

ISSN 1561-8323 (Print)
ISSN 2524-2431 (Online)

БИОЛОГИЯ
BIOLOGY

УДК 575.13:575:17:630*165
<https://doi.org/10.29235/1561-8323-2021-65-4-439-447>

Поступило в редакцию 25.01.2021
Received 25.01.2021

**Член-корреспондент В. Е. Падутов, Д. И. Каган, С. И. Ивановская,
О. Ю. Баранов, Т. С. Маркевич**

Институт леса Национальной академии наук Беларуси, Гомель, Республика Беларусь

**ГЕНОГЕОГРАФИЯ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ (*PICEA ABIES* (L.) KARST.)
ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ ДНК**

Аннотация. Ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.) является одним из основных лесообразующих видов Беларуси, выполняя важные экономические, экологические и социальные функции. Еловая формация региона характеризуется сложной историей формирования своей популяционно-генетической структуры. Целью данной работы являлся геноеографический анализ популяций *P. abies* и установление региональных особенностей ее генофонда на территории Беларуси. Проведен молекулярно-генетический анализ микросателлитных (SSR) локусов хлоропластной ДНК и локуса mt15-D02 митохондриальной ДНК *P. abies* в 57 древостоях естественного происхождения. Выявлено 19 аллельных вариантов локусов Pt63718, Pt26081, Pt71936 хпДНК и два аллельных варианта mt15-D02 мтДНК. Установлено географическое распространение аллелей и рассмотрены региональные особенности геноеографической дифференциации еловой формации. Для еловых древостоев юга Беларуси (Брестская и Гомельская области), где пролегает южная граница сплошной области распространения *P. abies* и ее островные местонахождения, частота встречаемости отдельных аллельных вариантов SSR-локусов хпДНК имеет наиболее выраженные отклонения от их средних значений по стране. Анализ хпДНК показал наличие определенных региональных особенностей геноеографической структуры еловой формации в направлении «юг–север» и «запад–восток», а мтДНК – концентрацию на юго-западе Беларуси деревьев *P. abies* южного (карпатского) происхождения, на остальной части страны – северного (бореального). Результаты проведенного геноеографического анализа популяций *P. abies* могут служить основой для совершенствования лесосеменного районирования данного вида.

Ключевые слова: ель европейская, *Picea abies*, *Picea abies*, *Picea abies*, хлоропластная ДНК, митохондриальная ДНК, микросателлитный анализ, геноеография

Для цитирования. Геноеография ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) по данным анализа цитоплазматической ДНК / В. Е. Падутов [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2021. – Т. 65, № 4. – С. 439–447. <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2021-65-4-439-447>

**Corresponding Member Vladimir E. Padutov, Dmitry I. Kagan, Svetlana I. Ivanovskaya,
Oleg Yu. Baranov, Tatsiana S. Markevich**

Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus, Gomel, Republic of Belarus

**GENOGEOGRAPHY OF NORWAY SPRUCE (*PICEA ABIES* (L.) KARST.) ACCORDING
TO THE ANALYSIS OF CYTOPLASMIC DNA**

Abstract. Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) is one of the main forest-forming species in Belarus. It plays important economic, ecological and social roles. The spruce forest of the region is characterized by a complex history of the formation of its population genetic structure. The aim of this study was the genogeographic analysis of *P. abies* populations and the description of regional features of its gene pool in Belarus. Molecular genetic analysis of microsatellite (SSR) loci of chloroplast DNA and mt15-D02 locus of mitochondrial DNA of Norway spruce was carried out for samples from 57 naturally originated forest stands. We identified 19 allelic variants of the Pt63718, Pt26081, Pt71936 cpDNA loci and two allelic variants of mt15-D02 mtDNA. The geographical distribution of the alleles has been described and the regional features of the genogeographic differentiation of the spruce forests have been considered. The southern border of the continuous distribution area of *P. abies* and its island localities lie in the south of Belarus (Brest and Gomel regions). The frequency of occurrence of individual allelic variants of cpDNA SSR loci has the most pronounced deviations from the average values for the whole country in

those regions. Analysis of cpDNA showed the presence of certain regional features of the genogeographic structure of the spruce forest in the “south-north” and “west-east” directions. According to mitochondrial DNA analysis higher concentration of *P. abies* trees of southern (Carpathian) origin is observed in the southwest of Belarus. On the contrary northern (Boreal) origin dominates in the rest of the country. The results of performed genogeographic analysis of Norway spruce populations can serve as a basis for improving the forest seed zoning of the tree species.

Keywords: Norway spruce, *Picea abies*, *Picea abies*, chloroplast DNA, mitochondrial DNA, microsatellite analysis, genogeography

For citation. Padutov V. E., Kagan D. I., Ivanovskaya S. I., Baranov O. Yu., Markevich T. S. Genogeography of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) according to the analysis of cytoplasmic DNA. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2021, vol. 65, no. 4, pp. 439–447 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1561-8323-2021-65-4-439-447>

Введение. Одной из центральных проблем лесной генетики и селекции является изучение, сохранение и воспроизводство генетических ресурсов основных лесообразующих и хозяйственно ценных древесных видов, поскольку генетическое разнообразие лежит в основе способности живых организмов приспосабливаться к изменениям условий окружающей среды. Хвойные, составляющие 58,0 % лесов Беларуси, являются одними из наиболее ценных лесообразующих видов страны, выполняя важные экономическую, экологическую и социальную функции. Ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.) является второй по представленности в лесном фонде Беларуси хвойной породой. По состоянию на начало 2021 г. площадь ельников составляет 771,28 тыс. га, или 9,25 % от лесопокрытой площади, с запасом древесины на корню 203,7 млн м³.

Наблюдающиеся в последние годы и прогнозируемые в дальнейшем изменения климатических условий, возникающие очаги размножения стволовых вредителей и заболеваний, другие неблагоприятные факторы наносят значительный ущерб хвойным лесам, приводя к снижению биологической устойчивости древостоев и их усыханию. Последнее массовое усыхание ельников Беларуси началось в 1993 г. и наблюдалось практически непрерывно на протяжении 20 лет. Только в период 1996–2013 гг. санитарными рубками было вырублено более 29 млн м³ древесины *P. abies* на площади 302 тыс. га [1]. Несмотря на тенденцию стабилизации в дальнейшем состоянии ельников, одной из основных задач лесного хозяйства Беларуси остается восстановление еловых насаждений. Одним из базисов коренного улучшения лесовосстановительных работ является обеспечение лесной отрасли районированными семенами, поскольку их происхождение и качество имеют решающее значение для создания биологически устойчивых и высокопродуктивных лесных культур. Лесосеменное районирование территории лесного фонда обеспечивает научно обоснованные допустимые направления массового перемещения семян с учетом их географического, лесотипологического и популяционно-генетического происхождения.

Популяционная структура древесных видов на территории Беларуси имеет свои особенности, поскольку они распространялись несколькими волнами различными миграционными путями [2; 3]. Для различных видов [4; 5] показано, что, мигрируя на новую территорию, популяции различного генетического происхождения в ходе своего исторического развития адаптируются к определенным условиям произрастания. Вследствие этого формируются предпочтения в отношении почвенно-гидрологических, геоморфологических и климатических условий, однако для выявления взаимосвязей между продуктивностью близкородственных групп популяций и особенностями местопроизрастаний необходимо предварительно установить степень генетического родства популяций. Для этого наиболее удобно использовать локусы цитоплазматической ДНК [6–12], которые у хвойных передаются по наследству: либо по материнской (митохондрии), либо по отцовской (хлоропласты) линии. Анализ популяционно-генетической структуры дает возможность выявить, в каких условиях конкретные популяции формируют продуктивные древостои, позволяет установить наличие или отсутствие региональных особенностей генофонда, что является основой для совершенствования лесосеменного районирования.

Целью данной работы являлся геногеографический анализ популяций *P. abies* и установление региональных особенностей ее генофонда на территории Беларуси.

Материалы и методы исследования. Объектами исследования являлись отобранные в лесном фонде Министерства лесного хозяйства Республики Беларусь 57 средневозрастных, приспевающих и спелых древостоев (40 и более лет) естественного происхождения *P. abies* (в Брестском

государственном лесохозяйственном объединении (ГПЛХО, объединение) – 9, Витебском – 12, Гомельском – 8, Гродненском – 8, Минском – 12, Могилевском – 8). Всего проанализировано 610 деревьев *P. abies*, произрастающих в насаждениях на расстоянии 20–25 м друг от друга. Экспериментальным материалом для выделения ДНК являлись хвоя или почки без признаков повреждения. В случае невозможности сбора хвои или почек отбирали образцы наружного слоя древесины (до 7 мм) путем сверления шнековым сверлом ($d = 10$ мм) при скорости вращения ротора не более 300–350 об/мин. Отобранный материал (≈ 100 мг) помещали в микропробирки с 70 %-ным этанолом. Выделение ДНК проведено модифицированным СТАВ-методом [13]. Полученные препараты ДНК растворяли в 100 мкл бидистиллированной воды для последующего хранения при -4 °С.

Генетический анализ хлоропластной ДНК (хпДНК) проведен по трем микросателлитным локусам с использованием следующих пар праймеров: Pt63718 (F: 5'-CCCGTATCCAGATATACTTCC-3', R: 5'-TGGTTTGATTTCATTCGTTTCAT-3'); Pt26081 (F: 5'-CACAAAAGGATTTTTTTTCAGTG-3', R: 5'-CGACGTGAGTAAGAATGGTTG-3'); Pt71936 (F: 5'-TTCATTGGAAATACACTAGCCC-3', R: 5'-AAAACCGTACATGAGATTCCC-3'). Полимеразная цепная реакция (ПЦР) выполнена по следующей программе: длительная денатурация – 3 мин, 94 °С; 30 циклов – денатурация 15 с, 94 °С, отжиг 15 с, 60 °С, элонгация 30 с, 72 °С; длительная элонгация – 5 мин, 72 °С. Электрофоретическое фракционирование и детекцию меченых продуктов амплификации проводили в генетических анализаторах ABI Prism 310 или ABI 3500 (Applied Biosystems) в соответствии с прилагаемой инструкцией. Анализ результатов получен на основании использования программного пакета GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems).

Генетический анализ митохондриальной ДНК (мтДНК) осуществлен по локусу mt15-D02 (номер в GenBank AY897577) с использованием праймеров со следующими нуклеотидными последовательностями: F: 5'-TATCTGACTTGCCTTATC-3' и R: 5'-ATCCGAATACATACACC-3'. Для проведения ПЦР применена программа: длительная денатурация – 10 мин, 94 °С; 40 циклов – денатурация 1 мин, 94 °С, отжиг 1 мин, 54 °С, элонгация 2 мин, 72 °С; длительная элонгация – 10 мин, 72 °С. Электрофоретическое фракционирование продуктов амплификации выполнено в электрофоретических камерах с использованием 2 %-ных агарозных гелей с последующим окрашиванием в растворе этидия бромидом.

Математическая обработка данных проведена с использованием пакета программ GenAlEx 6.5 и Microsoft Excel.

Результаты и их обсуждение. В ходе анализа трех микросателлитных локусов хлоропластной ДНК *P. abies* (наследование по отцовской линии (пыльца)) было выявлено 19 аллелей: локус Pt63718 – семь (90 нуклеотидных оснований (н. о.), 91, 93, 94, 95 (доминирующий), 96, 97 н. о.); Pt26081 – семь (105, 106, 107, 108, 109 (доминирующий), 110, 111 н. о.); Pt71936 – пять (138, 139, 140, 141 (доминирующий), 142 н. о.). Частоты встречаемости выявленных аллелей каждого локуса представлены в таблице.

Практически все аллели отмечены в двух и более проанализированных ельниках. В то же время некоторые варианты являлись уникальными и могли встречаться на территории одного лесхоза (Pt26081¹⁰⁵ – Бельничский лесхоз и Pt26081¹⁰⁶ – Кличевский лесхоз Могилевского ГПЛХО, Pt26081¹⁰⁷ – Крупский лесхоз Минского объединения). Аллель Pt63718⁹⁰ обнаружен только в древостоях *P. abies* в Брестском и Ивацевичском лесхозах Брестского ГПЛХО. Наибольшее количество аллельных вариантов (по 14 ед.) выявлено на территории Брестского и Могилевского объединений, наименьшее – Гомельского (12 ед.). По локусу Pt71936 на территории различных лесхозов доминировал аллельный вариант Pt71936¹⁴⁰ или Pt71936¹⁴¹.

В ходе анализа регионального распределения частот встречаемости аллелей микросателлитных локусов хпДНК *P. abies* в разрезе ГПЛХО наибольшие отличия от среднего по Беларуси выявлены для еловой формации Гомельского по Pt63718 и Pt26081 и Брестского – по Pt71936. Так, на территории Гомельского ГПЛХО частота встречаемости аллельных вариантов Pt63718⁹¹ и Pt63718⁹⁴ выше, чем в среднем по Беларуси соответственно в 1,7 и 1,6 раз; по Pt63718⁹⁵ и Pt26081¹¹⁰ – соответственно в 1,4 и 1,7 раз ниже. В Брестском ГПЛХО выявлена концентрация аллеля Pt71936¹³⁹ (в 3,2 раза выше, чем в среднем по Беларуси), отмечается снижение частоты

Региональное распределение частот встречаемости аллелей микросателлитных локусов хлоропластной ДНК
P. abies

Regional distribution of allele frequencies of microsatellite loci of chloroplast DNA of *P. abies*

Локус, аллель Locus, allele	Государственное лесохозяйственное производственное объединение State forestry production association						Среднее по Беларуси Average for Belarus
	Брестское Brest	Витебское Vitebsk	Гомельское Gomel	Гродненское Grodno	Минское Minsk	Могилевское Mogilev	
Pt63718							
90	0,021	–	–	–	–	–	0,003
91	0,143	0,138	0,272	0,194	0,156	0,087	0,165
93	–	0,006	0,016	–	–	–	0,004
94	0,044	0,126	0,153	0,064	0,094	0,100	0,097
95	0,680	0,654	0,434	0,632	0,677	0,681	0,626
96	0,093	0,076	0,125	0,089	0,073	0,124	0,097
97	0,019	–	–	0,021	–	0,008	0,008
Pt26081							
105	–	–	–	–	–	0,008	0,001
106	–	–	–	–	–	0,011	0,002
107	–	–	–	–	0,010	–	0,002
108	0,067	0,031	0,016	0,059	0,094	0,024	0,049
109	0,662	0,747	0,823	0,749	0,629	0,678	0,715
110	0,271	0,218	0,130	0,179	0,246	0,279	0,220
111	–	0,004	0,031	0,013	0,021	–	0,011
Pt71936							
138	0,007	–	–	–	–	0,037	0,007
139	0,099	0,010	0,033	0,017	0,018	0,010	0,031
140	0,464	0,598	0,600	0,578	0,571	0,482	0,549
141	0,394	0,377	0,367	0,386	0,399	0,471	0,399
142	0,036	0,015	–	0,019	0,012	–	0,014

аллеля Pt71936¹⁴⁰. На территории региона также обнаружена самая низкая доля встречаемости по аллельному варианту Pt63718⁹⁴ (4,4 %). По-видимому, такие особенности генетической структуры еловой формации на территории Гомельского и Брестского объединений связаны с зональностью распространения древесного вида. Именно по этим территориям проходит южная граница распространения *P. abies*, а точнее по северной окраине Полесской низменности, южнее которой отмечаются лишь островные ее местонахождения [2].

Анализ распределения аллельных вариантов *P. abies* по трем изученным локусам хлоропластной ДНК не выявил существенных географических особенностей (по доминирующим аллелям), однако некоторые различия (по аллелям с меньшей частотой встречаемости) были установлены. Так, по локусу Pt63718 между западными и восточными областями Беларуси наблюдаются отличия, связанные с повышением частоты встречаемости варианта Pt63718⁹⁴ в восточной части Беларуси, наличием Pt63718⁹⁰ на юго-западе Беларуси (Брестский и Ивацевичский лесхозы Брестского ГПЛХО), присутствием Pt63718⁹³ в Житковичском лесхозе Гомельского и в Лепельском лесхозе Витебского объединений (рис. 1, а). Что касается еще одного редкого аллеля (Pt63718⁹⁷), то он обнаружен в ельниках Лунинецкого лесхоза Брестского и Сморгонского опытного лесхоза Гродненского ГПЛХО (частота встречаемости 0,167), а также в Чаусском лесхозе Могилевского объединения (частота встречаемости 0,067).

По локусу Pt71936 в западной части Беларуси увеличивается частота встречаемости варианта Pt71936¹³⁹, при его практическом отсутствии в восточной части (рис. 1, с), при этом он отмечен в Брестском, Гродненском, в западных частях Минского и Витебского ГПЛХО, а также в островных ельниках на юге Гомельского объединения (Комаринский и Лельчицкий лесхозы), т. е. за пределами сплошного произрастания изучаемого вида. Подобная ситуация наблюдается и для Pt71936¹⁴² (исключая Гомельское ГПЛХО). Аллель Pt71936¹³⁸ обнаружен на территории трех лесхозов Могилевского (Кличевский – с частотой 0,092, Могилевский – 0,133, Чаусский – 0,071) и одного лесхоза Брестского ГПЛХО (Малоритский – 0,067).

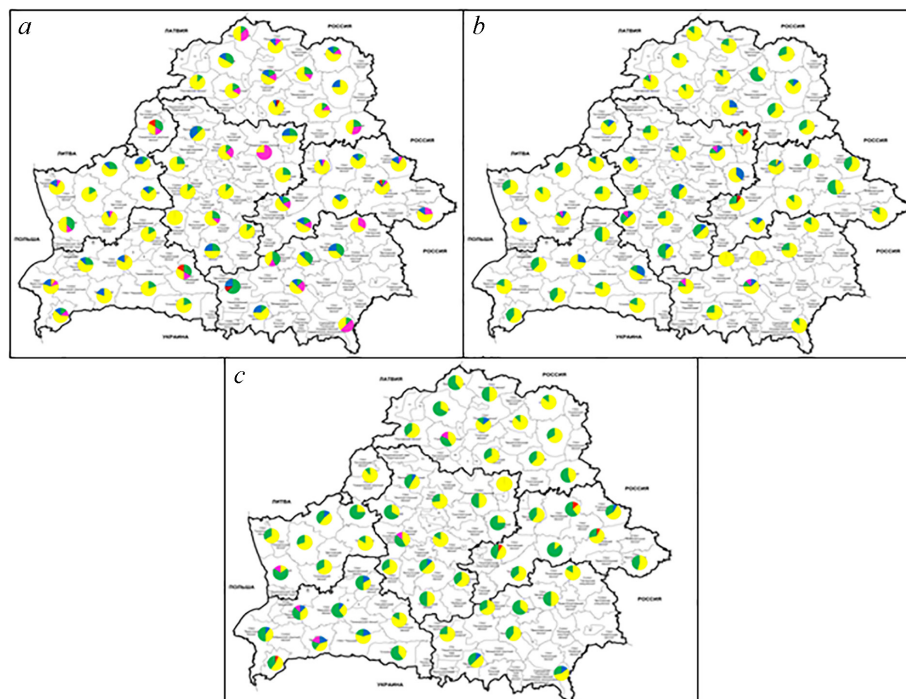


Рис. 1. Схема географического распространения аллелей локусов хлоропластной ДНК *P. abies* на территории Беларуси: *a* – Pt63718 (оранжевый – 90 н. о.; зеленый – 91 н. о.; бордовый – 93 н. о.; фиолетовый – 94 н. о.; желтый – 95 н. о.; синий – 96 н. о.; красный – 97 н. о.); *b* – Pt26081 (оранжевый – 105 н. о.; бордовый – 106 н. о.; красный – 107 н. о.; синий – 108 н. о.; желтый – 109 н. о.; зеленый – 110 н. о.; фиолетовый – 111 н. о.); *c* – Pt71936 (красный – 138 н. о.; синий – 139 н. о.; желтый – 140 н. о.; зеленый – 141 н. о.; фиолетовый – 142 н. о.)

Fig. 1. The scheme of the geographical distribution of alleles of chloroplast DNA loci of *P. abies* in Belarus: *a* – Pt63718 (orange – 90 bp; green – 91 bp; dark red – 93 bp; purple – 94 bp; yellow – 95 bp; blue – 96 bp; red – 97 bp); *b* – Pt26081 (orange – 105 bp; dark red – 106 bp; red – 107 bp; blue – 108 bp; yellow – 109 bp; green – 110 bp; purple – 111 bp); *c* – Pt71936 (red – 138 bp; blue – 139 bp; yellow – 140 bp; green – 141 bp; purple – 142 bp)

По локусу Pt26081 обращает на себя внимание то, что несколько выделяется центральная часть Беларуси (рис. 1, *b*). Аллель Pt26081¹⁰⁸, встречаясь достаточно часто в этой зоне, отсутствует на периферии страны – в западной части Брестского, северо-западной части Витебского и восточной части Могилевского и Гомельского ГПЛХО. Сходная картина наблюдается и для Pt26081¹¹¹. Следует отметить, что, хотя варианты Pt26081¹⁰⁵, Pt26081¹⁰⁶ и Pt26081¹⁰⁷ обнаружены на территории только одного из следующих лесхозов: Бельничского, Кличевского и Крупского соответственно, – эти лесхозы граничат между собой, располагаясь на границе Минского и Могилевского ГПЛХО.

Изучение распределения аллельных вариантов проанализированных локусов хлДНК *P. abies* между типами леса не выявило каких-либо существенных различий, в основном они не превышали 10 %. Наибольшие отклонения обнаружены по аллелю Pt71936¹⁴¹, частота встречаемости которого в кисличных ельниках (0,364) в 1,5 раза меньше, чем в черничных (0,575), и по аллелю Pt71936¹⁴², частота встречаемости которого в кисличных ельниках (0,582) в 1,5 раза выше, чем в черничных (0,375).

Полиморфизм был выявлен и при анализе митохондриальной ДНК (наследование по материнской линии (семена)). На основании результатов генетического анализа локуса mt15-D02 установлено, что в северной (Витебское), центральной (Минское) и восточной (Могилевское и Гомельское ГПЛХО) частях Беларуси в древостоях *P. abies* встречается только митотип mt15-D02⁷⁵³, в юго-западной (Брестское) – mt15-D02¹²⁴⁹, а в западной (Гродненское) – mt15-D02⁷⁵³ и mt15-D02¹²⁴⁹. Частота встречаемости последнего варианта снижается в северном направлении от 100 % в «островных» ельниках Брестского ГПЛХО, до 40 % в Слонимском лесхозе и 20 % в Волковысском лесхозе Гродненского объединения (рис. 2).

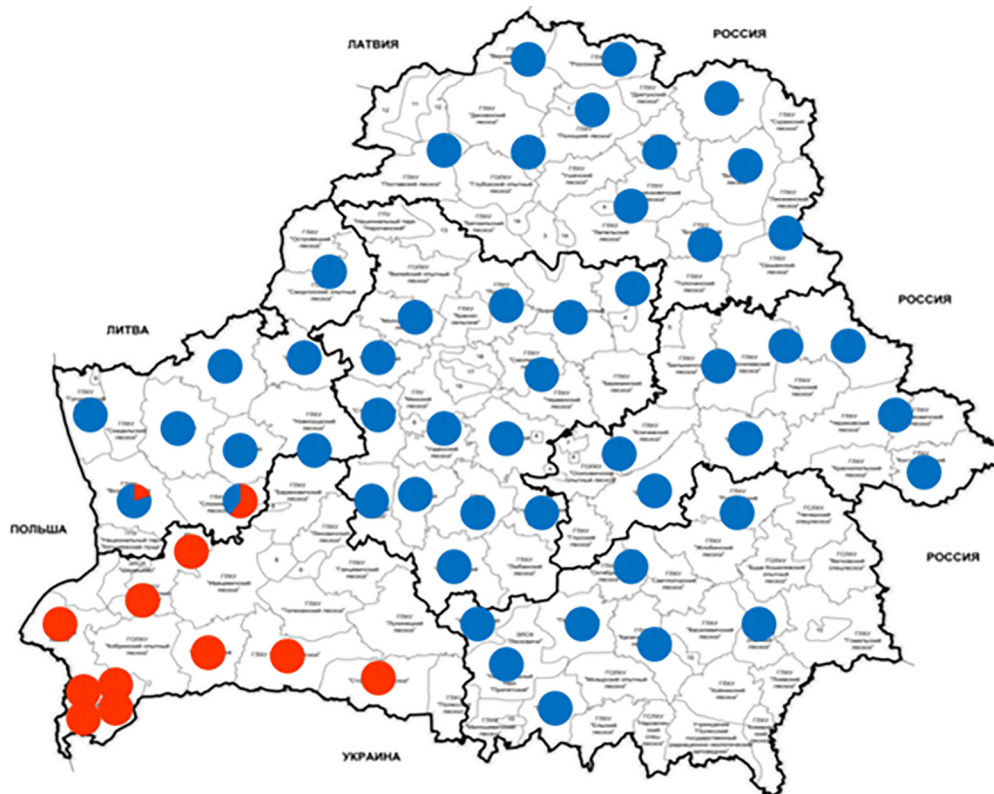


Рис. 2. Схема географического распространения аллелей локуса mt15-D02 митохондриальной ДНК *P. abies* на территории Беларуси (красный – южное (карпатское) происхождение, 1249 н. о.; синий – северное (бореальное) происхождение, 753 н. о.)

Fig. 2. The scheme of the geographical distribution of alleles of the mt15-D02 locus mitochondrial DNA of *P. abies* in Belarus (red – southern (Carpathian) origin, 1249 bp; blue – northern (boreal) origin, 753 bp)

На основании ранее проведенных исследований, включая формовое разнообразие изучаемого вида, было выявлено, что распространение *P. abies* на территорию Беларуси шло со стороны двух центров: Северо-Балтийского (subsp. *abies*) и Карпатского (subsp. *acuminata*) [14]. Выявляемая по локусу mt15-D02 амплифицируемая зона размером 1249 н. о., как показано в работах зарубежных исследователей, характерна для южного постледникового миграционного потока *P. abies*, происходящего из Карпатского рефугиума, а зона размером 753 н. о. соответствует северному (бореальному) миграционному потоку, который распространялся с территории Русской равнины (Северо-Центральная область Европейской части России) [6; 8; 9]. Таким образом, обнаруженный нами полиморфизм мтДНК *P. abies* подтверждает, что на территории Беларуси произрастают особи, имеющие различное историческое происхождение, а именно – карпатское и бореальное.

В связи с вышеуказанным, возникает вопрос о встречаемости представителей двух миграционных потоков в еловой формации Беларуси. Исследования митохондриальной ДНК показали, что деревья, происходящие по материнской линии от древостоев Карпатского региона (subsp. *acuminata*), локализуются в юго-западной части Беларуси, при этом они не были нами выявлены в северных, центральных и восточных регионах страны.

Ранее для *P. abies* были проведены исследования по встречаемости фенотипических признаков, проявление которых зависит от генетического материала обеих родительских форм на уровне ядерной ДНК), таких как «острочешуйчатая форма» шишек (характерный признак для особей subsp. *acuminata*) и «тупочешуйчатая форма» (отличительная особенность для представителей subsp. *abies*). Полученные результаты показали, что деревья subsp. *acuminata* распространены на большей территории, чем следует из данных митохондриальной ДНК, и наблюдается клинальная изменчивость: в направлении с юга

на север и с запада на восток доленое участие представителей subsp. *acuminata* в еловой формации Беларуси постепенно уменьшается, а особой subsp. *abies* – увеличивается [15].

Выявленные нами особенности распространения ряда аллельных вариантов локусов Pt63718 и Pt71936 хлоропластной ДНК (у хвойных она передается по отцовской линии за счет разлета пыльцы) хорошо согласуются с данными по фенам, и это указывает на влияние однородных факторов при перемещении генетического материала. На то, что обмен генов между южным и северным миграционными потоками *P. abies* осуществляется большей частью посредством пыльцы, указывает также исследование ядерной и цитоплазматической ДНК, проведенное Tsuda с соавт. [16].

На основании совокупности имеющихся результатов исследований можно говорить о различном влиянии пула материнских генов и пула отцовских генов на процессы гибридизации между представителями двух таксонов. Таким образом, распространение принесенного южным и северным миграционными потоками генетического материала по территории республики идет разнородно как во времени, так и в пространстве, при этом ельники значительной части лесхозов Гродненского, Минского и Гомельского ГПЛХО представляют собой обширную зону гибридизации.

Относительно локуса Pt26081 хлоропластной ДНК следует отметить, что географическое распространение недоминирующих аллелей позволяет предположить их местное происхождение, а не миграционное. Однако для уточнения этого вопроса необходимо проведение генетического анализа ельников на территории сопредельных государств.

Заключение. Исследована геногеографическая структура популяций *P. abies* на территории Беларуси с использованием микросателлитных (SSR) локусов хлоропластной и локуса mt15-D02 митохондриальной ДНК. Выявлено 19 аллельных вариантов локусов Pt63718, Pt26081, Pt71936 хпДНК и два аллельных варианта mt15-D02 мтДНК. Установлено географическое распространение аллелей и рассмотрены региональные особенности геногеографической дифференциации еловой формации. Для еловых древостоев юга Беларуси, где пролегает южная граница сплошной области распространения *P. abies* и ее островные местонахождения, частота встречаемости отдельных аллельных вариантов SSR-локусов хпДНК (Гомельское ГПЛХО – Pt63718⁹¹, Pt63718⁹⁴, Pt63718⁹⁵, Pt26081¹¹⁰; Брестское ГПЛХО – Pt71936³⁹, Pt71936¹⁴⁰, Pt63718⁹⁴) имеет наиболее выраженные отклонения от их средних значений по стране. Анализ хпДНК показал наличие определенных региональных особенностей геногеографической структуры еловой формации в направлении «юг–север» и «запад–восток»; мтДНК – концентрацию на юго-западе Беларуси деревьев *P. abies* южного (карпатского) происхождения (аллельный вариант размером 1249 н. о.), на остальной части страны – северного (бореального) (753 н. о.). Сопоставлены особенности географического распределения аллельных вариантов проанализированных локусов цитоплазматической ДНК с территориальным размещением формового разнообразия *P. abies* (деревья с тупо- и острошешуйчатыми формами шишек). Результаты проведенного геногеографического анализа еловой формации Беларуси могут служить основой для совершенствования лесосеменного районирования *P. abies*.

Список использованных источников

1. Сарнацкий, В. В. Особенности ведения хозяйства в условиях экстремальных нарушений лесных экосистем Беларуси / В. В. Сарнацкий // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2015. – № 1. – С. 21–25.
2. Парфенов, В. И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов / В. И. Парфенов. – Минск, 1980. – 208 с.
3. Еловичева, Я. К. Палинология Беларуси: в 4 ч. / Я. К. Еловичева. – Минск, 2018. – 831 с.
4. Ковалевич, О. А. Геногеографические особенности распространения популяций дуба черешчатого в Беларуси / О. А. Ковалевич, Д. И. Каган, В. Е. Падутов // Современное состояние, тенденции развития, рациональное использование и сохранение биологического разнообразия растительного мира: материалы Междунар. науч. конф. – Минск, 2014. – С. 328–332.
5. Кавендер-Бэрес, Д. Расцвет дубов / Д. Кавендер-Бэрес, П. Манос, Э. Хипп // В мире науки. – 2020. – № 10. – С. 4–13.
6. Differentiation among Austrian populations of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] assayed by mitochondrial DNA markers / F. Maghuly [et al.] // Tree Genet. Genomes. – 2007. – Vol. 3, N 3. – P. 199–206. <https://doi.org/10.1007/s11295-006-0055-z>

7. Ran, J.-H. Molecular Phylogeny and Biogeography of *Picea* (Pinaceae): Implications for Phylogeographical Studies Using Cytoplasmic Haplotypes / J.-H. Ran, X.-X. Wei, X.-Q. Wang // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2006. – Vol. 41, N 2. – P. 405–419. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.05.039>
8. Litkowiec, M. Utility of two mitochondrial markers for identification of *Picea abies* refugial origin / M. Litkowiec, M. Dering, A. Lewandowski // *Dendrology*. – 2009. – Vol. 61. – P. 65–71.
9. Genetic and historical studies on the origin of Norway spruce in Białowieża Primeval Forest in Poland / M. Dering [et al.] // *Eur. J. Forest Res.* – 2012. – Vol. 131, N 2. – P. 381–387. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0510-8>
10. Генетическая дифференциация популяций ели на северо-западе России по результатам маркирования микросателлитных локусов / Е. К. Потоккина [и др.] // *Экологическая генетика*. – 2012. – Т. 10, № 2. – С. 40–49.
11. Natural hybridization of Yezo and Sakhalin spruce in central Hokkaido, revealed by DNA markers with contrasting modes of inheritance / M. Aizawa [et al.] // *Plant Species Biology*. – 2016. – Vol. 31, N 3. – P. 188–195. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12101>
12. Пространственное распределение гаплотипов второго интрона гена *nad1* в популяциях комплекса европейской и сибирской елей (*Picea abies*–*P. obovata*) / Е. А. Мудрик [и др.] // *Генетика*. – 2015. – Т. 51, № 10. – С. 1117. <https://doi.org/10.7868/s0016675815100124>
13. Падутов, В. Е. Методы молекулярно-генетического анализа / В. Е. Падутов, О. Ю. Баранов, Е. В. Воропаев. – Минск, 2007. – 176 с.
14. Юркевич, И. Д. Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР) / И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парфенов. – Минск, 1971. – 350 с.
15. Юркевич, И. Д. Типология и формовой состав еловых лесов Белоруссии / И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парфенов // *Вопросы лесоведения*. – Красноярск, 1970. – С. 130–185.
16. The extent and meaning of hybridization and introgression between Siberian spruce (*Picea obovata*) and Norway spruce (*Picea abies*): cryptic refugia as stepping stones to the west? / Y. Tsuda [et al.] // *Mol. Ecol.* – 2016. – Vol. 25, N 12. – P. 2773–2789. <https://doi.org/10.1111/mec.13654>

References

1. Sarnatsky V. V. Particularity of farming in conditions of extreme damage of forest ecosystems in Belarus. *Vestsi Natsyynal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2015, no. 1, pp. 21–25 (in Russian).
2. Parfenov V. I. *Conditionality of distribution and adaptation of plant species at the boundaries of areas*. Minsk, 1980. 208 p. (in Russian).
3. Elovicheva Ya. K. *Palynology of Belarus: in 4 parts*. Minsk, 2018. 831 p. (in Russian).
4. Kovalevich O. A., Kagan D. I., Padutov V. E. Genogeographic features of the distribution of pedunculate oak populations in Belarus. *Sovremennoe sostoyanie, tendentsii razvitiya, ratsional'noe ispol'zovanie i sokhranenie biologicheskogo raznoobraziya rastitel'nogo mira: materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii* [Current state, development trends, rational use and conservation of biological diversity of the plant world: materials of the International Scientific Conference]. Minsk, 2014, pp. 328–332 (in Russian).
5. Kavender-Behres D., Manos P., Khipp E. H. The Blossom of Oaks. *V mire nauki = In the world of science*, 2020, no. 10, pp. 4–13 (in Russian).
6. Maghuly F., Nittinger F., Pinsker W., Praznik W., Fluch S. Differentiation among Austrian populations of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] assayed by mitochondrial DNA markers. *Tree Genetics and Genomes*, 2007, vol. 3, no. 3, pp. 199–206. <https://doi.org/10.1007/s11295-006-0055-z>
7. Ran J.-H., Wei X.-X., Wang X.-Q. Molecular Phylogeny and Biogeography of *Picea* (Pinaceae): Implications for Phylogeographical Studies Using Cytoplasmic Haplotypes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, vol. 41, no. 2, pp. 405–419. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.05.039>
8. Litkowiec M., Dering M., Lewandowski A. Utility of two mitochondrial markers for identification of *Picea abies* refugial origin. *Dendrology*, 2009, vol. 61, pp. 65–71.
9. Dering M., Misiorny A., Lewandowski A., Korczyk A. Genetic and historical studies on the origin of Norway spruce in Białowieża Primeval Forest in Poland. *European Journal of Forest Research*, 2012, vol. 131, no. 2, pp. 381–387. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0510-8>
10. Potokina E. K., Orlova L. V., Vishnevskaya M. S., Alekseeva E. A., Potokin A. F., Egorov A. A. Genetic differentiation of spruce populations in northwest Russia according to the results of microsatellite loci analysis. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 2013, vol. 3, no. 5, pp. 352–360. <https://doi.org/10.1134/s2079059713050080>
11. Aizawa M., Yoshimaru H., Ogawa H., Goto S., Kaji M. Natural hybridization of Yezo and Sakhalin spruce in central Hokkaido, revealed by DNA markers with contrasting modes of inheritance. *Plant Species Biology*, 2016, vol. 31, no. 3, pp. 188–195. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12101>
12. Mudrik E. A., Polyakova T. A., Shatkhina A. V., Bondarenko G. N., Politov D. V. Spatial distribution of intron 2 of *nad1* gene haplotypes in populations of norway and siberian spruce (*Picea abies*–*P. obovata*) species complex. *Russian Journal of Genetics*, 2015, vol. 51, no. 10, pp. 957–965. <https://doi.org/10.1134/s1022795415100129>
13. Padutov V. E., Baranov O. Yu., Voropaev E. V. *Methods of molecular and genetic analysis*. Minsk, 2007. 176 p. (in Russian).
14. Yurkevich I. D., Golod D. S., Parfenov V. I. *Types and associations of spruce forests (according to research in the BSSR)*. Minsk, 1971. 350 p. (in Russian).

15. Yurkevich I. D., Golod D. S., Parfenov V. I. Typology and shape composition of spruce forests of Belarus. *Voprosy lesovedeniya* [Problems of forestry]. Krasnoyarsk, 1970, pp. 130–185 (in Russian).

16. Tsuda Y., Chen J., Stocks M., Källman T., Sønstebo J. H., Parducci L., Semerikov V., Sperisen C., Politov D., Ronkainen T., Valiranta M., Vendramin G. G., Tollefsrud M. M., Lascoux M. The extent and meaning of hybridization and introgression between Siberian spruce (*Picea obovata*) and Norway spruce (*Picea abies*): cryptic refugia as stepping stones to the west? *Molecular Ecology*, 2016, vol. 25, no. 12, pp. 2773–2789. <https://doi.org/10.1111/mec.13654>

Информация об авторах

Падутов Владимир Евгеньевич – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, заведующий отделом. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, Гомель, Республика Беларусь). E-mail: forestgen@mail.ru.

Каган Дмитрий Ильич – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, Гомель, Республика Беларусь). E-mail: quercus-belarus@mail.ru.

Ивановская Светлана Ивановна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, Гомель, Республика Беларусь). E-mail: isozyme@mail.ru.

Баранов Олег Юрьевич – д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, Гомель, Республика Беларусь). E-mail: betula-belarus@mail.ru.

Маркевич Татьяна Сергеевна – канд. биол. наук, науч. сотрудник. Институт леса НАН Беларуси (ул. Пролетарская, 71, 246050, Гомель, Республика Беларусь). E-mail: tatjana2002_21@inbox.ru.

Information about the authors

Padutov Vladimir E. – Corresponding Member, D. Sc. (Biology), Associated professor, Head of the Department. Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: forestgen@mail.ru.

Kagan Dmitry I. – Ph. D. (Biology), Head of the Laboratory. Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: quercus-belarus@mail.ru.

Ivanovskaya Svetlana I. – Ph. D. (Biology), Senior research. Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: isozyme@mail.ru.

Baranov Oleg Yu. – D. Sc. (Biology), Associated professor, Head of the Laboratory. Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: betula-belarus@mail.ru.

Markevich Tatyana S. – Ph. D. (Biology), Researcher. Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus (71, Proletarskaya Str., 246050, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: tatjana2002_21@inbox.ru.