

На правах рукописи



Шуваев Денис Николаевич

ФИЛОГЕОГРАФИЯ СОСНЫ СИБИРСКОЙ (*PINUS SIBIRICA* DU TOUR) В ПОЗДНЕМ
ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

1.5.9. Ботаника (биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2025

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель **Семериков Владимир Леонидович**
доктор биологических наук

Официальные оппоненты: **Петрова Ирина Владимировна**
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, заведующий лабораторией популяционной биологии древесных растений и динамики леса

Томошевич Мария Анатольевна
доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, главный научный сотрудник лаборатории дендрологии

Ведущее учреждение: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук

Защита состоится 22 апреля 2025 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 (24.1.153.01) при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

Факс: (343) 260-82-56, e-mail: dissovet@ipae.uran.ru.

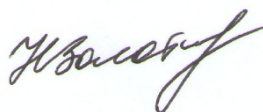
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <https://ipae.uran.ru/dissertation>.

Автореферат разослан « » февраля 2025 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,

кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Климатические осцилляции позднего плейстоцена обусловили наиболее масштабные перестройки флоро-фаунистических комплексов Сибири, что отразилось на динамике таежной растительности и составляющих ее эдификаторных видах хвойных. Реконструкция динамики популяций основных лесообразующих видов может стать основой для понимания закономерностей смены растительных сообществ. Среди древесных видов России сосна сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour) является одним из основных компонентов темнохвойной таежной формации. Вид занимает огромный ареал, произрастая в разнообразных эколого-географических условиях. Средообразующее значение сосны сибирской не подлежит сомнению, что делает анализ ее биогеографической истории актуальной задачей. Исторически повторявшиеся циклы репродуктивной изоляции и консолидации популяций могли оставить филогеографические следы на популяционной структуре сосны сибирской, как и у других бореальных хвойных видов [Krutovskii, Bergmann, 1995; Semerikov, Lascoux, 2003; Polezhaeva et al., 2010; Semerikova et al., 2011; Colonization history of..., 2018; Mitochondrial DNA in..., 2019; Recurrent hybridization and..., 2023; Semerikov, Semerikova, 2023a, 2023b; Scots pine – panmixia..., 2024]. Выявление закономерностей в эволюции элементов лесных экосистем таежного типа на примере сосны сибирской может быть полезно с точки зрения планирования генетических резерватов и устойчивого управления лесными экосистемами.

Цель и задачи исследования. Целью исследования является комплексное рассмотрение филогеографической истории сосны сибирской с позднего плейстоцена для выявления рефугиумов и вычленения закономерностей экспансии вида в условиях позднеплейстоценовых климатических осцилляций.

В соответствии с целью были поставлены следующие задачи:

1. С помощью молекулярных маркеров митохондриальной ДНК и ядерных микросателлитных локусов проанализировать структуру изменчивости в популяциях сосны сибирской.

2. Провести моделирование демографических сценариев позднеплейстоценовой истории сосны сибирской с помощью приближенных байесовских вычислений среди выявленных генетических групп популяций.

3. Оценить потенциал прошлого распространения сосны сибирской с помощью экологического моделирования для идентификации возможных местообитаний вида в позднем плейстоцене.

4. Провести поиск и последующее картографирование информации о палеонаходках сосны сибирской в контексте литературного обзора палеогеографии,

палеоклиматов и палеоэкологической обстановки в Сибири с позднего плейстоцена до голоцена.

5. Сопоставить результаты анализа пространственно-генетической структуры популяций сосны сибирской с палеоэкологическими данными для формулирования выводов о предполагаемых рефугиумах и возможных маршрутах расселения сосны сибирской в позднем плейстоцене.

Научная новизна. Представлено первое широкомасштабное исследование позднеплейстоценовой истории сосны сибирской, основанное на большом объеме филогеографических и палеоэкологических данных. С применением маркеров ДНК получены знания о пространственно-генетической структуре современных популяций сосны сибирской практически по всему естественному ареалу вида. С помощью комбинации ядерных микросателлитов и разработанных *de novo* маркеров мтДНК выявлена иерархическая структура популяций сосны сибирской, согласующаяся с палеоэкологическими паттернами ее биогеографической истории. Палинологические данные о предполагаемых рефугиумах сосны сибирской в горах Южной Сибири и Урала нашли генетическое подтверждение.

Теоретическая и практическая значимость. Знание реакции вида на исторические изменения климата помогает лучше понять его перспективы в условиях современных климатических тенденций. В свою очередь, данные о рефугиумах популяций сосны сибирской могут дать ценную информацию для планирования генетических резерватов, в которых охранный статус вида будет способствовать поддержанию генетического разнообразия и обеспечивать потенциал для его адаптации. С практической точки зрения активная лесохозяйственная деятельность требует лесовосстановительных мероприятий, включая создание ПЛСУ (постоянных лесосеменных участков) и архивов клонов, для чего очень важно тщательно выбирать популяции географически с учетом популяционно-генетической структуры вида. Неправильный выбор материала для лесовосстановления может привести к проблемам снижения приспособленности, потере генетической идентичности и аутбридинговой депрессии за счет разрушения коадаптированных генных комплексов. Таким образом, обнаруженная пространственно-генетическая структура популяций сосны сибирской может быть полезна в целях отслеживания происхождения лесосеменного материала. Кроме того, обширная популяционно-генетическая база данных изменчивости ядерных микросателлитных локусов станет хорошей основой для разработки мероприятий по пресечению незаконного оборота древесины сосны сибирской.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Во время последнего ледникового максимума основные рефугиумы сосны сибирской были расположены на Алтае, Урале, в Прибайкалье и Кузнецком Алатау.

2. Уральский рефугиум сосны сибирской вторичен по отношению к рефугиуму Кузнецкого Алатау. На Урале вид пережил ряд оледенений позднего плейстоцена в относительной изоляции от популяций гор Южной Сибири.

Степень достоверности и апробация результатов. Степень достоверности результатов филогеографической части работы обеспечена широким географическим охватом (Урал, Западная Сибирь, Южная Сибирь, Прибайкалье) и репрезентативностью выборок сосны сибирской (72 выборки, 1614 деревьев) для генетического анализа. Данные анализа двух типов ДНК-маркеров в значительной мере согласуются между собой и дополняют друг друга. Также они согласуются с реконструкциями палеоареалов сосны сибирской и результатами предыдущих аллозимных исследований. Обзор палеоэкологической и палеогеографической литературы сибирского региона обеспечивает хорошую поддержку результатов исследования и предложенных филогеографических гипотез.

Результаты работы представлены на конференциях межрегионального, всероссийского и международного уровней: Межрегиональная научно-практическая конференция имени А.А. Дунина-Горкавича – лесоведа и краеведа Югры (Ханты-Мансийск, 2019); 6-я международная конференция-совещание «Сохранение лесных генетических ресурсов» (Щучинск, Казахстан, 2019); Всероссийская конференция с международным участием, посвященная 75-летию Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски» (Красноярск, 2019); Всероссийская конференция молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященная Международному году фундаментальных наук (Екатеринбург, 2022); Международная научная конференция «Генетические процессы в популяциях», посвященная 50-летию основания лаборатории популяционной генетики имени академика Юрия Петровича Алтухова Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН и 85-летию со дня рождения выдающегося генетика-популяциониста Ю. П. Алтухова (1936–2006 гг.) (Москва, 2022); XXII международная научно-практическая конференция «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2023); XIII Всероссийский популяционный семинар с международным участием памяти Н.В. Глотова (к 85-летию со дня рождения) «Проблемы популяционной биологии» (Нижний Тагил, 2024).

Работа проведена благодаря поддержке грантов РФФИ №16-04-00607 и РНФ №22-24-00665.

Публикации. Результаты диссертационного исследования опубликованы в 9 научных работах, из них 2 работы в журналах, индексируемых в международных базах данных Web of Science и Scopus, и рекомендованных ВАК при Минобрнауки России как издания, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертации на соискание ученой степени кандидата наук.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, списка литературы и пяти приложений. Работа изложена на 207 страницах. Диссертация содержит 15 таблиц и 24 рисунка. В приложения вынесены 4 таблицы и 8 рисунков. Список литературы включает в себя 442 источника, из которых 114 на русском и 328 на иностранных языках.

Личный вклад автора. Сбор материала проведен лично автором исследования на 75%. Секвенирование геномной ДНК сосны сибирской, отбор контигов митохондриальной ДНК и бионформатическая обработка данных были выполнены на базе лаборатории лесной геномики Сибирского Федерального университета сотрудником лаборатории лесной геномики Ю.А. Путинцевой. Поиск изменчивых локусов мтДНК сосны сибирской выполнен совместно с научным руководителем д.б.н. В.Л. Семериковым. Молекулярно-генетические анализы локусов мтДНК всего материала сосны сибирской выполнены лично диссертантом, как и все работы, связанные с ядерными микросателлитными локусами. Самостоятельно проведены статистическая обработка генетических данных, моделирование демографических процессов, экологическое моделирование и палеоэкологический обзор. Формулировка темы исследования и его концепции, интерпретация и обобщение результатов выполнены автором лично, текст диссертации написан самостоятельно. Автор принимал непосредственное участие в подготовке всех публикаций, представлял полученные результаты на конференциях.

Благодарности. Автор выражает благодарность сотрудникам ИЛ СО РАН, ИЭРиЖ УрО РАН и ФБУ «Рослесозащита». Отдельная признательность: к.б.н. Л.И. Бородинцевой, д.с.-х.н. В.В. Тараканову, проф. д.б.н. И.Н. Третьяковой, к.б.н. А.Н. Кравченко, к.б.н. А.К. Экарту и к.б.н. И.В. Тихоновой за оказанную моральную поддержку и понимание, что в большой степени позволило автору следовать намеченному пути и завершить исследование. За обстоятельные рекомендации в области палеоэкологии и палеогеографии автор благодарит д.б.н. Е.В. Зиновьева. Я благодарю научного руководителя д.б.н. В.Л. Семерикова за увлечение меня темой филогеографии, а также открытое обсуждение вопросов на пути реализации исследования.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Сосна сибирская является одним из трех видов пятихвойных сосен, произрастающих на территории РФ. Это стройное и мощное дерево, которое предпочитает увлажненные горные склоны высотой 900-1500 метров над уровнем моря, но может расти и на равнине при условии достаточного увлажнения [Крылов, 1961]. Среди пятихвойных сосен, вид занимает обширный ареал от Урала до Восточной Сибири, уступая в этом лишь кедровому стланику, с которым он может гибридизировать в зоне перекрытия ареалов [Добровольский, 1964; Кедровые леса Сибири..., 1985; Vasilyeva et al., 2020; Ancient and Modern..., 2022]. Изоферментный этап исследований в значительной мере пролил свет на межвидовые отношения пятихвойных сосен, предоставил межвидовые сравнения уровней изменчивости [Шурхал и др., 1991; Goncharenko et al., 1992; Генетические ресурсы сосен..., 1996], а также позволил установить межпопуляционные отношения внутри видов [Крутовский и др., 1988; Генетическая изменчивость сибирской..., 1989; Крутовский, Политов, 1991]. Однако для рассмотрения вопросов исторической демографии и расселения необходимо использовать генетические маркеры с высокой чувствительностью к изменениям популяционной численности и процессам расселения. Таковым требованиям отвечают ядерные микросателлиты [Selkoe, Toonen, 2006] и маркеры митохондриальной ДНК [Ennos, 1994; Sinclair et al., 1999]. Одновременное использование обоих типов маркеров дает большие преимущества в контексте проверки филогеографических гипотез. Филогеография – наука синтетическая [Avice, 2000]. Поэтому генетические механизмы формирования популяционных групп должны быть рассмотрены в рамках палеогеографии и палеоэкологии региона интереса, каковым в данном случае является Сибирь периодов позднего плейстоцена и голоцена. Анализ литературы в контексте оценки возможности выживания бореальной древесной флоры в ледниковые пессимумы указывает на ведущую роль южных горных систем Сибири [Chlachula, 2001; Bolikhovskaya, Shunkov, 2014], Урала [Панова, 1996; Бляхарчук, 2010] и Прибайкалья [Not herbs and..., 2022] для сохранения сосны сибирской. Относительно недавно стали широко доступны методы ретроспективного моделирования палеоареалов видов на основе климатических карт [Very high resolution..., 2005; BIOCLIM: the first..., 2014; Fick, Hijmans, 2017] и нейросетевого обучения [Phillips et al., 2006], что также можно интегрировать в филогеографический анализ [Porto et al., 2013]. Объединение данных палеогеографии, палеонтологии, генетики и моделирования палеоареалов дает большие преимущества при построении и проверке филогеографических гипотез [Climate refugia: joint..., 2014].

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

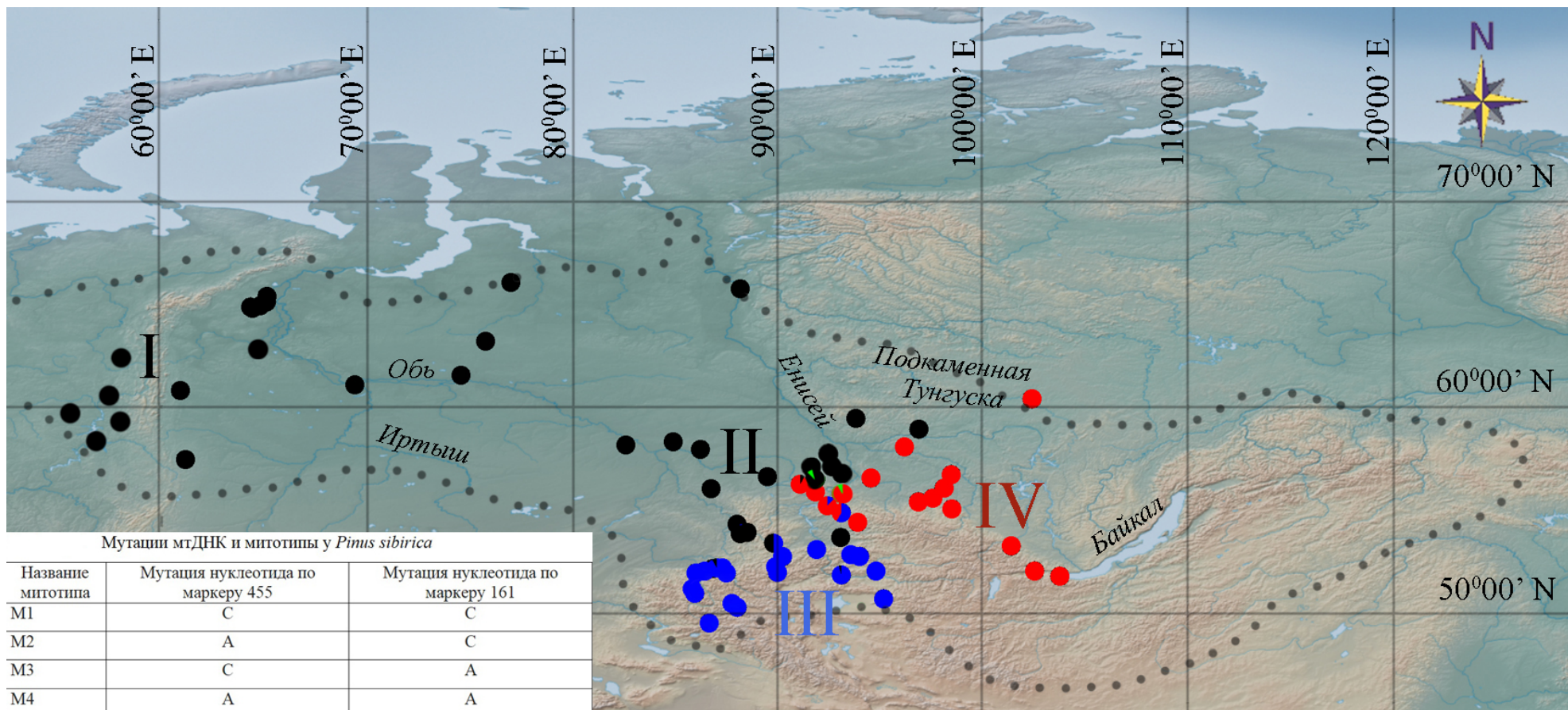
География отбора образцов сосны сибирской имела широкий охват, включающий выборки из Урала, Западной Сибири, Южной Сибири и Прибайкалья (Рисунок 1). С маркерами митохондриальной ДНК (мтДНК) исследовано 72 выборки сосны сибирской (1614 деревьев). С ядерными микросателлитными маркерами исследовано 58 выборок (1555 деревьев). Выделение ДНК проводили из хвои согласно методу СТАВ.

Секвенирование геномной ДНК сосны сибирской с последующим отбором контигов мтДНК и поиском изменчивости в них выявило два изменчивых однонуклеотидных полиморфизма в контигах 455 и 161. Для данных полиморфизмов были разработаны праймеры с целью исследования изменчивости на основе метода одноцепочечного конформационного полиморфизма [Fujita, Silver, 1994]. Амплификацию митохондриальных локусов проводили в одной мультиплексной реакционной смеси объемом 10 мкл.

При работе с ядерными микросателлитными локусами проверено 36 пар праймеров [Isolation and characterization..., 2009; Characterization of polymorphic..., 2016; Development of microsatellite..., 2016]. Для исследования популяционно-генетической структуры сосны сибирской на всем ареале произрастания отобрано восемь локусов: Ps_80612, Ps_364418, Ps_1375177, Ps_1502048, Ps_31489, Ps_25981, Ps_39709, Ps_718958 [Development of microsatellite..., 2016]. Электрофорез продуктов амплификации микросателлитов проводили в 6%-м неденатурирующем полиакриламидном геле. Гели окрашивали в растворе бромистого этидия (0,01%) и проявляли на трансиллюминаторе.

Статистическая обработка генетических данных. Кластерный анализ данных мтДНК выполнен в программе SAMOVA v.1.0 [Duranloup et al., 2002]. Показатели генного разнообразия (H_S , H_T) и оценка межпопуляционной дифференциации (G_{ST}) обнаруженных кластеров популяций рассчитывались в программе Arlequin 3.5.2 [Excoffier, Lischer, 2010]. Географическое распределение митотипов рассматривалось как основа для построения моделей истории расселения сосны сибирской.

Микросателлитные локусы. Контроль ошибок генотипирования проводили с помощью программы Micro-Checker 2.2.3 [MICRO-CHECKER: software for..., 2004]. Присутствие нуль-аллелей проверяли при помощи программы FreeNA [Chapuis, Estoup, 2007]. Тесты на отклонение популяций от равновесия Харди-Вайнберга и неравновесие по сцеплению локусов были проведены в веб-интерфейсе программы Genepop согласно настройкам по умолчанию [Raymond, Rousset, 1995; Rousset, 2008].



Синий цвет на круговых диаграммах – митотип M1, черный – митотип M2, красный – митотип M3, зеленый – митотип M4.

I – Урал, II – Кузнецкий Алатау, III – Алтай, IV – Восточный Саян

Рисунок 1 – Географическое распределение митотипов сосны сибирской

Оценки наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности (H_O и H_E), эффективного числа аллелей (N_E), межпопуляционной дифференциации (F_{ST}) по каждому локусу рассчитывали в программе GenAlEx 6.502 [Peakall, Smouse, 2006]. Анализ кластеризации популяций методом главных координат [Kendall, Stuart, 1976] проводили на основе данных матрицы генетических дистанций D_{ST} [Nei, 1972]. Степень зависимости между генетическими (D_{ST}) и географическими расстояниями оценивали при помощи коэффициента корреляции Пирсона. Уровень корреляции и его значимость были определены тестом Мантела [Mantel, 1967] на основе 999 пермутаций в программе GenAlEx 6.502. Иерархический анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) и точный тест Фишера на межпопуляционную дифференциацию были выполнены в программе Arlequin 3.5.2 [Excoffier, Lischer, 2010] при 10000 пермутаций. В программе Structure 2.3.4 [Pritchard et al., 2000] проведена кластеризация с последующей оценкой вклада кластерных генотипов в каждую исследуемую популяцию. Модель симуляционного эксперимента включала параметры Admixture и Locprior [Inferring weak population..., 2009]. Число исходов последовательных случайных событий MCMC (Monte Carlo Markov Chain) составило 500 тыс. при длине периода стабилизации (burn-in) 100 тыс. Всего было проведено 90 итераций для каждого запуска предполагаемого числа K кластеров от 1 до 12. Наиболее вероятное значение числа K кластеров оценивали при помощи методов $(\ln \Pr(X|K))$ [Pritchard et al., 2000] и ΔK [Evanno et al., 2005]. Выравнивание вклада генотипов в каждый K -кластер с последующей визуализацией было проведено в веб-программах CLUMPAС и DISTRICT, соответственно [Rosenberg, 2004; Clumpak: a program..., 2015].

Для получения информации о генетической взаимосвязи между популяциями были использованы методы присоединения соседей [Saitou, Nei, 1987] и невзвешенного парного группового среднего (UPGMA). Филогенетические деревья построены с помощью программы POPTREE2 [Takezaki et al., 2010] на основе матрицы генетических расстояний D_A [Nei et al., 1983] при 1000 псевдореплик. Древоподобное представление родственных отношений между популяциями служило в роли шаблона для последующих приближенных байесовских вычислений моделей демографии популяций (например, [Caracristi, Schlötterer, 2003; Invasion genetics of..., 2005; Introduction history of..., 2007]).

Демографические модели сосны сибирской на основе приближенных байесовских вычислений. Для каждой модели сгенерировано по 10^6 коалесцентных генеалогий на основе моделирования распределений генетических статистик (summary statistics) микросателлитов в программе DIYABC v.2.1.0 [DIYABC v2.0: a software..., 2014]. Для сценария смешанного происхождения западносибирской популяции введена статистика коэффициента смешивания популяций (admixture) по методу максимального

правдоподобия [Choisy et al., 2004]. По результатам вклада каждой из генетических статистик в модель из них отбирались наиболее значимые для дальнейшей оценки постериорных вероятностей реализации моделей. Для обобщенной модели рассчитывались постериорные значения времен демографических событий.

Моделирование распространения сосны сибирской методом максимальной энтропии. Данные о распространении сосны сибирской были получены из цифрового портала данных биоразнообразия GBIF [Global Biodiversity Information..., 2022], коллекции Московского цифрового гербария [Цифровой гербарий МГУ, 2022] и собственных полевых работ. Всего проанализировано 4723 записи местонахождений сосны сибирской. Проведена фильтрация дублированных записей местонахождений и сокращение массива данных путем уравнивания количества местонахождений по физико-географическим регионам до 305 точек. Фильтрация неколлинеарных биоклиматических предикторов проведена с помощью корреляционного анализа Пирсона в STATISTICA 8.0 (StatSoft, Inc., США). За пороговый уровень коллинеарности предикторов принят $|r| < 0,8$. Разработка моделей-кандидатов с различными комбинациями настроек параметров проведена в среде R 4.0.3 с помощью программного пакета «kuenm» 1.1.7 [kuenm: An R..., 2019]. Прогностическая способность модели оценена с помощью метрики TSS' (True Skill Statistic) [Liu et al., 2016]. Модель была экстраполирована на временные периоды среднего голоцена (8,326-4,2 тыс. л. н.), последнего межледниковья (Last Interglacial: 130 тыс. л. н.) [Very high resolution..., 2005] и последнего ледникового максимума (21 тыс. л. н.) [Climatologies at high..., 2017].

Картографирование палеонаходок. Для палеоботанического обзора были использованы опубликованные работы с данными пыльцы и макрофоссилий сосны сибирской с привлечением баз данных Binney et al. (2009; 2017), Европейского пыльцевого архива и интернет-ресурса Neotoma Paleocology Database. Процентное содержание пыльцы сосны сибирской было рассчитано относительно общего количества пыльцы для группы деревьев и кустарников. Принятое пороговое значение пыльцы сосны сибирской составило 10% [Lisitsyna et al., 2011]. Все картированные палеозаписи пыльцы и макрофоссилий имели откалиброванные значения возраста, определенного с помощью уран-ториевого и (или) радиоуглеродного датирования.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость митохондриальной ДНК сосны сибирской. Полиморфизм в митохондриальном геноме кедра сибирского был обнаружен в двух сайтах ДНК. Эти сайты отличались одной нуклеотидной заменой, сочетания которых давали четыре различных гаплотипа мтДНК (Рисунок 1). Анализ в SAMOVA v.1.0 выявил самую высокую дифференциацию при трех генетических кластерах ($K=3$ при $F_{ST} = 0,89$; $P < 0,001$). Высокие значения G_{ST} (0,934) у сосны сибирской обусловлены географической фиксацией митотипов и низким уровнем генного разнообразия в пределах групп популяций ($H_S=0,043$). Первое и второе значения генетических индексов являются следствиями изоляции и сокращения численности популяций, соответственно. Индекс генного разнообразия мтДНК у более южных представителей семейства Pinaceae из юго-восточной Азии заметно выше, и оценки H_S варьируют от 0,148 до 0,328 [Mitochondrial and chloroplast..., 2007; Phylogeography of *Pinus*..., 2008; Gene flow and..., 2010]. Это согласуется с концепцией формирования множества мелких рефугиумов в более южных широтах во время последнего ледникового максимума [Polezhaeva et al., 2010; The critical role..., 2018]. В свою очередь, сибирские виды хвойных имеют оценки генного разнообразия мтДНК, сопоставимые с таковыми у сосны сибирской [Late Quaternary history..., 2015; Colonization history of..., 2018; Mitochondrial DNA in..., 2019].

Два кластера мтДНК сосны сибирской приурочены к физико-географическим областям: Алтай и Западный Саян (митотип М1), Восточный Саян (митотип М3). Третий, самый обширный кластер (митотип М2), полностью занимает две физико-географические страны (Урал и Западная Сибирь) и частично Алтае-Саянскую горную страну, где митотип М2 доминирует в Кузнецком Алатау. На юге Енисейской Сибири отмечается максимальное количество популяций с разными митотипами. Данная географическая область является зоной смешения трех основных групп популяций (М1, М2 и М3). Вероятно, здесь посредством гетероплазмии и последующей рекомбинации мтДНК сформировался редкий митотип М4 (зеленый) (частота 0,31%). География митотипов указывает на прошлые рефугиумы в горных системах Южной Сибири: Восточный Саян (или юг Прибайкалья), Алтай и Западный Саян. Рефугиумные популяции Алтая и Западного Саяна не давали никакого генетического вклада мтДНК в популяции Западной Сибири, как и популяции кедра из восточной части ареала (Восточный Саян и Прибайкалье). Однако последние распространились шире и заняли Прибайкалье, а также проникли в Енисейскую Сибирь.

Изменчивость ядерной микросателлитной ДНК сосны сибирской. Согласно критериям проведения анализов методами иерархической кластеризации и методами,

основанными на моделировании (Structure), отобрано восемь и семь ядерных микросателлитных локусов, соответственно (Таблица 1).

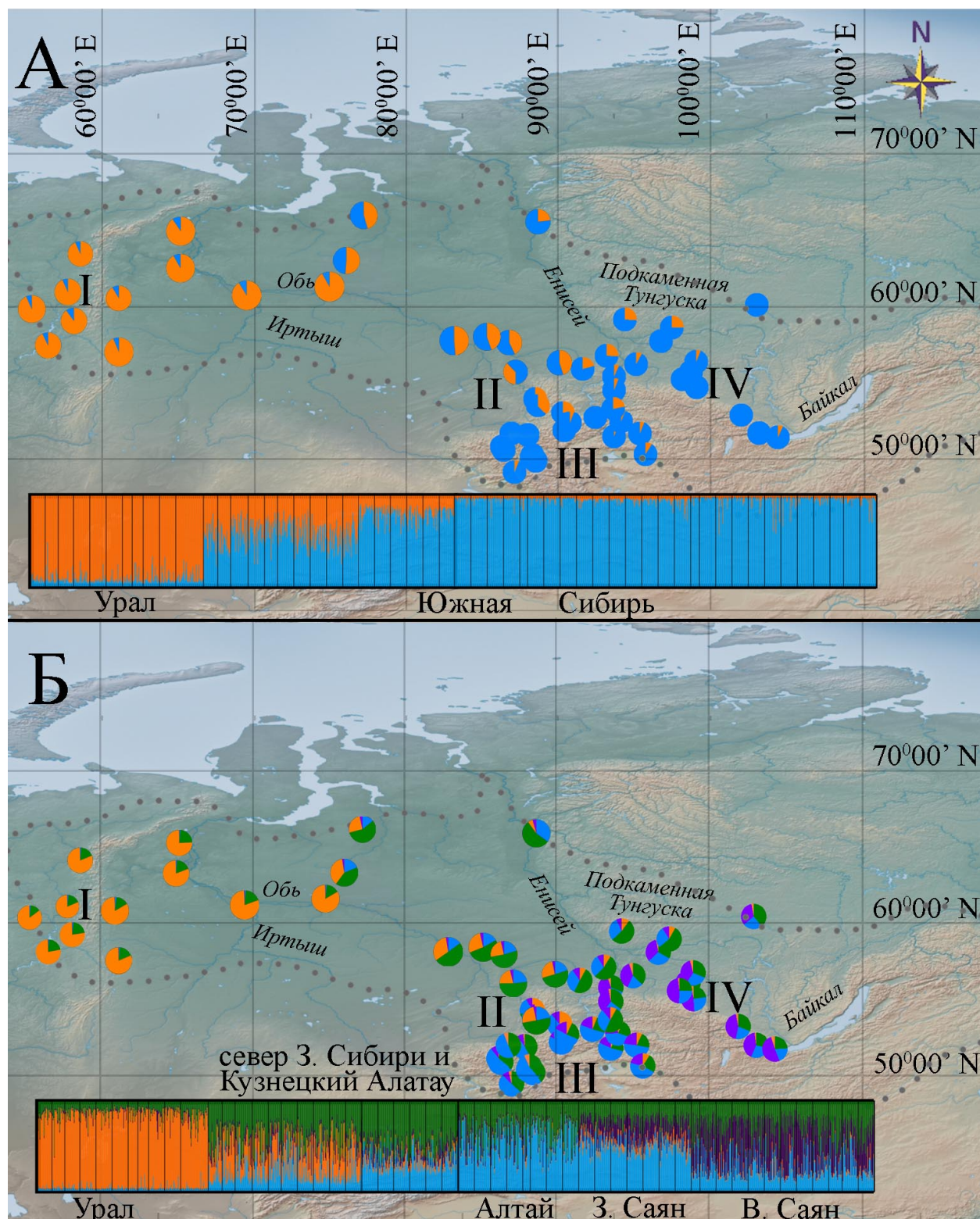
Таблица 1 – Основные генетические статистики изученных ядерных микросателлитных локусов сосны сибирской

Локус	N_A	$N_E (se)$	$H_O (se)$	$H_E (se)$	F_{ST}
Ps_80612	7	2,40(0,09)	0,55(0,02)	0,56(0,02)	0,034
Ps_364418*	12	3,67(0,10)	0,47(0,01)	0,72(0,01)	0,036
Ps_1375177	8	1,67(0,04)	0,39(0,02)	0,39(0,01)	0,014
Ps_1502048	6	2,05(0,06)	0,48(0,02)	0,49(0,01)	0,057
Ps_31489	3	1,92(0,01)	0,47(0,01)	0,48(0,00)	0,012
Ps_25981	3	1,75(0,04)	0,41(0,01)	0,42(0,01)	0,047
Ps_39709	5	2,22(0,06)	0,49(0,02)	0,53(0,01)	0,041
Ps_718958	4	1,11(0,01)	0,09(0,01)	0,09(0,01)	0,022

Примечание – N_A – число аллелей, N_E – эффективное число аллелей, H_O – наблюдаемая гетерозиготность, H_E – ожидаемая гетерозиготность, F_{ST} – индекс межпопуляционной дифференциации, *se* – стандартная ошибка, * – локус исключен из анализа Structure

Кластеризация популяций сосны сибирской по данным анализа ядерных микросателлитных локусов. Анализ главных координат на основе генетических расстояний (D_{ST}) указывает на существование четырех групп популяций сосны сибирской: Урал, Кузнецкий Алатау-север Западной Сибири, Алтай-Западный Саян, Восточный Саян. Коэффициент корреляционной зависимости между генетическими и географическими дистанциями был высоким ($r=0,733$; $P=0,001$), что отражает закономерность в распределении частот аллелей между группами популяций. Разделение групп популяций Алтай-Западный Саян и Восточный Саян соответствовало двум митохондриальным кластерам (M1 и M3). Обширная группа митотипа M2 подразделилась на две группы Урал и Кузнецкий Алатау. Попарный точный тест Фишера выявил значимые генетические различия между 4 обнаруженными группами популяций ($P < 0,01$). Внутри групп значимых парных различий между выборками не наблюдалось. Попарное значение F_{ST} между группами варьировало от 0,014 до 0,056 ($P = 0,01$). Анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) показал, что 2,8% изменчивости было связано с групповыми различиями, 2,03% – с популяционными различиями внутри групп и 85,62% – с различиями на уровне индивидуумов.

Кластеризация на основе моделирования в программе Structure разделила все выборки популяций при $K = 2$ на уральскую и южносибирскую группы (Рисунок 2А). При $K=4$ наблюдалось подразделение на Урал, Кузнецкий Алатау, Восточный Саян и



А – кластеризация по $K=2$ генетических кластера, Б – кластеризация по $K=4$ генетических кластера. I – Урал, II – Кузнецкий Алатау, III – Алтай с Западным Саяном, IV – Восточный Саян. Пунктирной линией обозначен современный ареал *Pinus sibirica*

Рисунок 2 – Результаты кластеризации выборок сосны сибирской на основе алгоритма Structure по данным анализа ядерных микросателлитных локусов

Алтай вместе с Западным Саяном (Рисунок 2Б). Вероятно, популяционная структура южносибирской группы кедра сильнее гомогенизирована по ядерным локусам из-за долговременного потока генов с пылью. При этом популяции Южной Сибири

практически фиксированы митотипически. В свою очередь, уральские популяции хорошо подразделены от остальных популяций по ядерным генам. Уральская группа не подвергалась воздействию потока генов из Южной Сибири по причине изоляции. Однако общий митотип M2 уральской и западносибирской групп указывает на общую историю их формирования. Таким образом, популяция сосны сибирской характеризуется иерархической структурой, что присуще сибирским видам хвойных [Полиотов, 2007]. С помощью анализа Structure также был выявлен значительный генетический вклад алтайских популяций в западносаянские (83,3%). Это указывает на алтайское происхождение популяций кедров в Западном Саяне. При этом отмечено возрастание примеси в них генного пула из восточносаянских популяций кедров от 10,1% (Абаканский хребет) до 19,2% (хребет Ергаки). Популяции кедров из Западного Саяна вторичны по отношению к алтайским популяциям, и восточная часть западносаянской популяции испытывает влияние генетического потока из популяций Восточного Саяна.

Результаты моделирования демографической истории сосны сибирской на основе приближенных байесовских вычислений. Оценки времени демографических событий показывают, что дивергенция популяций Южной Сибири на группы популяций Кузнецкого Алатау, Восточного Саяна и Алтая (t_3) произошла 160 тыс. л. н. (CI95%: 84,5-461,5 тыс. л.). Популяции Кузнецкого Алатау и Урала впервые могли разделиться во время $t_2 = 69,5$ тыс. л. н. (CI95%: 36,95-316 тыс. л.). Образование группы популяций Западного Саяна во время t_1 , как потомков популяций Алтая и Восточного Саяна оценивается в 14 тыс. л. н. (CI95%: 3,85-122 тыс. л.) (Рисунок 3). Оценочное время дивергенции южносибирских групп согласуется с периодизацией тазовского оледенения (180-130 тыс. л. н.). Дивергенция популяций Кузнецкого Алатау и Урала соответствует раннему зырянскому оледенению (МИС 5а и 4: 110-75 тыс. л. н.), а не сартанскому (22-14 тыс. л. н.). Оценочное время формирования популяций кедров Западного Саяна во время t_1 из популяций Алтая и Восточного Саяна соответствует времени начала фазы доминирования кедрово-пихтовых фитоценозов в Западном Саяне ~11 тыс. л. н. (календарный возраст) [Бляхарчук, 2020].

Таким образом, более сильное влияние на популяции кедров было оказано во время ранней зырянской фазы оледенения, а не сартанской. Видимо, кедр не восстановил в полной мере свой ареал на территории Западной Сибири во время следующей фазы относительно холодного и сухого каргинского интерстадиала (МИС 3). Поэтому последнее оледенение уже не оказало серьезного влияния на генофонд сосны сибирской, чтобы соответствующие генетические эффекты проявились в рамках исследуемой демографической модели. Интересно отметить, что аналогичный эффект был обнаружен у сосны обыкновенной [Scots pine – panmixia..., 2024].

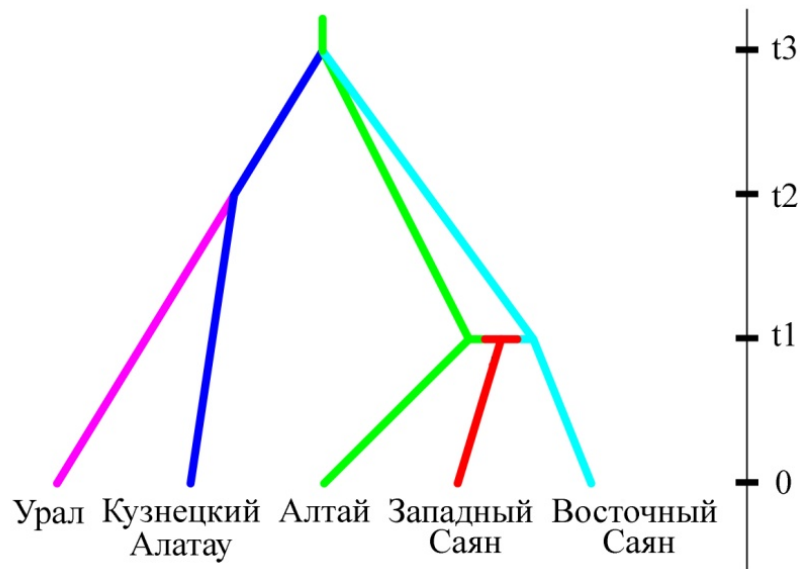
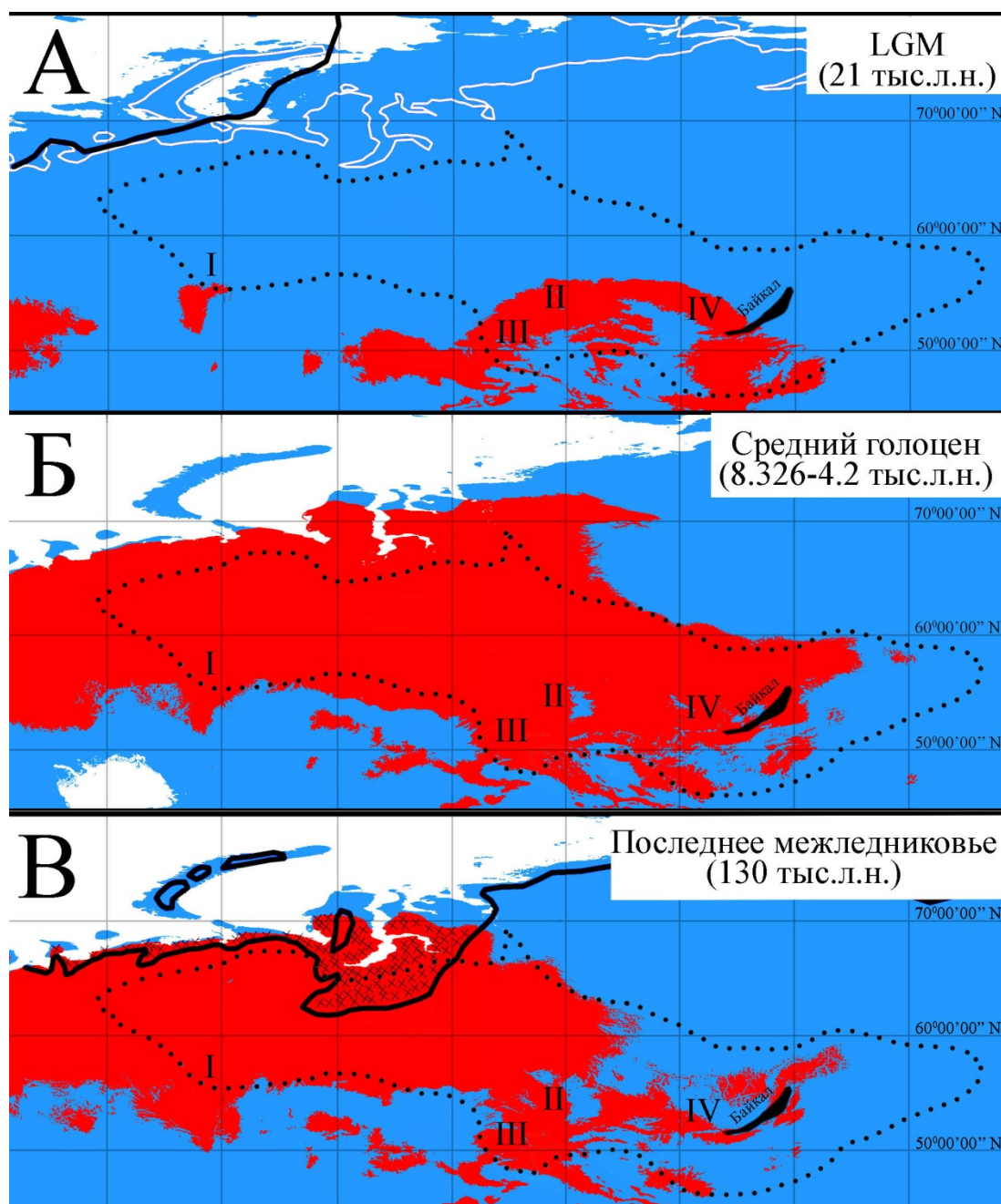


Рисунок 3 – Обобщенная модель демографической истории популяций сосны сибирской

Результаты моделирования распространения сосны сибирской методом максимальной энтропии. Современный ареал сосны сибирской был предсказан с хорошей точностью (площадь под кривой (AUC) > 0,90). Показатель эффективности бинарной классификации модели (TSS') достигал максимального значения при пороговом уровне присутствия вида в 30%, что соответствовало 76,5% правильных классификаций. Экстраполяция модели на период последнего ледникового максимума (LGM: 21 тыс. л. н.) предсказала подходящие условия для произрастания сосны сибирской в горах Южной Сибири, Южном Урале и Прибайкалье (Рисунок 4А). Данные другого моделирования для времени LGM Горного Алтая также показали высокую вероятность выживания сосны сибирской в северо-восточном Алтае [Modelling the Last..., 2015]. Результаты экстраполяции закономерны. В геоботанической литературе неоднократно подчеркивалось, что горы Южной Сибири могли выступать в роли убежищ для целых комплексов растительных сообществ. Так, в Кузнецком Алатау и на юге озера Телецкое (долина реки Кыга) отмечены фрагменты кедровой третичной формации [Куминова, 1957; 1960]. В Прибайкалье реликтовые зоны предполагаются для хребта Хамар-Дабан, в долине реки Снежная [Cheripinoga et al., 2017].

Экстраполяция модели на условия среднего голоцена (8,326-4,2 тыс. л. н.) и последнего межледниковья (130 тыс. л. н.) показывает, что зона потенциального ареала сосны сибирской смещается к северу (Рисунок 4Б,В). Оба периода характеризовались теплым и влажным климатом, которые известны как климатический оптимум голоцена и начало эемского межледниковья (МИС 5e), соответственно [Kalis et al., 2003; Eemian interglacial reconstructed..., 2013]. Так, для среднего голоцена реконструированы более северные границы у ряда древесных и кустарниковых видов [Kremenetski et al., 1998].



А – последний ледниковый максимум, Б – средний голоцен, В – последнее межледниковье. Темно-серым цветом обозначена потенциально пригодная территория произрастания кедра. I – Урал, II – Кузнецкий Алатау, III – Алтай с Западным Саяном, IV – Восточный Саян. Белая линия на рисунке А – современная конфигурация побережья [PaleoClim, high spatial..., 2018]. Сплошная черная линия на рисунке А – граница оледенения по V. Astakhov [2011]. Сплошная черная линия на рисунке В – граница морской трансгрессии (125 тыс.л.н.) по Ю.А. Павлидис [Павлидис, 1997]. Пунктирной линией обозначен современный ареал *Pinus sibirica*

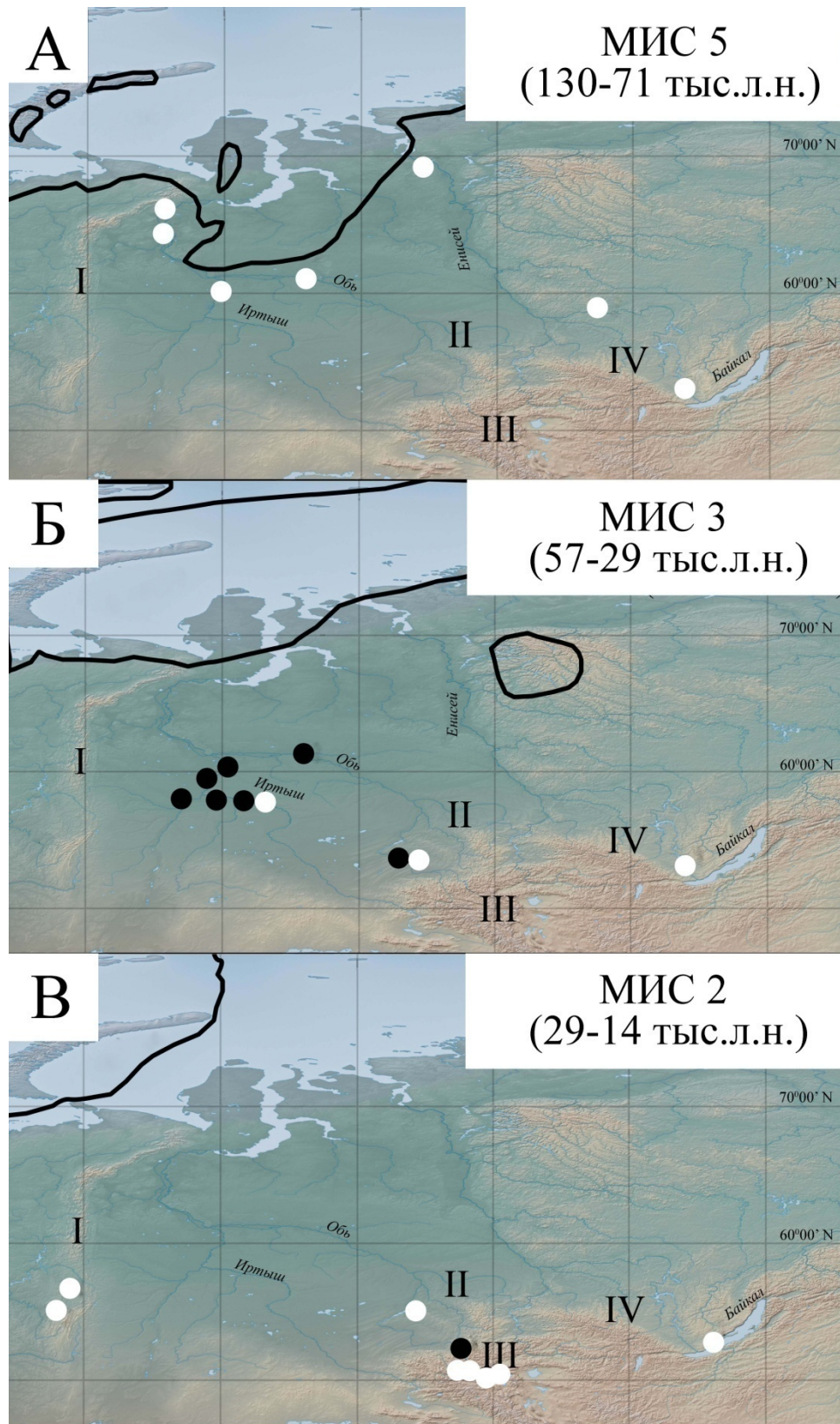
Рисунок 4 – Прогнозируемые зоны распространения сосны сибирской

Возможно, данные климатические условия способствовали интенсивной экспансии сосны сибирской в северную часть Западной Сибири. Смоделированные прошлые зоны распространения сосны сибирской на Русской равнине также велики. Это согласуется с предположением Е.Г. Боброва о том, что прошлый ареал кедра значительно превосходил современный [Бобров, 1978].

Результаты картографирования палеонаходок сосны сибирской. Все палеонтологические находки сосны сибирской (макрофоссилии, пыльца) были ранжированы согласно временным сериям: МИС 5, МИС 3, МИС 2 и голоцена. Для периода МИС 5 обнаружено всего семь находок пыльцы (Рисунок 5А).

Ископаемая пыльца сосны сибирской в низовьях Енисея (121 тыс. л. н.) [Кинд, 1974; Астахов, Мангеруд, 2005] указывает на благоприятные условия для произрастания таежных лесов в высоких широтах. Эти находки пыльцы соотносятся с МИС 5е, для которого установлено значительное смещение к северу современных ландшафтных зон [Архипов, Волкова, 1994; Стратиграфия нефтегазоносных бассейнов..., 2002; Лаухин и др., 2007]. Темнохвойные леса с участием кедра и ели формировали таежные формации, достигавшие северных побережий древней береговой линии [Климаты и ландшафты..., 2010]. Литературный анализ периода МИС 4 Сибири позволяет предположить выживание кедра в горах Южной Сибири, в Прибайкалье и, возможно, на Южном Урале.

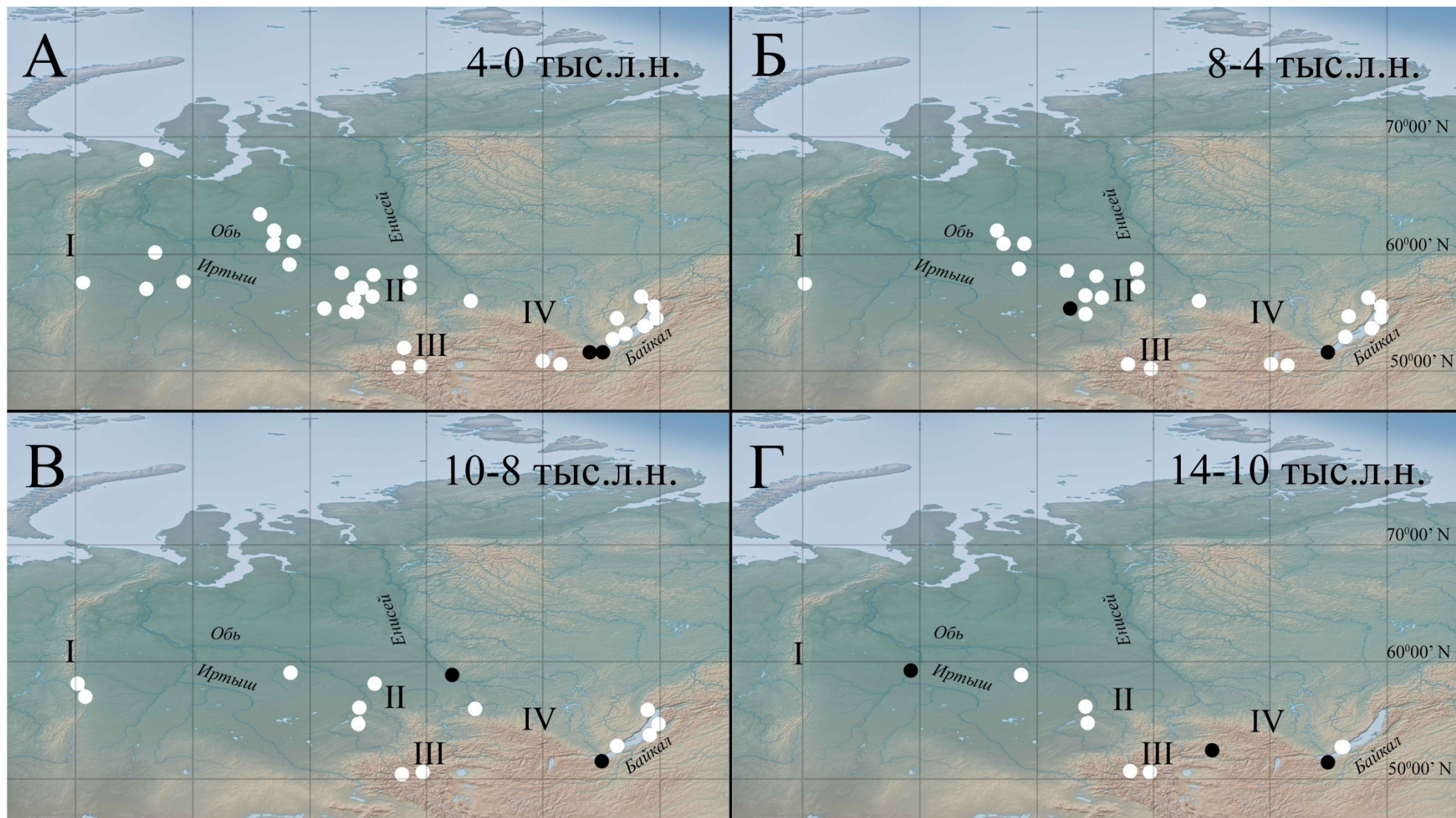
Палеоданные МИС 3 (каргинский интерстадиал) указывают на повторное заселение кедром Западной Сибири после раннезырянского оледенения (Рисунок 5Б). Хотя климат каргинского времени не способствовал повсеместному и интенсивному продвижению темнохвойных лесов на север Сибири [New insights into..., 2005; Middle Weichselian environments..., 2006; Лаухин и др., 2015]. Климатический тренд с МИС 4 до МИС 2 характеризовался аридизацией климата [Lake-level changes during..., 2004; Climatic and environmental..., 2021], что отразилось в возрастающей доле тундростепных и тундровых видов [Late Pleistocene and..., 2009; Last glacial–interglacial vegetation..., 2010]. Поэтому каргинские палеонаходки кедра отражают, скорее, его ограниченную экспансию после раннезырянского оледенения. Палеоданные LGM указывают на выживание бореальной флоры в горах Южной Сибири, в Прибайкалье и на Южном Урале (Рисунок 5В). В горах Южной Сибири это были: Горный Алтай с областями, прилегающими к Телецкому озеру; бассейн центральной Катунь и долина реки Ануй; котловины Кузнецкого Алатау и Минусинска. Условия юго-западного Прибайкалья способствовали формированию здесь мозаичных ландшафтов с участием бореальных древесных видов. В пределах Южного Урала по палеоботаническим материалам также установлено наличие бореальной лесной формации [Обоснование стратиграфической схемы..., 1982; Динамика ландшафтных компонентов..., 2002; Volikhovskaya, Shunkov, 2014; Cherinoga et al., 2017; Not herbs and..., 2022]. Из пыльцевых данных голоцена прослеживается двусторонняя экспансия сосны сибирской [Бляхарчук, 2010] из рефугиумов Урала [Панова, 1982; 1996] и Кузнецкого Алатау (Рисунок 6), что соответствует микросателлитной дифференциации западносибирских популяций вида.



Белые и черные маркеры отражают географическое положение палеоразрезов, где обнаружена пыльца и макрофоссилии кедра, соответственно. I – Урал, II – Кузнецкий Алатау, III – Алтай с Западным Саяном, IV – Восточный Саян. Черная линия рисунка А – граница морской трансгрессии (125 тыс.л.н.) по Ю.А.

Павлидис [Павлидис, 1997]. Черная линия рисунка Б – граница оледенения (60-45 тыс.л.н.) по V. Astakhov [2011] и P.D. Hughes [Hughes et al., 2013]. Черная линия рисунка В – граница оледенения (20 тыс.л.н.) по V. Astakhov [2011].

Рисунок 5 – Карты находок древней пыльцы и макрофоссилий сосны сибирской



Белые и черные маркеры отражают географическое положение палеоразрезов, где обнаружена пыльца и макрофоссилии кедра, соответственно. I – Урал, II – Кузнецкий Алатау, III – Алтай с Западным Саяном, IV – Восточный Саян.

Рисунок 6 – Карты голоценовых находок древней пыльцы и макрофоссилий сосны сибирской

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего было обнаружено четыре митотипа. Географическое распределение двух митотипов указывает на два главных рефугиума в пределах Южной Сибири: Прибайкалье (M3) и Алтай (M1). Выживание кедра сибирского в рефугиуме Алтая подтверждается ископаемыми семенами в районе Телецкого озера (16-15 тыс. л. н.) [Барышников, 1995, 1996] и пыльцевыми находками в долине реки Ануй [Bolikhovskaya, Shunkov, 2014]. Прибайкальский митотип (M3) указывает на рефугиум LGM вблизи Байкала, как и находки пыльцы сосны сибирской [Not herbs and..., 2022]. Митотип M4 был рекомбинантным и возник при контакте южносибирских групп популяций в зоне Енисейской Сибири. В целом, пыльцевые данные МИС 2 и результаты экологического моделирования указывают на сокращение ареала сосны сибирской до областей гор Южной Сибири, Прибайкалья и Урала. Статус отдельных рефугиумов на Урале и в Кузнецком Алатау подтверждается данными микросателлитного анализа. Хотя их общий митотип M2 говорит о родстве групп Урала и Кузнецкого Алатау. В перечисленных географических областях кедр мог сохраняться во время неоднократных оледенений плейстоцена, что согласуется с гипотезой южных горных рефугиумов [Hewitt, 2000].

Согласно результатам моделирования демографической истории, разделение популяций Урала и Кузнецкого Алатау произошло 69,5 тыс. л. н. (раннее зырянское оледенение). Однако отсутствие палеонаходок времени LGM на Западно-Сибирской равнине и экологическое моделирование говорят о повторном разрыве ареала сосны сибирской в LGM. Таким образом, дивергенция популяций Урала и Кузнецкого Алатау по микросателлитным данным является результатом изоляции во время двух ледниковых пессимумов позднего плейстоцена. Палеонтологические данные указывают на произрастание лесов с участием сосны сибирской в Обь-Иртышском междуречье 46-31 тыс. л. н. во время МИС 3 (57-29 тыс. лет назад) [Кривоногов, 1988]. Ввиду отсутствия прямых палеонаходок кедра на Урале зырянского времени, это могло бы стать косвенным свидетельством проникновения кедра на Урал из Кузнецкого Алатау в МИС 3. Однако есть свидетельства существования бореальной флоры на Южном Урале в зырянский пессимум, что все же допускает присутствие кедра на Урале [Quaternary deposits and..., 2020]. Более вероятно, что кедровые леса Кузнецкого Алатау и Урала были связаны раньше, во время теплого эемского интервала МИС 5e (131-120 тыс. лет назад) [Last Interglacial Climates, 2002; The pollen record..., 2007]. Географически широко представленные палеонаходки пыльцы кедра этого времени фиксируются в Западной Сибири, на севере Урала и в Енисейской Сибири [Кинд, 1974; Астахов, Мангеруд, 2005; Палеоклиматы и хронология..., 2006; Новое обнажение погребенного..., 2008]. Последующее раннезырянское оледенение сократило ареал кедра до областей Южного

Урала и Южной Сибири, что и фиксируется моделированием ABC. Этот ареал частично восстановился в течение каргинского интерстадиала из рефугиумов Урала и Кузнецкого Алатау с образованием лесов с участием кедра на юге Обь-Иртышского междуречья. Второй разрыв ареала в позднем плейстоцене произошел во время последнего ледникового максимума (LGM). После LGM, изоляты Урала и Кузнецкого Алатау стали эффективными рефугиумами, которые расселились по территории Западной Сибири в голоцене. Тем не менее, для подробного раскрытия биогеографической истории кедра начала позднего плейстоцена следует провести генетические исследования датированных палеонаходок. Палеогенетические исследования могут подтвердить или опровергнуть предложенные гипотезы о генетической связи кедровых лесов Урала и Кузнецкого Алатау в МИС 5e и источниках экспансии кедра сибирского в междуречье Оби и Иртыша после раннезырянского оледенения.

ВЫВОДЫ

1. Популяции сосны сибирской Алтая, Прибайкалья, Кузнецкого Алатау и Урала генетически подразделены, соответствуя расположению рефугиумов во время последнего ледникового максимума.

2. Вклад рефугиумов в расселение сосны сибирской в голоцене был неоднородным. Алтайский рефугиум не вносил вклада в расселение по Западно-Сибирской равнине. Эффективными рефугиумами для расселения сосны сибирской по Западно-Сибирской равнине служили популяции Урала и Кузнецкого Алатау. Экспансия вида из байкальского рефугиума охватывала Прибайкалье.

3. Уральский рефугиум сосны сибирской вторичен по отношению к рефугиуму Кузнецкого Алатау. На Урале вид пережил ряд оледенений позднего плейстоцена в относительной изоляции от популяций гор Южной Сибири.

4. Потомки популяций рефугиумов Урала и Кузнецкого Алатау распространились в голоцене по Западно-Сибирской равнине собственными путями, заняв лево- и правобережье Оби, соответственно.

5. Сосна сибирская из Алтая и Западного Саяна представляет собой одну популяционную группу, так как обладает общим митотипом и не подразделена по ядерным микросателлитным локусам, несмотря на увеличение в восточном направлении примеси генотипов из популяций Прибайкалья.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК при Минобрнауки РФ:

1. **Shuvaev, D. N.** Genetic structure and postglacial recolonization of *Pinus sibirica* Du Tour in the West Siberian Plain, inferred from nuclear microsatellite markers / **D. N. Shuvaev**, A. A. Ibe // *Silvae Genetica*. – 2021. – Vol. 70, № 1. – P. 99–107.

2. Late Quaternary history of Siberian stone pine as revealed by genetic and paleoecological data / **D. N. Shuvaev**, V. L. Semerikov, G. V. Kuznetsova, Y. A. Putintseva // *Tree Genetics and Genomes*. – 2023. – Vol. 19, № 2. – Art. 16. – P. 1–16.

В других научных изданиях:

3. Ильичев, Ю. Н. Состояние клоновых объектов кедрового *Pinus sibirica* DU TOUR Республики Алтай: сохранность и перспективы селекции / Ю. Н. Ильичев, **Д. Н. Шуваев** // *Сибирский лесной журнал*. – 2016. – № 5. – С. 33–44.

4. **Шуваев, Д. Н.** Изменчивость сосны кедровой сибирской в Горном Алтае по данным анализа ядерных микросателлитных локусов / Д. Н. Шуваев, Л. И. Кальченко, Т. И. Сулименко // Всероссийская конференция с международным участием «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски», Красноярск, 26–31 августа 2019 г. : материалы конф. – Красноярск : ИЛ СО РАН, 2019. – С. 529–531.

5. **Шуваев, Д. Н.** Скрининг ядерных микросателлитных маркеров для исследования популяционно-генетической структуры *Pinus sibirica* Du Tour / Д. Н. Шуваев // 6-я Международная конференция-совещание по сохранению лесных генетических ресурсов, Щучинск, Казахстан, 16–20 сент. 2019 г. : материалы конф. – Кокшетау : Изд. Мир печати, 2019. – С. 268–269.

6. **Шуваев, Д. Н.** Филогеография сосны сибирской с позднего плейстоцена до современности / Д. Н. Шуваев, В. Л. Семериков // Международная научная конференция «Генетические процессы в популяциях», посвященная 50-летию основания лаборатории популяционной генетики имени академика Ю. П. Алтухова Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН и 85-летию со дня рождения выдающегося генетика-популяциониста Ю. П. Алтухова (1936–2006 гг.), Москва, 11–14 октября 2022 г. : материалы конф. – Москва : Ваш Формат, 2022. – С. 95.

7. **Шуваев, Д. Н.** Историческая демография популяций *Pinus sibirica* Du Tour в горах Южной Сибири по генетическим данным / Д. Н. Шуваев // XIII Всероссийский популяционный семинар с международным участием памяти Н.В. Глотова (к 85-летию со дня рождения) «Проблемы популяционной биологии», Нижний Тагил, 9–11 апреля 2024 г. : материалы конф. – Нижний Тагил : ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет, 2024. – С. 571.

Подписано в печать 18.02.2025 г.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура «Таймс».
Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт. л.
Тираж 120 экз. Заказ №8049
Отпечатано в типографии
ООО «Издательство УМЦ УПИ»
620049, г. Екатеринбург, пер. Лобачевского, 1
тел.: (343) 362-91-16