

## ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ВЫСОКОГО (*JUNIPERUS EXCELSA* ВИБ.) НА СЕВЕРНОМ И ЮЖНОМ ПРЕДЕЛАХ ЕСТЕСТВЕННОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Исследована генетическая структура, подразделенность и дифференциация шести популяций можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* Vieb.) в Горном Крыму и одной популяции в Ливане с использованием 18 полиморфных аллозимных локусов в качестве генетических маркеров. Установлено, что *J. excelsa* как на северном, так и южном пределах естественного произрастания отличается высоким уровнем генетической изменчивости. Средние значения основных показателей генетического полиморфизма составили:  $P_{99} = 1,000$ ,  $A = 3,167$ ,  $H_E = 0,370$ ,  $H_O = 0,405$ . Подразделение и дифференциация популяций были низкими ( $F_{ST} = 0,032$ ,  $D_N = 0,026$ ), что свидетельствует об общности их генофонда.

**Введение.** Древовидный можжевельник (*Juniperus excelsa* Vieb.) – реликтовый вид средиземноморского бассейна, северная граница распространения которого проходит в Горном Крыму, где формирует редколесья, мозаично распространенные на щебенисто-каменистых крутых склонах нижнего пояса гор до высоты 450–600 м над уровнем моря. В восточной части Средиземноморья популяции *J. excelsa* встречаются в низинных с субгумидным климатом лесах Анталии на высоте 1000–1300 м, а также на восточных склонах гор Ливана между 1600 и 1800 м над уровнем моря [1].

*J. excelsa* отличается широким диапазоном климатической пластичности и разделяется на два признанных подвида – западный *J. excelsa* subsp. *excelsa*, который простирается от Крыма до гор в Туркменистане, и восточный *J. excelsa* subsp. *polycarpus*, имеющий ареал от Кавказа до Центральной Азии [2]. В Средиземноморье леса *J. excelsa* фрагментированы, так как исторически пострадали от сильного антропогенного воздействия [1]. Это же относится и к редколесьям *J. excelsa* в Крыму, которые из года в год превращаются в своего рода «горячие точки» из-за высокой рекреационной на-

грузки. И это при том, что медленно растущие, однодомные или двудомные, ветроопыляемые растения *J. excelsa* отличаются в Крыму очень низкой семенной продуктивностью и высокой пустосемянностью шишкоягод [3]. Семена у этого вида распространяются под действием силы тяжести, а на большие расстояния – с помощью птиц и мелких млекопитающих [4].

Естественное возобновление *J. excelsa* в редколесьях Горного Крыма не такое уж частое явление, особенно на антропогенно нарушенных территориях. В таких популяциях, как правило, молодые растения встречаются по периметру кроны отдельных семеносящих деревьев и редко на заметном удалении от них. Учитывая возрастающие риски сокращения численности популяций и вообще их исчезновения в случае пожаров, возникают проблемы, которые связаны с обеднением генофонда этого декоративного вида, играющего важную роль в защите горных склонов от водной эрозии.

В анализе генетического разнообразия *J. excelsa* в Крыму важным представляется не только определение, насколько небольшие изолированные популяции различаются между собой на краю северной части ареала, но и сравнение их с географически удаленными южными популяциями. Это поможет выяснить, как климатические трансформации в предыдущие исторические эпохи и длительная изоляция крымских популяций отразились на генетическом полиморфизме вида.

Цель работы – анализ генетической структуры, подразделенности и дифференциации популяций *J. excelsa* в пределах ареала в Горном Крыму и сравнение с популяцией на южной границе распространения в Ливане.

**Материалы и методы.** Объектами исследований служили генеративные растения шести по-

пуляций *J. excelsa* в Крыму, расположенных от мыса Айя до Карадага (табл. 1). Исследуемые выборки из этих популяций насчитывали от 18 до 37 растений, с которых осенью собирали шишкоягоды. Проанализирована также популяция из северной части Ливана, расположенная на высоте 1400–1800 м над уровнем моря. Координаты, приведенные в табл. 1, измерены с помощью GPS-навигатора.

Для определения генотипа растения в качестве молекулярных маркеров использовали изоферменты девяти ферментных систем: глутаматоксалоацетаттрансаминазы (GOT, К.Ф. 2.6.1.1), глутаматдегидрогеназы (GDH, К.Ф. 1.4.1.2), диафоразы (DIA, К.Ф. 1.8.1.4), кислой фосфатазы (ACP, К.Ф. 3.1.3.2), лейцинаминопептидазы (LAP, К.Ф. 3.4.11.1), малатдегидрогеназы (MDH, К.Ф. 1.1.1.37), супероксиддисмутаза (SOD, К.Ф. 1.15.1.1), формиатдегидрогеназы (FDH, К.Ф. 1.2.1.2) и эстеразы (EST, К.Ф. 3.1.1.1). Ранее для этих ферментов *J. excelsa* нами был установлен генетический контроль [5]. Электрофоретическое разделение ферментов проводили в вертикальных пластинках 7,5%-ного полиакриламидного геля с рН разделяющего геля, равным 8,9, и трис-глициновым электродным буфером с рН 8,3 [6]. Гистохимическое проявление зон ферментативной активности на гелевых образцах осуществляли по общепринятым методикам с небольшими модификациями [7]. У большинства растений анализировали ферменты из эндоспермов не менее чем 7 семян, а у деревьев с высокой пустосемянностью – все имеющиеся полнозернистые семена. Для оценки уровня

изменчивости определяли частоты аллелей изучаемых локусов. Подразделенность популяций устанавливали с помощью показателей F-статистик Райта и G-статистики Нея, а дифференциацию – с помощью генетической дистанции Нея [8]. Для оценки аллельной и генотипической гетерогенности применяли  $\chi^2$ -тест [9]. При статистической обработке электрофоретических данных использовали пакет компьютерных программ BIOSYS-1 [10], GenA1EX V. 6 [11].

**Результаты исследований и их обсуждение.** Все 18 исследуемых локусов у *J. excelsa* были полиморфными.

Высокой изменчивостью в крымских популяциях отличались 14 локусов, средние значения наблюдаемой гетерозиготности ( $H_o$ ) по которым варьировали от 0,340 до 0,654. В ливанской популяции к этим локусам добавился еще локус Est ( $H_o = 0,565$ ), в то время как в крымских популяциях среднее значение  $H_o$  по этому локусу составило 0,090. Три локуса, Lap-3, Fdh и Dia-2, в крымских популяциях были малоизменчивыми ( $H_o = 0,056–0,083$ ), а локус Got-2 – среднеизменчивым ( $H_o = 0,179$ ).

Совокупное количество обнаруженных аллелей этих локусов в объединенной выборке составляло 57, из которых четыре были редкими (встречались в отдельных популяциях с частотой  $\leq 0,05$ ) и три – уникальными (встречались в одной популяции  $\leq 0,05$ ). Наибольшее количество аллелей выявлено в ливанской популяции – 54, что соответствовало 94,7 % общего числа. В крымских популяциях количество аллелей было меньше и варьировало от 43 (75,4 % – Гаспра,

Таблица 1

**Количество исследуемых особей и географическое местоположение популяции *Juniperus excelsa***

Популяция (месторасположение)	Количество деревьев, шт.	Широта	Долгота	Высота над уровнем моря, м
		град		
Айя (заповедник «Мыс Айя»)	30	44,47675	33,63249	30–50
Байдарская долина (вдоль р. Черная)	18	44,53691	33,68892	60–80
Ласпи (долина Ласпи)	19	44,41689	33,72025	40–180
Гаспра (вблизи пгт Гаспра)	22	44,43790	34,10321	180–200
Мартьян (заповедник «Мыс Мартьян»)	30	44,50787	34,24178	120–130
Карадаг (Карадагский природный заповедник)	37	44,93815	35,21388	100–300
Ливан (Qamtoaa, северный Ливан)	23	34,49277	36,25388	1400–1800

Частоты аллелей и значения наблюдаемой гетерозиготности *Juniperus excelsa* по 18 локусам в шести природных популяциях Крыма и одной в Ливане

Локус и аллель	Популяция						
	Ласпи	Гаспра	Кардаг	Байдарская долина	Мартьян	Айя	Ливан
Gdh							
1.05	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,087
1.00	0,868	0,773	0,689	0,667	0,700	0,767	0,565
0.94	0,132	0,227	0,311	0,333	0,300	0,233	0,348
H <sub>o</sub>	0,263	0,364	0,351	0,333	0,333	0,400	0,783
Got-2							
1.04	0,184	0,205	0,297	0,167	0,283	0,350	0,174
1.00	0,684	0,705	0,622	0,667	0,667	0,583	0,652
0.95	0,132	0,091	0,081	0,167	0,050	0,067	0,174
H <sub>o</sub>	0,421	0,318	0,432	0,556	0,667	0,633	0,609
Got-3							
1.06	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,050	0,000
1.04	0,000	0,000	0,041	0,139	0,083	0,050	0,087
1.00	1,000	0,955	0,892	0,833	0,900	0,900	0,848
0.95	0,000	0,045	0,068	0,028	0,017	0,000	0,065
H <sub>o</sub>	0,000	0,091	0,216	0,333	0,200	0,200	0,304
Lap-1							
1.02	0,184	0,068	0,243	0,056	0,217	0,217	0,065
1.00	0,579	0,750	0,473	0,722	0,450	0,650	0,587
0.98	0,237	0,182	0,284	0,222	0,333	0,133	0,348
H <sub>o</sub>	0,579	0,409	0,784	0,444	0,867	0,633	0,565
Lap-3							
1.04	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,033	0,022
1.00	1,000	0,977	0,986	1,000	1,000	0,967	0,957
0.98	0,000	0,023	0,014	0,000	0,000	0,000	0,022
H <sub>o</sub>	0,000	0,045	0,027	0,000	0,000	0,067	0,087
Mdh-2							
1.13	0,289	0,341	0,243	0,194	0,367	0,433	0,391
1.00	0,711	0,659	0,676	0,778	0,633	0,533	0,543
0.96	0,000	0,000	0,081	0,028	0,000	0,033	0,065
H <sub>o</sub>	0,579	0,682	0,595	0,333	0,733	0,833	0,826
Mdh-3							
1.10	0,158	0,432	0,216	0,444	0,350	0,400	0,370
1.00	0,763	0,568	0,676	0,556	0,650	0,600	0,609
0.90	0,079	0,000	0,108	0,000	0,000	0,000	0,022
H <sub>o</sub>	0,368	0,591	0,649	0,667	0,633	0,733	0,783
Асп-1							
1.01	0,079	0,114	0,108	0,028	0,083	0,100	0,174
1.00	0,763	0,523	0,662	0,778	0,617	0,583	0,478
0.95	0,158	0,364	0,230	0,194	0,300	0,317	0,348
H <sub>o</sub>	0,368	0,455	0,351	0,444	0,767	0,667	0,696
Асп-2							
1.20	0,000	0,023	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043
1.05	0,132	0,068	0,149	0,139	0,167	0,183	0,261
1.00	0,579	0,659	0,689	0,583	0,633	0,583	0,435
0.93	0,289	0,250	0,162	0,278	0,200	0,233	0,217
null	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,043
H <sub>o</sub>	0,684	0,500	0,595	0,611	0,700	0,767	0,739

Локус и аллель	Популяция						
	Ласпи	Гаспра	Карадаг	Байдарская долина	Мартьян	Айя	Ливан
Асп-3							
1.06	0,079	0,136	0,122	0,167	0,133	0,133	0,174
1.00	0,789	0,727	0,743	0,639	0,667	0,750	0,739
0.93	0,026	0,068	0,095	0,111	0,183	0,050	0,087
null	0,105	0,068	0,041	0,083	0,017	0,067	0,000
H <sub>o</sub>	0,368	0,455	0,405	0,500	0,667	0,300	0,522
Асп-4							
1.10	0,158	0,159	0,176	0,056	0,200	0,300	0,174
1.00	0,737	0,750	0,757	0,806	0,750	0,650	0,674
0.93	0,105	0,091	0,068	0,139	0,050	0,050	0,152
H <sub>o</sub>	0,421	0,318	0,459	0,389	0,500	0,500	0,652
Dia-1							
1.06	0,211	0,159	0,203	0,167	0,250	0,100	0,087
1.00	0,763	0,795	0,676	0,806	0,750	0,900	0,783
0.96	0,026	0,045	0,122	0,028	0,000	0,000	0,130
H <sub>o</sub>	0,211	0,409	0,486	0,278	0,433	0,133	0,435
Dia-2							
1.01	0,000	0,000	0,135	0,028	0,000	0,000	0,130
1.00	1,000	1,000	0,851	0,972	1,000	1,000	0,826
0.98	0,000	0,000	0,014	0,000	0,000	0,000	0,043
H <sub>o</sub>	0,000	0,000	0,243	0,056	0,000	0,000	0,261
Fdh							
1.10	0,026	0,023	0,000	0,028	0,033	0,033	0,000
1.00	0,974	0,977	0,959	0,944	0,950	0,950	0,957
0.97	0,000	0,000	0,041	0,028	0,017	0,017	0,043
H <sub>o</sub>	0,053	0,045	0,081	0,111	0,100	0,100	0,087
Sod-1							
1.32	0,316	0,227	0,216	0,306	0,250	0,433	0,457
1.00	0,684	0,773	0,784	0,694	0,750	0,567	0,543
H <sub>o</sub>	0,526	0,364	0,216	0,389	0,433	0,400	0,565
Sod-2							
1.03	0,053	0,000	0,081	0,000	0,000	0,000	0,087
1.00	0,658	0,682	0,568	0,639	0,533	0,667	0,543
0.95	0,289	0,318	0,351	0,361	0,467	0,333	0,370
H <sub>o</sub>	0,526	0,455	0,568	0,389	0,667	0,467	0,739
Sod-3							
1.05	0,289	0,205	0,270	0,250	0,200	0,250	0,304
1.00	0,711	0,795	0,703	0,750	0,800	0,733	0,674
0.95	0,000	0,000	0,027	0,000	0,000	0,017	0,022
H <sub>o</sub>	0,474	0,227	0,568	0,278	0,400	0,367	0,565
Est							
1.08	0,026	0,000	0,000	0,083	0,000	0,000	0,130
1.00	0,921	1,000	0,946	0,889	0,917	1,000	0,674
0.93	0,053	0,000	0,054	0,028	0,083	0,000	0,196
H <sub>o</sub>	0,158	0,000	0,054	0,222	0,167	0,000	0,565

Мартьян) до 50 (87,7 % – Карадаг). Частоты преобладающего аллеля (1,00) за очень редким исключением по всем локусам в исследуемых

популяциях составили  $\geq 0,500$  (табл. 2). Аллельная гетерогенность ( $\chi^2$ -тест) при сравнении шести крымских популяций установлена для

восьми локусов: Got-3, Lap-1, Mdh-2, Mdh-3, Dia-1, Dia-2, Sod-2 и Est. В случае сравнения крымских популяций с ливанской к этим локусам прибавлялись еще два – Sod-1 и Gdh, но исключался локус Sod-2.

В объединенной выборке семи популяций *J. excelsa* в результате электрофореза выявлен 91 генотип 18 исследуемых локусов. Наибольшее количество (70 генотипов) обнаружено в карадагской популяции – на восточном пределе естественного распространения *J. excelsa* в Крыму. Это составило 76,9 % общего числа генотипов; в ливанской популяции их было чуть меньше – 68 (74,7 %). В остальных популяциях количество генотипов варьировало от 55 (60,4 %) до 60 (65,9 %).

Генетическая структура по всем исследуемым локусам в двух популяциях – Ласпи и Байдарская долина – близка к равновесной, так как не выявлено ни одного случая существенного отклонения фактического распределения генотипов от теоретически ожидаемого согласно закону Харди–Вайнберга (табл. 3). Таких случаев в популяции Гаспра – два, в Ливане, Карадаге, Мартьяне и Айя – четыре. Только по двум локусам – Mdh-2 и Mdh-3 – значимые отклонения в распределении генотипов повторялись в четырех популяциях, а по локусу Acp-1 отмечены в двух популяциях. По остальным локусам несоответствие фак-

тического от ожидаемого распределения генотипов выявлено в одной из популяций. Все эти нарушения связаны с избытком гетерозигот. Несколько иной характер несоответствия в распределении генотипов *J. excelsa* в Ливане и Восточном Средиземноморье обнаружен при использовании в анализе генетической изменчивости трех микросателлитных локусов ДНК, где в популяциях отмечен избыток гомозигот [12].

В исследуемых популяциях *J. excelsa* доля полиморфных локусов варьировала от 0,833 до 1,00, а количество аллелей на локус изменялось от 2,333 (Мартьян) до 3,000 (Ливан) (табл. 4). Ливанская популяция превышала крымские на 15,5–41,4 % по уровню наблюдаемой гетерозиготности ( $H_o = 0,543$ ). Для всех популяций характерен избыток гетерозигот, максимальный для популяций Мартьян – 28,9 % и Ливан – 23,9 %. При анализе изменчивости трех микросателлитных локусов ДНК среднее значение  $H_o$  для популяций *J. excelsa* Ливана и Восточного Средиземноморья составило 0,46 [12].

Высокий уровень аллозимного полиморфизма выявлен у казацкого можжевельника (*J. sabina* L.) в популяциях Башкирии и Южного Урала, где значения наблюдаемой гетерозиготности достигали 0,300–0,359 [13–15]. Меньшим уровнем аллозимной изменчивости

Таблица 3

Существенные отклонения фактического распределения генотипов от теоретически ожидаемого согласно закону Харди–Вайнберга для популяций *Juniperus excelsa* Горного Крыма и Ливана

Локус	Популяция						
	Ласпи	Гаспра	Карадаг	Байдарская долина	Мартьян	Айя	Ливан
Gdh	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	8,29(3)*
Got-2	n.s.	8,06(3)*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Lap-1	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	16,59(3)***	n.s.	n.s.
Mdh-2	n.s.	5,89(1)*	n.s.	n.s.	10,06(1)**	12,29(3)**	10,30(3)*
Mdh-3	n.s.	n.s.	8,53(3)*	n.s.	4,61(1)*	8,37(1)**	9,51(3)*
Acp-1	n.s.	n.s.	19,90(3)***	n.s.	11,59(3)**	n.s.	n.s.
Acp-2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	10,63(3)*	n.s.
Acp-3	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	18,48(6)**	n.s.
Dia-2	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	23,57(3)***
Sod-1	n.s.	n.s.	4,85(1)*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Est	n.s.	n.s.	8,22(1)**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

Примечание. Достоверные отличия при \*P < 0,95; \*\*P < 0,99; \*\*\*P < 0,999; n.s. – различия недостоверны.

характеризовался можжевельник обыкновенный (*J. communis* L.) в разных частях его ареала: Нидерланды –  $H_o = 0,225-0,273$  [16], Россия, Швеция, Северная Америка –  $H_o = 0,198-0,204$  [17]. У других видов можжевельников, например, у двух подвидов *J. phoenicea* subsp. *turbinate* и *J. p.* subsp. *phoenicea* во фрагментированных популяциях северо-западной Африки, южной Европы и северо-западной Азии значения ожидаемой гетерозиготности ( $H_e$ ) составляли 0,187–0,195 [18], а у *J. osteosperma* в западной части США  $H_o = 0,194$  [19].

Наименьший уровень аллозимной изменчивости выявлен у *J. oxycedrus* subsp. *macrocarpa* в небольшой изолированной популяции на острове Корфу,  $H_o = 0,016$  [20]. Высокий уровень изменчивости *J. excelsa* в Крыму подтверждает тот факт, что у многих исследованных хвойных Средиземноморья уровень гетерозиготности выше на 45 %, чем у других представителей хвойных [21, 22]. Объясняют это тем, что в популяциях хвойных в этом районе не происходило тяжелых демографических и генетических потерь вследствие эффекта «бутылочного горлышка», и поэтому сохранился изначально высокий уровень изменчивости, возникший за счет длительного срока жизни и биоэкологических особенностей видов [21, 23, 24]. Так, например, в Крыму согласно реестру «Стародавні дерева України» в урочище Батилиман сохранилось дерево, которому 1400 лет [25].

Согласно значению индекса фиксации Райта для всех исследуемых нами популяций *J. ex-*

*celsa* характерен избыток гетерозигот от 0,3 % (Гаспра) до более существенных значений: 14,6 % – Айя, 23,9 % – Ливан и 28,9 % – Мартьян. Средние значения коэффициента  $F_{IS}$  указывают на 7%-ный избыток гетерозигот в крымских популяциях. В популяциях других видов рода *Juniperus* L. заметно чаще обнаруживали эксцесс гомозигот, начиная от 3,2 % *J. var. communis*, *J.c. var. saxatilis*, *J.c. var. depressa* [17], 23,6 % – у *J. rigida*, 48,1 % – у *J. coreana* [26] и 56,6 % – у *J. osteosperma* [19], хотя в девяти популяциях *J. phoenicea* индекс фиксации Райта был небольшим и отрицательным, что указывает на некоторый избыток гетерозигот [18]. Очевидно, на северном пределе ареала в засушливых условиях юга Крыма на бедных горных почвах в редколесьях *J. excelsa* преимущественно выживают гетерозиготные генотипы.

Несмотря на нынешнюю разобщенность крымских популяций *J. excelsa* и географическую удаленность ливанской, их подразделенность была обычной, как и у многих ранее изученных узко- и широкоареальных видов хвойных. Среднее значение коэффициента инбридинга популяции относительно вида ( $F_{ST}$ ) составляло 0,032. На том же уровне была подразделенность голландских популяций *J. communis* [16] и двух его разновидностей на территории России, Швеции и Северной Америки [17]. Несколько выше была подразделенность популяций *J. rigida* ( $F_{ST} = 0,052$ ) и *J. coreana* ( $F_{ST} = 0,060$ ) на территории Кореи [26], а также *J. phoenicea* subsp. *phoenicea* ( $F_{ST} = 0,059$ ) в стра-

Таблица 4

Значения основных показателей генетического полиморфизма шести природных популяций для *Juniperus excelsa* в Горном Крыму и Ливане

Популяция	Количество деревьев, шт.	Доля полиморфных локусов, $P_{99}$	Среднее число аллелей на локус, A	Средняя гетерозиготность		Индекс фиксации Райта, F
				ожидаемая, $H_e$	наблюдаемая, $H_o$	
Ласпи	19	0,833	2,444	$0,317 \pm 0,023$	$0,333 \pm 0,023$	-0,050
Гаспра	22	0,889	2,389	$0,317 \pm 0,021$	$0,318 \pm 0,021$	-0,003
Карадаг	37	1,000	2,778	$0,378 \pm 0,018$	$0,393 \pm 0,017$	-0,040
Байдарская долина	18	0,944	2,611	$0,347 \pm 0,025$	$0,352 \pm 0,025$	-0,014
Мартьян	30	0,889	2,333	$0,356 \pm 0,019$	$0,459 \pm 0,018$	-0,289
Айя	30	0,889	2,500	$0,349 \pm 0,019$	$0,400 \pm 0,018$	-0,146
Среднее		1,000	2,778	$0,355 \pm 0,008$	$0,385 \pm 0,08$	-0,084
Ливан	23	1,000	3,000	$0,442 \pm 0,023$	$0,543 \pm 0,022$	-0,239
Среднее для вида	–	1,000	3,167	$0,370 \pm 0,008$	$0,405 \pm 0,008$	-0,086

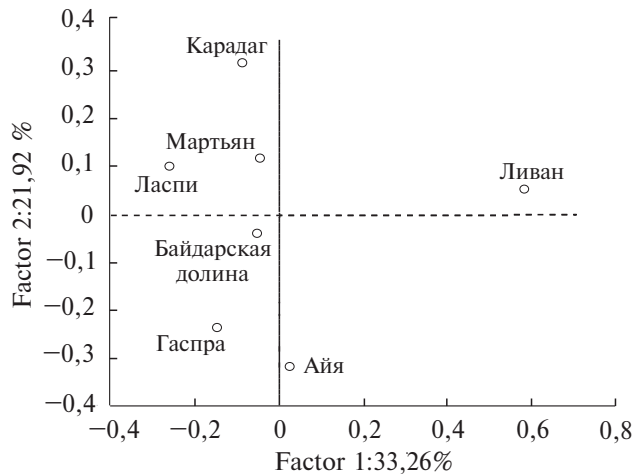
нах средиземноморского бассейна. Высокая подразделенность выявлена в отношении популяций *J. p. subsp. turbinata* ( $F_{ST} = 0,202$ ) в средиземноморском регионе, что связывают с длительной эволюционной историей, начиная с третичного периода, и сопровождающейся заметной фрагментацией условий среды [18].

Слабая подразделенность крымской и ливанской популяций *J. excelsa* косвенно указывает на их общее происхождение и, вероятно, заметный поток генов в недалеком прошлом. Слабая межпопуляционная дифференциация также может быть связана с переносом семян, чему, как например в Крыму, способствуют птицы, в частности дрозд-деряба (*Turdus viscivorus*), для которого 95 % зимнего рациона составляют шишкоягоды *J. excelsa*. Семена внутри популяций переносят лесные мыши (*Apodemus uralensis*), а за пределы популяций в отдельные годы – лисы (*Vulpes vulpes*) и каменная куница (*Martes foina*). Следует отметить, что при наличии 400–440 генеративных особей на 1 га урожай шишкоягод *J. excelsa* в заповеднике «Мыс Мартыян» в благоприятные годы достигает более 750 000 на 1 га [26], хотя полноценных семян в них мало (от 7,6 до 13,4 % в разные годы) [3].

Популяции в пределах ареала Крыма отличались низкой дифференциацией. Среднее значение коэффициента генетической дистанции Нея ( $D_N$ ) для них равнялось 0,015. Несколько более дифференцированной была ливанская популяция,  $D_N = 0,026$ . Такой же уровень дифференцирования ( $D_N = 0,016$ ) отмечен для популяций *J. phoenicea* в средиземноморском бассейне [18].

Учитывая низкую генетическую дифференциацию крымских популяций в сравнении с ливанской, можно смело утверждать, что генофонд *J. excelsa* Горного Крыма не претерпел существенных потерь в связи с резкими изменениями климата в прошлые исторические эпохи. Вероятно, этому способствовало изначально высокое генетическое разнообразие *J. excelsa*, позволяющее виду справляться с существенными климатическими изменениями, используя для адаптации ресурс своего генетического полиморфизма.

Многомерный анализ изоферментных данных с помощью метода главных компонент



Ординация методом главных компонент природных популяций *Juniperus excelsa* Горного Крыма и Ливана

показал, что кластеризация выборок почти точно соответствует их географическому положению, за исключением популяции Ласпи (рисунок).

Таким образом, несмотря на краевое положение и длительное самобытное существование небольших популяций *J. excelsa* в Горном Крыму, все они характеризуются высоким уровнем генетической изменчивости, а отдельные из них (Ласпи и Байдарская долина) имеют близкую к равновесной генетическую структуру. В связи с возрастающими антропогенными нагрузками на леса Горного Крыма, низкую интенсивность самовозобновления *J. excelsa* целесообразно выделить в его популяциях уникальных и декоративных особей для создания на их основе клоновых коллекций. В решении задач сохранения генетических ресурсов этого вида методом *in situ* должны быть включены мероприятия по повышению охраны уникальных местообитаний *J. excelsa*, таких как Карадаг, мысы Мартыян, Айя и др.

I.I. Korshikov, A.V. Nikolaeva  
Donetsk Botanical Garden of NAS of Ukraine  
E-mail: dbsgenetics@gmail.com

GENETIC VARIABILITY OF JUNIPER TALL (*JUNIPERUS EXCELSA* BIEB.) IN THE NORTHERN AND SOUTHERN LIMITS OF THE NATURAL DISTRIBUTION

Genetic structure, subdivision and differentiation of six populations of juniper tall (*Juniperus excelsa* Bieb.)

of the Crimean Mountains and of one population in Lebanon were investigated using 18 polymorphic allozyme loci as genetic markers. The high level of genetic variability of *J. excelsa* was established in the northern and the southern limits of its natural habitat. The mean values of the main indicators of genetic polymorphism were:  $P_{99} = 1,000$ ,  $A = 3,167$ ,  $H_E = 0,370$ ,  $H_O = 0,405$ . Subdivision and differentiation of populations were low ( $F_{ST} = 0,032$ ,  $D_N = 0,026$ ) indicating similarity of their gene pools.

I.I. Korshikov, O.V. Nikolaeva

ГЕНЕТИЧНА МІНЛИВІСТЬ  
ЯЛІВЦЯ ВИСОКОГО (*JUNIPERUS EXCELSA*  
VIEB.) НА ПІВНІЧНІЙ ТА ПІВДЕННІЙ МЕЖАХ  
ПРИРОДНОГО ПОШИРЕННЯ

Досліджено генетичну структуру, підрозділення та диференціацію шести популяцій ялівцю високого (*Juniperus excelsa* Vieb.) в Гірському Криму і одній популяції в Лівані з використанням 18 поліморфних алозимних локусів як генетичних маркерів. Встановлено, що *J. excelsa* і на північній, і на південній межах природного ареалу відрізняється високим рівнем генетичної мінливості. Середні значення основних показників генетичного поліморфізму були такими:  $P_{99} = 1,000$ ,  $A = 3,167$ ,  $H_E = 0,370$ ,  $H_O = 0,405$ . Підрозділення та диференціація популяцій були низькими  $F_{ST} = 0,032$ ,  $D_N = 0,026$ , що свідчить про спільність їхнього генофонду.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Barbero M., Lebreton P., Quezel P. Sur les affinités biosystematiques et phytoecologiques de *Juniperus thurifera* L. et de *Juniperus excelsa* M. Bieb. // Ecol. Mediterranea. – 1994. – 20. – P. 21–37.
2. Farjon A. A Monograph of Cupressaceae and Sciadopitys. – Kew : Royal Bot. Gardens, 2005. – 643 p.
3. Коршиков И.И., Николаева А.В. Изменчивость семенной продуктивности можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* Vieb.) в Горном Крыму в разные годы // Автохтонні та інтродуковані рослини. – 2011. – 7. – С. 78–82.
4. Santos T., Telleria J.L., Virgos E. Dispersal of Spanish juniper *Juniperus thurifera* by birds and mammals in a fragmented landscape // Ecogeography. – 1999. – 22. – P. 193–204.
5. Korshikov I.I., Nikolaeva A.V. Genetic control of allozymes from juniper tall (*Juniperus excelsa* Vieb.) of Crimea // Cytology and Genetics. – 2007. – 41, № 4. – P. 15–19.
6. Davis B.J. Disk electrophoresis. 2. Methods and application to human serum proteins // Ann. N.Y. Acad. Sci. – 1964. – 121. – P. 404–427.

7. Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И. и др. Генетика изоферментов. – М.: Наука, 1977. – 275 с.
8. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. – 1972. – 106. – P. 283–292.
9. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
10. 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, № 4. – P. 281–283.
11. Peakall R., Smouse P.E. GenAlexV 6: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecol. Notes. – 2006. – 6. – P. 288–295.
12. Douaihy B., Vendramin G., Boratynski A., Machon N., Bou Dagher-Kharrat M. High genetic diversity with moderate differentiation in *Juniperus excelsa* from Lebanon and the eastern Mediterranean region // AoB Plants. – 2011. – plr 003.
13. Ямбаев Ю.А., Редькина Н.Н., Муллагулов Р.Ю. Аллозимная изменчивость можжевельника казахского *Juniperus sabina* L. на южном Урале // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – 24, № 2/3. – С. 325–328.
14. Муллагулова Э.Р., Редькина Н.Н., Муллагулов Р.Ю. Генетическая дифференциация разновысотных выборок можжевельника казахского // Проблемы и перспективы развития инновационной деятельности в агропромышленном производстве». Ч. 3. Рациональное использование и охрана земельных, лесных и водных ресурсов : Материалы Всерос. науч.-практ. конф. в рамках XVII Междунар. спец. выставки «Агро-Комплекс – 2007». – Уфа, 2007. – С. 216–218.
15. Редькина Н.Н. Оптимизация сохранения биологического разнообразия лекарственных растений на популяционной основе : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Оренбург, 2008. – 33 с.
16. Gerard J., Oostermeijer B., De Knegt B. Genetic population structure of the wind-pollinated, dioecious shrub *Juniperus communis* in fragmented Dutch heathlands // Plant Species Biol. – 2004. – 19. – P. 175–184.
17. Хантемирова Е.В., Семириков В.Л. Генетическая изменчивость некоторых разновидностей можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*) // Генетика. – 2010. – 46, № 5. – С. 622–630.
18. Boratynski A., Lewandowski A., Boratynska K., Montserrat J.M., Romo A. High level of genetic differentiation of *Juniperus phoenicea* L. (Cupressaceae) in the Mediterranean region: geographic implications // Plant Syst. Evol. – 2009. – 277, № 3/4. – P. 163–172.
19. Allphin L., Hunt A.F., Anderson V.J. Genetic diver-



- sity low reproductive success in isolated populations of Utah juniper (*Juniperus osteosperma*, Cupressaceae) // *Western North Amer. Natur.* – 2007. – **67**, № 3. – P. 323–337.
20. Lewandowski A., Boratynski A., Mejnartowicz L. Low level of isoenzyme variation in an island population of *Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa* (sm. ex sibth.) ball // *Acta soc. bot. pol.* – 1996. – **65**, № 3/4. – P. 335–338.
21. Fady-Welterlen B. Is there really more biodiversity in Mediterranean forest ecosystems // *Taxon.* – 2005. – **54**. – P. 905–910.
22. Bou Dagher-Kharrat M., Mariette S., Lefevre F., Fady B., Grenier-de March G., Plomion C., Savouire A. Geographical diversity and genetic relationships among *Cedrus* species estimated by AFLP // *Tree Genetics & Genomes.* – 2007. – **3**. – P. 275–285.
23. Hamrick J.L., Godt M.J.W., Sherman-Broyles S.L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species // *NewForests.* – 1992. – **6**. – P. 95–124.
24. Austerlitz F., Mariette S., Machon N., Gouyon P.-H., Godelle B. Effects of colonization processes on genetic diversity: differences between annual plants and tree species // *Genetics.* – 2000. – **154**. – P. 1309–1321.
25. Гриник П.І., Стеценко М.П., Шнайдер О.Г., Листонад О.Г., Борейко В.Є. Стародавні дерева України : Реєстр-довідник. – К.: Логос, 2010. – 143 с.
26. Huh M.K., Huh H.W. Genetic diversity and population structure of *Juniperus rigida* (Cupressaceae) and *Juniperus coreana* // *Evol. Ecol.* – 2000. – № **14**, № 2. – P. 87–98.
27. Бескаравайный М.М. Генеративные органы реликтовых древесных растений как кормовые объекты позвоночных южного берега Крыма // *Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана : Тем. сб. науч. работ.* – 2002. – **12**. – С. 69–76.

Поступила 23.02.12