch pine populations]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2003. 247 p. (In Russian)
8. Putenihin V. P. *Populyatsionnaya struktura i sokhranenie genofonda khvoynykh vidov na Urале: avtoref. dis. ... cand. biol. nauk* [Population structure and conservation of coniferous species gene pool in the Urals: abstract of the dissertation ... doctor of biological sciences]. Krasnoyarsk, 2000. 48p. (In Russian)
9. Pravdin L. F. *Sosna obyknovennaya. Izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selektsiya* [Scotch pine. Variability, intraspecific taxonomy and selection.]. Moscow: Nauka, 1964. 161 p. (In Russian.)
10. Sannikov S. N. et al. The forecast of fire impact on *Pinus sylvestris* renewal in southwestern Siberia // *Journal of Forestry Research*. 2021. Vol. 32. No. 5. Pp. 1911–1919. DOI: 10.1007/s11676-020-01260-1.
11. Santini F. et al. Morpho-physiological variability of *Pinus nigra* populations reveals climate-driven local adaptation but weak water use differentiation // *Environmental and Experimental Botany*. 2019. Vol. 166. Article number 103828. Pp. 1–36. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2019.103828.
12. Olsson S. et al. Evolutionary relevance of lineages in the European black pine (*Pinus nigra*) in the transpomic era // *Tree Genetics & Genomes*. 2020. Vol. 16. No. 2. Pp. 1–10. DOI: 10.1007/s11295-020-1424-8.
13. Urbaniak L. et al. Genetic resources of relict populations of *Pinus sylvestris* (L.) in Western Carpathians assessed by chloroplast microsatellites // *Biologia*. 2019. Vol. 74. No. 9. Pp. 1077–1086. DOI: 10.2478/s11756-019-00255-6.
14. Pyhäjärvi T., Kujala S. T., Savolainen O. 275 years of forestry meets genomics in *Pinus sylvestris* // *Evolutionary Applications*. 2020. Vol. 13. No. 1. Pp. 1–67. DOI: 10.1111/eva.12809.
15. Vasilyeva Y. et al. Genetic Structure, Differentiation and Originality of *Pinus sylvestris* L. Populations in the East of the East European Plain // *Forests*. 2021. Vol. 12. No. 8 (999). Pp. 1–11. DOI: 10.3390/f12080999.
16. Şofletea N. et al. Genetic diversity and spatial genetic structure in isolated scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations native to eastern and southern carpathians // *Forests*. 2020. Vol. 11. No. 10 (1047). Pp. 1–15. DOI: 10.3390/f11101047.
17. Przybylski P. et al. Conservation of Genetic Diversity of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in a Central European National Park Based on cpDNA Studies // *Diversity*. 2022. Vol. 14. No. 2 (93). Pp. 1–11. DOI: 10.3390/d14020093.
18. Yanbaev Y. et al. Gene pool of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) under reforestation in extreme environment // *Wood Research*. 2020. Vol. 65. Pp. 459–470. DOI: 10.37763/wr.1336-4561/65.3.459470.
19. Przybylski P. et al. Relationships between Some Biodiversity Indicators and Crown Damage of *Pinus sylvestris* L. in Natural Old Growth Pine Forests // *Sustainability*. 2021. Vol. 13. No. 3 (1239). Pp. 1–14. DOI: 10.3390/su13031239.
20. González Díaz P. *Development and maintenance of genetic diversity in Scots pine, Pinus sylvestris (L.)*. UK: University of Stirling, 2018. 216 p.
21. Sokolov A. I. et al. *Sokhrannost' i rost kul'tur sosny, sozdannykh posadochnym materialom s zakrytoy kornevoy sistemoy v usloviyakh Karelii* [Preservation and growth of pine crops created by planting material with a closed root system in the conditions of Karelia] // *Russian Forestry Journal*. 2015. No. 6 (348). Pp. 46–56. (In Russian.)
22. *Pinus sylvestris* [e-resource] // The Gymnosperm database. URL: https://www.conifers.org/pi/Pinus_sylvestris.php (date of reference: 20.08.2022).
23. Kormutak A. et al. Artificial hybridization of *Pinus sylvestris* L. and *Pinus mugo* Turra // *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*. 2005. Vol. 47. No. 1. Pp. 129–134.
24. Orlova L. V. *O sosne pogrebal'noy (Pinus funebris Kom., Pinaceae)* [About the funeral pine (*Pinus funebris* Kom., Pinaceae)] // *Turczaninowia*. 1999. Vol. 2. No. 2. Pp. 41–45. (In Russian)
25. Lehtiö H. Effect of air pollution on the volatile oil in needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // *Silva Fennica*. 1981. Vol. 15. No. 2. Pp. 122–129.
26. Vidyakin A. I. *Feny lesnykh drevesnykh rasteniy: vydelenie, masshtabirovanie, i ispol'zovanie v populyatsionnykh issledovaniyakh (na primere Pinus sylvestris L.)* [Phens of forest woody plants: isolation, scaling, and use in population studies (for example, *Pinus sylvestris* L.)] // *Ekologiya*. 2001. No. 3. Pp. 197–202. (In Russian.)
27. Vidyakin A. I. *Populyatsionnaya struktura sosny obyknovennoy na vostoке evropeyskoy chasti Rossii: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk* [Population structure of Scots pine in the east of the European part of Russia: abstract of the dissertation ... doctor of biological sciences]. Ekaterinburg, 2004. 48 p. (In Russian.)
28. Milyutin L. I. *O vydelenii fenov razlichnogo masshtaba v populyatsiyakh drevesnykh rasteniy* [On the selection of phenes of various sizes in populations of woody plants] // *Fenetika prirodnykh populyatsiy: collection of materials of the III All-Union Meeting*. Moscow, 1988. Pp. 92–99. (In Russian.)
29. Putenihin V. P. *Izuchenie populyatsionnoy struktury i sokhranenie genofonda listvennitsy Sukacheva na Yuzhnom Urале* [The study of the population structure and preservation of the gene pool of *Larix sukaczewii* Ledeb. in

the Southern Urals] // *Lesnaya genetika, selektsiya i fiziologiya drevesnykh rasteniy: materialy mezhdunarodnogo simpoziuma*. Moscow, 1989. Pp. 111–112. (In Russian.)

30. Korochkin L. I., Serov O. L., Pudovkin A. I. *Genetika izofermentov [Genetics of isoenzymes]*. Moscow: Nauka, 1977. 275 p. (In Russian.)

31. Cherepanova O. E., Petrova I. V., Sannikov S. N. *Izuchenie allozimnoy differentsiatsii populyatsiy Calluna vulgaris (L.) Hull [Study of allozyme differentiation of Calluna vulgaris (L.) Hull population]* // *Sovremennye metody i podkhody v zashchite rasteniy: materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem*. Ekaterinburg, 2020. Pp. 256–257. (In Russian.)

32. Sannikov S. N. et al. The Hypothesis about the Lofoten Pleistocene Refugium for *Pinus sylvestris* L // *Russian Journal of Ecology*. 2019. Vol. 50. No. 3. Pp. 218–226. DOI: 10.1134/S1067413619030123.

33. Semerikov V. L., Podogas A. V., Rakitskaya T. A. *Elektroforeticheskaya izmenchivost' belkov khvoi sosny obyknovennoy [Electrophoretic variability of proteins of pine needles]* // *Genetika*. 1991. Vol. 27. Pp. 1590–1596. (In Russian.)

34. Mollaeva M. Z. et al. Genetic differentiation of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations along the altitudinal gradient in the Central Caucasus (within Kabardino-Balkaria) // *AIP Conference Proceedings*. 2019. Vol. 2063. No. 1. Article number 030014. DOI: 10.1063/1.5087322.

35. Sannikov S. N. et al. *Poisk i vyyavlenie sistemy pleystotsenovykh refugiumov vida Pinus sylvestris L. [Searching for and Revealing the System of Pleistocene Refugia for the Species Pinus sylvestris L.]* // *Ecologiya*. 2020. Vol. 51. No. 3. Pp. 215–223. DOI: 10.1134/S1067413620030133. (In Russian.)

36. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // *Genetics*. 1978. Vol. 89. Pp. 583–590. DOI: 10.1093/genetics/89.3.583.

37. Sannikov S. N. et al. Gradient genogeographic analysis of *Pinus sylvestris* L. populations in Europe // *Russian Journal of Ecology*. 2005. Vol. 36. No. 6. Pp. 377–382. DOI: 10.1007/s11184-005-0089-8.

38. Sannikov S. N. et al. Origin of the Atlantic Azorean insular population of *Calluna vulgaris* (L.) Hull // *Current Plant Biology*. 2019. Vol. 18. No. Pp. 1–5. Article number 100108. DOI: 10.1016/j.cpb.2019.100108.

39. Swofford D. L., Selander R. B. BIOSYS-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetic and systematic // *Heredity*. 1981. Vol. 72. Pp. 281–283. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a109497.

40. Sneath P. H., Sokal R. R. *Numerical taxonomy*. San Francisco: W.H. Freeman and Co., 1973. 573 p.

Authors' information:

Stanislav N. Sannikov¹, doctor of biological sciences, leading researcher of the laboratory of plant population biology and forest dynamics, ORCID 0000-0003-2547-9583, AuthorID 79925

Irina V. Petrova¹, doctor of biological sciences, director, ORCID 0000-0001-5689-8452, AuthorID 89842; irina.petrova@botgard.uran.ru

Olga E. Cherepanova¹, candidate of biological sciences, senior researcher of the laboratory of plant population biology and forest dynamics, ORCID 0000-0001-7775-6488, AuthorID 736817; +7 922 145-98-79, botgarden.olga@gmail.com

¹ Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia