

УДК 575.17:582.475.2

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА В ЭВЕНКИИ (СРЕДНЯЯ СИБИРЬ)

© 2004 г. А. Я. Ларионова, Н. В. Яхнева, А. П. Абаимов

Институт леса им. В.Н. Сукачева Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск 660036;
факс: (3912) 43-36-86; e-mail: institute@forest.akadem.ru

Поступила в редакцию 21.05.2003 г.

На основе анализа 17 генов, кодирующих аллозимное разнообразие 10 ферментов, получены данные о внутри- и межпопуляционной изменчивости лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в Эвенкии. Установлено, что более 50% включенных в исследование структурных генов являются полиморфными, а каждое дерево в среднем гетерозиготно по 9.2% генов. Ожидаемая в соответствии с законом Харди-Вайнберга гетерозиготность несколько выше: 12.5%. Все изученные популяции лиственницы обнаруживают значительный дефицит гетерозиготных генотипов, вызванный инбридингом. Использование F-статистик Райта показало, что инбридинг особи относительно популяции (F_{IS}) составляет в среднем 26.6%, относительно вида в целом (F_n) - 27.8%. Наибольший дефицит гетерозиготности среди популяций обнаруживает самая молодая по возрастной структуре популяция П. Свыше 98% выявленной изменчивости реализуется внутри популяции, на долю межпопуляционной составляющей приходится лишь 1.66%. Генетическое расстояние между популяциями варьирует от 0.0025 до 0.0042, составляя в среднем 0.0035.

Лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.), обладая высокой пластичностью и обширным ареалом, формирует огромные массивы монодоминантных лесов и редколесий в высоких широтах азиатской части России. Ареал лиственницы Гмелина почти полностью совпадает с зоной сплошного распространения вечной мерзлоты и занимает на территории Сибири около 1.9 млн. км² [1]. Северная граница ареала проходит от низовий р. Лена на восток до бассейна р. Пясына, а на западе преимущественно между 70-71° с.ш. На всем протяжении она является климатическим пределом распространения древесной растительности [2]. Западная граница ареала *L. gmelinii* из бассейна верхнего течения р. Хета направляется к югу, пересекая бассейны озер Лама и Хантайское на Таймыре. Затем она выходит к Нижней Тунгуске у ее левого притока р. Учамы, а далее по водоразделу рек Нижней и Подкаменной Тунгусок направляется к северо-восточной оконечности оз. Байкал. Опускаясь к югу у 110° в.д., граница ареала переходит на территорию Монголии. Восточный предел распространения этого вида проходит по левобережной части бассейна р. Лена примерно по 120-122° в.д. На юге близ административной границы Читинской области граница ареала уходит к центральной части Большого Хингана на территорию Китая [3].

Несмотря на широкое географическое распространение, большую экологическую и биологи-

ческую значимость лиственницы Гмелина, ее генетическое разнообразие изучено недостаточно. К настоящему времени опубликованы лишь результаты генетических исследований ряда популяций этого вида из Восточной Сибири [4] и Хабаровского края [5]. Отсутствие данных для других районов естественного распространения лиственницы Гмелина, в частности для Средней Сибири, в высоких широтах которой она занимает 81-90% покрытой лесом территории [6], не позволяет оценить генетический потенциал вида в целом, степень его внутривидовой дифференциации. Кроме того, знание уровня и характера распределения генетической изменчивости в пределах ареала вида и отдельных его частей является необходимой основой для разработки научно обоснованных подходов к эксплуатации лесов, образованных лиственницей Гмелина, программ по их восстановлению и сохранению генетического разнообразия.

Цель данной работы - изучение методом электрофореза ферментов генетического разнообразия, структуры и дифференциации природных популяций лиственницы Гмелина в Центральной Эвенкии (Средняя Сибирь).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В Эвенкии лиственница Гмелина формируется преимущественно разновозрастные насаждения, выступая в качестве ведущего эдификатора лесных растительных сообществ в самых разно-

Таблица 1. Ферменты [13] и буферные системы, используемые в работе

Ферменты	Аббревиатура	Номер по КФ	Буферная система
Глюкозо-6-фосфатдегидрогеназа	G-6-PD	1.1.1.49.	A
6-Фосфоглюконатдегидрогеназа	6-PGD	1.1.1.44.	A
Изоцитратдегидрогеназа	IDH	1.1.1.42.	A
Малатдегидрогеназа	MDH	1.1.1.37.	A
Шикиматдегидрогеназа	SKDH	1.1.1.25.	A
Глутаматдегидрогеназа	GDH	1.4.2.3.	B
Глутаматоксалоацетаттрансаминаза	GOT	2.6.1.1.	B
Лейцинаминопептидаза	LAP	3.4.11.1.	B
Эстераза	EST	3.1.1.1.	B
Малик энзим	ME	1.1.1.40.	B

разных условиях произрастания. Разновозрастность насаждений обусловлена неоднократным воздействием пирогенного фактора в процессе возрастной динамики древостоев. Практически каждое насаждение отражает тот или иной временной этап восстановительной сукцессии после повторяющихся здесь в среднем через 40-90 лет низовых лесных пожаров [6, 7].

В качестве объектов исследования выбраны три типичные для Эвенкии популяции лиственницы Гмелина, расположенные в центральной части Среднесибирского плоскогорья в радиусе 25 км от места впадения р. Кочечум в Нижнюю Тунгуску (рисунок). Популяция I - представлена разновозрастным лиственничником бруснично-лишайниковым, сформировавшимся на правом берегу р. Кочечум близ устья Баженова ручья. Ее географические координаты: 64° 19' с.ш. и 100° 07' в.д. В древесном пологе представлен только один вид - лиственный Гмелина. Средний возраст деревьев - 174 года. Популяция II - лиственничник бруснично-зеленомошный, расположенный на левом берегу р. Кочечум. Географические координаты: 64° 19' с.ш. и 100° 13' в.д. В этой популяции лиственница послепожарной генерации произрастает совместно с березой (*Betula pendula* Both.). Состав древостоя: 6Лц4Б. Возраст деревьев колеблется от 36 до 73 лет, составляя в среднем 50 лет. Популяция III - лиственничник кустарничковый лишайниково-зеленомошный, расположен в 25 км от устья р. Кочечум вверх по течению р. Нижняя Тунгуска на ее левом берегу. Географические координаты: 64° 17' с.ш. и 100° 14' в.д. Характерной особенностью данной популяции является преобладание в структуре древостоя перестойных деревьев, а также участие в его составе кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour): ЮЛц + К. Средний возраст деревьев в популяции - 204 года.

Материалом для исследования послужили семена, собранные с отдельных деревьев. В каждой популяции было проанализировано не менее

24 деревьев. Предварительно семена замачивали в дистиллированной воде в течение 24 ч. Затем эндосперм отделяли от зародыша и растирали в одной-двух каплях экстрагирующего буфера трис-НСI pH 7.5, в который были добавлены (3-меркаптоэтанол до 0.15%-ной концентрации и тритон X-100 до 1%-ной концентрации. У одного дерева исследовали от 7-8 до 40-50 эндоспермов.

Электрофоретическое фракционирование экстрактов проводили методом горизонтального электрофореза в 13%-ном крахмальном геле в двух буферных системах: А - трис-цитратной, pH 6.2 [8]; В - трис-цитратной pH 8.5/гидроокись лития - боратной pH 8.1 [9]. Составы гелевых и электродных буферов, условия электрофореза в этих системах не отличались от рекомендуемых. Гистохимическое выявление ферментов осуществляли по стандартным прописям [10-12] с некоторыми модификациями. В табл. 1 представлены включенные в анализ ферменты и использованные для их электрофоретического разделения буферные системы.

Обозначение ферментов, локусов и аллелей производили по С. Пракашу с соавт. [14]. Локусы нумеровали в порядке уменьшения электрофоретической подвижности кодируемых ими зон ферментов. Локус, кодирующий наиболее подвижную зону фермента, обозначали цифрой 1, менее подвижную - цифрой 2 и т.д. Аналогичным образом нумеровали аллели одного локуса. Аллели, контролируемые фенотипически не проявляющиеся аллозимы, обозначали буквой *n* (= *яи*/-аллели).

Для оценки уровня генетического разнообразия рассчитывали следующие общепринятые в генетико-популяционных исследованиях показатели: процент полиморфных локусов при 95%-ном (P_{95}) и 99%-ном (P_{99}) критериях полиморфности; среднее число аллелей на локус (A); среднюю наблюдаемую (H_o) и ожидаемую (H_e) гетерозиготности; эффективное число аллелей (n_e). Популяционную структуру и степень генетической

подразделенности популяций исследовали с помощью F-статистик Райта [15]. Количественную оценку степени генетических различий между популяциями производили по методу, предложенному М. Ней [16]. Для вычисления показателей использовали пакет компьютерных программ PopGene [17].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе электрофоретического анализа 10 ферментов обнаружено 40 аллельных вариантов, находящихся под контролем 17 ген-ферментных локусов. В табл. 2 представлены частоты выявленных аллелей. Полностью мономорфным во всех популяциях лиственницы Гмелина из Эвенкии оказался лишь локус *Mdh-1*, остальные локусы обнаруживают изменчивость хотя бы в одной из популяций. Пять локусов (*Mdh-2*, *Me-1*, *Lap-1*, *Lap-2*, *Gdh*) характеризуются очень низким уровнем изменчивости и относятся к слабополиморфным. Один из двух альтернативных аллелей, выявленных у каждого из этих локусов, встречается в популяциях с частотой, не превышающей 5%. Самый высокий уровень полиморфизма среди включенных в исследование локусов имеют *Est-1*, *Mdh-3* и *G-6-pd*. Большая часть полиморфных локусов представлена в популяциях двумя аллелями. Три локуса (*6-Pgd*, *Got-1*, *Got-3*) имеют по 3 аллеля. В двух локусах (*Est-1*, *Mdh-4*) выявлено по 4 аллеля. Наиболее частые аллели полиморфных локусов являются общими во всех популяциях.

На основании аллельных частот 17 ген-ферментных локусов были определены основные параметры генетической изменчивости лиственницы Гмелина. Из представленных в табл. 3 данных видно, что значения параметров варьируют в разных популяциях. Однако различия между ними незначительны.

Наиболее высокие значения всех показателей генетической изменчивости наблюдаются в популяции Ш, расположенной по левому берегу р. Нижняя Тунгуска. В среднем в популяциях лиственницы Гмелина из Эвенкии в полиморфном состоянии находятся более 50% включенных в анализ ген-ферментных локусов. Среднее число аллелей на локус (A) составляет 2.0, средняя наблюдаемая гетерозиготность (H_o) - 0.092, средняя ожидаемая гетерозиготность (H_e) - 0.125, среднее эффективное число аллелей (n_e) - 1.18.

Установленные значения наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности оказались несколько ниже средних оценок для рода *Larix* ($H_o = 0.138$; $H_e = 0.142$), рассчитанных нами по имеющимся в литературе данным для 13 видов лиственницы [4-5, 1*8-26], и средних ($H_o = 0.152$; $H_e = 0.145$) для 42 различных видов хвойных [27].

Во всех исследованных популяциях лиственницы Гмелина в Эвенкии наблюдается дефицит гетерозиготных генотипов. Достоверные отклонения в генотипических пропорциях, связанные с недостатком гетерозиготных генотипов, выявляются при разных уровнях значимости не только у 3-4 локусов в каждой популяции. В разных популяциях набор локусов, обнаруживающий статистически достоверный дефицит гетерозигот, несколько различается. Чаще всего дефицит гетерозиготности наблюдается у локусов *G-6-pd*, *Got-3*.

Как видно из данных табл. 3, наиболее значительный дефицит гетерозиготных генотипов испытывает популяция II, отличающаяся от других самым молодым возрастом (в среднем 50 лет) и отсутствием особей более старших генераций. Значение показателя F_{is} , отражающего инбридинг особи относительно популяции, варьировало в этой популяции от -0.0638 (*Skdh*, *G-6-pd*) до +0.6503 (*Got-1*), составляя в среднем по 17 локусов +0.3270, что указывает на 32.7%-ный дефицит гетерозигот. В более старших по возрасту популяциях, представленных разными послепожарными генерациями, среднее значение показателя F_{is} существенно ниже: в популяции I (средний возраст 174 года) оно составляет 0.230, в популяции III (средний возраст 204 года) - 0.246. Среднее для трех популяций значений составляет 0.266 (табл. 4).

Показатель F_{is} , отражающий инбридинг относительно вида в целом, равняется в среднем 0.2781. Это означает, что у каждого дерева лиственницы Гмелина в исследуемом регионе дефицит гетерозиготности составляет 27.8%. Изученные ранее популяции лиственницы Гмелина из Забайкалья и Дальнего Востока дефицит гетерозигот не превышал 5% [4], а у лиственницы Хабаровского края даже наблюдался небольшой избыток гетерозигот [5].

Одной из наиболее вероятных причин дефицита гетерозиготности в популяциях лиственницы Гмелина из Эвенкии является избыток гомозиготных генотипов в популяции, что может быть связано с высокой, чем в других популяциях, встречаемостью деревьев, представляющих собой потомство от самоопыления и близкородственных скрещиваний. Все исследованные популяции в прошлом подвергались воздействию пирогенного фактора, и их послепожарное становление происходило за счет небольшого числа неповрежденных или слабоповрежденных деревьев. В первую очередь это касается популяции II, в которой на момент исследования выявлено ни одной особи старших возрастных поколений.

Значительный дефицит гетерозиготных генотипов (24.5%), обусловленный высоким уровнем инбридинга, выявлен также в уральских и

Таблица 2. Аллельные частоты 17 ген-ферментных локусов в популяциях лиственницы Гмелина

Локус	Аллель	Популяция		
		I	II	III
<i>Gdh</i>	1	0.9583	0.9800	1.0000
	2	0.0417	0.0200	-
<i>Idh</i>	1	0.0625	-	0.0741
	2	0.9375	1.000	0.9259
<i>G-6-pd</i>	1	0.8542	0.9400	0.8148
	2	0.1458	0.0600	0.1852
<i>6-Pgd</i>	1	0.0625	0.1200	0.0370
	2	0.9375	0.8800	0.9445
	3	-	-	0.0185
<i>Skdh</i>	1	0.0208	0.0600	0.0185
	2	0.9792	0.9400	0.9815
<i>Mdh-1</i>	1	1.0000	1.0000	1.0000
<i>Mdh-2</i>	1	0.9792	1.0000	0.9815
	2	0.0208	-	0.0185
<i>Mdh-3</i>	1	0.1458	0.3000	0.2037
	2	0.8542	0.7000	0.7963
<i>Mdh-4</i>	1	-	0.0400	0.0185
	2	0.9583	0.9400	0.9075
	3	-	-	0.0370
	n	0.0417	0.0200	0.0370
<i>Me-1</i>	1	-	-	0.0370
	2	1.0000	1.0000	0.9630
<i>Me-2</i>	1	0.0833	0.0400	0.0556
	2	0.9167	0.9600	0.9444
<i>Lap-1</i>	1	0.9792	0.9600	0.9630
	n	0.0208	0.0400	0.0370
<i>Lap-2</i>	1	1.0000	1.0000	0.9630
	n	-	-	0.0370
<i>Got-1</i>	1	-	0.0400	0.0185
	2	1.0000	0.9400	0.9259
	3	-	0.0200	0.0556
<i>Got-2</i>	1	0.0833	0.0200	0.0741
	2	0.9167	0.9800	0.9259
<i>Got-3</i>	1	0.0208	-	0.0185
	2	0.9375	0.9400	0.8333
	3	0.0417	0.0600	0.1482
<i>Est-1</i>	1	0.2708	0.3600	0.3704
	2	-	0.0600	0.0370
	3	0.6875	0.5800	0.5926
	4	0.0417	-	-

Таблица 3. Значения основных показателей генетической изменчивости лиственницы Гмелина в Эвенки

Популяция	$P_{95}, \%$	$P_{99}, \%$	A	H_o	H_e	«E»	F
I	47.06	76.47	1.88	0.086	0.111	1.15	0.2
II	47.06	70.59	1.88	0.078	0.115	1.18	0.3
III	58.82	88.24	2.24	0.111	0.147	1.21	0.2
Среднее	50.98	78.43	2.00	0.092	0.125	1.18	0.2

циях лиственницы Сукачева [19], в некоторых популяциях лиственницы сибирской (10.4–30%) [21] и лиственницы американской (27.1%) из Северного Онтарио [28]. Необходимо отметить, что у представителей рода *Larix* степень инбридинга, особенно в северных популяциях, существенно выше, чем у большинства видов хвойных.

Большая частота гомозиготных генотипов в популяции с доминированием молодых особей по сравнению с популяциями, где преобладают в основном деревья старших возрастных групп, обусловлена действием естественного отбора, в результате которого часть инбредного потомства постепенно элиминируется из популяций. Повышенный дефицит гетерозиготности у более молодых по возрастной структуре популяций выявлен также у *L. laricina* [25], *Thuja occidentalis* L. [29, 30].

Расчет показателя F_{ST} , отражающего степень подразделенности популяций, показал, что более 98% выявленной у лиственницы Гмелина из Эвен-

ки изменчивости реализуется внутри популяции и только 1.66% ($F_{ST} = 0.0166$) распределено между популяциями (табл. 4). Наибольший вклад в межпопуляционную составляющую изменчивости вносит локус *Got-3* ($F_{ST} = 0.0267$), наименьший — локус *Lap-1* ($F_{ST} = 0.0022$). Низкое среднее значение F_{ST} указывает на слабую генетическую разделенность популяций лиственницы Гмелина в Центральной Эвенкии. Близкое к нулю значение F_{ST} (0.021) было установлено при изучении популяций этого вида из других регионов ареала [4]. Исследованиями в Хабаровском крае показано, что из 3.8% изменчивости, распределенной между насаждениями лиственницы Гмелина из двух природных популяций, на долю популяционной изменчивости приходится лишь 2.8%. Остальные 2.8% обусловлены различиями в условиях произрастания насаждений по градиенту высоты над уровнем моря [5].

У других изученных видов рода *Larix* межпопуляционная составляющая генетической изменчивости, установленная на основе анализа 17 ментных локусов, также невелика: 2.0% у *L. laricina* она составляет 2.2–5.0% [20, 21], у *L. decidua* — 4.0–5.1% [31, 32], *L. sukaczewii* — 1.9%, *L. occidentalis* — 8.6% [23], *L. sibirica* — 8.2% [4, 21].

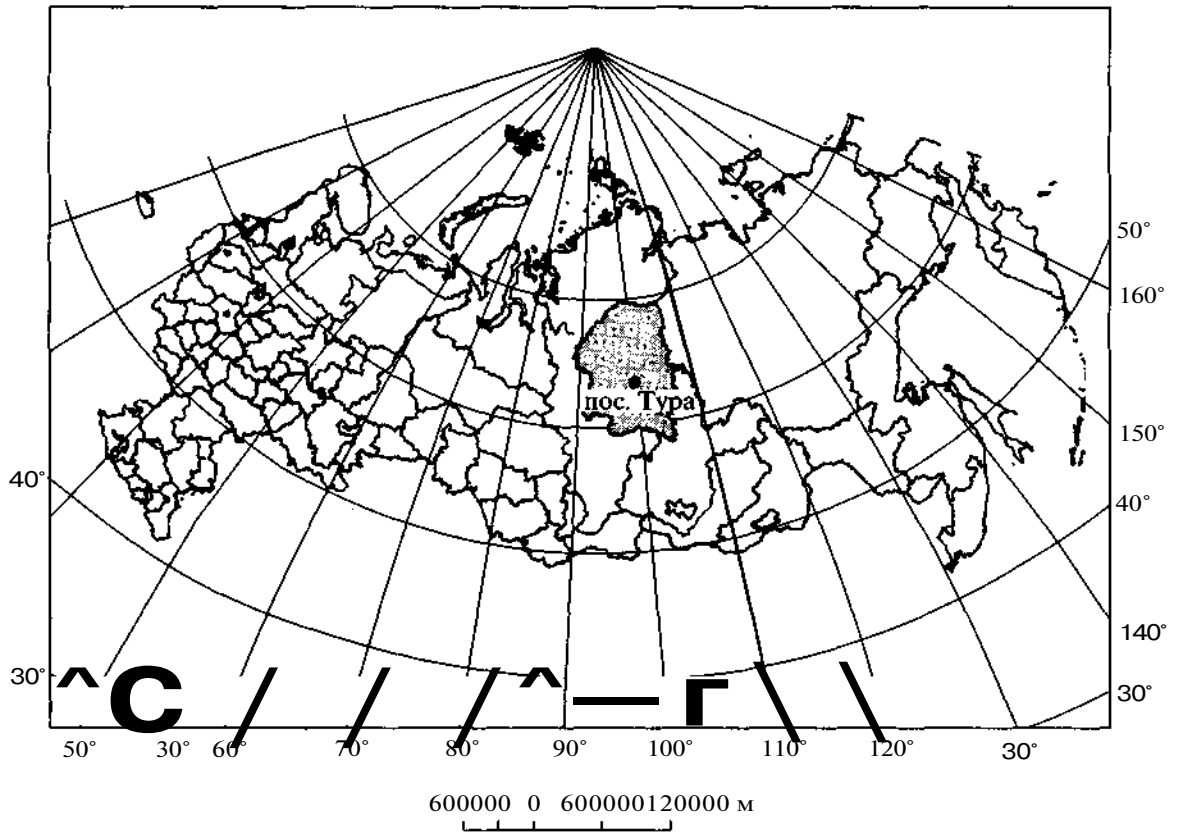
Количественная оценка степени генетической различий между исследованными в Эвенкии популяциями лиственницы Гмелина свидетельствует о низком уровне их генетической дифференциации. Генетическое расстояние D [16] между популяциями, рассчитанное по частотам аллелей всех 17 локусов, колеблется от 0.0025 до 0.0035, составляя в среднем 0.0035 (табл. 5). При этом только такой же уровень генетической дифференциации популяций ($D = 0.004$) установлен при изучении лиственницы Гмелина из других регионов ее естественного распространения [4].

Как видно из данных, представленных в таблице, наиболее существенные различия по частотам аллелей проанализированных генетических локусов наблюдаются между самой молодой по возрастной структуре популяцией II и популяцией I и III, в которых преобладают деревья старших возрастных групп.

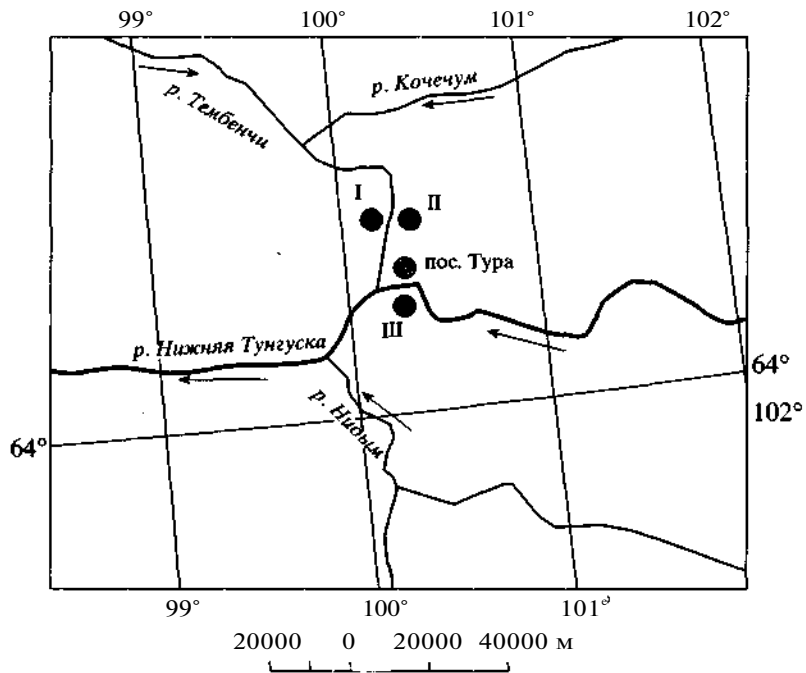
Низкий уровень генетической дифференциации изученных в Эвенкии популяций листвен-

Таблица 4. F-статистика Райта для 17 локусов у *L. gmelinii*

Локус	F_{IS}	F_{IJ}	F_{ST}
<i>Mdh-1</i>	-	—	0.0000
<i>Mdh-2</i>	-0.0201	-0.0133	0.0067
<i>Mdh-3</i>	0.1670	0.1869	0.0238
<i>Mdh-4</i>	-0.0564	-0.0470	0.0089
<i>Est-1</i>	0.5218	0.5269	0.0105
<i>Skdh</i>	-0.0461	-0.0343	0.0113
<i>G-6-pd</i>	0.4077	0.4219	0.0241
<i>Lap-1</i>	-0.0361	-0.0337	0.0022
<i>Lap-2</i>	-0.0385	-0.0125	0.0250
<i>Got-1</i>	0.2582	0.2739	0.0211
<i>Got-2</i>	-0.0780	-0.0629	0.0140
<i>Got-3</i>	0.4818	0.4957	0.0267
<i>Idh</i>	0.2538	0.2719	0.0244
<i>6-Pgd</i>	0.2728	0.2833	0.0144
<i>Me-1</i>	-0.0385	-0.0125	0.0250
<i>Me-2</i>	0.1519	0.1568	0.0057
<i>Gdh</i>	-0.0359	-0.0210	0.0144
Среднее	0.2658	0.2781	0.0166



■• территория Эвенкийского автономного округа



Местоположение изученных природных популяций лиственницы Гмелина.

Таблица 5. Генетическое расстояние D между популяциями *L. gmelinii*

Популяция	I	II	III
I		0.0042	0.0025
II			0.0037

цы Гмелина может быть объяснен действием балансирующего отбора, приводящего к нивелированию частот аллелей в популяциях.

Согласно классификации К.В. Крутовского с соавт. [27], такая степень генетических различий ($D = 0.0035$) обычно выявляется у тесно связанных между собой географически близких популяций. Однако, как свидетельствуют данные, полученные при исследовании листовенницы Гмелина [4], у видов с непрерывным ареалом и интенсивным генным потоком слабая генетическая дифференциация может наблюдаться и у географически удаленных популяций.

В результате проведенных исследований установлено, что листовенница Гмелина, произрастающая в Центральной Эвенкии, характеризуется относительно невысокими показателями гетерозиготности и несмотря на значительный дефицит гетерозиготных генотипов, вызванный инбридингом, так же слабо дифференцирована по генферментным локусам, как и в других районах ее естественного распространения. Обнаруженная дифференциация популяций, различающихся по возрастной структуре, может быть результатом действия естественного отбора, направленного против инбредного потомства.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке интеграционного проекта СО РАН №53 и проекта РФФИ (№ 03-04-49719).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаимов А.П., Карпель Б.А., Коропачинский И.Ю. О границах ареалов восточно-сибирских видов листовенницы // Ботан. журн. 1980. Т. 5. № 1. С. 118–120.
2. Абаимов А.П., Коропачинский И.Ю. Листовенницы Гмелина и Каяндера. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1984. 120 с.
3. Abaimov A.P., Lesinski J.A., Martinsson O., Milyutin L.I. Variability and ecology of Siberian larch species. Swedish univ. agricultural sci. Umea. Reports 43, 1998. 123 p.
4. Semerikov V.L., Semerikov L.F., Lascoux M. Intra- and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill. species // Heredity. 1999. V. 82. P. 193–204.
5. Потенко В.В., Разумов П.Н. Генетическая изменчивость и популяционная структура листовенницы даурской на территории Хабаровского края // Лесоведение. 1996. № 5. С. 11–18.

6. Abaimov A.P., Zyryanova O.A., Prokushkin S. Forest ecosystems of the cryolithic zone of Siberia: regional features, mechanisms of stability and changes // Eurasian J. For. Res. 2000. V. 1. P. 1–10.
7. Абаимов А.П., Бондарев А.И., Зырянов В.И., Штотова С.А. Леса Красноярского Заполярья. Новосибирск: Наука. Сиб. предприятие РАН. 2008. 208 с.
8. Adams W.T., Joly R.I. Genetics of allozyme variation in loblolly pine // Heredity. 1980. V. 71. № 1. P. 3–10.
9. Ridgway G.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. Polymorphisms in the esterases of Atlantic herring // Transactions of the American Fisheries Society. 1970. V. 99. P. 147–151.
10. Brewer G.J. Introduction to isozyme techniques. L.: Acad. Press, 1970. 186 p.
11. Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.В. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 100 с.
12. Гончаренко Г.Г., Падутов В.Е. Руководство по исследованию древесных видов методом электрофоретического анализа изоферментов. Томск: НИИЛХ, 1988. 68 с.
13. Классификация и номенклатура ферментов. Изд-во иностр. лит-ры, 1962.
14. Prakash S., Lewontin R.C., Hubby J.L. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genic variation in a marginal, and isolated populations of *Drosophila obscura* // Genetics. 1969. V. 61. P. 841–858.
15. Guries R.P., Ledig F.T. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.) // Ecology. 1982. V. 36. P. 387–402.
16. Nei M. Genetic distance between populations // American Naturalist. 1972. V. 106. P. 283–291.
17. Yeh F.C., Yang R., Boyle T. POPGENE Version 1.3. Microsoft Windows based Freeware for Population Genetic Analysis. 1999.
18. Шурхал А.В., Подогаз А.В., Семериков В.В., Вотовский Л.А. Аллозимный полиморфизм листовенницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) // Ботан. журн. 1989. Т. 25. № 10. С. 1899–1901.
19. Шигапов З.Х., Путенихин В.П., Шигапова В.В., Уразбахтина К.А. Генетическая структура листовенницы Сукачева // Ботан. журн. 1998. Т. 34. № 1. С. 65–74. (Shigapov Z.K., Putenikhin V.P., Shigapova A.I., Urazbakhtina K.A. Genetic structure of the Ural populations of *Larix sibirica* Ldb. // Russian Journal of Genetics. 1998. V. 34. № 1. P. 65–74.)
20. Liu Z., Knowles P. Patterns of allozyme variation in larch (*Larix laricina*) from Northern Ontario // Canadian Journal of Botany. 1991. V. 69. P. 2468–2474.
21. Семериков В.Л., Матвеев А.В. Изучение генетической изменчивости листовенницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) по изоферментным локусам // Ботан. журн. 1995. Т. 31. № 8. С. 1107–1113. (Semerikov V.L., Matveev A.V. Investigation of genetic variation in Siberian larch *Larix sibirica* Ldb. // Russian Journal of Genetics. 1995. V. 31. № 8. P. 944–949.)
22. Гончаренко Г.Г., Силин А.Е. К вопросу о генетической изменчивости и дифференциации листовенницы курильской (*Larix kurilensis* Mayr.) и листовенницы японской (*Larix kaempferi* Sarg.) // Доклады Академии наук СССР. 1997. Т. 354. № 6. С. 835–838.

23. Fins L., Seeb L.W. Genetic variation in allozymes of western larch // Can. J. Forest. 1986. V. 16. P. 1013-1018.
24. Lewandowski A., Berczyk J., Meinartowicz L. Genetic structure and the mating system in an old stand of polish larch // Silvae Genet. 1991. Bd. 40. S. 75-79.
25. Ying L., Morgenstern E.K. Inheritance and linkage relationships of some isozymes of *Larix laricina* in New Brunswick, Canada // Silvae Genet. 1991. Bd. 39. H. 5/6. S. 245-251.
26. Cheliak W.L., Wang J., Pitel JA. Population structure and genetic diversity in tamarack, *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch. // Can. J. For. Res. 1988. V. 18. P. 1318-1324.
27. Крутовский К.В., Политое Д.В., Алтухов Ю.П. и др. Генетическая изменчивость сибирской кедровой сосны *Pinus sibirica* Du Tour. Сообщение IV. Генетическое разнообразие и степень генетической дифференциации между популяциями // Генетика. 1989. Т. 25. № 11. С. 2009-2032.
28. Knowles P., Furnier GJ?, Aleksiuik MA., Perry DJ. Significant levels of self-fertilization in natural populations of tamarack // Can. J. Bot. 1987. V. 65. № 6. P. 1087-1091.
29. Matthes-Sears U., Stewart S.C., Larson D.W. Sources of allozymic variation in *Thuja occidentalis* in Southern Ontario, Canada // Silvae Genet. 1991. Bd. 40. H. 3/4. S. 100-105.
30. Perry DJ., Knowles P. Evidence of high self-fertilization in natural populations of eastern white cedar (*Thuja occidentalis*) // Can. J. Bot. 1990. V. 68. P. 663-668.
31. Lewandowski A., Mejnartowicz L. Levels and patterns of allozyme variation in some European larch (*Larix decidua*) populations // Hereditas (Landskrona). 1991. V. 115. № 3. P. 221-226.
32. Maier J. Genetic variability in European larch (*Larix decidua* Mill.) // Ann. Sci. For. 1992. V. 49. P. 39-47.

Genetic Diversity and Differentiation of Gmelin Larch *Larix gmelinii* Populations from Evenkia (Central Siberia)

A. Ya. Larionova, N. V. Yakhneva, and A. P. Abaimov

*Sulcachev Institute of Forestry, Russian Academy of Sciences,
Krasnoyarsk, 660036 Russia
fax: (3912)43-36-86; e-mail: institute@forest.akadem.ru*

Within- and among-population diversity of Gmelin larch *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. from Evenkia was inferred from data on 17 genes determining allozyme diversity of ten enzymes. More than 50% of the genes proved to be polymorphic. On average, each tree was heterozygous at 9.2% genes. Heterozygosity expected from the Hardy-Weinberg proportions was higher, 12.5%. A deficit of heterozygous genotypes was observed in all populations under study and attributed to inbreeding. With Wright's F statistics, average individual inbreeding was estimated at 26.6% relative to the population (F_{is}) and at 27.8% relative to the species (F_{it}). The greatest deficit of heterozygosity was observed for the youngest population. Within-population variation accounted for more than 98% of the total variation, while the contribution of among-population variation was 1.66%. Genetic distance between populations varied from 0.0025 to 0.0042, averaging 0.0035.